

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS
Departamento de Biología Animal y Ecología



**REPARTO DEL ALIMENTO ENTRE LOS POLLOS DE LAS
AVES NIDÍCOLAS POR LOS PADRES: ANÁLISIS DE LAS
ESTRATEGIAS INVOLUCRADAS**



Tesis doctoral
GREGORIO MORENO RUEDA

Granada, 2006

Editor: Editorial de la Universidad de Granada
Autor: Gregorio Moreno Rueda
D.L.: Gr. 424 - 2006
ISBN: 84-338-3778-8

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS
Departamento de Biología Animal y Ecología



**REPARTO DEL ALIMENTO ENTRE LOS POLLOS DE LAS
AVES NIDÍCOLAS POR LOS PADRES: ANÁLISIS DE LAS
ESTRATEGIAS INVOLUCRADAS**

Memoria presentada por Gregorio Moreno Rueda para optar al grado de Doctor en
Ciencias Biológicas por la Universidad de Granada

El Director

El Doctorando

Manuel Soler Cruz

Gregorio Moreno Rueda

Granada, 2006

Esta tesis doctoral

está dedicada a

Ágata

(que la tierra le sea leve)

Y así solvento una promesa

que hice al cumplir trece años



"Lo importante es no dejar nunca de hacerse preguntas"

Albert Einstein

"El envejecimiento es la progresiva pérdida de curiosidad con la edad"

Ismael Camacho

AGRADECIMIENTOS

Me pregunto si la vocación puede tener un componente genético. Lo digo porque, por más que profundice en mi niñez, no recuerdo un comienzo claro de mi vocación. Ya de pequeño, cuando iba a la guardería, sentía fascinación por los animales. Por ejemplo, recuerdo estar en una explanada, hoy convertida en bloque de pisos, esperando el autobús que me llevara al colegio. Había unos olmos al lado de la acera y otros niños jugando por ahí. Pero yo estaba solo, tumbado en el suelo y admirando el devenir de unas enormes hormigas con cabeza roja que entraban y salían de su hormiguero. Recuerdo que me fascinaba su cuerpo, su estructura acorazada, y su comportamiento nervioso y compulsivo, y deseaba entrar dentro de su fortaleza subterránea para cotillear más en su vida. Tal vez la vocación llegase de esas tardes con mi familia viendo y escuchando a Félix Rodríguez de la Fuente en sus emocionantes programas. Llegase como llegase, mi vocación llegó muy pronto en mi vida y caló muy hondo en mi alma.

Así pues, desde muy pequeño ya sabía que quería ser zoólogo. Y no sólo por mi fascinación por los animales, sino también por mi fascinación por la ciencia. No contaría aún con 8 años cuando realicé mi primer experimento. Había oído decir que los gatos odian el agua, así que lancé un gato a la piscina de mis abuelos para comprobarlo empíricamente. Mi conclusión fue que sí, que odian el agua, a juzgar por los chillidos y pataleos del gato, pero sobretodo, por como me puso de arañosos cuando lo rescaté de la piscina. No obstante, la validez externa de este experimento es prácticamente nula por su bajo tamaño de muestra ($n = 1$), e incluso su validez interna es discutible, ya que no eliminé otras hipótesis alternativas (tal vez el gato no odiaba el agua en sí, sino que le lanzaran al agua). No fue este el único tímido experimento que realicé en mi niñez, pues, sin duda, ya apuntaba maneras de lo que sería en mi vida.

Por tanto, y resumiendo, esta tesis es una culminación en mi vida. Seguiré investigando después de ella (quiero dedicar mi vida al estudio de la ecología animal),

pero con esta tesis ya puedo decir que he cumplido mi objetivo en la vida: ser zoólogo. Lo que trato de expresar es lo importante que supone esta tesis para mí, y quiero resaltar con ello la importancia de estos agradecimientos, que no son meras formalidades, sino que salen directamente de mi corazón, pues esta tesis no habría podido llevarse a cabo sin la ayuda de muchas personas y animales no homínidos. Anticipo al lector que la lista de agradecimientos será larga, entendiendo que después de esta frase pase directamente a la introducción de la tesis.

En primer lugar, esta tesis no podría haberse realizado sin el apoyo (moral y económico) y la comprensión de mi familia. Ellos siempre han confiado en mí y han permitido que cumpliera mis sueños, allanando el siempre arduo camino que separa al soñador de sus objetivos, sobretodo en este mundo en que vivimos. Mis relaciones con la zoología comenzaron con las interacciones con mi abuelo Joaquín, con quien paseaba ya desde muy pequeño por las faldas de Sierra Elvira, permitiéndome admirar la naturaleza. También con sus canarios, que tanto me atemorizaban de pequeño, según afirma mi abuela Encarna. Mis padres (Gregorio y Maribel) siempre me permitieron tener perros, gatos, canarios e incluso hámsters y cobayas, a pesar de la fobia de mi madre hacia los roedores. Estos animalitos no han sido sólo vulgares mascotas para mí, sino auténticos amigos, que me han acompañado desde siempre. La lista de perros y gatos a quienes les tengo que agradecer que me dieran su cariño es demasiado larga para expresarla aquí. Mencionaré tan sólo a los que guardo en un lugar especial en mi corazón: Diana I, Linda, mi actual Diana, Luna, y, como no, muy especialmente, Ágata.

Debo agradecer también a las personas que me han formado para este momento, comenzando por Doña Gloria, mi maestra en primaria. Maribel y José María, quienes, con sus gratuitos aprobados en octavo de EGB, me permitieron pasar al instituto evitando que repitiera curso. En el instituto debo una mención especial a mis profesores de Ciencias Naturales, a saber, y por estricto orden de curso, Paco Sánchez, J.J. (cuyos apellidos lamento no recordar), Juan Cañada y Manuel Entrena. También debo citar a Paco Cardenete, aunque no fuera profesor de Ciencias, pero a quien debo agradecerle, primero, que me aguantase en clase, y segundo, que cambiara mi forma de pensar cuando contaba 16 años. En la Universidad muchos son los profesores que me han dado clase y me han enseñado numerosas cosas. Así, a bote pronto, debo mencionar a mis profesores de Matemáticas en primero, cuyos nombres no recuerdo, pero que son quizás

los mejores profesores que he tenido, en tanto que hicieron que comprendiera las Matemáticas. Debo también mencionar a Pepi, Alberto Tinaut, Amelia, Paco "Chiclana", Rocka, José Antonio Hódar, Miguel Botella, Pleguezuelos, Ismael Camacho, Felipe Pascual, mi profesor de Química, Antonio Checa y otros profesores de Geología, Lurdes, Sandoval, Careli, Don Fernando y Antonino, que en la paz estén, mi profesor de Fisiología Vegetal, y otros muchos que, seguro, estoy olvidando. Todas estas personas, en mayor o menor medida, me hicieron disfrutar en sus clases durante la carrera y/o los cursos de doctorado. Y a ellos habría que añadir quienes me hicieron gozar con el aprendizaje en otros cursos como Juanga, Juan Soler, Lali Moreno y Javier Cuervo en el curso de Almería; o José Martín, Pilar López, Anders Møller, Viñuela, Bautista, Juanjo Sanz, y alguno que se me olvida, del curso del Ventorrillo. También, y con especial cariño, a Lynn Margulis en un curso en el verano del 2004. Y debería mencionar también a más personas que me han enseñado cosas, en conferencias, congresos o directamente en libros y revistas. A todas ellas les debo un gran agradecimiento, pero entenderán que no las mencione aquí, pues haría de esta sección una interminable lista que, sinceramente, no me apetece escribir. Tan sólo quiero que quede claro que agradezco con todo mi alma a todas aquellas personas que me han enseñado algo, por el medio que sea, a lo largo de mi vida. Aquellos que sientan que me han enseñado algo, que se den por aludidos.

Debo también un agradecimiento a la Junta de Andalucía, quien me otorgó una beca para realizar esta tesis (cosa que no hizo el gobierno español, mandado entonces por el Partido Popular). Dicha beca no ha sido decisiva para que yo hiciera una tesis doctoral, pero sí ha ayudado mucho a su realización, que habría sido francamente complicada sin la misma. Otros organismos financiadores han sido mis propios padres. Y también debo agradecerle a la Universidad de Granada que siempre me haya permitido usar sus instalaciones y todo el apoyo logístico que me ha prestado. Por último, la dirección del Parque Nacional de Sierra Nevada, y especialmente los responsables del jardín botánico de La Cortijuela, me han prestado siempre, y de forma muy cordial, su colaboración y apoyo logístico. También quiero agradecer aquí a todas aquellas personas que han construido la España en la que he tenido la fortuna de vivir. Los occidentales, inmersos en la comodidad de nuestra sociedad, muchas veces no recordamos de dónde venimos, el esfuerzo que ha costado crear esta sociedad

democrática y libre, y lo fácil que lo tenemos gracias a quiénes han estado antes. Por eso quiero mostrar mi reconocimiento a todas aquellas personas que han luchado por construir esta España, tanto a aquéllos cuyos nombres vienen en los libros de Historia, como aquéllos cuyos nombres, quizá, nunca serán conocidos.

Evidentemente, esta tesis no se habría podido llevar a cabo sin el apoyo de un grupo de investigación. En mi caso ha sido el grupo de investigación "Comportamiento y Ecología Animal", dirigido por Manuel Soler, quien también ha dirigido esta tesis. Todo el trabajo reflejado en esta tesis proviene de sus ideas. Debo agradecer también a Juanga que más de una vez corrigiera mi inglés, cosa que también ha hecho David Nesbitt, para quien mando un abrazo desde estas líneas. Juan Soler y Juanga revisaron concienzudamente esta tesis, y sus comentarios han ayudado a mejorarla considerablemente. El aviario de los gorriones donde se ha realizado parte de esta tesis fue construido por David Martín Gálvez e Ismael. En la captura de los gorriones ayudaron también Javier Molina y Mourad. En el mantenimiento de los gorriones han colaborado, además de David e Ismael, Rubén, Juan Diego, Lola y más personas que estoy olvidando. El personal de la carpintería de la Facultad de Ciencias también ha colaborado decisivamente en la preparación de las cajas-nido. En la colocación de los nidales y su posterior seguimiento en La Cortijuela colaboraron en primer lugar los encargados del jardín Botánico, además de Pepa, Fernando Tallón, Pablo Navarra, Juan Diego, Rubén, mis padres, mis tíos Damián y Encarni, y mis primos Christian y Ángel Damián. En mis aventuras por Sevilla tras los alzacolas me ayudaron Jacob y, especialmente, Fernando Tallón. Juanga y Juan Soler aportaron una valiosísima ayuda logística en varios tramos de esta tesis. Las filmaciones realizadas con el alzacola fueron hechas por Javier Palomino y Manuel Martín-Vivaldi. En las grabaciones realizadas con urracas y críalos participaron Juanga, Tomás Pérez Contreras y Juan Soler. Rubén Rabaneda y Emy colaboraron en la toma de datos de algunas de las cintas de vídeo. Y, por último, quiero agradecer también a Liesbeth, Maritxu y Magda el que siempre tuvieran una sonrisa que dedicarme.

Otras personas del departamento me han ayudado logísticamente en diversos temas científicos, prácticos, filosóficos o burocráticos relacionados con esta tesis. Debo agradecer su ayuda, y lo hago con todo mi corazón, a José María Gil Sánchez (el indio), Manolo Tierno de Figueroa, José Antonio Hódar, José María Gómez (el rocka), Amelia,

Adeli, Paco "Chiclana", Alberto, José Miguel Ávila, Carmen Zamora, Antonino, Plegue, y otros que debo estar olvidando. Especialmente, agradezco a Manolo Tierno, Paco Chiclana, Hódar, Rocka, Amelia y Plegue que sus despachos siempre estuvieran abiertos para mis inquisiciones. También debo un especial agradecimiento al personal administrativo y técnico del departamento, José Antonio y Manolo Martín, no sólo por la excelente labor que desempeñan, sino también por su amistad. Los directores de departamento por los que he pasado también han cumplido su labor en esta tesis; Felipe Pascual y Manuel García Gallego apoyaron incondicionalmente este proyecto, lo cual debo agradecerles.

Bueno, esta tesis ha costado sangre, sudor y lágrimas (literalmente). Los animales casi nunca han querido colaborar. Los gorriones han dado siempre sus problemas. Los alzacolas no estuvieron muy por la labor. Pero los peores han sido los páridos, francamente reacios a pasar a los anales de la historia científica en este texto. Pero en los momentos malos hubo gente que me sirvió de apoyo. Debo agradecer a mis amigos que estuvieron ahí: Pizarro, Juanrra, Fernando, David, Ruth, Magda, Julia, Olga, Eloísa, Cristina, Gretel, Esmé, Pablo, Rosalía, Rocío, y, ¡joder!, espero no olvidar ninguno. Ellos me levantaron el ánimo muchas veces y su apoyo ha sido fundamental para que esta tesis se lleve a cabo. Y no olvido a Iza, que también hizo que me sintiera mejor, más fuerte y con más ganas de hacer las cosas precisamente en el tramo final de esta tesis.

Es indudable que olvido a muchas personas. Confío en que aquellos a quienes olvido reconocer sus méritos tengan la suficiente madurez para entender que no es fácil recordar semejante elenco de personas y actos. Y espero que tengan un autoconcepto lo suficientemente positivo como para no sentirse minusvalorados por tal olvido. A fin de cuentas, la formalidad que envuelve este texto hace que esta sección pierda parte de su valor, y, por tanto, es preferible, y adquiere más valor en mi opinión, dar los agradecimientos en persona, y si es posible, mejor con gestos que con palabras. Si no lo he hecho, entonces sí, que me reclamen lo que es justo.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL.....	17
FRECUENCIA DE CEBA Y NORMAS DE REPARTO DEL ALIMENTO EN EL ALZACOLA (<i>CERCOTRICHAS GALACTOTES</i>).....	31
NORMAS DE REPARTO DEL ALIMENTO EN EL ALZACOLA (<i>CERCOTRICHAS GALACTOTES</i>): DESAPARICIÓN DEL MACHO Y COMPENSACIÓN POR PARTE DE LA HEMBRA.....	55
NORMAS DE REPARTO DEL ALIMENTO EN LA URRACA (<i>PICA PICA</i>), UNA ESPECIE CON REDUCCIÓN DE NIDADA.....	75
FUNCIÓN DE LA ECLOSIÓN TEMPRANA DE LOS POLLOS DE CRÍALO (<i>CLAMATOR GLANDARIUS</i>) EN LA COMPETENCIA POR EL ALIMENTO CON LOS POLLOS DE SU HOSPEDADOR, LA URRACA (<i>PICA PICA</i>).....	95
REPARTO DEL ALIMENTO EN EL GORRIÓN COMÚN (<i>PASSER DOMESTICUS</i>): EFECTO DE LA REDUCCIÓN DE NIDADA.....	113
CONCLUSIONES.....	127
LITERATURA CITADA.....	131

INTRODUCCIÓN GENERAL



"Nada tiene sentido en Biología si no es a la luz de la evolución"

Theodosius Dobzhansky

LOS CONFLICTOS INTRAFAMILIARES

Implícito en el proceso de selección natural está la existencia de conflictos entre los organismos, ya que, básicamente, la reproducción de un organismo muchas veces implicará la ausencia de reproducción en un competidor (para la definición de selección natural véanse Darwin, 1888 [1859]; Endler, 1986; Faibain & Reeve, 2001; Soler, 2002a). No obstante, la selección natural favorece también la asociación entre los organismos. Si la eficacia biológica de dos organismos que cooperan entre sí es mayor que la eficacia que tienen por separado, la selección natural favorecerá la cooperación. Los ejemplos oscilan desde las asociaciones entre procariotas para formar las células eucariotas (Margulis, 1996), hasta las asociaciones más o menos complejas dentro de una misma especie (p.e., Caraco et al., 1980; Fehr & Fischbacher, 2003). Por otro lado, aunque el proceso de selección actúa sobre el fenotipo, la guía del proceso de selección natural heredable estriba en los genes (Dawkins, 1993). Por tanto, la selección natural favorecerá comportamientos que promuevan la transmisión a la siguiente generación de los genes del portador, aunque esta transmisión se realice a través de un organismo emparentado y no del propio portador, incrementando su eficacia biológica inclusiva (Hamilton, 1964a, b; Hidalgo de Trucios, 1996). Es decir, la selección natural no sólo promueve conflictos entre los organismos, sino también cooperación, bajo las circunstancias adecuadas. Ante este marco, la familia, formada por organismos (normalmente) emparentados, puede ser un lugar donde abunde la cooperación entre sus miembros.

Frecuentemente, la selección natural ha favorecido la evolución de diversos tipos de cuidados parentales, que incrementan las probabilidades de los descendientes de llegar a reproductores (Clutton-Brock, 1991; Carranza, 2002). Uno de los cuidados parentales más usual y más costoso para los padres (en términos de reproducción futura) es la entrega de alimento a la descendencia (Drent & Daan, 1980). Ante este tipo de cuidado parental puede evolucionar una comunicación padre-hijo. Esta comunicación, probablemente, evolucionó inicialmente mediante la explotación por parte de los hijos

de un sesgo sensorial en los padres (Payne & Rodríguez-Gironés, 1998; Ryan, 1998). Lo más parsimonioso es que la comunicación paterno-filial surgiera en organismos en los que los hijos son capaces desde su nacimiento de alimentarse por sí mismos, pero el suministro de alimento por los padres incrementa las probabilidades de supervivencia de los hijos (Smiseth et al., 2003b). En esta situación, es fácil imaginar que si un hijo emite sonido o posee una boca de colores llamativos, esto atraerá la atención de los padres hacia él, lo que facilitará que entreguen el alimento a este descendiente concreto. Entonces, es presumible que el hijo más necesitado solicitaría alimento, mientras que el saciado no. Por tanto, un beneficio del sistema es que los padres podrían conocer el nivel de necesidad de su prole, entregando el alimento al más necesitado, y, por tanto, evitando que algunos descendientes quedasen sin comida, lo que podría ocurrir por azar si el alimento se entregase a los hijos de forma aleatoria (Harper, 1986).

Los padres deben invertir cuidados en su descendencia porque es la forma de asegurar el paso de sus genes a la siguiente generación. Los hermanos deberían colaborar entre sí ya que están genéticamente emparentados, y lo hacen en ocasiones (Wilson & Clark, 2002; Johnstone, 2004; Kilner et al., 2004; Mathevon & Charrier, 2004). Sin embargo, el hecho de que estén emparentados no garantiza que la selección natural favorezca una cooperación. Si los hermanos compiten por los recursos, los beneficios obtenidos por la competición pueden superar a los beneficios obtenidos por la cooperación (Mock & Parker, 1997; West et al., 2002). Entonces se impondrá una competición entre hermanos. En las aves (los organismos modelo de estudio en esta tesis), esto sucederá cuando el alimento no es suficiente para que todos los pollos sobrevivan hasta la madurez reproductiva, y esto ocurrirá, especialmente, si los padres ponen más huevos del número de pollos que son capaces de sacar adelante con éxito. La estrategia de poner más huevos de los que posteriormente pueden llegar a reproductores es muy frecuente en las aves, ya que se favorece por diferentes motivos (revisados en Mock & Forbes, 1995). El resultado es la reducción de nidada, es decir, la muerte por inanición de uno o más pollos en el nido, y también la competencia entre hermanos por el alimento, es decir, un conflicto entre los hermanos.

Por otro lado, aunque el alimento sea suficiente para todos los pollos (o sólo haya un pollo en la nidada) existirá un conflicto de intereses entre los padres y la descendencia (Trivers, 1974). Las aves usualmente son iteróparas y tienen varios

eventos reproductivos en su vida. La teoría de las estrategias vitales predice que conforme mayor es la inversión parental realizada en una nidada, menores son las probabilidades de reproducción en las nidadas futuras (Stearns, 1992; Moreno, 2002). Desde la perspectiva del progenitor, éste debe realizar una inversión X en una nidada determinada, con la que obtendrá unos beneficios " b " en términos de nietos, con unos costes " c " en términos de descendientes futuros (Figura 1). Sin embargo, desde la perspectiva del hijo, los costes de la inversión parental son los mismos (c), ya que posee una relación de parentesco de $\frac{1}{2}$ con sus hermanos futuros, la misma que sus padres, pero los beneficios son $2b$, ya que posee una relación de parentesco con sus propios hijos futuros que es el doble de la que poseen sus padres (Figura 1) (asumiendo en todo caso ausencia de divorcios, cópulas fuera de pareja y parasitismo de cría). El resultado es que los hijos están seleccionados para solicitar a sus padres más inversión parental de la que es óptima para los padres, ya que los beneficios que obtienen de esa inversión parental son mayores (Trivers, 1974; Lazarus & Inglis, 1986; Clutton-Brock, 1991; Mock & Parker, 1997).

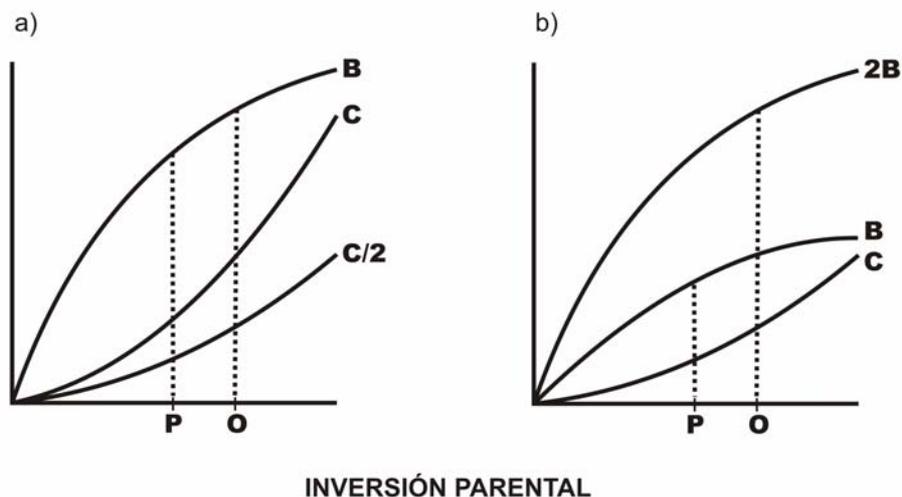
Este conflicto entre los intereses de los padres y de los hijos se denomina conflicto paterno-filial. Por un lado, existe un conflicto entre padres e hijos por la cantidad de alimento (inversión) que los padres deben entregar a la nidada presente y que afecta a la inversión en las nidadas futuras, denominado conflicto paterno-filial internidada (Trivers, 1974). Por otro lado, también hay un conflicto sobre la forma en que debe repartirse el alimento entre los pollos que componen la nidada presente, y que se solapa con la competición entre hermanos (conflicto paterno-filial intranidada, Macnair & Parker, 1978; Mock & Parker, 1997).

Por último, debe tenerse en cuenta que la mayoría de las aves tienen un sistema de emparejamiento social monógamo con cuidados biparentales sobre la descendencia (Lack, 1968; Sanz, 2002). Ambos padres se benefician de los cuidados parentales a la descendencia ya que incrementan la probabilidad de que sus genes pasen a la siguiente generación, pero, ya que los cuidados parentales son costosos (p.e., Gustaffson & Sutherland, 1988), cada padre debe intentar invertir lo menos posible en la descendencia, y lograr que el otro miembro de la pareja invierta lo máximo posible (Clutton-Brock, 1991; Gowaty, 1996; Chapman et al., 2002; Houston et al., 2005). Esto conduce a otro conflicto dentro de la familia, el conflicto sexual, que puede afectar

indirectamente a las relaciones paterno-filiares (Hager & Johnstone, 2003). Este conflicto, evidentemente, se extendería a los ayudantes de cría en las especies donde existe cría cooperativa (Emlen & Wrege, 1992).

Figura 1

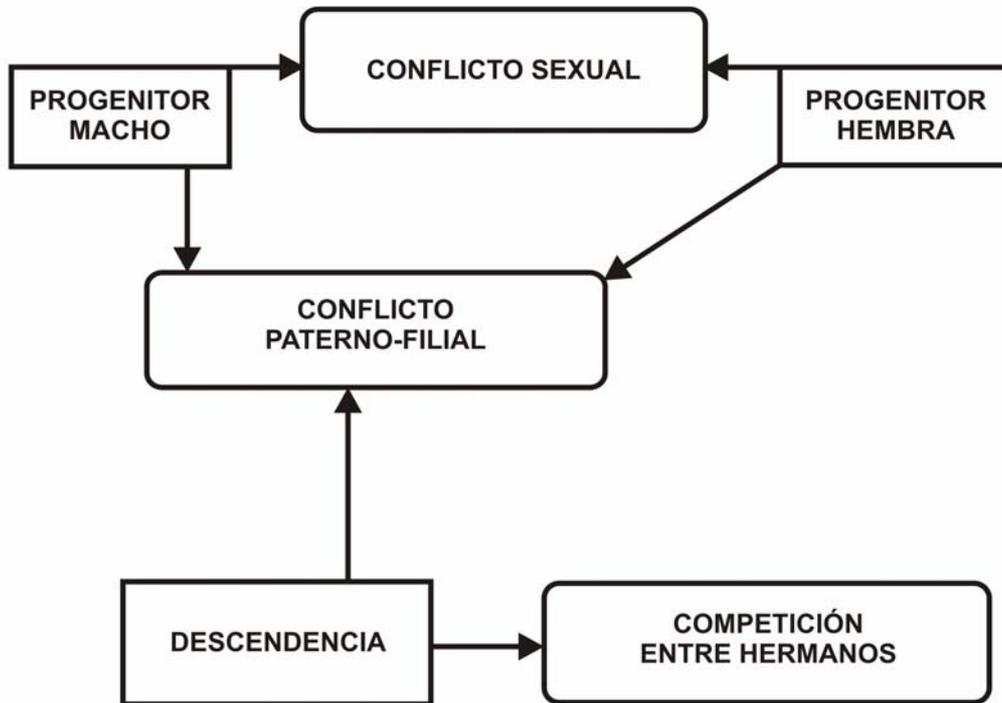
Relación entre los beneficios (B) y los costes (C) de la inversión parental con el nivel de inversión, para padres e hijos, según (a) Trivers (1974) y (b) Lazarus & Inglis (1986). P: nivel de inversión óptimo para los padres; O: inversión óptima para los hijos. Redibujado por Manuel Pizarro de Clutton-Brock (1991).



En resumen, podemos encontrar al menos tres conflictos dentro de cada familia típica de aves sobre la forma en que el alimento debe ser repartido: un conflicto entre padres e hijos (conflicto paterno-filial), un conflicto entre hermanos (competencia entre hermanos), y un conflicto entre ambos progenitores (conflicto sexual) (Figura 2). Podemos afirmar, por tanto, que dentro de una familia debe haber cooperación, pero esta cooperación no está reñida con una abundancia de conflictos (Mock et al., 1996; Mock & Parker, 1997; Svensson & Sheldon, 1998; Parker et al., 2002b).

Figura 2

Relación esquemática entre los componentes de una familia típica de aves, y conflictos que surgen entre ellos sobre el reparto de los recursos. Dibujado por Manuel Pizarro basado en Mock & Parker (1997).



LA COMUNICACIÓN PATERNO-FILIAL EN LAS AVES

Hemos visto que puede evolucionar una comunicación paterno-filial en las aves. En principio, esta comunicación puede beneficiar a ambas partes. A los padres porque así conocen el estado de necesidad de sus hijos y reparten el alimento de forma óptima a los más necesitados. Y a los hijos, porque de esta forma reciben alimento cuando lo necesitan. Sin embargo, los conflictos previamente relacionados desestabilizan el sistema, principalmente porque los hijos solicitarán más alimento del que es óptimo para los padres entregarles. La mayoría de los modelos que proponen una resolución de este conflicto pueden agruparse en dos categorías que son los extremos de un continuo (Mock & Parker, 1998; Royle et al., 2004). Por un lado están los modelos de

señalización honesta propuestos por Godfray (1991, 1995b), según los cuales los padres ganan el conflicto y tienen el control del reparto del alimento. Un segundo grupo son los modelos de competición entre hermanos (Mock & Parker, 1997), que proponen que los padres reparten el alimento pasivamente entre la descendencia, los pollos compiten por el alimento, y el conflicto alcanza un equilibrio de beneficios intermedios para ambas partes.

Una vez que se ha generado la comunicación paterno-filial, es probable que los pollos más necesitados pidan alimento más intensamente. Los padres se ven beneficiados por repartir el alimento en función del nivel de petición de los pollos en su nido. De esta forma, los pollos, que están seleccionados para solicitar más alimento del que es óptimo entregarles por los padres, pedirán cada vez a un nivel mayor. Una importante asunción del modelo de Godfray (1991) es que la petición es costosa. Conforme mayor es el nivel de petición de un pollo, mayores son los costes (c) de la petición, y mayores son los beneficios (b) que obtiene en términos de alimento. En el momento en que el nivel de petición tiene unos costes iguales o mayores que los beneficios que obtiene el pollo, deja de ser rentable para el pollo solicitar alimento a un nivel mayor, con lo que se alcanza un nivel de petición óptimo. Los costes implícitos en la señal garantizan que ésta será sincera (Zahavi & Zahavi, 1997). El modelo de Godfray (1991, 1995b) propone que los padres son capaces de regular su nivel de respuesta ante el comportamiento de petición de los pollos y, puesto que la petición es honesta, pueden darle alimento al pollo que les reporta más beneficios, que según el modelo es el más necesitado.

Este modelo tiene una serie de predicciones y asunciones que deben ser comprobadas empíricamente (Kilner & Johnstone, 1997). Primero, la forma en que los padres reparten el alimento está determinada por el comportamiento de petición de los pollos. Efectivamente, muchos estudios han encontrado que diversos rasgos o comportamientos de los pollos provocan que los padres les alimenten preferentemente. Por ejemplo, los padres tienen predilección por alimentar a los pollos más próximos a ellos (Rydén & Bengtsson, 1980; Smith & Montgomerie, 1991; Kacelnik et al., 1995). También son alimentados preferentemente los pollos que solicitan antes el alimento (p.e., Teather, 1992) o que piden con mayor intensidad (p.e., Kilner, 1995). Además, el nivel de petición de la nidada entera puede afectar a la cantidad de alimento (p.e., tasa

de cebas) que los padres transportan al nido (Christe et al., 1996; Ottosson et al., 1997; Price, 1998; Kilner et al., 1999b; MacGregor & Cockburn, 2002). Segundo, estas señales deben ser indicadores fiables de la necesidad de los pollos, es decir, deben correlacionarse con el hambre de los pollos. Efectivamente, esto se ha mostrado por otro conjunto de estudios empíricos. Por ejemplo, es frecuente que los pollos más hambrientos se aproximen más a los padres (Cotton et al., 1996) y soliciten alimento con mayor intensidad (Lotem, 1998).

Una asunción importante es que el comportamiento de petición es costoso. Se han propuesto varios costes asociados al comportamiento de petición (Roulin, 2001; Wells, 2003). Un primer coste sería la atracción de depredadores al nido. Que la petición de los pollos puede atraer depredadores se ha comprobado en algunos estudios (Haskell, 1994; Leech & Leonard, 1997; Dearborn, 1999), y estudios comparativos han encontrado que las señales de petición son menos conspicuas en especies donde el riesgo de depredación es mayor (Redondo & Arias de Reyna, 1988; Briskie et al., 1999). Sin embargo, la interpretación obtenida de los estudios experimentales de que existe un coste de depredación asociado a la petición puede ser errónea por diversos motivos (revisados en Haskell, 2002). El principal de ellos es que esos estudios sólo demuestran que el riesgo de depredación asociado al comportamiento de petición incrementa cuando se asocia un nivel de petición determinado a un nido al que no pertenece (Haskell, 1999). Es decir, como los estudios comparativos sugieren, el nivel de petición ha evolucionado según el tipo de nido o lugar de nidificación utilizado por la especie en cuestión. Otro coste propuesto es el energético, pero los estudios sobre este tipo de coste sugieren que es bajo (Leech & Leonard, 1996; McCarty, 1996; Bachman & Chappell, 1998; Chappell & Bachman, 1998; Soler et al., 1999). Estudios centrados en las tasas de crecimiento de los pollos sí han encontrado un coste energético (Kilner, 2001; Rodríguez-Gironés et al., 2001b), pero otras investigaciones han fracasado en encontrar dicho coste (Rodríguez-Gironés et al., 2001b; Leonard et al., 2003). Un tercer coste es relativo a la eficacia biológica inclusiva (McCarty, 1997). En este respecto, el nivel de petición debe ser menor conforme mayor es la relación de parentesco entre los miembros de la familia (Godfray, 1995b; Reeve, 1997; Johnstone, 1999; Price et al., 2002). Efectivamente, estudios comparativos han encontrado que el nivel de las llamadas de petición y la intensidad del color de la boca de los pollos (atractivo para los

padres) son menores en especies con bajos niveles de jóvenes fecundados fuera de la pareja (Briskie et al., 1994; Kilner, 1999). En resumen, los estudios apoyan la existencia de costes asociados al comportamiento de petición, pero no aclaran la importancia relativa de los distintos tipos de costes propuestos.

Los modelos de competición entre hermanos (revisados en Mock & Parker, 1997) asumen que los padres reparten el alimento pasivamente entre la descendencia. Esta es su gran diferencia con los modelos de señalización honesta. Según estos modelos, los pollos solicitan alimento más y más fuerte en una carrera de armamentos con sus hermanos. Al igual que en el modelo anterior, los pollos solicitarán alimento más y más intensamente hasta que los beneficios del comportamiento de petición igualen los costes asociados a la petición. Podría pensarse que la diferencia con el modelo de señalización honesta es que, según estos modelos, el reparto del alimento no se realizaría según la necesidad de los pollos, sino según su capacidad competitiva, beneficiando a los pollos que son mejores competidores. Sin embargo, los pollos más necesitados invertirán más en la solicitud de alimento (Rodríguez-Gironés et al., 2001a; Parker et al., 2002a; Royle et al., 2002), por lo que las predicciones son similares para ambos tipos de modelos. Además, algunos modelos predicen que los padres pueden maximizar su eficacia biológica si alimentan a los pollos pasivamente según su nivel competitivo (Bonabeau et al., 1998).

OBJETIVOS

Uno de los primeros objetivos de esta tesis es examinar las normas de reparto del alimento en especies para las que los conocimientos sobre este tema eran escasos: el alzacola (*Cercotrichas galactotes*) (Capítulo I), la urraca (*Pica pica*) (Capítulo III) y el gorrión común (*Passer domesticus*) (Capítulo V). Es importante acumular información sobre el máximo número de especies posibles con el fin último de realizar estudios comparativos o meta-análisis que ayuden a testar hipótesis sobre las relaciones paterno-filiares. La variabilidad que presentan las relaciones paterno-filiares es enorme, y sólo mediante estudios comparativos pueden conocerse mejor las causas ecológicas que han propiciado esa variabilidad. Una de las principales explicaciones para esta variabilidad

radica en las estrategias reproductivas de las aves. En algunas aves (reductoras de nidada), es frecuente que los pollos nazcan con una asincronía de eclosión. Esto genera dos tipos de pollos en la nidada, unos pollos “principales”, con gran valor para los padres, y otros pollos “marginales”, que usualmente son los últimos en nacer, y morirán por inanición en caso de que ocurra la reducción de nidada (Magrath, 1989; Forbes et al., 1997; Schwabl et al., 1997). En cambio, en otras especies de aves (ajustadoras de puesta), todos los pollos que nacen suelen sobrevivir hasta abandonar el nido. Es predecible que en este último grupo de especies los padres repartirán el alimento equitativamente entre todos los pollos, mientras que en las aves con reducción de nidada, los padres deben alimentar preferentemente a los pollos de mayor tamaño (Soler, 2001). El conocimiento del comportamiento de reparto del alimento en un buen número de especies sería necesario para testar esta predicción en un estudio comparativo. En esta tesis se analiza el comportamiento de reparto del alimento en dos especies con reducción de nidada (la urraca y el gorrión común) y una ajustadora de puesta (el alzacola), para las que este conocimiento no existía.

Por otro lado, muchos estudios han encontrado diferencias entre machos y hembras en sus normas de reparto del alimento (revisiones en Slagsvold, 1997; Lessells, 2002). En algunas especies la hembra ceba preferentemente al pollo más pequeño (Gottlander, 1987; Leonard & Horn, 1996; véase Westneat et al. [1995] para el caso contrario). Gowaty & Droge (1991), incluso, mostraron en el azulejo oriental (*Sialia sialis*) que los machos ceban preferentemente a los pollos hembra. Recientes estudios han encontrado diferencias más sutiles entre machos y hembras en sus normas de reparto del alimento. Kilner (2002a) mostró que los machos de canario (*Serinus canaria*) repartían el alimento según la altura mostrada por los pollos al pedir, mientras que las hembras utilizaban tanto la altura como la intensidad de petición. Whittingham et al. (2003) encontraron en la golondrina bicolor (*Tachycineta bicolor*) que tanto los machos como las hembras alimentaban a los pollos según la proximidad relativa y la latencia de petición, pero las hembras cebaban a pollos relativamente más lejos y que pedían relativamente más tarde que los pollos cebados por los machos. Estas diferencias pueden deberse a diferencias en el comportamiento de reparto del alimento por parte de machos y hembras, pero también pueden ser propiciadas por diferentes comportamientos de los pollos. Kölliker et al. (1998) mostraron en el carbonero común

(*Parus major*) que los pollos más hambrientos solicitaban alimento preferentemente a la madre. En esta tesis contribuimos a la literatura existente analizando las diferencias en el comportamiento de ceba entre machos y hembras en el alzacola y en la urraca.

Otro aspecto de interés es referente al parasitismo de cría interespecífico. El alzacola es una especie parasitada por una raza de cuco (*Cuculus canorus*) (Álvarez, 1994; Palomino, 1997), y la urraca es el principal hospedador en Europa del críalo (*Clamator glandarius*) (Soler, 1990). El estudio de las normas de reparto del alimento en estas especies hospedadoras es importante para comprender la evolución de las estrategias reproductivas de estas aves parásitas (Redondo, 1993; Soler, 2002b).

Por otro lado, en el capítulo II se utiliza el alzacola como especie modelo en un estudio sobre el conflicto sexual. En este capítulo se realiza un clásico experimento de retirada del macho y se examina la respuesta por parte de la hembra. Los modelos sobre el efecto del conflicto sexual sobre los cuidados parentales predicen que la hembra debe compensar sólo parcialmente la falta de alimento ocasionada por la retirada del macho (Houston et al., 2005). En este capítulo se examina esta predicción de los modelos en una respuesta a corto plazo por parte de la hembra, pero además, se examina si la hembra varía sus normas de reparto del alimento como respuesta al tratamiento. Es predecible que, ante la disminución de alimento disponible para los pollos tras la retirada experimental del macho, la hembra debe alimentar preferentemente al pollo de mayor tamaño (con mayor valor reproductivo), para favorecer la reducción de nidada (Davis et al., 1999). Sin embargo, es posible que en especies ajustadoras de puesta la hembra deba compensar totalmente por la falta de ayuda por parte del macho. Hasta ahora, tan sólo otro estudio ha analizado este aspecto (Smiseth et al., 2003a).

En el capítulo IV se profundiza en la relación entre las normas de reparto del alimento por parte de los hospedadores y las estrategias utilizadas por los parásitos de cría. Puesto que la urraca alimenta preferentemente al pollo de mayor tamaño (p.e., Redondo, 1993), sería difícil comprender cómo el críalo, de menor tamaño que la urraca, puede tener éxito al parasitar a esta especie. El eclosionar antes que los pollos del hospedador proporcionaría al pollo de críalo la ventaja suficiente para conseguir con éxito el alimento necesario para sobrevivir. En este capítulo se examina experimentalmente si el críalo se encuentra en desventaja competitiva con los pollos de urraca cuando es de menor tamaño que ellos. Aunque esto se ha comprobado en otros

estudios (Redondo, 1993; Soler et al., 1995a), este es el primer trabajo que analiza cómo las normas de reparto del alimento de la urraca y el comportamiento de petición de los pollos determinan este resultado.

COMENTARIO ADICIONAL

Es usual en las tesis doctorales incluir un capítulo de métodos generales. En esta tesis doctoral no se incluye ya que, debido a la amplitud del tema tratado, la tesis es muy heterodoxa, tanto por la metodología empleada, característica de cada cuestión concreta, como por las especies tratadas, hasta un total de cuatro. Cada capítulo incluye un detallado apartado para la metodología.

CAPÍTULO I

Frecuencia de ceba y normas de reparto del alimento en el alzacola (*Cercotrichas galactotes*)



"No es que dispongamos de poco tiempo, es que perdemos mucho"

Séneca

CAPÍTULO I

FRECUENCIA DE CEBA Y NORMAS DE REPARTO DEL ALIMENTO EN EL ALZACOLA (*CERCOTRICHAS GALACTOTES*)

RESUMEN

La hipótesis de la reducción de nidada adaptativa sugiere que la reducción de nidada es una estrategia mediante la cual, ante situaciones en las que el alimento es escaso, los padres pueden hacer frente a las demandas de la nidada gracias a la muerte de los pollos de menor tamaño. De acuerdo con esta visión, es predecible que, en especies donde ocurre reducción de nidada, los padres deben entregar el alimento preferentemente a los pollos de mayor tamaño para que la reducción de nidada sea efectiva. En cambio, en las especies donde no existe reducción de nidada, los padres deben repartir el alimento equitativamente entre todos los pollos de su nidada. El alzacola (*Cercotrichas galactotes*) es un ejemplo de ave ajustadora de puesta en la que no suele haber reducción de nidada, ya que todos los pollos suelen sobrevivir hasta abandonar el nido. En este estudio se analiza el comportamiento de reparto del alimento por esta ave entre su descendencia. El comportamiento de petición de los pollos pareció reflejar su nivel de necesidad. Los padres transportaron alimento al nido y lo repartieron entre la nidada según el comportamiento de petición de los pollos, aunque hubo sutiles diferencias entre machos y hembras. No obstante, en contra de lo predicho, los pollos de mayor tamaño lograron una mayor proporción del alimento. Esto se debió a que estos pollos solicitaron alimento más cerca de los padres. Este resultado es contraintuitivo, puesto que todos los pollos suelen abandonar el nido aproximadamente con el mismo peso. Una posibilidad es que los pollos pequeños aumentaran su tasa de crecimiento más adelante durante el desarrollo, alcanzando en tamaño a los mayores.

INTRODUCCIÓN

La hipótesis del conflicto paterno-filial establece que, debido a las diferencias genéticas que hay entre hermanos y entre padres e hijos, los descendientes solicitarán una inversión parental mayor de la que es óptimo realizar por los padres (Trivers, 1974; Lazarus & Inglis, 1986; Clutton-Brock, 1991; Mock & Parker, 1997). El conflicto paterno-filial intranidada (Macnair & Parker, 1979; Mock & Parker, 1997) establece que, mientras cada hijo solicitará una cantidad del reparto mayor para sí mismo de la que reciben sus hermanos, los padres tenderán a repartir el alimento de forma que maximicen su eficacia biológica (por ejemplo, repartiendo el alimento equitativamente entre todos los hijos, o teniendo preferencias por alimentar a un determinado descendiente [Soler, 2001]). Estos conflictos de intereses entre hermanos y entre padres e hijos se pueden resolver si los descendientes señalan de forma honesta su nivel de necesidad a los padres, lo que ocurre gracias a los límites impuestos por los costes del comportamiento petitorio. Entonces, los padres repartirán el alimento de forma óptima entre la descendencia según su necesidad (Godfray 1991, 1995b; Rodríguez-Gironés et al., 1996). Por otro lado, la fuerte competencia entre los hermanos puede afectar a la forma en que el alimento se reparte entre la prole (Mock & Parker, 1997). En esta competencia, los hijos de mayor tamaño tendrán una ventaja competitiva, lo que explicaría por qué obtienen un mayor reparto del alimento (Schwabl et al., 1997; Smiseth et al., 1998; Cotton et al., 1999).

Las aves constituyen un buen modelo para estudiar empíricamente estos aspectos teóricos sobre la comunicación paterno-filial, ya que, en ocasiones, existe una jerarquía de tamaño entre los pollos. Esta jerarquía de tamaño suele producirse por la asincronía de eclosión, propiciada normalmente por los patrones de incubación de los padres (Magrath, 1990; Stenning, 1996). Esta jerarquía de tamaño puede ser adaptativa al facilitar la reducción de nidada (Lack, 1968; Magrath, 1989, 1990; Stenning, 1996). En situaciones de escasez de alimento, los pollos que mueren son los más pequeños, lo que permite la supervivencia de los más grandes, que poseen el mayor valor reproductivo (Magrath, 1989; Forbes et al., 2001). Para que la reducción de nidada ocurra de forma óptima, con la mínima pérdida de recursos por parte de los padres, es predecible que, en especies en las que es frecuente la reducción de nidada (especies

reductoras) los padres deben cebar preferentemente a los pollos de mayor tamaño, mientras que en especies donde la reducción de nidada ocurre raramente (especies ajustadoras del tamaño de puesta) los padres deben cebar por igual a toda la nidada (Soler, 2001). En varias especies reductoras se ha mostrado que los padres ceban preferentemente a los pollos de mayor tamaño, a pesar incluso de pedir alimento a una tasa menor que los pollos más pequeños (Rydén & Bengtsson, 1980; Ostreiher, 1997; Smiseth et al., 1998, 2003a; Cotton et al., 1999).

En el presente trabajo se estudia cómo los adultos de alzacola (*Cercothrichas galactotes*) determinan su tasa de cebas y reparten el alimento entre los pollos de la nidada, en función de su comportamiento petitorio. El alzacola es un pequeño paseriforme de unos 15 centímetros de tamaño que nidifica en nidos abiertos situados en arbustos (Harrison, 1991; Cramp, 1998). Su tamaño de puesta es normalmente de 3-4 huevos. Se trata de un ave sin aparente reducción de nidada, ya que en prácticamente el 100% de los nidos exitosos (en los que vuela al menos un pollo) suelen volar todos los pollos (Palomino, 1997). A pesar de ser un ave no reductora, cuando los pollos son pequeños existe una jerarquía de tamaño en la nidada. En los nidos utilizados en este estudio, con pollos de entre 7 y 9 días de edad, el coeficiente de variación de peso de los pollos dentro de la nidada fue de un $8,7 \pm 4,9$ %, con un rango de 3,4 a 19,3 % (n = 10 nidos). Por tanto, se predice que los padres deben repartir el alimento por igual entre toda la nidada, a pesar de esta jerarquía de tamaño entre los pollos (Soler, 2001).

En algunas especies se ha comprobado que los machos alimentan preferentemente a los pollos más grandes, mientras que las hembras alimentan a los más pequeños (Gottlander, 1987; Leonard & Horn, 1996). Esto puede provocar que, aunque algún miembro de la pareja alimente preferentemente a los pollos de mayor tamaño, en conjunto, todos los pollos reciban la misma cantidad de alimento. Por este motivo se analiza si existen diferencias entre sexos en su comportamiento de reparto del alimento.

El estudio del comportamiento del reparto del alimento en el alzacola tiene un interés añadido en relación con el parasitismo de cría obligado. Los parásitos de cría obligados pueden agruparse en dos categorías: aquellos que expulsan o matan a los pollos hospedadores (p.e., el cuco común, *Cuculus canorus*), y aquellos que no expulsan a los pollos hospedadores y compiten con ellos en el nido por el alimento aportado por los adultos (p.e., el críalo, *Clamator glandarius*) (revisión en Payne, 1997; Davies,

2000). Según Soler (2002b), la estrategia empleada por los parásitos puede tener una estrecha relación con el comportamiento de reparto de las cebas de los hospedadores. El comportamiento de expulsión de los huevos o pollos del hospedador habría evolucionado en el cuco al parasitar a especies en las que raramente hay reducción de nidada. Esto es porque en estas especies los padres repartirán el alimento equitativamente entre los pollos de la nidada independientemente de su tamaño. Por tanto, si el cuco tuviera que competir con los pollos hospedadores no conseguiría la elevada proporción del alimento que necesita para sobrevivir (Soler, 2002b). La población de alzacola estudiada es parasitada por el cuco (Álvarez, 1994; Palomino, 1997), por lo que, la relación entre la estrategia reproductora de esta especie y su comportamiento de reparto del alimento, explicarían la estrategia de parasitación empleada por el cuco.

Los principales objetivos de este estudio son: (1) Analizar cómo afecta el comportamiento de petición de los pollos al comportamiento de reparto del alimento y a la tasa de cebas de los padres. (2) Testar la hipótesis de Soler (2001), según la cual, el alzacola, al ser una especie ajustadora de puesta, debe repartir el alimento por igual entre toda la nidada. (3) En este estudio, además, se examina si existen diferencias entre el macho y la hembra en las normas de reparto del alimento.

METODOLOGÍA

GRABACIÓN DE LOS NIDOS

El estudio se realizó entre el 24 de junio y el 11 de agosto de 1994 en un área agrícola destinada al cultivo de viñedos en el municipio de Los Palacios y Villafranca, suroeste de España (37° 9' N, 5° 56' O). Los nidos de alzacola se encontraban principalmente sobre las cepas de viñedo, hábitat preferido por esta especie (López, 1983). Los nidos eran revisados periódicamente desde el comienzo del periodo reproductor, por lo que se conocía exactamente la edad de los pollos.

Se filmaron 10 nidos, con un tamaño de nidada de 3 en 8 nidos y de 4 en 2 nidos. Los pollos filmados tenían entre 7 y 9 días de edad. El peso medio de los pollos en los nidos grabados osciló entre 17,5 y 23,0 gramos. Las filmaciones duraron

aproximadamente 120 minutos. En el proceso de filmación la videocámara se colocó cerca del nido (entre 0,5 y un metro de distancia) para conseguir filmar los detalles necesarios para el estudio. Antes de comenzar la filmación, cada pollo fue marcado con pintura no tóxica en el pico para facilitar su identificación individual. Los pollos se pesaron con una balanza de precisión de campo (precisión de 0,1 gramos). La filmación no pareció perturbar el comportamiento de los padres, que reanudaron la actividad de alimentar la nidada nada más abandonar los investigadores las proximidades del nido. Aunque no existe un aparente dimorfismo sexual en esta especie, se conocía el sexo de los padres ya que previamente habían sido anillados con anillas de colores, y se había identificado el sexo de las aves mediante la placa incubatriz y el comportamiento de canto.

ANÁLISIS DE LAS GRABACIONES

Las grabaciones fueron posteriormente analizadas con un equipo de reproducción que permitía observar las imágenes fotograma a fotograma. Cuando un evento de ceba ocurría, la grabación era examinada en detalle. Se intentó determinar el tipo de presa llevada al nido por los padres cuando fue posible. El tamaño de las presas se estimó asignando el valor 1 para presas de menor tamaño que el pico del alzacola, 2 para presas de igual tamaño que el pico, y 3 para presas de mayor tamaño que el pico. El volumen de comida total se calculó como la sumatoria del número de cebas de un tamaño dado por el tamaño de dichas presas. Para examinar la influencia del comportamiento de petición de la nidada sobre la tasa de cebas se contó el número de pollos que estuvieron pidiendo en cada evento de ceba. Se asume que cuantos más pollos piden en la nidada mayor es el nivel de petición de la nidada completa (Kilner & Davies, 1999).

Para examinar los factores del comportamiento de los pollos que afectaron a la decisión de reparto del alimento por los padres, cuando un evento de ceba ocurrió, se asignó un valor a cada pollo que solicitó alimento para cada una de las siguientes variables:

1) Latencia, u orden relativo de petición (en adelante "orden"): se anotó el orden en que cada pollo comenzaba a pedir tras la llegada de los padres, o la emisión de una

llamada de ceba, que los adultos a veces realizan poco antes de posarse sobre el nido. Según esto, el pollo con latencia 1 fue el primero en pedir, 2 el segundo, etc.

2) Posición relativa en el nido respecto al adulto (en adelante "posición"): se consideró el orden de distancia del pico de los pollos que estaban pidiendo hasta el pico de los padres. El pollo en posición 1 fue el más próximo a los padres en el momento de solicitar alimento, el pollo 2 el segundo, etc. Incluso en especies con nidos abiertos como el alzacola se ha mostrado que la proximidad a los padres es importante para la obtención del alimento (p.e., Ostreiher, 1997; Kilner, 2002a).

3) Intensidad relativa de petición (en adelante "intensidad"): se creó un orden de intensidad de petición en la nidada. Para ello se consideró la intensidad de petición de forma similar a lo descrito en otros trabajos (p.e., Redondo & Castro, 1992a), en orden creciente de intensidad, desde petición abriendo la boca con las patas flexionadas, hasta petición con las patas y cuello totalmente estirados, emitiendo llamadas y batiendo las alas. Para crear el orden de intensidad se asumió un continuo en la intensidad de petición. Cuando dos o más pollos pedían en una categoría igual de petición se examinó detenidamente la grabación para discernir cual de ellos mostraba mayor intensidad (por ejemplo, batía más fuerte las alas o estiraba un poco más el cuerpo), o se consideró pidiendo a mayor intensidad al pollo que mostraba mayor actividad, es decir, mayor nivel de movimiento (Rydén & Bengtsson, 1980). De esta forma, el pollo con intensidad de petición 1 fue el que solicitó alimento de forma más activa.

4) Altura relativa de las cabezas (en adelante "altura"): se consideró el orden de altura relativa de las cabezas de los pollos. El pollo con altura 1 fue el que tuvo la cabeza más alta en relación con sus compañeros de nido.

Debido a que los tamaños de nidada fueron diferentes, todas las variables de petición se estandarizaron en relación al tamaño de pollada mediante la fórmula: $(\text{valor} - 1) / (\text{tamaño de nidada} - 1)$. Esta fórmula permite tener valores comprendidos entre 0 y 1, de forma que los valores más próximos a 0 corresponden a los pollos de, por ejemplo, menor latencia relativa, posición más cercana a los padres en relación a sus compañeros de nido, mayor intensidad de petición relativa, y mayor altura de las cabezas relativa, según la variable a la que se refieran los datos. Debe tenerse en cuenta que las variables están expresadas en forma de orden relativo, y no de valores absolutos, por lo que el

valor recogido para un pollo en un nido y en un evento de ceba determinado no es independiente de los valores de sus hermanos.

Se calculó el tiempo que cada pollo estuvo sin comer (tiempo desde la última vez que fue alimentado) a través de las grabaciones. A partir del tiempo que los pollos llevaban sin comer se estableció un orden de hambre entre los pollos, asumiendo que cuanto más tiempo estuviera sin comer un pollo más hambre tendría. De esta forma, el valor 1 se le dio al pollo que llevaba más tiempo sin comer, y así sucesivamente. Este valor fue estandarizado como se ha descrito arriba para los comportamientos de petición $[(\text{valor} - 1) / (\text{tamaño de nidada} - 1)]$. El orden de peso de los pollos también fue estandarizado de forma similar, aunque en algunos análisis se utiliza el orden de peso no estandarizado (ver abajo).

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Las variables no difirieron estadísticamente de una distribución normal según una prueba de Komogorov-Smirnov. A pesar de ello, el bajo tamaño de muestra (10 nidos), sugiere el uso de estadística no paramétrica (Siegel & Castellan, 1988). En este estudio se realizaron la mayoría de los análisis dos veces, una vez con estadística no paramétrica y después con estadística paramétrica siguiendo a Sokal & Rohlf (1995). Los resultados para los tests fueron prácticamente idénticos, pero, por simplicidad, sólo se presentan los análisis paramétricos. Los valores son dados como la media \pm la desviación típica o como porcentajes. Para evitar pseudorreplicación (Hurlbert, 1984), usualmente, cada nido fue utilizado como unidad estadística. Para ello, se utilizaron los valores medios de cada nido. Cuando se empleó un Modelo General Lineal (GLM) con la ceba como unidad estadística, la variable "nido" fue introducida como factor aleatorio, controlando así por la varianza entre nidos. En este caso se utilizaron modelos con una suma de cuadrados de tipo III. Se utilizó el programa Statistica (Statsoft, 2001) para la mayoría de los análisis. En este estudio no se emplea la corrección de Bonferroni para múltiples tests, ya que el bajo tamaño de muestra hace que la potencia estadística de las pruebas estadísticas sea baja, y la corrección de Bonferroni, al ser muy restrictiva, puede provocar la existencia de errores estadísticos de tipo II (Moran, 2003; Nakagawa, 2004).

En los análisis que implican comparaciones entre macho y hembra dentro de cada nido (tasa de cebas, niveles de petición promedio de los pollos cebados, etc...) se utilizó la prueba pareada de la t, con los valores medios de cada nido para cada sexo. Cuando se comparan las variables de petición de los pollos cebados y no cebados, así como el orden estandarizado de tiempo que los pollos llevan sin comer, se emplea también el test de la t con los valores medios por nido. Cuando alguna de las variables continuas implicada en la relación obedece a un parámetro del nido, como por ejemplo la tasa de ceba o la cantidad total de alimento llevado al nido, se utiliza la correlación de Pearson. Al comparar las variables de petición y la comida recibida por los pollos según su tamaño se empleó el orden no estandarizado de tamaño de todos los pollos excepto del cuarto pollo en los dos nidos con cuatro pollos. Análisis exploratorios incluyendo el cuarto pollo en los dos nidos con cuatro pollos dieron resultados similares. Las comparaciones de estas variables se realizaron usando un ANOVA de medidas repetidas, que permite una prueba pareada de tres niveles. En las comparaciones de frecuencias se utiliza la chi-cuadrado. En los análisis no se empleó la regresión logística (Monk, 2002), ya que hubo excesiva multicolinealidad entre las variables independientes, lo que impidió que pudiera computarse el test.

RESULTADOS

CANTIDAD Y TIPO DE ALIMENTO LLEVADO AL NIDO

La tasa de cebas de las hembras fue significativamente superior a la de los machos (machos: $5,6 \pm 3,9$ cebas/hora; hembras: $9,0 \pm 5,0$ cebas/hora; t-test pareado, $t_9 = 2,56$; $p = 0,03$). Las hembras también llevaron mayor cantidad de alimento al nido que los machos (machos: $18,6 \pm 13,7$; hembras: $30,4 \pm 17,7$; $t_9 = 3,23$; $p = 0,01$). El tamaño de presa no fue estadísticamente diferente entre los machos y las hembras (machos: $1,52 \pm 0,64$; hembras: $1,77 \pm 0,45$; $t_9 = 1,03$; $p = 0,33$). El tamaño de presa no guardó relación con el tiempo transcurrido desde la ceba anterior ($F_{1, 295} = 1,25$; $p = 0,28$; nido introducido como factor, $F_{9, 295} = 4,74$; $p < 0,001$). La interacción de nido con el tiempo transcurrido desde la ceba anterior no fue significativa ($F_{9, 295} = 0,58$; $p = 0,81$), indicando que la pendiente fue similar (no diferente de 0) para todos los nidos.

Tampoco hubo una relación entre el tamaño de presa y el número de pollos que estaban pidiendo en el nido ($F_{1, 305} = 1,83$; $p = 0,20$; efecto nido, $F_{9, 305} = 1,48$; $p = 0,15$; interacción, $F_{9, 305} = 1,93$; $p = 0,19$).

Respecto al tipo de alimento, de las 325 cebas que se registraron, se pudo identificar el tipo de presa a nivel de orden en 209 (64,3 %). Más de la mitad de las presas identificadas fueron larvas de lepidóptero (el 59,8 %; Tabla 1). Hubo diferencias significativas en la proporción de los distintos tipos de presa llevadas al nido ($\chi^2_7 = 441,30$; $p < 0,001$; Tabla 1). Hubo diferencias significativas entre macho y hembra en la proporción en que llevaron los distintos tipos de presa ($\chi^2_7 = 15,94$; $p < 0,03$; Tabla 1). Los machos llevaron al nido un mayor porcentaje de larvas, heterópteros y coleópteros que las hembras, que llevaron en mayor proporción otro tipo de presas (Tabla 1).

Tabla 1

Tipos de presa llevados al nido por el macho y la hembra, y en total. Entre paréntesis el porcentaje. Los totales no coinciden con la suma entre machos y hembras porque en algunos casos no se pudo identificar el sexo del progenitor.

Tipo de presa	Total	Macho	Hembra
Larvas	125 (59,8)	55 (69,6)	66 (53,2)
Ortópteros	28 (13,4)	9 (11,4)	19 (15,3)
Himenópteros	13 (6,2)	2 (2,5)	11 (8,9)
Heterópteros	10 (4,8)	4 (5,1)	5 (4,0)
Lepidópteros	6 (2,9)	0 (0,0)	6 (4,8)
Coleópteros	5 (2,4)	4 (5,1)	1 (0,8)
Otros	13 (6,2)	4 (5,1)	9 (7,3)
Uvas	9 (4,3)	1 (1,3)	7 (5,6)
TOTAL	209 (100)	79 (100)	124 (100)

INFLUENCIA DEL NÚMERO DE POLLOS QUE PIDEN SOBRE LA TASA DE CEBAS

Cuanto más pollos pidieron en un evento de ceba, menos tiempo tardaron los padres en traer una nueva presa al nido (efecto del número de pollos pidiendo: $F_{1, 295} = 9,14$; $p = 0,01$; $\beta = -0,15$; efecto nido, $F_{9, 295} = 3,96$; $p < 0,001$; interacción, $F_{9, 295} = 1,59$; $p = 0,12$). Como consecuencia de esto, existió una correlación positiva entre el número de pollos promedio pidiendo en cada nido y la tasa total de cebas ($r = 0,75$; $p = 0,01$; $n = 10$). La cantidad de alimento total llevada al nido tendió a correlacionarse de forma no significativa con el número de pollos pidiendo ($r = 0,53$; $p = 0,11$; $n = 10$). El número de pollos pidiendo en el nido tuvo un fuerte efecto sobre la tasa de cebas de la hembra ($r = 0,79$; $p < 0,01$; $n = 10$), y sobre la cantidad de alimento llevado al nido por la hembra ($r = 0,64$; $p < 0,05$; $n = 10$), mientras que no tuvo un efecto significativo sobre el comportamiento de ceba del macho (tasa de cebas: $r = 0,48$; $p = 0,16$; cantidad de alimento: $r = 0,32$; $p = 0,37$; $n = 10$). Esto sugiere que la hembra tiene una mayor capacidad de respuesta ante las necesidades de la nidada.

INFLUENCIA DEL COMPORTAMIENTO PETITORIO SOBRE EL REPARTO DE CEBAS

Los pollos que recibieron ceba estuvieron, en promedio, más cerca de los padres, pidieron antes que sus hermanos no cebados, con mayor intensidad y alcanzaron mayor altura relativa (para las cuatro variables, t-test pareado, $t_9 > 5,0$ para todos los casos; $p < 0,001$; Figura 3). Para eliminar un posible efecto del tamaño relativo de los pollos sobre la probabilidad de ser cebados, se comparó el comportamiento petitorio de un pollo elegido al azar, cuando conseguía alimento y cuando no era cebado. Cuando el pollo fue cebado estuvo más cerca de los padres, pidió antes y a mayor intensidad, y alcanzó mayor altura que cuando no fue cebado (t-test pareado, $t_9 > 5,0$; $p < 0,001$; Figura 4).

INFLUENCIA DEL TAMAÑO SOBRE EL REPARTO DEL ALIMENTO

La tasa de cebas recibida por los pollos difirió estadísticamente según el tamaño relativo de los pollos, con los pollos de mayor tamaño recibiendo más alimento (ANOVA de medidas repetidas, componente dentro de sujetos; $F_{2, 18} = 8,26$; $p < 0,003$; Figura 5a). La cantidad de alimento total recibida por los pollos también difirió

significativamente según el tamaño relativo en la misma dirección ($F_{2, 18} = 5,24$; $p < 0,02$; Figura 5b). Por tanto, los pollos de mayor peso consiguieron mayor cantidad de alimento que los pollos más pequeños. Los valores para las cuatro variables de petición que tuvieron los pollos cuando fueron alimentados no difirieron según su tamaño relativo (para las cuatro variables, $F_{2, 18} < 2,00$; $p > 0,15$). Esto sugiere que no hubo una preferencia de los padres por los pollos de mayor tamaño. En cambio, los pollos de mayor tamaño estuvieron un mayor número de veces en la posición más cercana a los padres ($F_{2, 18} = 6,55$; $p < 0,01$; Figura 6a), y tendieron a pedir antes, con mayor intensidad y a alcanzar mayor altura, aunque las diferencias no fueron significativas (para estas tres variables, $F_{2, 18} < 2,30$; $p > 0,10$; Figuras 6b-d).

Figura 3

Orden promedio relativo estandarizado de las cuatro variables de petición medidas y del tiempo que estuvieron sin comer, de los pollos cebados (blanco) y de los pollos que solicitaron alimento pero no fueron cebados (gris). Las líneas indican la desviación típica.

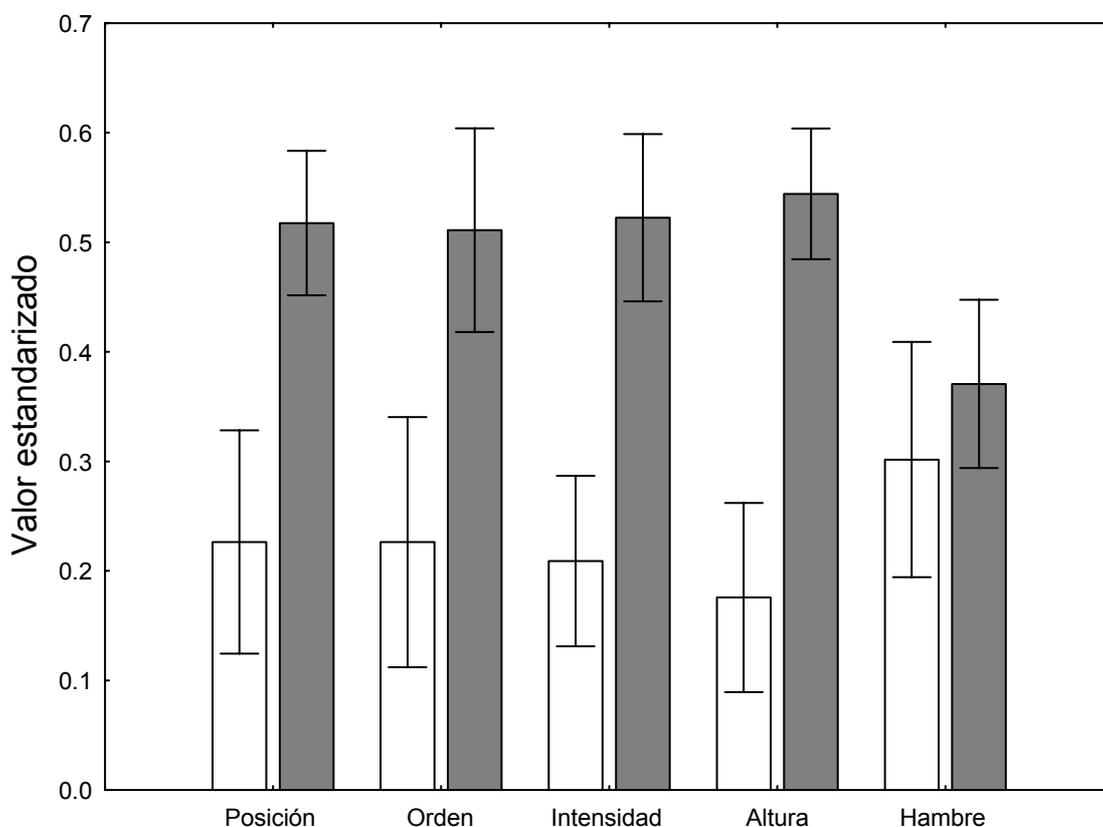
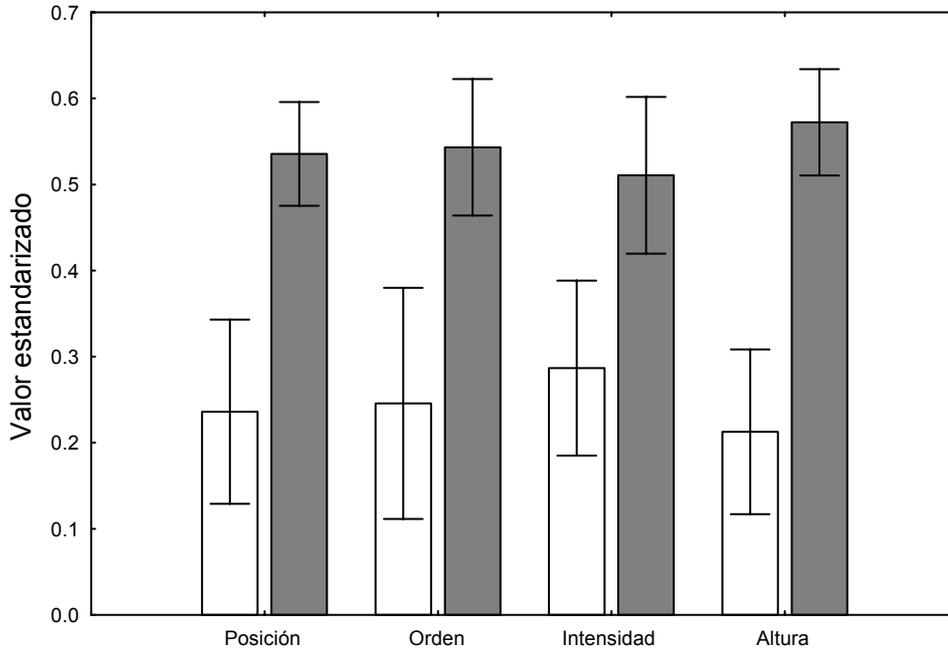


Figura 4

Orden promedio relativo estandarizado de las cuatro variables de petición medidas, de un pollo elegido al azar cuando es alimentado (blanco) y cuando solicitó alimento pero no fue cebado (gris). Las líneas indican la desviación típica.



INFLUENCIA DEL HAMBRE SOBRE EL NIVEL DE PETICIÓN Y EL REPARTO DE CEBAS

El tiempo que los pollos llevaban sin comer no tuvo un efecto significativo sobre la probabilidad de ser cebados (orden promedio de hambre (tiempo sin comer) de los pollos cebados: $0,30 \pm 0,11$; de los pollos no cebados: $0,37 \pm 0,08$; t-test pareado, $t_9 = 1,53$; $p = 0,16$). Sin embargo, cuanto más tiempo llevaba un pollo elegido al azar en cada nido sin comer, menor fue el índice de intensidad de petición relativa de ese pollo ($F_{1, 259} = 8,57$; $p < 0,005$; $\beta = -0,20$; nido, $F_{9, 259} = 3,48$; $p < 0,001$; interacción, $F_{9, 259} = 0,22$; $p = 0,99$). En cambio, el tiempo sin comer no afectó de forma significativa a la posición relativa, el orden de petición y la altura relativa de las cabezas ($F_{1, 259} < 1,5$; $p > 0,20$; efecto nido, $F_{9, 259} > 4,5$; $p < 0,001$; interacción, $F_{9, 259} \leq 1,5$; $p > 0,10$). Esto sugiere que cuanto más tiempo lleva un pollo sin ser alimentado, más incrementa su intensidad de petición relativa, pero no afecta al resto de las variables consideradas, siempre como relativas al comportamiento de sus hermanos.

Figura 5

A) Tasa de cebas promedio recibidas por los pollos según su tamaño. B) Cantidad total de alimento recibido por los pollos según su tamaño. Las líneas indican la desviación típica.

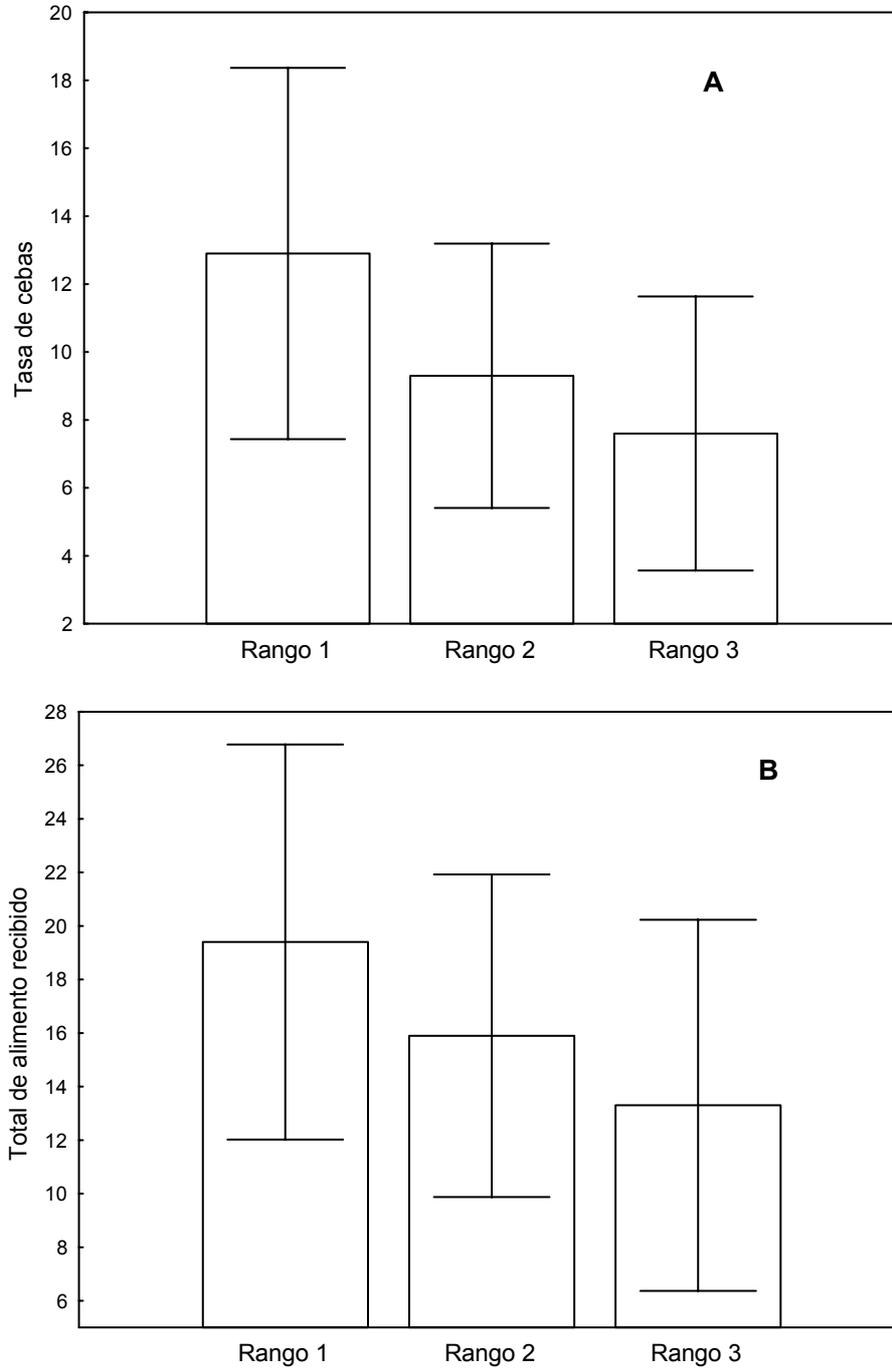
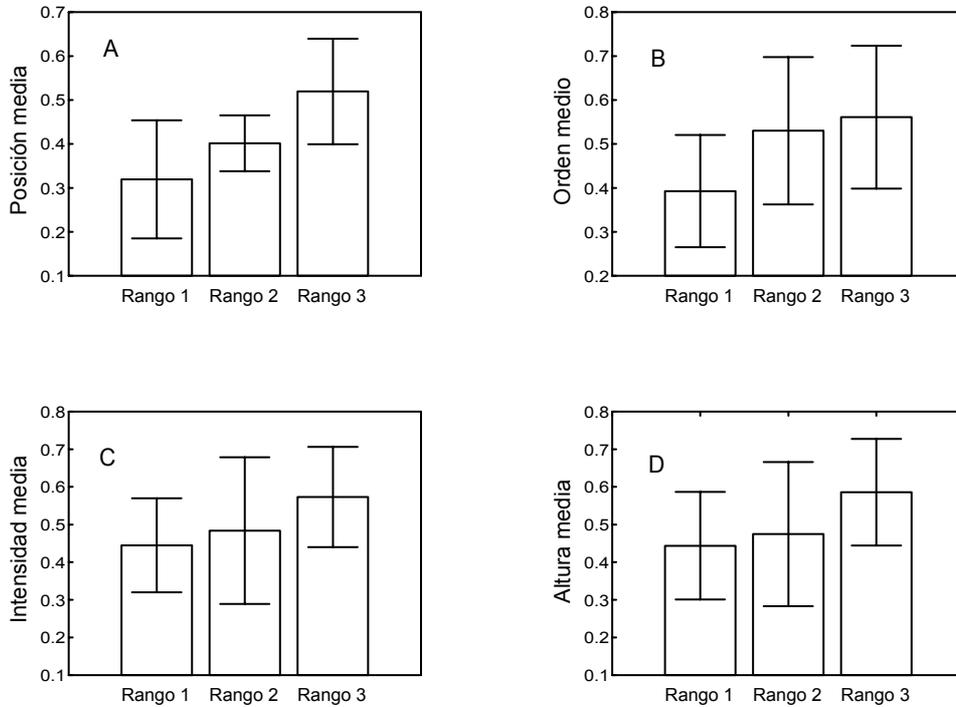


Figura 6

Media de A) posición, B) orden de petición, C) intensidad y D) altura relativa, de los pollos en función de su rango de tamaño. Las líneas indican la desviación típica.



Para comprobar si los pollos reducen sus niveles de petición al estar saciados se compararon las medias por nidos de esas variables para los pollos alimentados con las medias de las variables de petición en la ceba siguiente. Las cuatro variables (posición relativa, orden de petición, intensidad relativa y altura relativa) tuvieron valores estandarizados mayores en la ceba siguiente a aquella en la que fueron cebados los pollos (t-test pareado, para las cuatro variables, $t_9 < 5,0$; $p < 0,001$; Figura 7), lo que indica que los pollos disminuyeron su nivel de petición al estar saciados.

DIFERENCIAS SEXUALES EN EL COMPORTAMIENTO DE CEBAS

El valor promedio de las variables de petición de los pollos a los que cebó la hembra tendió a ser más alto que el de los pollos a los que cebó el macho (Figura 8), pero las diferencias sólo fueron significativas para el caso de la posición (t-test pareado, $t_9 = 2,66$; $p < 0,03$; para las demás variables $p > 0,05$). Es decir, la hembra tendió a

cebar a pollos más alejados de ella que el macho. No obstante, no hubo evidencias de que la hembra cebara preferentemente a los pollos más pequeños ($t_9 = 0,32$; $p = 0,76$; Figura 8). La hembra empleó significativamente más tiempo en el nido que el macho durante las cebas (macho: $14,04 \pm 6,31$ segundos; hembra: $36,80 \pm 30,70$ segundos; test de Wilcoxon, $z = 2,29$; $p = 0,02$; esta variable se alejó considerablemente de la distribución normal).

Figura 7

Valor medio para las cuatro variables de petición de los pollos en las cebas en que reciben alimento (blanco), y en la ceba siguiente (gris). Las líneas indican la desviación típica.

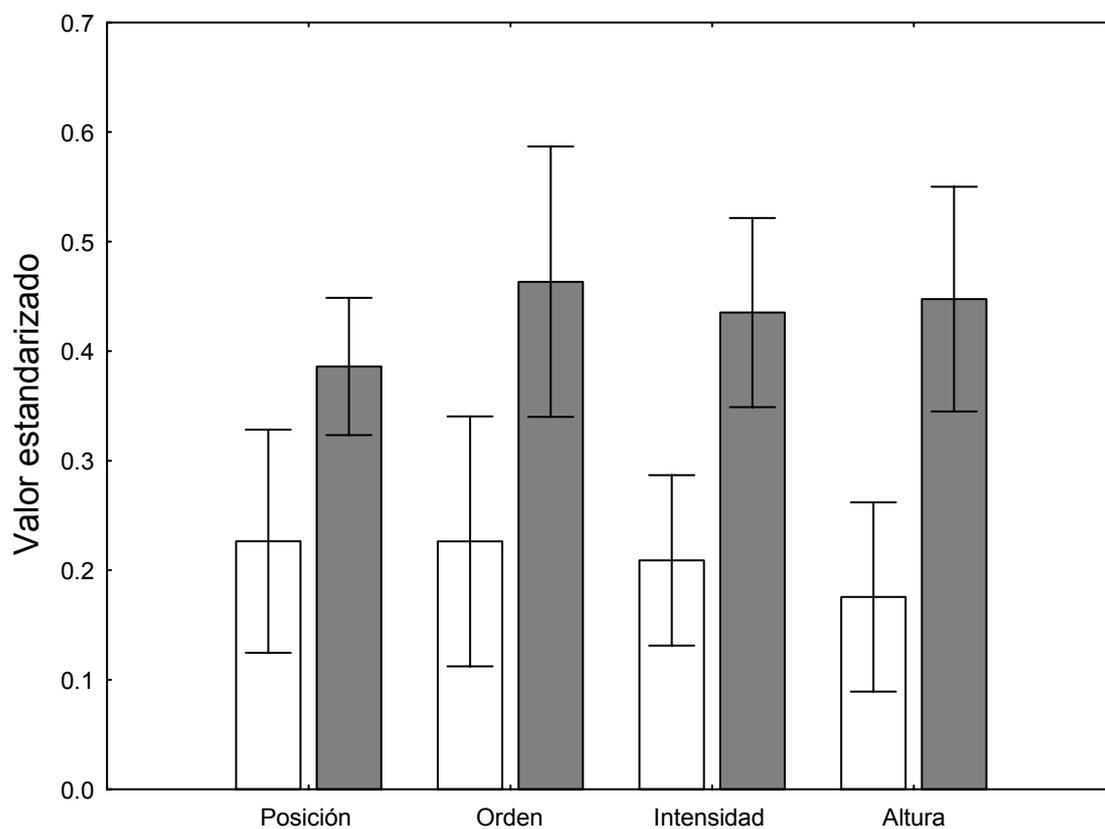
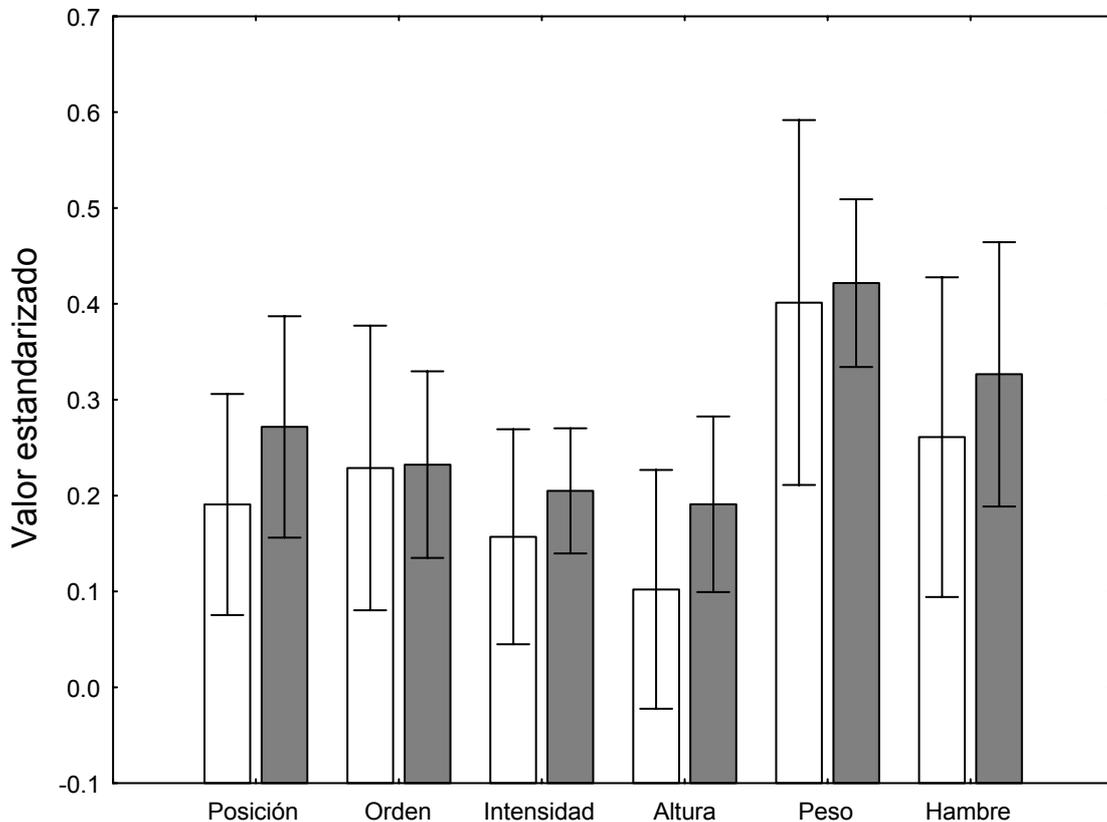


Figura 8

Valor estandarizado promedio de peso, las cuatro variables de petición, y de hambre, medido como orden de tiempo que llevaban sin comer, de los pollos que fueron cebados por el macho (blanco) y por la hembra (gris). Las líneas indican la desviación típica.



DISCUSIÓN

¿ES EL COMPORTAMIENTO DE PETICIÓN UNA SEÑAL DE NECESIDAD?

Los modelos realizados sobre la comunicación paterno-filial en las aves predicen que los pollos indican el hambre que tienen a sus padres mediante su comportamiento de petición (Harper, 1986; Godfray, 1991, 1995b; Kilner & Johnstone, 1997). La relación entre hambre y diversos parámetros de la petición ha sido confirmada en muchos estudios (p.e., Mondloch, 1995; Iacovides & Evans, 1998; Kilner et al., 1999b). En el presente trabajo, los pollos que recibieron alimento disminuyeron la intensidad de petición, la altura alcanzada, la proximidad relativa a los padres y tardaron más en

comenzar a pedir en la ceba siguiente. Además, la intensidad relativa de petición de los pollos aumentó significativamente cuanto más tiempo llevaban sin comer. Sin embargo, el tiempo que llevaban los pollos sin comer no afectó de forma significativa a la posición relativa, el orden de petición y la altura relativa de las cabezas al pedir. Es posible que estas variables, al contrario que la intensidad de petición, se vean muy afectadas por el tamaño relativo de los pollos. Los pollos de mayor tamaño relativo pidieron más cerca de los padres (Figura 6a), lo que está de acuerdo con otros estudios que han mostrado experimentalmente que los pollos más grandes logran aproximarse más a los padres gracias a su mayor corpulencia (Cotton et al., 1999). Además, como es lógico, los pollos más grandes logran mayor altura (Kilner, 2002b). Los pollos más grandes también pueden tener un mejor desarrollo sensorial y locomotor, lo que les permitiría tener una menor latencia (Bengtsson & Rydén, 1981; Leonard & Horn, 2001c). En resumen, los resultados en este trabajo sugieren que los pollos de alzacola indican su nivel de necesidad mediante su nivel de petición, pero el tamaño también puede influir en algunas de las variables de petición consideradas, especialmente, la proximidad a los padres.

¿SE AJUSTA LA RESPUESTA DE LOS PADRES AL COMPORTAMIENTO PETITORIO?

De acuerdo con los modelos realizados, los padres deben modular su tasa de cebas en función de la necesidad de la nidada (Hussell, 1988, 1991; Godfray, 1991; Kölliker et al., 2005), y repartirán las cebas dentro de la nidada en función de la necesidad relativa de los pollos (Godfray, 1995b; Kilner & Johnstone, 1997). Efectivamente, una relación entre el nivel de petición de la nidada y la tasa de cebas ha sido encontrada en otras especies (Bengtsson & Rydén, 1983; Kilner, 1997; Wright, 1998). En el alzacola, la tasa de cebas de los padres se correlacionó positivamente con el número de pollos promedio que estuvieron pidiendo en el nido, una medida de la necesidad de toda la nidada. También, como otros estudios han encontrado (Teather, 1992; Leonard & Horn, 1996; Lichtenstein, 2001), el alimento se repartió entre los pollos de la nidada en función de su comportamiento petitorio, ya que aquellos que pidieron primero, más intensamente, más cerca de los padres y alcanzaron mayor altura, tuvieron mayor probabilidad de ser alimentados (Figuras 3 y 4).

Debido al mayor valor reproductivo de los pollos de mayor tamaño, los padres podrían cebarlos preferentemente (p.e., Smiseth et al., 2003a). En el alzacola, el tamaño de los pollos no afectó al esfuerzo de petición que tuvieron que realizar para ser cebados, como sugiere el hecho de que los valores de petición medidos cuando los pollos fueron alimentados no difirieron significativamente según el orden de tamaño. En el carbonero común (*Parus major*), por ejemplo, los pollos de mayor tamaño tuvieron que hacer un esfuerzo de petición menor para ser alimentados que los pollos pequeños, lo que sugiere que los padres tuvieron una preferencia hacia estos pollos (Rydén & Bengtsson, 1980). Por tanto, en el alzacola, los padres no utilizan el tamaño de los pollos "per se" (o alguna característica correlacionada con el tamaño, como por ejemplo, el tamaño de la boca, Kilner & Davies, 1999) como característica para decidir a qué pollo alimentar, sino sólo su comportamiento de petición. Aun así, los pollos de mayor tamaño lograron un mayor porcentaje de cebas. Esto parece ser debido a su ventaja competitiva, ya que estos pollos lograron solicitar alimento cerca de los padres un mayor número de veces. Otros estudios han mostrado que los pollos de mayor tamaño logran acceder más fácilmente a la proximidad de los padres, lo que les permite obtener más cebas (Kacelnik et al., 1995; Cotton et al., 1999; Ostreiher, 2001). Es decir, los resultados sugieren que los padres tienen una preferencia por cebar a los pollos más próximos, lo que favorece a los pollos de mayor tamaño. Esta podría ser una estrategia por parte de los padres para alimentar a los pollos de mayor valor reproductivo (Bonabeau et al., 1998), pero otros aspectos de la biología del alzacola sugieren que esta explicación es poco probable, ya que la reducción de nidada raramente ocurre en esta especie (Palomino, 1997; ver abajo).

REDUCCIÓN DE NIDADA Y NORMAS DE REPARTO DEL ALIMENTO

Soler (2001) argumenta que el tipo de estrategia reproductora (ajustadores del tamaño de puesta o reductores del número de pollos) tiene una influencia directa sobre los mecanismos de reparto del alimento. En las aves reductoras de nidada usualmente muere al menos un pollo por inanición (reducción de nidada), mientras que en las ajustadoras del tamaño de puesta suelen volar todos los pollos. El alzacola se corresponde a este último grupo (Palomino, 1997). Estas aves ponen un tamaño de puesta equivalente al número de pollos que pueden criar, y, por tanto, es predecible que

repartirán el alimento equitativamente entre toda la nidada (Soler, 2001). Sin embargo, esto no ocurrió. Los pollos de mayor tamaño lograron una mayor cantidad de alimento gracias a su ventaja competitiva (es decir, a su mayor capacidad para monopolizar la proximidad hasta los padres).

Una primera posibilidad es que los padres entreguen alimento suficiente para que toda la nidada sobreviva, a pesar de que los pollos de mayor tamaño lo harían en mejor condición. Esto podría permitir que la nidada volara con una diferencia de tamaño considerable, lo que crearía una mayor variación fenotípica de la que habría si todos los pollos volaran en igual condición. Esto incrementaría las probabilidades de que algún pollo llegue a reproductor en un ambiente variable ("the bet-hedging hatching asynchrony hypothesis", Laaksonen, 2004). Sin embargo, todos los pollos de la misma nidada volaron aproximadamente con el mismo peso (J.J. Palomino, datos sin publicar). Por tanto, esta explicación no es plausible.

Otra posibilidad es que los pollos de menor tamaño alcanzasen a los pollos de mayor tamaño a una edad más tardía. Barba et al. (1993) estudiaron el carbonero común, y detectaron que, aunque las tasas de crecimiento eran mayores para los pollos de mayor tamaño, la asíntota de crecimiento era igual para todos los pollos de una misma nidada independientemente del tamaño, lo que sugiere que los pollos más pequeños o bien morían de inanición, o volaban con el mismo peso que los pollos de mayor tamaño. Royle (2000) encontró para la gaviota sombría (*Larus fuscus*) que los pollos más pequeños en los nidos aumentaban la tasa de crecimiento a partir de los 12 días, existiendo la posibilidad de que alcanzaran en tamaño a los pollos más grandes en caso de haber alimento suficiente. Björklund (1997) cita que las diferencias de tamaño desaparecen en los pollos de herrerillo común (*Parus caeruleus*) cuando crecen. Algo similar podría ocurrir en el alzacola, pero no hay datos suficientes para confirmarlo.

Alternativamente, este resultado puede deberse a un artefacto metodológico. Mientras se pesaron y marcaron los pollos y se colocó la videocámara pudo pasar tiempo suficiente para que los pollos estuvieran hambrientos, en cuyo caso los pollos de mayor tamaño pudieron monopolizar una porción de alimento que en circunstancias normales no monopolizarían (Gottlander, 1987; McRae et al., 1993; Smiseth et al., 2003a). Si esto es así, cabría esperar que conforme avanzan las dos horas de grabación el pollo más pequeño recibirá proporcionalmente más alimento, con lo que se

encontraría una correlación negativa entre el tiempo transcurrido y el orden relativo de peso del pollo cebado. Sin embargo, una tendencia en ese sentido sólo se encontró en 5 nidos (test Binomial, $p > 0,5$), y en ningún caso la correlación difirió significativamente de 0.

COMPORTAMIENTO DE REPARTO DEL ALIMENTO Y PARASITISMO DE CRÍA

Durante el período de estudio la población de alzacola estudiada estaba siendo explotada por el cuco común (Álvarez, 1994; Palomino, 1997). Cuando el cuco parasita un nido, al eclosionar el pollo, éste expulsa del nido todos los pollos o huevos que haya en él. Según Soler (2002b), esta estrategia de parasitación ha evolucionado porque el cuco parasita especies ajustadoras del tamaño de puesta. Puesto que en estas especies los padres repartirían el alimento equitativamente entre todos los pollos de la nidada (ver Introducción), el pollo de cuco debe eliminar toda la competencia para poder conseguir la cantidad de alimento que necesita para sobrevivir con éxito (Soler, 2002b). Sin embargo, aunque el alzacola es un ave ajustadora del tamaño de puesta, los resultados en este estudio muestran que el alimento no se reparte equitativamente entre toda la nidada, teniendo ventaja los pollos de mayor tamaño. La importancia del tamaño relativo en la pollada para conseguir cebas ha sido ampliamente probada, tanto en especies que cuidan de sus propios pollos (McRae et al., 1993; Kacelnik et al., 1995; Price & Ydenberg, 1995; Price et al., 1996; Smiseth et al., 1998; Cotton et al., 1999; Ostreiher, 1997, 1999, 2001), como en los parásitos de cría (Lichstenstein & Sealy, 1998; Lichstenstein, 2001; Redondo & Zúñiga, 2002; Kilner, 2003). Por tanto, si el tamaño fuera la única variable que los adultos tuvieran en cuenta y el cuco no expulsara los huevos del hospedador, gracias a su mayor tamaño, conseguiría un mayor reparto del alimento que los pollos de alzacola. Sin embargo, en un estudio experimental (Martín-Gálvez et al., 2005) en el que colocaron pollos de alzacola y de cuco juntos (aunque en tazas distintas), los alzacolas no cebaron preferentemente al cuco. Estos autores sugirieron que sus resultados podrían ser explicados por dos hipótesis alternativas: (1) el cuco no puede competir con los pollos de alzacola ya que sus señales de petición son inadecuadas; o (2) al ser el alzacola una especie ajustadora de puesta, tiende a repartir el alimento por igual entre toda la nidada. Los resultados en este estudio

no apoyan la segunda posibilidad. Por tanto, parece ser que la necesidad del cuco de expulsar los huevos del hospedador está relacionada con que no es capaz de monopolizar el alimento suficiente para sobrevivir.

DIFERENCIAS ENTRE MACHO Y HEMBRA EN EL COMPORTAMIENTO DE CEBA

Se detectaron diferencias entre el macho y la hembra de alzacola en algunos aspectos del comportamiento de ceba. Las hembras cebaron más a menudo que los machos. Los motivos por los cuales los machos invierten menos en cebar a los pollos pueden ser varios. Por ejemplo, pueden ser seleccionados para invertir menos como consecuencia de una menor relación de parentesco con la nidada debida al riesgo de tener que alimentar a pollos hijos de otros machos (cópulas fuera de la pareja) (Westneat & Sherman, 1993; Queller, 1997). También puede deberse a que el macho realiza otras actividades durante ese momento del ciclo reproductor, como son la defensa del nido (Markman et al., 1995; Woodard & Murphy, 1999; Álvarez, 2000). Aunque no hubo diferencias en el tamaño de las presas llevadas al nido por machos y hembras, el tipo de presa sí fue diferente. La mayor parte de las presas aportadas por machos y hembras fueron larvas de lepidóptero (casi el 60 %), y la diferencia entre sexos se debió a otros tipos de presas adultas (Tabla 1). La tasa de cebas de la hembra, pero no la del macho, incrementó significativamente con la petición de la nidada, lo que sugiere que existen respuestas diferentes entre machos y hembras. Estudios experimentales con otras especies también han encontrado que las hembras, pero no los machos, ajustan la tasa de cebas al nivel de petición de la nidada (p.e., Quillfeldt et al., 2004).

Respecto al reparto de la ceba, las hembras cebaron a pollos relativamente más alejados de ellas que los machos. Whittingham et al. (2003) también encontraron para la golondrina bicolor (*Tachycineta bicolor*) que la hembra ceba a pollos relativamente más alejados de ella que el macho. Otros estudios han encontrado que las hembras ceban preferentemente al pollo más pequeño (Rydén & Bengtsson, 1980; Stamps et al., 1985; Gottlander, 1987; Leonard & Horn, 1996; Krebs et al., 1999; Krebs, 2001, 2002), que suele ser el más alejado de la entrada del nido, pero en el caso del alzacola no hubo evidencias de que la hembra cebara a los pollos más pequeños del nido. Gottlander

(1987) relacionó las diferencias sexuales en el comportamiento de reparto del alimento con los diferentes presupuestos de tiempo entre ambos sexos. Los machos, ocupados en otras actividades como la búsqueda de cópulas fuera de pareja, tenderían a emplear menos tiempo en cebar a los pollos que las hembras, lo que explicaría porqué ceban al pollo más próximo a ellos más a menudo que las hembras (Figura 8). Efectivamente, las hembras emplearon más tiempo en el nido que los machos, y, en concordancia con esta hipótesis, los machos cebaron menos que las hembras.

CAPÍTULO II

Normas de reparto del alimento en el alzacola (*Cercotrichas galactotes*): Desaparición del macho y compensación por parte de la hembra



"No creo en la suerte, creo en el trabajo"

Manuel Fraga

CAPÍTULO II

NORMAS DE REPARTO DEL ALIMENTO EN EL ALZACOLA (*CERCOTRICHAS GALACTOTES*): DESAPARICIÓN DEL MACHO Y COMPENSACIÓN POR PARTE DE LA HEMBRA

RESUMEN

Las aves, ante una situación de escasez de alimento, pueden variar sus normas de reparto de alimento entre la descendencia, favoreciendo al pollo de mayor tamaño y provocando, por tanto, una reducción de nidada. Es conocido que, durante la crianza de los pollos, la retirada experimental del macho provoca una disminución del alimento transportado al nido. En muchas especies la hembra puede compensar por la falta del macho incrementando su esfuerzo parental. Otra posibilidad es que la hembra reaccione ante la disminución del suministro de alimento favoreciendo a los pollos de mayor valor reproductivo, y realizando un ajuste secundario del tamaño de nidada al alimento que es capaz de conseguir. En este estudio se realiza una retirada experimental del macho en el alzacola (*Cercotrichas galactotes*), y se examina la respuesta de la hembra a corto plazo (si compensa o favorece al pollo de mayor valor reproductivo). Se encontró que las hembras en el grupo experimental compensaron por la falta del macho e incrementaron su tasa de cebas hasta igualar la que había cuando macho y hembra alimentaban a los pollos. No se encontraron evidencias de que los pollos estuvieran más hambrientos en los nidos experimentales, ni de que la hembra variara sus normas de reparto del alimento.

INTRODUCCIÓN

La asincronía de eclosión es frecuente en las aves (Magrath, 1990; Stenning, 1996; Mock & Parker, 1997). Esta asincronía provoca que haya en el nido unos pollos principales con mayor valor reproductivo (los primeros en nacer) y unos pollos marginales con un menor valor reproductivo (los últimos en nacer, normalmente, con un menor tamaño) (Forbes et al., 1997). Entonces, en situación de escasez del alimento disponible para los pollos, los pollos de menor tamaño (marginales) morirían de inanición (Magrath, 1989; Forbes et al., 2001). Esto permitiría que los pollos principales terminaran su período de desarrollo en el nido volando con un peso óptimo que garantice su supervivencia hasta llegar a reproductores (los pollos que vuelan en mejor condición tienen más probabilidades de supervivencia, Martin, 1987; Magrath, 1991; Lindén et al., 1992). El mecanismo por el cual esto ocurre puede ser doble. Por un lado, es posible que los padres ceben al pollo mejor competidor, de forma que los pollos marginales sólo sobrevivirían cuando hubiese suficiente alimento para ellos (Bonabeau et al., 1998). Alternativamente, puede que los padres varíen sus normas de reparto del alimento según las condiciones ambientales (Davis et al., 1999). En tal caso, cuando hay escasez de alimento para toda la nidada, los padres deben cebar al pollo más grande, mientras que es predecible que ceben a todos los pollos por igual cuando el alimento es abundante (Davis et al., 1999).

Rydén & Bengtsson (1980) realizaron un experimento con carboneros comunes (*Parus major*) por el que hicieron pasar hambre a la nidada un breve período de tiempo. El resultado fue que los pollos más grandes monopolizaron la entrada del nido y consiguieron una mayor cantidad del alimento entregado por los padres. Estos autores propusieron que este era el mecanismo por el que ocurría la reducción de nidada en el caso de escasez de alimento. En otro experimento similar con el papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), Gottlander (1987) comprobó que la hembra cambiaba sus normas de reparto del alimento, y pasó a alimentar preferentemente al pollo de mayor tamaño cuando la nidada estuvo necesitada.

Por otra parte, la retirada experimental del macho provoca en muchas especies que las hembras incrementen su tasa de cebas, compensando total o parcialmente la disminución en tasa de cebas provocada por la retirada del macho (Bart & Torner, 1989;

Smiseth & Amundsen, 2000; Sanz et al., 2000). Es predecible que las hembras podrían reaccionar ante la falta del macho de forma similar que ante la falta de alimento, es decir, favoreciendo a los pollos de mayor valor reproductivo, ya que la tasa de cebas total que recibe el nido disminuirá. De acuerdo con esta posibilidad, Smiseth et al. (2003a), trabajando con el pechiazul (*Luscinia svecica*), encontraron que, al retirar al macho, la hembra cebaba preferentemente al pollo de mayor tamaño. No obstante, tanto el resultado obtenido por Smiseth et al. (2003a) como por Gottlander (1987) puede deberse a un incremento de la competencia entre los pollos como consecuencia de la disminución de alimento disponible, y no a un cambio de las estrategias de la hembra (Royle et al., 2004).

En el presente trabajo se replica el experimento realizado por Smiseth et al. (2003a) con otra especie de túrdido, el alzacola (*Cercotrichas galactotes*). Para ello se retiró el macho durante dos horas en una serie de nidos experimentales. Durante ese tiempo se filmó con cámara de vídeo la inversión realizada por la hembra, así como sus normas de reparto del alimento, que se compararon con un día control anterior al experimento, en el que la pareja trabajaba conjuntamente en la crianza de los pollos. También se consideró un grupo control no manipulado. Con este trabajo se pretenden testar dos aspectos relacionados. Primero, si ante un abandono de la nidada por parte del macho la hembra compensa o no, y en caso afirmativo, en qué grado. Sobre este aspecto, aunque los modelos teóricos realizados predicen que la hembra debe compensar parcialmente (Wittenberger & Tilson, 1980; Winkler, 1987; Houston et al., 2005), los resultados han sido contradictorios (Bart & Tornes, 1989; Clutton-Brock, 1991; Ketterson & Nolan, 1994; Houston et al., 2005), por lo que es importante ampliar el número de especies en las que se conozca este aspecto. Y segundo, se examina si la hembra cambia sus normas de reparto del alimento en respuesta a la situación de falta del macho en los cuidados parentales de los pollos.

METODOLOGÍA

PROCEDIMIENTO EXPERIMENTAL Y GRABACIÓN DE LOS NIDOS

El estudio experimental se realizó en los meses de junio y julio de 1995 en un área agrícola destinada al cultivo de viñedos en el municipio de Los Palacios y Villafranca, suroeste de España (37° 9' N, 2° 14' O). Los nidos de alzacola se encontraban situados principalmente sobre cepas de viñedo (Palomino, 1997). Los nidos eran revisados periódicamente desde el comienzo del periodo reproductor, por lo que se conocía exactamente la edad de los pollos cuando el experimento fue realizado.

Para la realización del experimento se eligieron aleatoriamente 8 nidos control y 7 nidos experimentales. Cuando los pollos tenían entre 2 y 4 días de edad (3 días de edad en 12 de los nidos), se filmó el comportamiento de alimentación de los padres durante aproximadamente dos horas. Para ello, se colocó la videocámara cerca del nido (entre 0,5 y un metro de distancia), de forma que se podía reconocer el comportamiento de los pollos. La filmación no pareció perturbar el comportamiento de los padres, que reanudaron la actividad de alimentar la nidada nada más abandonar los investigadores las proximidades del nido. Aunque no existe un aparente dimorfismo sexual en esta especie, el sexo de los padres era conocido ya que, previamente, habían sido anillados con anillas de colores, y se había identificado el sexo de las aves mediante la placa incubatriz y el comportamiento de canto.

Durante el primer día de grabación (Día 1) se filmó el comportamiento de ceba de machos y hembras en los nidos control y experimental mientras los pollos eran alimentados por la pareja. En un día posterior (Día 2), cuando los pollos tenían 4 ($n = 9$ nidos) ó 5 ($n = 6$ nidos) días de edad, se realizó el experimento, que consistió en la captura y retirada del macho (mantenido en una jaula aislado de cualquier contacto con la hembra) durante dos horas. Tanto en los nidos experimentales como en los nidos controles se procedió a grabar el comportamiento de alimentación de la nidada por la hembra, tal y como se ha descrito en el párrafo anterior. Lamentablemente, la grabación de uno de los nidos control en este día quedó defectuosa, con lo que el tamaño de muestra quedó reducido a 7 nidos control y 7 nidos experimentales.

No hubo diferencias significativas en la fecha en que se grabaron los nidos entre el grupo control y el grupo experimental (mediana del control: 26/06/04; mediana del

experimental: 20/06/04; test de la mediana, $\chi^2 = 0,08$; $p = 0,78$). Tampoco hubo diferencias entre el grupo control y el experimental en el tamaño de nidada (control: $3,63 \pm 0,52$ pollos; experimental: $3,21 \pm 0,70$ pollos; t-test, $t = 1,31$; $p = 0,21$), ni en la edad media de la nidada cuando empezaron las grabaciones (control: $3,13 \pm 0,35$ días; experimental: $3,14 \pm 0,69$ días; $t = 0,06$; $p = 0,95$).

ANÁLISIS DE LAS GRABACIONES

Las grabaciones fueron posteriormente analizadas con un equipo de reproducción que permitía observar las imágenes fotograma a fotograma. Cuando tenía lugar un evento de ceba la grabación era examinada en detalle. Se considera la tasa de cebas como el número de viajes en los que se transportaron presas al nido por los padres por hora. También se calculó la tasa de cebas por hora y por pollo para controlar por el tamaño de nidada, dividiendo la tasa de cebas total por el tamaño de nidada. El tamaño de las presas se estimó asignando el valor 1 para presas de menor tamaño que el pico del alzacola, 2 para presas de igual tamaño que el pico, y 3 para presas de mayor tamaño que el pico. Para examinar las normas de reparto del alimento por parte de los padres se anotaron las siguientes variables del pollo que fue alimentado:

1) Latencia, u orden relativo de petición (en adelante "orden"): se anotó el orden en que el pollo alimentado comenzó a pedir respecto a sus hermanos tras la llegada de los padres o la emisión de una llamada de ceba, que a veces realizan poco antes de posarse sobre el nido. Según esto, el pollo con latencia 1 fue el primero en pedir, 2 el segundo, etc.

2) Posición relativa en el nido respecto al adulto (en adelante "posición"): se consideró el orden de distancia del pico del pollo alimentado hasta el cuerpo de los padres. El pollo en posición 1 fue el más próximo al cuerpo de los padres en el momento de solicitar alimento, el pollo 2 el segundo, etc.

3) Intensidad relativa de petición (en adelante "intensidad"): se creó un orden de intensidad de petición en la nidada. Para ello se consideró la intensidad de petición de forma similar a lo descrito en otros trabajos (p.e., Redondo & Castro, 1992a), en orden creciente de intensidad, desde petición abriendo la boca con las patas flexionadas, hasta petición con las patas y cuello totalmente estirados, emitiendo llamadas y batiendo las alas. Para crear el orden de intensidad se asumió un continuo en la intensidad de

petición. Cuando dos o más pollos pedían en una categoría igual de petición se examinó detenidamente la grabación para discernir cual de ellos mostraba mayor intensidad (por ejemplo, batía más fuertemente las alas o estiraba un poco más el cuerpo), o se consideró pidiendo a mayor intensidad al pollo que mostraba mayor actividad física (Rydén & Bengtsson, 1980). De esta forma, el pollo con intensidad de petición 1 fue el que solicitó alimento de forma más activa. Se anotó el orden de intensidad del pollo alimentado respecto a sus hermanos.

4) Altura relativa de las cabezas (en adelante "altura"): se consideró el orden de altura relativa de las cabezas del pollo alimentado. El pollo con altura 1 fue el que tuvo la cabeza más alta en relación con sus compañeros de nido.

Debido a que los tamaños de nidada fueron diferentes, el orden de petición de alimento se estandarizó mediante la fórmula: $(\text{rango} - 1) / (\text{tamaño de nidada} - 1)$. Esta fórmula permite tener valores comprendidos entre 0 y 1, de forma que los valores más próximos a 0 corresponden a los pollos de menor latencia relativa, posición más cercana a los padres en relación a sus compañeros de nido, mayor intensidad de petición relativa, y mayor altura relativa de las cabezas, según la variable a la que se refieran los datos. En base a estos datos, diferencias en los valores promedio para alguna de las variables medidas en el pollo que fue alimentado sugerirían que existen diferencias en las normas de reparto del alimento por parte de los adultos.

No en todas las cebas pudo reconocerse al sexo del individuo, de forma que, para calcular la tasa de cebas por hora de la hembra, se realizó una extrapolación de la frecuencia en que la hembra cebó a los pollos en las cebas en las que se pudo distinguir el sexo, respecto a la tasa de cebas total.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Las variables no difirieron estadísticamente de una distribución normal según una prueba de Komogorov-Smirnov. Para el análisis se utilizó un Modelo General Lineal de dos vías con medidas repetidas (Sokal & Rohlf, 1995; von Ende, 2001). Para ello se utilizaron los valores del Día 1 y 2 como medidas repetidas (factor dentro de sujetos) y se introdujo el efecto "tratamiento" (factor entre sujetos) para comparar los cambios acaecidos entre el grupo control y el experimental entre ambos días. La existencia de una interacción significativa entre las medidas repetidas y la variable

"tratamiento" supondría un efecto del experimento sobre la variable dependiente (von Ende, 2001). Los valores son dados como la media \pm la desviación típica o como porcentajes. Para evitar pseudorreplicación (Hurlbert, 1984), cada nido fue utilizado como unidad estadística, para lo cual, se utilizaron los valores medios de cada nido. Los análisis fueron realizados con el programa Statistica (Statsoft, 2001).

RESULTADOS

EFFECTO DEL TRATAMIENTO SOBRE LA CANTIDAD DE ALIMENTO TRANSPORTADO AL NIDO

La tasa de cebas total por nidada fue ligeramente mayor en el grupo control que en el grupo experimental (Figura 9a). Las diferencias rozaron la significación ($F_{1, 11} = 4,38$; $p = 0,06$). No obstante, estas diferencias parecen ser debidas a una mayor tasa de cebas presente en el grupo control por motivos ajenos al tratamiento, y no fueron debidas a un efecto del tratamiento, ya que la tasa de cebas no varió entre el día 1 y el día 2 ($F_{1, 11} = 0,07$; $p = 0,80$; Figura 9a) y no hubo una interacción entre tratamiento y día ($F_{1, 11} = 0,02$; $p = 0,88$; Figura 9a). Por tanto, parece ser que la tasa de cebas no disminuyó en el grupo experimental como un efecto del tratamiento. Se repitieron los análisis utilizando la tasa de cebas por pollo, pero los resultados fueron similares, ya que tampoco hubo interacción entre tratamiento y día ($F_{1, 11} = 0,03$; $p = 0,87$; Figura 9b). La tasa de cebas por pollo fue ligeramente menor en el grupo experimental por motivos ajenos al tratamiento, pero las diferencias entre el grupo control y el experimental no fueron significativas ($F_{1, 11} = 2,34$; $p = 0,15$). Por tanto, no parece que la ausencia de un efecto del tratamiento sea debida a que en el grupo experimental la tasa de cebas fue inicialmente menor.

Una posibilidad es que las hembras en el tratamiento experimental logaran mantener la misma tasa de cebas total, pero disminuyendo el tamaño de las presas. Este no fue el caso. El tamaño promedio de las cebas no varió entre el día 1 y 2 ($F_{1, 11} = 2,17$; $p = 0,17$) y no hubo interacción entre día y tratamiento para el tamaño de ceba promedio transportado al nido ($F_{1, 11} = 0,24$; $p = 0,63$; Figura 10a). Aunque el tamaño de las cebas fue ligeramente mayor en el grupo experimental, las diferencias no fueron significativas

($F_{1, 11} = 1,03$; $p = 0,33$), y esta diferencia no se vio afectada por el tratamiento, como muestran los resultados anteriores. Se analizó el efecto del tratamiento sobre el tamaño promedio de la presa por pollo. De nuevo, la interacción entre día y tratamiento no fue significativa ($F_{1, 11} = 0,08$; $p = 0,78$; Figura 10b). Las diferencias entre el grupo control y el experimental en el tamaño de ceba promedio por pollo tampoco fueron significativas ($F_{1, 11} = 2,57$; $p = 0,14$).

Figura 9

A) Tasa de cebas total por nidada y por hora y B) tasa de cebas por pollo y por hora, en el grupo experimental y control, en el día 1 y 2. Grupo control: círculos y línea continua. Grupo experimental: cuadrados y línea discontinua. Las barras indican el intervalo de confianza del 95 %. El macho fue retirado el día 2 en el grupo experimental.

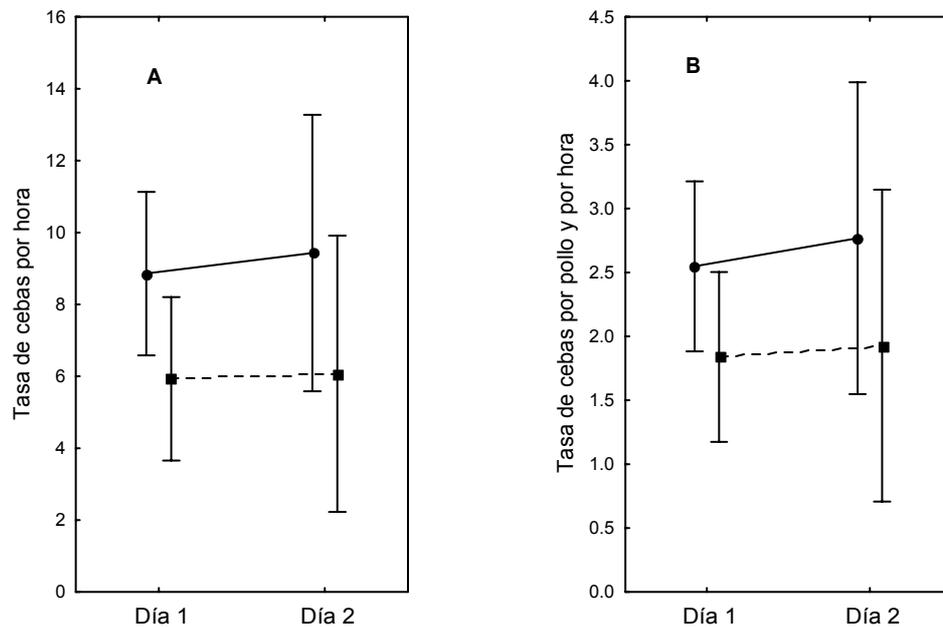
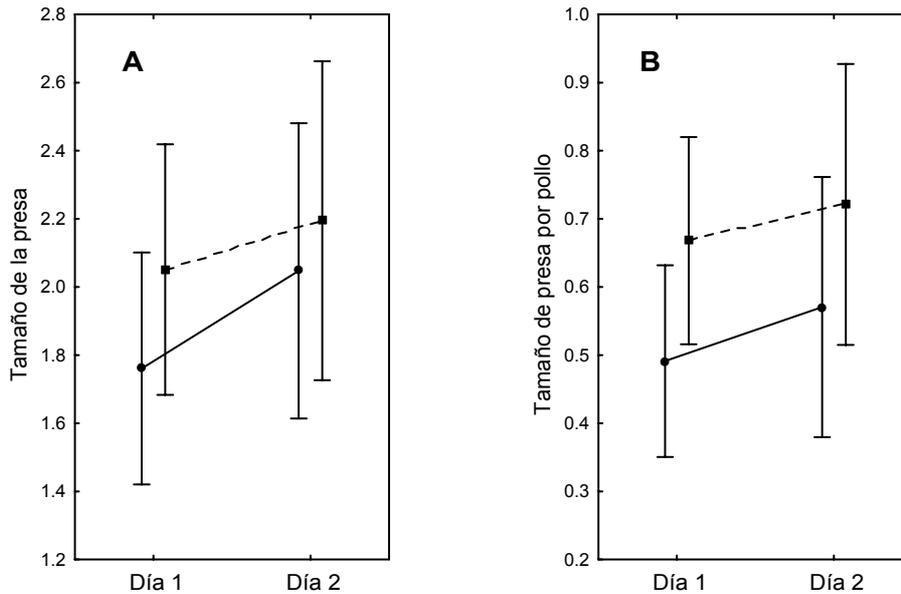


Figura 10

A) Tamaño medio de la presa por nido. B) Tamaño medio de la presa transportada al nido por pollo. Grupo control: círculos y línea continua. Grupo experimental: cuadrados y línea discontinua. Las barras indican el intervalo de confianza del 95 %. Se muestran los datos del día 1 (control) y del día 2 (experimental).



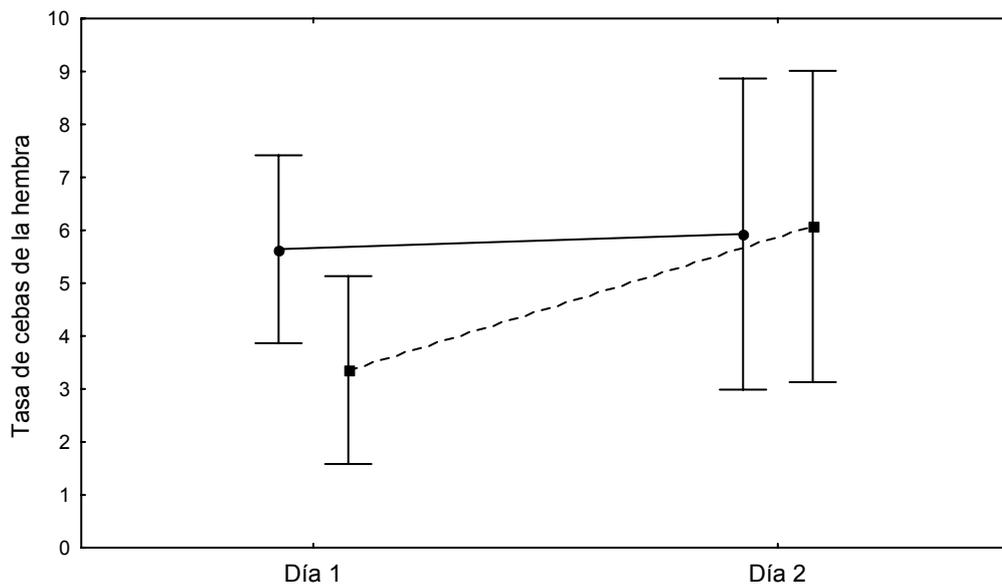
En conclusión, parece ser que las hembras de alzacola compensaron por la ausencia del macho aportando más cebas al nido. Aunque el tamaño de muestra fue bajo, las Figuras 9 y 10 muestran que apenas hubo una ligera tendencia de acuerdo con lo esperado, y siempre muy lejos del nivel de significación. En base a esta afirmación es predecible que las hembras debieron incrementar su tasa de cebas desde el día 1 al día 2 en el tratamiento experimental, pero no en el tratamiento control. La comparación fue en la dirección predicha (Figura 11). Es decir, las hembras en el grupo experimental aumentaron su tasa de cebas en el día 2, pero la interacción entre día y tratamiento no llegó a ser significativa ($F_{1,11} = 1,35$; $p = 0,27$).

Aunque es posible que el bajo tamaño de muestra sea la razón por la que la interacción no llega a ser significativa, además, la tasa de cebas del macho es significativamente menor que la de la hembra (tasa de cebas del macho en el día 1: $2,89 \pm 1,36$; tasa de cebas de la hembra en el día 1: $4,50 \pm 2,39$; prueba pareada de la t, $t_{13} =$

2,51; $p < 0,03$), y por tanto, el efecto de la retirada del macho sobre la tasa de cebas total debe ser pequeño, lo que dificultaría poner de manifiesto estadísticamente la compensación por parte de la hembra.

Figura 11

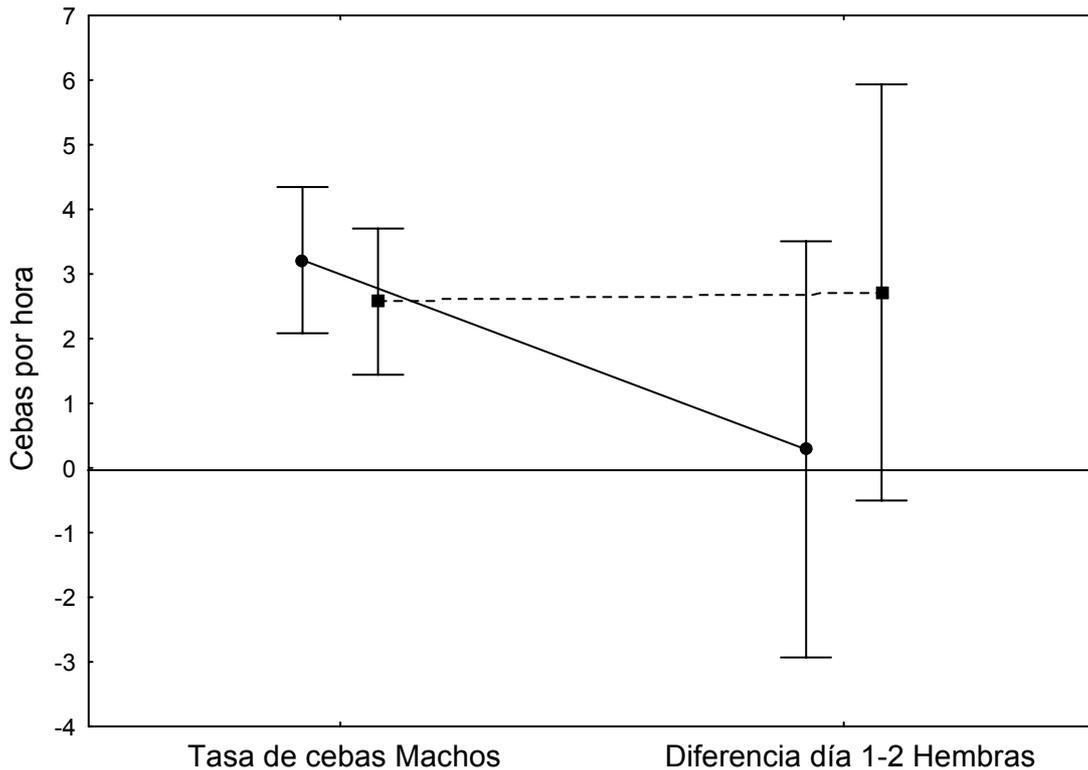
Tasa de cebas por nido de las hembras en el grupo control (círculos y línea continua) y en el grupo experimental (cuadrados y línea discontinua), durante el día 1 y 2. Las barras indican el intervalo de confianza del 95 %.



Otra aproximación para poner de manifiesto si la hembra en el tratamiento experimental compensó total o parcialmente por la pérdida de la ayuda del macho consiste en comparar la tasa de cebas del macho (día 1) con la diferencia en tasa de cebas de la hembra entre el día 1 (día testigo) y el día 2 (día experimental), para el grupo control y el experimental. La Figura 12 muestra que, en el grupo control, la diferencia en la tasa de cebas de la hembra entre el día 1 y 2 fue prácticamente 0. En cambio, en el grupo experimental, esa diferencia fue mayor que 0 y similar a la tasa de cebas del macho. Sin embargo, la interacción entre tasa de cebas del macho y la diferencia en la hembra, y el tratamiento experimental no llegó a ser significativa ($F_{1, 11} = 2,13$; $p = 0,17$). Por tanto, parece ser que la hembra compensó totalmente por el déficit de cuidados paternos, aunque el bajo tamaño de muestra evitó obtener resultados estadísticamente significativos.

Figura 12

Tasa de cebas por nido del macho frente a la diferencia en tasa de cebas de la hembra entre el día 1 y el día 2. Grupo control: círculos y línea continua. Grupo experimental: cuadrados y línea discontinua. Las barras indican el intervalo de confianza del 95 %. Nótese que en el grupo experimental la diferencia en la tasa de cebas de la hembra entre el día testigo y el experimental se asemeja a la tasa de cebas del macho.

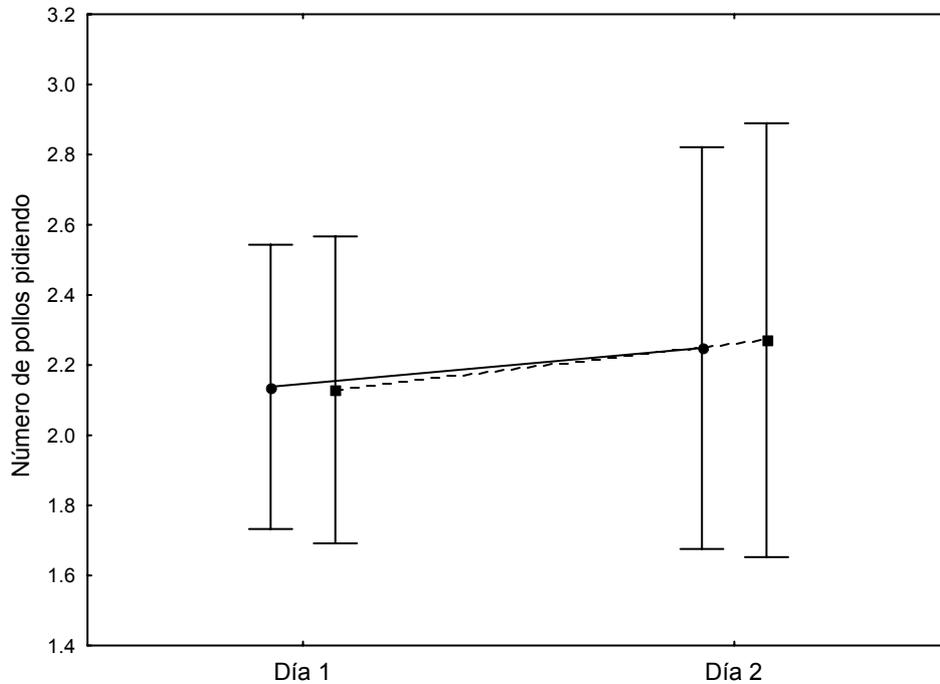


EFFECTO DEL TRATAMIENTO SOBRE LAS NORMAS DE REPARTO DE ALIMENTO DE LA HEMBRA

El número de pollos que pidieron durante los eventos de ceba no fue diferente estadísticamente entre el día 1 y 2 ($F_{1, 11} = 0,40$; $p = 0,54$; Figura 13). Tampoco hubo diferencias significativas entre el grupo control y experimental en el número de pollos que pidieron por evento de ceba ($F_{1, 11} = 0,00$; $p = 0,98$). La interacción entre tratamiento y día no fue significativa ($F_{1, 11} = 0,01$; $p = 0,94$; Figura 13). Puesto que, usualmente, cuanto más hambrienta está la nidada, más pollos piden (p.e., Kilner & Davies, 1999), esto sugiere que el tratamiento no aumentó la necesidad de los pollos, lo cual es previsible en virtud de los resultados obtenidos en el anterior apartado.

Figura 13

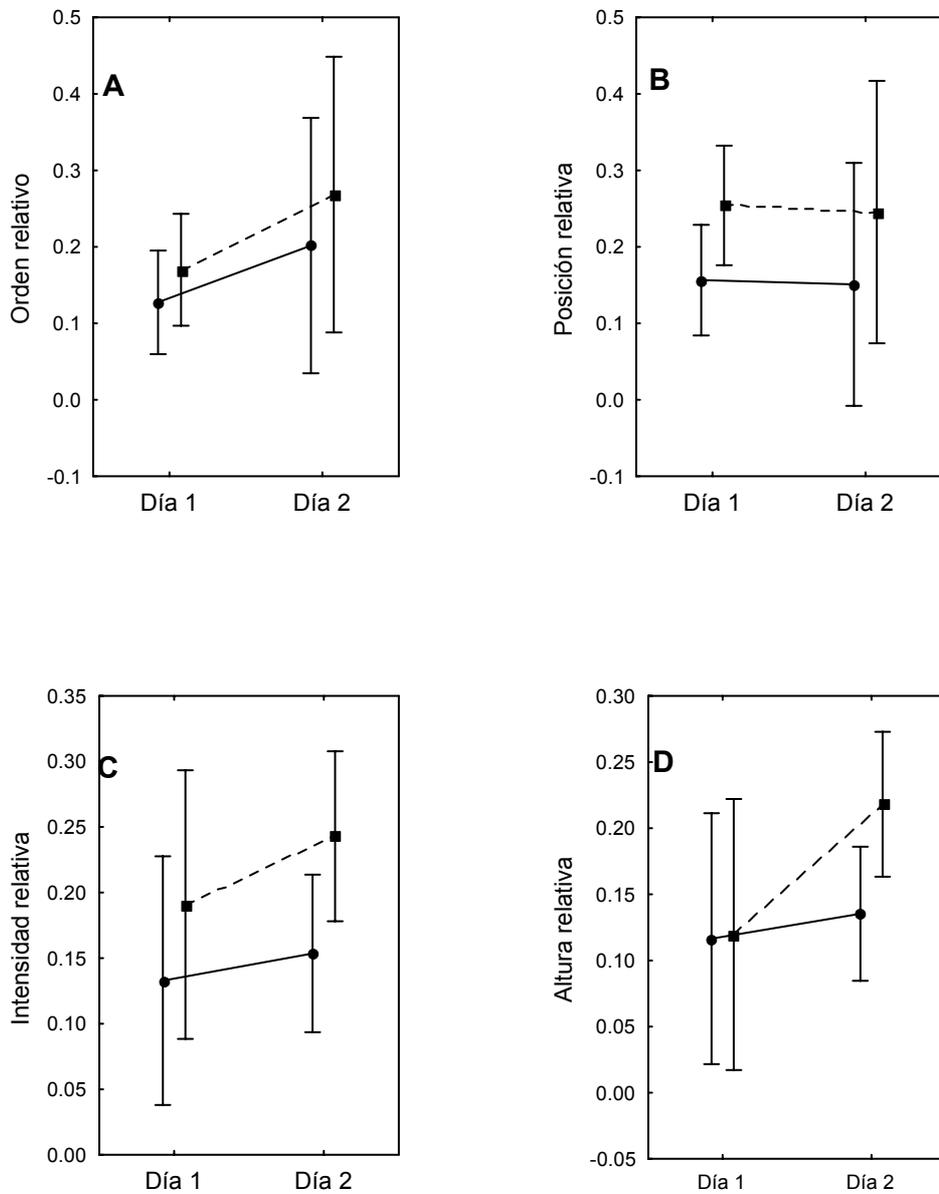
Número de pollos que pidieron por evento de ceba en el grupo control (círculos y línea continua) y en el grupo experimental (cuadrados y línea discontinua), durante el día 1 (testigo) y 2 (experimental). Las barras indican el intervalo de confianza del 95 %.



Respecto a las características de petición, el tratamiento no tuvo un efecto detectable sobre el orden de petición de los pollos cebados, ya que la interacción entre tratamiento y día no fue significativa para esta variable ($F_{1, 11} = 0,04$; $p = 0,85$; Figura 14a). Tampoco hubo interacción entre tratamiento y día respecto a la posición relativa de los pollos cebados ($F_{1, 11} = 0,00$; $p = 0,98$; Figura 14b). La intensidad de petición relativa de los pollos cebados no varió de forma significativa entre el día 1 y 2 en la interacción con el tratamiento ($F_{1, 11} = 0,20$; $p = 0,67$; Figura 14c). Por último, la altura alcanzada por los pollos cebados no difirió significativamente entre el grupo control y el grupo experimental ($F_{1, 11} = 1,04$; $p = 0,33$). En este caso hubo diferencias casi significativas entre el día 1 y 2 ($F_{1, 11} = 4,22$; $p = 0,06$; Figura 14d). Como puede observarse en la Figura 14d, los pollos cebados alcanzaron menor altura relativa en el día 2, y este efecto fue más marcado en el grupo experimental, aunque el término de la interacción entre tratamiento y día, de nuevo, no fue significativo ($F_{1, 11} = 1,94$; $p = 0,19$; Figura 14d).

Figura 14

Orden estandarizado del pollo cebado en el grupo control (círculos y línea continua) y en el grupo experimental (cuadrados y línea discontinua), durante el día 1 (testigo) y 2 (experimental), para las siguientes variables de petición: (A) Orden relativo de petición; (B) posición relativa respecto al cuerpo de los padres; (C) intensidad relativa de petición; (D) altura relativa de las cabezas. Las barras indican el intervalo de confianza del 95 %.



DISCUSIÓN

DESAPARICIÓN DEL MACHO Y COMPENSACIÓN TOTAL POR PARTE DE LA HEMBRA

En este trabajo se ha retirado durante unas dos horas el macho en una serie de parejas de alzacola. Los resultados sugieren que en estas parejas la hembra compensó totalmente por la ausencia del macho, incrementando su tasa de cebas (Figura 12). Este resultado no es novedoso. Otros estudios han encontrado que la hembra compensa totalmente ante la retirada del macho. Por ejemplo, en el junco enmascarado (*Junco hyemalis*), la tasa de cebas de las hembras no ayudadas por el macho es el doble que la de hembras en parejas, y esa tasa de cebas no difiere de la tasa de cebas total en parejas, lo que sugiere que en esta especie la hembra compensa completamente ante la retirada del macho (Wolf et al., 1990). También en la golondrina bicolor (*Tachycineta bicolor*) la hembra compensa totalmente cuando el macho es retirado (Whittingham et al., 1994). Este resultado no estuvo confundido por diferencias en los tamaños de nidada, ni por diferencias en el tamaño de la presa entre ambos grupos. Otras manipulaciones de la inversión del macho consisten en taras experimentales que influyen en su capacidad de vuelo. Por ejemplo, Wright & Cuthill (1990) utilizaron pequeños pesos colocados en la cola de estorninos pintos (*Sturnus vulgaris*) para disminuir la contribución en cebas de ambos sexos. Cuando el macho fue tarado con este procedimiento, la hembra incrementó la tasa de cebas hasta compensar completamente, de modo que la tasa de cebas total no varió entre los grupos experimental y control. En otros casos se recortaron plumas de la cola y/o el ala. Con esta metodología, Sanz et al. (2000) encontraron que la hembra de carbonero común compensa totalmente ante una disminución de la tasa de cebas del macho.

Estos resultados contrastan con lo esperado de los modelos matemáticos. Según estos modelos (revisados en Houston et al., 2005), ante una deserción del macho o una disminución de su inversión parental la hembra debe compensar parcialmente. De esta forma la monogamia sería estable, pues si compensa totalmente el macho podría abandonar la nidada sin perder éxito reproductor, para reducir los costes reproductivos o buscar parejas extra. Efectivamente, muchos estudios han encontrado este resultado (Lyon et al., 1987; Meek & Robertson, 1994; Markman et al., 1996; Freeman-Gallant,

1998; Smiseth & Amundsen, 2000). También, las hembras secundarias en especies poliginicas suelen compensar parcialmente por la menor tasa de cebas del macho (Pinxten & Eens, 1994; Sejberg, et al., 2000). En algunos estudios experimentales, incluso, la hembra no pareció compensar nada por la disminución de colaboración por parte del macho (Slagsvold & Lifjeld, 1990; Mazuc et al., 2003).

No obstante, los resultados encontrados en este estudio y en los trabajos citados más arriba no coinciden con lo esperable. En estas especies, por tanto, parece que el macho pudiera abandonar la nidada si así lo desease sin perder éxito reproductivo, y pudiendo incrementar su eficacia biológica por otros medios (Magrath & Komdeur, 2003). Esto, sin embargo, no es totalmente correcto. Algunos de los estudios que han encontrado una compensación completa por parte de la hembra ante una disminución de los cuidados parentales del macho, también han encontrado que el éxito reproductor disminuyó a pesar de que la tasa de cebas fue igual en nidos control y en nidos sin machos (Hegner & Wingfield, 1987; Wolf et al., 1990; Whittingham et al., 1994). En nuestro estudio desconocemos si el éxito reproductor pudo disminuir en caso de haber mantenido el macho retirado de su territorio. En este estudio sólo se retiró al macho por dos horas, y los estudios citados en este apartado han realizado tratamientos similares. Es muy probable que la hembra pueda compensar por la pérdida de cuidados parentales del macho durante ese corto período de tiempo, pero no si la retirada del macho se prolonga durante el período de cría. Los pollos pueden sufrir una prolongada pérdida de condición física, incluso ante una restricción de alimento durante un corto período de tiempo (Lepczyk & Karasov, 2000), por lo que es predecible que, si el macho deja de cuidar a la prole durante un corto período de tiempo, la hembra compensará para evitar estos daños. Sin embargo, si el abandono del macho se prolonga en el tiempo, la hembra podría reducir su nivel de inversión en la nidada para evitar una disminución de su potencial reproductivo futuro.

Otras explicaciones a la compensación total por parte de la hembra. Por ejemplo, puede que, aunque la hembra aumente la tasa de cebas, lo haga a costa de disminuir el tamaño o calidad de las presas (Whillans & Falls, 1990; Wright & Cuthill, 1990). No obstante, en este estudio no hubo evidencias de que la hembra variara el tamaño de la presa al aumentar su tasa de cebas. La diversidad en presas también puede ser un importante factor en el éxito reproductor, y al retirarse al macho, esta diversidad

disminuye (Sasvári, 1986) aunque la tasa de cebas sea igual en los grupos experimental y control. Otra posible explicación es que un incremento en la tasa de cebas de la hembra afecte a su presupuesto de tiempo, de forma que tenga que disminuir el tiempo empleado en el empolle de los pollos, lo que disminuiría el éxito reproductor. Efectivamente, varios estudios han encontrado una disminución en el tiempo empleado por la hembra en empollar a consecuencia de esto (Whillans & Falls, 1990; Wolf et al., 1990).

Aunque el éxito reproductor fuese igual entre los grupos control y experimental, como han encontrado algunos estudios (revisión en Bart & Tornes, 1989), es posible que la selección natural favorezca que el macho contribuya a la tasa de cebas de la nidada por diversos factores. Por ejemplo, puede que el macho no sea necesario para el éxito completo de la nidada en épocas de abundancia de alimento, pero sí cuando el alimento es escaso (Bart & Tornes, 1989; Duckworth, 1992; Dunn & Robertson, 1992). Otra posibilidad es que la ayuda del macho incremente las probabilidades de que la hembra tenga una segunda puesta, y por tanto las probabilidades de que el macho tenga más éxito reproductor (Ketterson & Nolan, 1994). La inversión que el macho realice en la nidada puede afectar a la disposición de la hembra a tener cópulas fuera de pareja en el futuro (Freeman-Gallant, 1997), o a divorciarse del macho (Choudhury, 1995). La hembra podría percibir la tasa de cebas del macho como un indicador de su calidad e invertir en la nidada presente o futuras con ese macho de acuerdo con esa calidad estimada, lo cual favorecería que el macho invirtiese en cebar a los pollos (Wagner et al., 1996).

RETIRADA DEL MACHO Y NORMAS DE REPARTO DEL ALIMENTO POR LA HEMBRA

Era predecible, según los modelos matemáticos, que la retirada del macho disminuyera la cantidad de alimento transportada a la nidada (Wittenberger & Tilson, 1980; Bart & Tornes, 1989; Clutton-Brock, 1991; Ketterson & Nolan, 1994; Houston et al., 2005). Si esto fuera así, se predecía un cambio en el comportamiento de reparto del alimento entre la descendencia por parte de la hembra (ver Introducción). Este resultado fue encontrado por Smiseth et al. (2003a) en un experimento realizado con el pechiazul que fue similar a éste. En cambio, en el presente estudio no se ha detectado tal cambio

de comportamiento. Esto es esperable en vista de los resultados obtenidos. Al contrario de lo que ocurría en el pechiazul, en el alzacola la hembra compensó totalmente por la retirada del macho, de forma que la cantidad de alimento transportado al nido no se ha visto afectado por el experimento. Como consecuencia de esto, es predecible que los pollos no estarán más necesitados en el grupo experimental el día 2. Efectivamente, esto es lo que sugieren los resultados, ya que el número de pollos pidiendo por evento de cebas no varió con el tratamiento (Figura 13). En consecuencia, no es esperable que las normas de reparto del alimento varíen a consecuencia del tratamiento, como efectivamente se ha encontrado (Figura 14).

CAPÍTULO III

Normas de reparto del alimento en la urraca (*Pica pica*), una especie con reducción de nidada



"El hombre se descubre cuando se mide con un obstáculo"

Antoine de Saint-Exupéry

CAPÍTULO III

NORMAS DE REPARTO DEL ALIMENTO EN LA URRACA (*PICA PICA*), UNA ESPECIE CON REDUCCIÓN DE NIDADA

RESUMEN

La hipótesis de la reducción de nidada adaptativa en relación a la disponibilidad de alimento plantea que una jerarquía de tamaño en la nidada facilita un reajuste secundario del tamaño de nidada a la disponibilidad de alimento, muriendo los pollos más pequeños en caso de escasez de alimento. Por tanto, en caso de escasez de alimento, los padres deben tener preferencia por alimentar al pollo de mayor tamaño en la nidada. En este estudio se analiza el comportamiento de reparto del alimento en una especie donde se produce la reducción de nidada, la urraca (*Pica pica*). Los resultados muestran que los padres cebaron preferentemente a los pollos que solicitaron alimento a mayor nivel (más cerca de los padres, con mayor rapidez, más intensidad y levantando más las cabezas). Además, como se predecía, los pollos de mayor tamaño fueron alimentados preferentemente. Esto no se debió a que estos pollos pidieron a mayor nivel que los pollos más pequeños. No se detectaron diferencias en las normas de reparto de alimento entre machos y hembras ni según la edad de la nidada. Se analizó el proceso de ceba múltiple (cuando se alimentó a más de un pollo en un mismo evento de ceba). Estos eventos fueron más frecuentes cuando los pollos fueron pequeños o el pollo elegido para ser alimentado era de un tamaño relativamente pequeño. Se discute la importancia de estos resultados para el parasitismo de cría obligado.

INTRODUCCIÓN

La conspicuidad con que los pollos de las aves reclaman alimento a sus padres ha llamado enormemente la atención a los ecólogos del comportamiento en los últimos años, especialmente desde la formulación de la teoría del conflicto paterno-filial por Trivers (1974). Esto es debido a que la unidad familiar constituye una entidad en la que abundan los conflictos entre sus miembros (Mock & Parker, 1997; Svensson & Sheldon, 1998; Parker et al. 2002b), lo que ha generado un enorme interés, tanto teórico (Godfray 1995a; Godfray & Johnstone, 2000) como empírico (Kilner & Johnstone, 1997; Wright & Leonard, 2002).

El conflicto paterno-filial predice que cada hijo solicitará a sus padres una inversión parental mayor de la que es óptimo realizar por los padres (Trivers, 1974; Lazarus & Inglis, 1986; Clutton-Brock, 1991; Mock & Parker, 1997). En el conflicto paterno-filial intra-nidada (Macnair & Parker, 1979; Mock & Parker, 1997), concretamente se predice que, cuando los padres tienen que repartir el alimento entre la nidada, cada pollo solicitará una cantidad de alimento mayor para sí mismo que para sus hermanos, lo que puede entrar en conflicto con los intereses de los padres. En base a esto, se ha sugerido que los pollos compiten entre sí por el alimento y los padres entregan el alimento pasivamente al mejor competidor (Mock & Parker, 1997, 1998). Qué pollo es el mejor competidor en un momento dado no depende sólo del tamaño de los pollos, sino también de la relativa inversión en la competición, lo que, a su vez, dependerá de la necesidad de los pollos, con los pollos más necesitados invirtiendo más en competición (Rodríguez-Gironés et al., 2001a; Parker et al., 2002a; Royle et al., 2002).

En las aves es frecuente que se genere una jerarquía de tamaño en la nidada, principalmente como una consecuencia de la asincronía de eclosión (Magrath, 1990, Stenning, 1996; Mock & Parker, 1997). Esto genera un gradiente en el valor reproductivo de los pollos, ya que los pollos de mayor tamaño tienen más probabilidades de convertirse en reproductores y, por tanto, un mayor valor reproductivo para los padres (O'Connor, 1978; Winkler, 1987; Parker et al., 1989). Según la hipótesis adaptativa de la reducción de nidada (Lack, 1968; Magrath, 1989), ante la incertidumbre respecto a la disponibilidad de alimento, la jerarquía de tamaño

existente en la nidada facilita la reducción de nidada en caso de escasez de alimento, permitiendo la supervivencia en buenas condiciones de los pollos mayores, de mayor valor reproductivo. Es por tanto predecible que, en especies donde existe la reducción de nidada los padres deben cebar preferentemente a los pollos de mayor tamaño (Soler, 2001).

Una especie en la que existe reducción de nidada es la urraca (*Pica pica*) (Birkhead, 1991; Soler et al., 1996). En la población de estudio eclosionan un promedio de 4,98 huevos, de los cuales llegan a volantones el 73,43 % (Soler et al., 1998). Por tanto, puesto que se trata de una especie con reducción de nidada, es predecible que los pollos de mayor tamaño deben ser cebados preferentemente (Soler, 2001).

El estudio de las normas de reparto de ceba en la urraca no sólo es interesante por sí mismo. La urraca es el principal hospedador en Europa de un parásito de cría obligado, el críalo (*Clamator glandarius*) (Soler, 1990; Soler et al., 1998). La relación parásito-hospedador existente entre estas especies se ha mostrado como un eficiente modelo para el estudio de los procesos coevolutivos (Soler & Møller, 1990; Soler et al., 1998; Soler & Soler, 2000; véase también Rothstein, 1990). Los parásitos de cría explotan las normas de reparto del alimento de sus hospedadores para maximizar su éxito de parasitismo (Redondo, 1993; Kilner et al., 1999b). Por tanto, conocer las normas de reparto del alimento de los hospedadores es importante para comprender las estrategias de parasitismo que emplean los parásitos de cría (Kilner et al., 1999a; Soler & Soler, 1999a, b). De hecho, los parásitos de cría pueden agruparse en dos tipos: unos, como por ejemplo el cuco (*Cuculus canorus*), que eliminan la competencia que les supone los pollos del hospedador expulsando al nacer fuera del nido todos los huevos o pollos, y otros que no expulsan, sino que compiten directamente con los pollos del hospedador por el alimento, como ocurre con el críalo (Payne, 1997; Davies, 2000). Soler (2002b) relacionó estas estrategias de los pollos parásitos con la estrategia reproductora de las especies hospedadoras. En especies en las que el hospedador pone tantos huevos como pollos va a sacar adelante es predecible que los padres repartirán el alimento equitativamente entre toda la nidada, mientras que en especies en las que existe reducción de nidada adaptativa, es predecible que los padres cebarán preferentemente a los pollos de mayor tamaño (Soler, 2001). En tal caso, cuando un parásito utiliza un hospedador que reparte el alimento equitativamente entre toda la

nidada, el pollo parásito corre el riesgo de no poder conseguir alimento suficiente para desarrollarse, sobretodo cuando es de un tamaño considerablemente mayor que los pollos de la especie hospedadora, y por esto ha evolucionado el comportamiento de expulsión de los huevos (Soler, 2002b). En cambio, si el hospedador ceba preferentemente al pollo de mayor tamaño, el pollo parásito podrá conseguir un mayor reparto del alimento que los pollos del hospedador mediante la competencia o la manipulación de los padres (Soler, 2002b). Por tanto, si la urraca ceba preferentemente a los pollos de mayor tamaño, como es predecible considerando que es una especie reductora de nidada, podría entenderse por qué el críalo no necesita expulsar a los pollos de la urraca. De hecho, casi todos los pollos de críalo que nacen sobreviven hasta dejar el nido (Soler et al., 1998), mientras que de urraca sobreviven tan sólo 0,56 pollos por nido parasitado (Soler et al., 1996).

Por otro lado, existen evidencias de que macho y hembra difieren en sus normas de reparto del alimento en varias especies (Slagsvold, 1997; Lessells, 2002). Se ha propuesto que las diferencias en los beneficios relativos entre macho y hembra de cuidar determinados descendientes hace que difieran en el pollo al que ceban (Lessells, 2002). Sin embargo, no hay una explicación para las sutiles diferencias en el comportamiento de reparto del alimento encontradas recientemente en algunas especies (Kilner, 2002a; Whittingham et al., 2003). El conocimiento de las normas de reparto del alimento por machos y hembras en un aceptable número de especies sería importante con el fin de realizar estudios comparativos que arrojaran luz sobre este tema.

En el presente trabajo se estudia cómo los adultos de urraca (*Pica pica*) reparten el alimento entre los pollos de la nidada, en función del comportamiento petitorio de los pollos, y de su tamaño relativo. En concreto, los objetivos de este estudio son, en primer lugar, determinar la relación existente entre comportamiento de petición de los pollos y comportamiento de reparto del alimento por los padres, pero además, se pretende: (1) analizar las diferencias en el comportamiento de reparto con la edad de los pollos, (2) examinar el efecto del tamaño de los pollos sobre el comportamiento de reparto de los padres, (3) examinar si existen diferencias sexuales en el comportamiento de reparto de las urracas, y (4), además, se estudia bajo qué circunstancias se producen eventos de ceba en los que alimenta a más de un pollo en esta especie.

METODOLOGÍA

ÁREA DE ESTUDIO Y PROCEDIMIENTO DE FILMACIÓN

El estudio se realizó durante los años 1993-1997 en la Hoya de Guadix, sita en el sudeste de España (37° 10' N, 3° 11' O). Se trata de una zona de cultivo de cereales y de almendro (*Prunus dulcis*), con algunas encinas (*Quercus rotundifolia*). En ambas especies arbóreas nidifican las urracas.

Para la filmación de los nidos se utilizó una microcámara modelo CCD de Toshiba® que era camuflada entre la estructura del nido. Las imágenes recogidas por la microcámara se grabaron en un sistema VHS de grabación conectado a la microcámara por un cable de fibra de vidrio de 20 metros de longitud y camuflado en el interior de una tienda camuflada con el medio. En el interior de la tienda, a través de un monitor, se podía ver lo que ocurría en el nido. Durante una hora se comprobaba que los padres aceptaban la microcámara y que comenzaban a cebar a los pollos de forma normal. Si esto no ocurría durante esa hora se retiraba la todo el equipo de filmación, y se abandonaba la zona para evitar perjuicios a la pareja reproductora. Los nidos en los que las urracas aceptaron exitosamente el equipo de grabación se filmaron durante aproximadamente dos horas.

Muchas parejas de urraca (aproximadamente el 90 %) reconocieron la microcámara y el cable y los picaron o no llegaron a entrar en el nido en el periodo estipulado, lo que hacía muy difícil la obtención de datos. Se desconoce si las parejas que aceptaron la microcámara diferían en algún aspecto de las parejas que la rechazaron (p.e., si eran parejas jóvenes), pero se asume que las parejas que aceptaron la microcámara son representativas de la especie. El deterioro de algunas grabaciones contribuyó a disminuir el tamaño de muestra. Finalmente, se pudo analizar adecuadamente el comportamiento de ceba en 4 nidos que contenían pollos pequeños, todavía no emplumados (peso medio \pm desviación típica: 53,08 \pm 18,45 gramos). Los tamaños de nidada eran de 4 para un nido, 6 para otro y 5 para los dos restantes. También se analizaron con éxito otros 7 nidos que contenían pollos mayores ya emplumados (peso medio \pm desviación típica: 123,22 \pm 30,90 gramos), y por tanto, con capacidad termorreguladora (Choi & Bakken, 1990) y con una mayor capacidad locomotora (Bengtsson & Rydén, 1981). El tamaño de nidada de estos nidos fue de 3

para un nido, 4 para otro nido, 5 para tres nidos, 6 para un nido y 8 para el último nido analizado.

Antes de comenzar la grabación se pesó a los pollos con un dinamómetro (de 1 gramo de precisión) y se marcaron con pintura no tóxica en los picos o en las cabezas. De esta forma se pudo identificar a los pollos de forma individual y comprobar el efecto de su peso y su comportamiento petitorio sobre la probabilidad de recibir alimento.

ANÁLISIS DE LAS GRABACIONES

Las grabaciones fueron analizadas con un equipo de reproducción VHS que permitía pasar las imágenes fotograma a fotograma. Las grabaciones eran pasadas hasta que se detectaba un evento de ceba. Cuando en un mismo evento de ceba se alimentaron a varios pollos se consideró ceba múltiple. En estos casos, se asignaron los datos a un tipo de ceba, distinguiéndose: (1) ceba simple cuando un solo pollo fue cebado desde la llegada con alimento del adulto hasta su partida; (2) el primer pollo cebado en una ceba múltiple, cuando se trataba del primer pollo cebado en un evento de ceba en el que se cebaban varios pollos entre la llegada del adulto y su marcha del nido; y (3) pollo cebado posteriormente en un evento de ceba múltiple, cuando se trataba de los pollos cebados en eventos de ceba múltiple después del primer pollo cebado.

Durante los eventos de ceba se tomaba la siguiente información. Cuando fue posible se anotaron los colores de las anillas del adulto que estaba cebando, lo que permitía conocer su sexo. Se anotó el tiempo de llegada y de partida del nido. Se identificó el pollo al que cebó gracias a los colores de su pico y/o cabeza. Los eventos de ceba fueron analizados detenidamente, fotograma a fotograma para asignar un valor a cada pollo que solicitó alimento para cada una de las siguientes variables:

1) Latencia, u orden relativo de petición (en adelante "orden"): se anotó el orden en que cada pollo pedía tras la llegada de los padres o la emisión de una llamada de ceba. Según esto, el pollo con latencia 1 fue el primero en pedir.

2) Posición relativa en el nido respecto al padre (en adelante "posición"): se consideró el orden de distancia del pico de los pollos que estaban pidiendo hasta el cuerpo de los padres. El pollo en posición 1 fue el más próximo al cuerpo de los padres en el momento de solicitar alimento.

3) Intensidad relativa de petición (en adelante "intensidad"): se creó un orden de intensidad de petición en la nidada. Para ello se consideró la intensidad de petición de forma similar a lo descrito en Redondo & Castro (1992a), en orden creciente de intensidad, desde petición abriendo la boca con las patas flexionadas, hasta petición con las patas y cuello totalmente estirados, emitiendo llamadas y batiendo las alas. Para crear el orden de intensidad se asumió un continuo en la intensidad de petición. Cuando dos o más pollos pedían en una categoría igual de petición se examinó detenidamente la grabación para discernir cual de ellos mostraba mayor intensidad (por ejemplo, batía más fuertemente las alas o estiraba más el cuerpo), o se consideró pidiendo a mayor intensidad al pollo que mostraba mayor nivel actividad (Rydén & Bengtsson, 1980). De esta forma, el pollo con intensidad de petición 1 fue el que solicitó alimento de forma más activa.

4) Altura relativa de las cabezas (en adelante "altura"): se consideró el orden de altura relativa de las cabezas de los pollos. El pollo con altura 1 fue el que tuvo la cabeza más alta en relación con sus compañeros de nido.

Debido a que los tamaños de nidada fueron diferentes, tanto rango de tamaño dentro de la nidada, como los distintos órdenes de petición se estandarizaron mediante la fórmula: $(\text{rango} - 1) / (\text{tamaño de nidada} - 1)$ (Smith & Montgomerie, 1991). Esta fórmula permite tener valores comprendidos entre 0 y 1, de forma que los valores más próximos a 0 corresponden a los pollos de mayor tamaño relativo, mayor latencia relativa, posición más cercana a los padres en relación a sus compañeros de nido, mayor intensidad de petición relativa, y mayor altura de las cabezas relativa, según la variable a la que se refieran los datos. Debe tenerse en cuenta que todas las variables están expresadas en forma de orden relativo, y no de valores absolutos, por lo que el valor recogido para un pollo en un nido y en un evento de ceba determinado no es independiente de los valores de sus hermanos. El orden de peso de los pollos también fue estandarizado utilizando la misma fórmula, por lo que el valor 0 corresponde al pollo de mayor tamaño, y el 1 al más pequeño.

Las grabaciones realizadas en cinco nidos fueron examinadas por dos investigadores distintos. Ambos investigadores asignaron el mismo valor de petición en el 97,5 % de las cebas ($n = 163$ cebas examinadas), lo que sugiere una alta repetibilidad entre investigadores.

Se utilizó un análisis de componentes principales (ACP) para generar un factor correlacionado con las cuatro variables del comportamiento de los pollos que fueron medidas. El primer eje (CP1) de este análisis explicó el 61,3 % de la varianza en el comportamiento de petición de los pollos y tuvo una relación negativa con las cuatro variables, que osciló entre $-0,61 < r < -0,90$. En la mayoría de los análisis posteriores se emplea este factor, denominado "nivel total de petición" en lugar de las cuatro variables por separado para simplificar la exposición de los datos. Debe tenerse en cuenta que en el nivel total de petición los valores más altos indican que los pollos pidieron más cerca de los padres, más rápidamente, con mayor intensidad y sus cabezas alcanzaron mayor altura.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Los datos siguieron aproximadamente una distribución normal, por lo que se empleó estadística paramétrica siguiendo a Sokal y Rohlf (1995). Las medias son dadas como $\bar{X} \pm DT$ (desviación típica). Para las comparaciones de frecuencias en tablas 2×2 se utilizó la prueba exacta de Fisher de dos colas.

Para comprobar si los niveles de las variables de petición y peso relativo fueron diferentes entre los pollos cebados y los que pidieron, pero no fueron cebados, se utilizó un Modelo General Lineal (GLM), con las variables de petición o de peso introducidas como dependientes, y la variable "ceba" introducida como predictor con dos niveles: "cebado" y "no cebado". Aunque la variable dependiente es la ceba, se utiliza este tipo de análisis ante la imposibilidad de realizar una regresión logística, ya que el programa estadístico se mostró inestable ante la colinearidad de las variables. La variable "nido" fue introducida en los modelos como factor aleatorio para controlar por la varianza entre nidos, de forma que se evita pseudorreplicación. La identidad del pollo alimentado también se introdujo como factor aleatorio anidado dentro de nido. Cuando la estructura de la matriz no permitió este tipo de análisis se utilizó la media para cada nido, evitando la pseudorreplicación (Hurlbert, 1984). Para analizar si existen diferencias en el comportamiento petitorio según el sexo de los padres, se utilizaron únicamente los datos de los pollos que fueron cebados.

RESULTADOS

DISTRIBUCIÓN DE LAS CEBAS SEGÚN LA EDAD

En los 4 nidos con pollos pequeños que se filmaron, se registraron un total de 123 cebas (media: $30,8 \pm 11,3$ cebas por nido), que tuvieron lugar durante 68 eventos de ceba (media: $17,0 \pm 3,9$ eventos por nido). De estos eventos de ceba, en 28 tuvo lugar una ceba múltiple (el 41,2 % de los eventos de ceba; promedio: $43,0 \pm 25,2$ %). En dos nidos las cebas múltiples fueron más frecuentes que las cebas simples ($63,9 \pm 3,9$ % de cebas múltiples), mientras en otros dos nidos las cebas simples fueron las más frecuentes (el $77,8 \pm 12,1$ % de los eventos de ceba). Durante los eventos de cebas múltiples se cebaron entre 2 y 6 pollos (media: $3,0 \pm 1,2$ pollos cebados por evento de ceba múltiple).

Se grabaron un total de siete nidos donde los pollos ya estaban emplumados. En estos nidos se registraron 186 cebas (media: $26,6 \pm 11,5$ cebas/nido), en un total de 157 eventos de ceba (media: $22,4 \pm 10,9$ eventos por nido). De estos eventos de ceba existió ceba múltiple en 24 (el 15,3 %). La frecuencia en la que ocurren eventos de ceba múltiple fue significativamente mayor en nidos que contenían pollos pequeños (Test Exacto de Fisher, $p < 0,001$). En todos los nidos que contenían pollos grandes la frecuencia de cebas simples fue mayor que la frecuencia de cebas múltiples (test Binomial de dos colas, $p < 0,02$; Siegel & Castellan, 1988). A esta edad se cebaron 2 ó 3 pollos durante los eventos de ceba múltiple (promedio: $2,2 \pm 0,4$).

EFFECTO DEL COMPORTAMIENTO PETITORIO Y DEL TAMAÑO DE LOS POLLOS SOBRE EL ALIMENTO RECIBIDO

Los pollos que fueron cebados tuvieron un mayor nivel de petición que los pollos no cebados ($F_{1, 704} = 154,92$; $p < 0,001$; Efecto nido: $F_{10, 704} = 3,97$; $p = 0,002$; Efecto pollo(nido): $F_{45, 704} = 2,93$; $p < 0,001$; Interacción nido×ceba: $F_{10, 704} = 1,79$, $p = 0,06$; Figura 15). Esto sugiere que los pollos cebados pidieron más cerca de los padres, antes que los no cebados, con mayor intensidad y alcanzaron más altura que sus hermanos no cebados. Analizando los nidos con pollos pequeños y los nidos con pollos grandes por separado los resultados fueron similares (Pollos pequeños: Efecto ceba: $F_{1, 293} = 50,88$; $p < 0,005$; Efecto nido: $F_{3, 293} = 2,67$; $p = 0,12$; Efecto pollo: $F_{16, 293} = 3,03$;

$p < 0,001$; Interacción: $F_{3, 293} = 2,50$; $p = 0,06$) (Pollos grandes: Efecto ceba: $F_{1, 407} = 90,30$; $p < 0,001$; Efecto nido: $F_{6, 407} = 4,72$; $p < 0,01$; Efecto pollo: $F_{29, 407} = 2,89$; $p < 0,001$; Interacción: $F_{6, 407} = 1,71$; $p = 0,12$; Figura 15). El hecho de que las interacciones sean no significativas sugiere que en todos los nidos los padres tuvieron similares normas de reparto del alimento. No hubo diferencias significativas en los valores promedios de los órdenes estandarizados para las 4 variables de petición (posición, orden, intensidad, altura) de los pollos alimentados en los nidos con pollos pequeños con los obtenidos en los nidos con pollos grandes (t-test, $t_9 < 2.0$; $p > 0.10$; Figura 16). Respecto al tamaño relativo de los pollos, los pollos cebados fueron de mayor tamaño que los no cebados (Orden estandarizado de los pollos cebados: $0,48 \pm 0,08$; Orden de los pollos no cebados: $0,57 \pm 0,11$; t-test pareado, $t_{10} = 3,89$; $p < 0,02$). El peso relativo de los pollos alimentados por los padres no difirió entre nidos con pollos grandes y nidos con pollos pequeños (Figura 16). El nivel de petición total no varió significativamente con el peso relativo de los pollos ($F_{1, 44} = 1,10$; $p = 0,30$; $\beta = -0,08$; Efecto nido: $F_{10, 44} = 11,48$; $p < 0,001$).

Figura 15

Valores de nivel total de petición de los pollos que recibieron ceba (blanco) y los que no (gris) en el total ($n = 11$), en nidos de pollos pequeños ($n = 4$ nidos) y en nidos de pollos grandes ($n = 7$ nidos). Las barras indican la desviación típica.

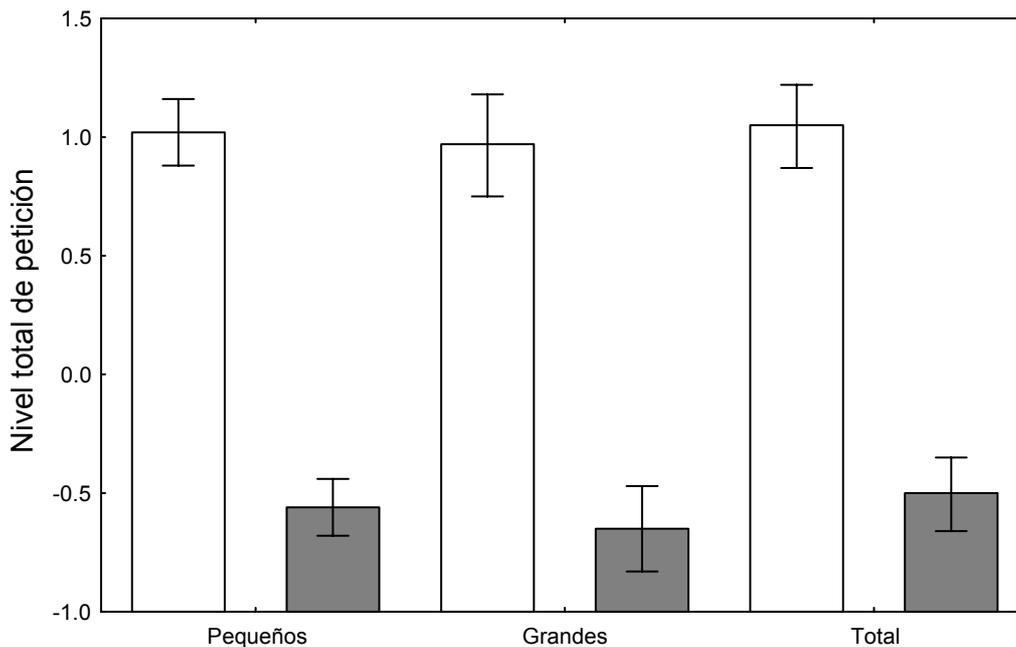
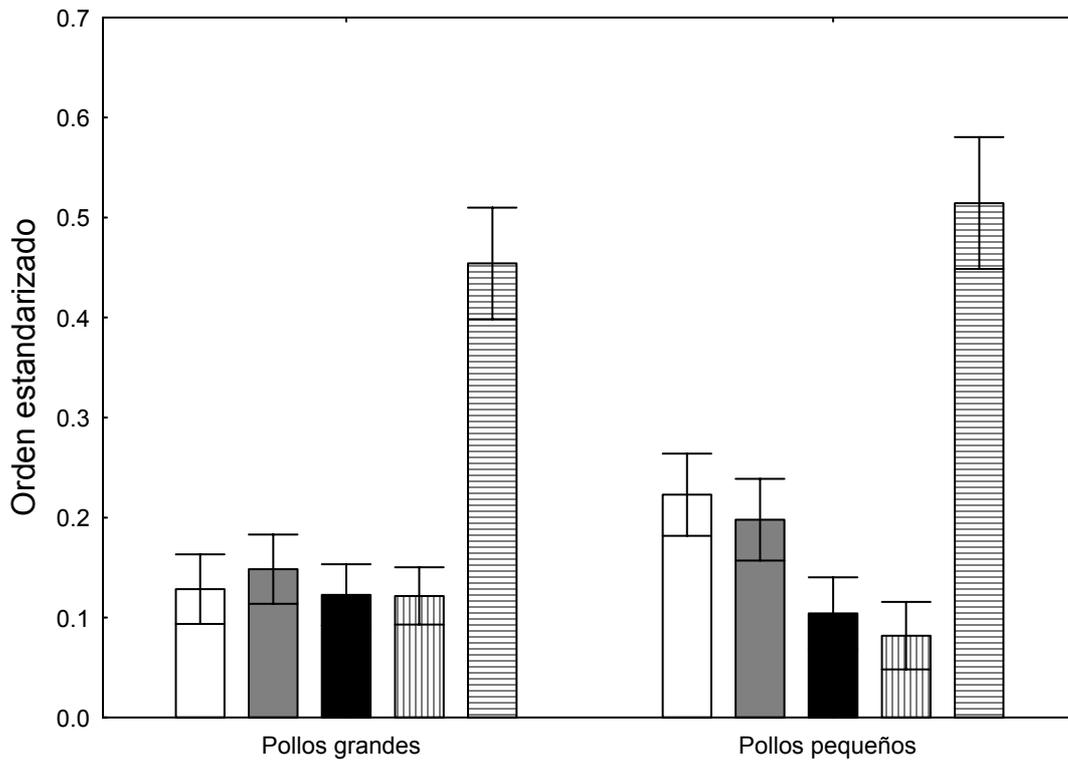


Figura 16

Orden estandarizado medio de los valores de petición y del peso relativo de los pollos que fueron cebados en nidos con pollos pequeños ($n = 4$) y en nidos con pollos grandes ($n = 7$). Las barras indican la desviación típica. Blanco: posición, gris: orden, negro: intensidad relativa, rayado vertical: altura, rayado horizontal: peso relativo.



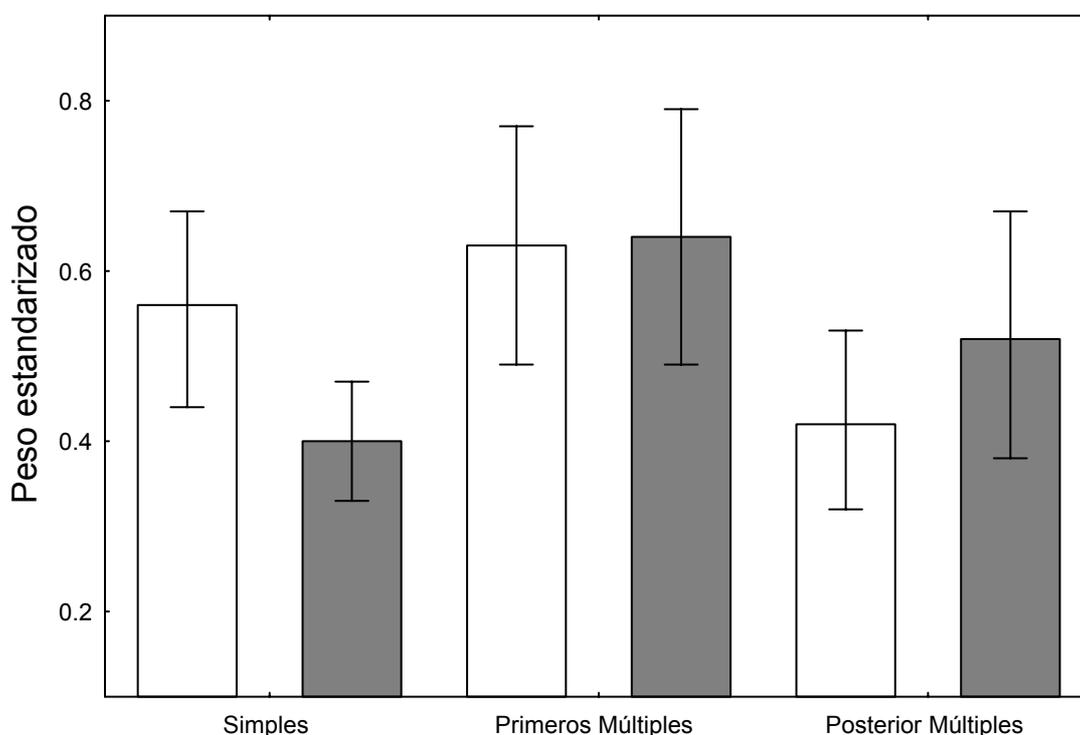
EL PROCESO DE CEBA MÚLTIPLE

Para comprender el proceso de ceba múltiple se comparó el peso relativo de los pollos cebados cuando fueron cebados en una ceba simple, los primeros en una ceba múltiple, y después del primer pollo en una ceba múltiple. En los nidos con pollos pequeños, el peso relativo de los pollos alimentados no difirió significativamente entre las tres categorías de ceba ($F_{2, 309} = 0,05$; $p = 0,95$; efecto del nido: $F_{3, 309} = 4,33$; $p = 0,03$; interacción: $F_{6, 309} = 0,42$; $p = 0,86$; Figura 17). En cambio, en los nidos con pollos grandes, el peso relativo sí difirió significativamente entre las tres categorías de ceba ($F_{2, 180} = 4,72$; $p < 0,03$; efecto del nido: $F_{6, 180} = 0,99$; $p = 0,50$; interacción: $F_{10, 180} = 1,69$; $p = 0,09$; Figura 17). Cuando ocurrió un evento de ceba múltiple el primer pollo alimentado fue significativamente más pequeño que el pollo alimentado cuando ocurrió un evento de ceba simple (test post hoc LSD de Fisher, $p < 0,002$). Esto sugiere que los

eventos de ceba múltiple ocurrieron cuando el pollo elegido para entregar el alimento fue relativamente pequeño. No hubo diferencias de tamaño entre el primer pollo alimentado en un evento de ceba múltiple y los pollos alimentados posteriormente (LSD de Fisher, $p = 0,24$; Figura 17).

Figura 17

Peso relativo estandarizado de los pollos cebados en cebas simples, los primeros de cebas múltiples y después de los primeros en cebas múltiples, para nidos con pollos pequeños (blanco) y con pollos grandes (gris). Las líneas indican la desviación típica.

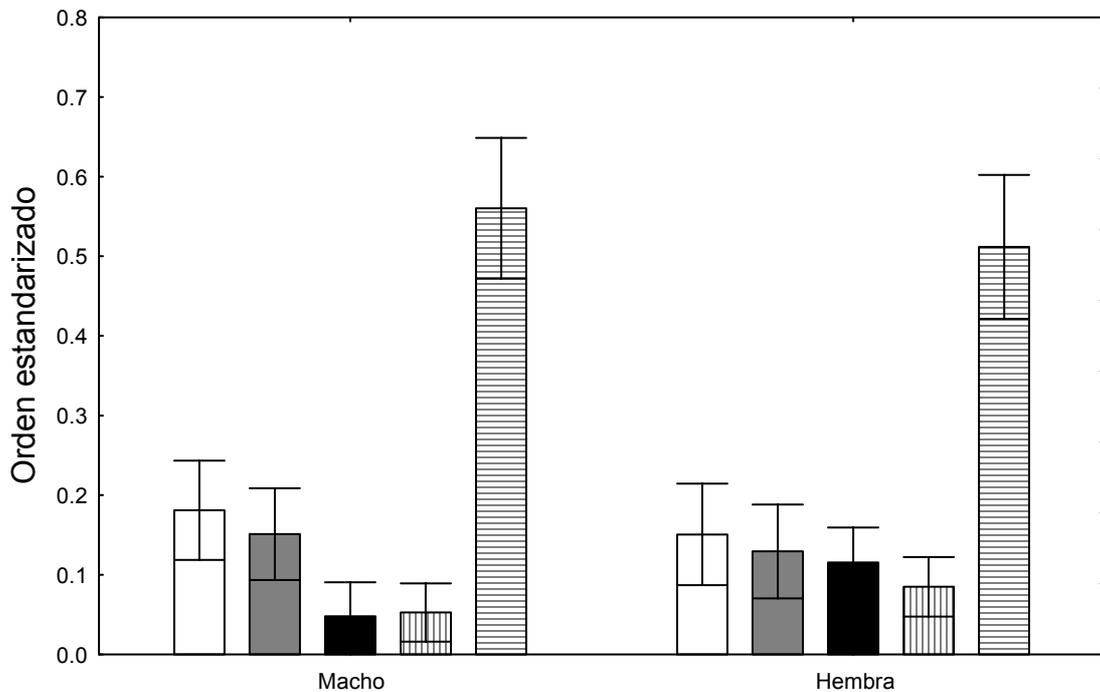


DIFERENCIAS SEXUALES EN EL COMPORTAMIENTO DE CEBA

El sexo de los padres se pudo identificar en 6 de los 11 nidos. No se encontraron diferencias entre el valor estandarizado de comportamiento de petición entre los pollos cebados por los machos y aquellos cebados por las hembras (t-test pareado, en todos los casos $t_5 < 1,0$; $p > 0,40$; Figura 18). Tampoco hubo diferencias significativas según el peso relativo de los pollos ($t_5 = 0,47$; $p = 0,66$; Figura 18).

Figura 18

Orden estandarizado medio de los valores de petición y del peso relativo de los pollos que fueron cebados por machos y por hembras. Las barras indican la desviación típica. Blanco: posición, gris: orden, negro: intensidad relativa, rayado vertical: altura, rayado horizontal: peso relativo.



DISCUSIÓN

FUNCIÓN DE LA PETICIÓN

Diversos estudios han mostrado en otras especies que las cuatro variables de comportamiento petitorio de los pollos medidas en este estudio determinan la probabilidad de recibir ceba por parte de los padres. Así, por ejemplo, en algunas especies, de los pollos que solicitan alimento, aquellos más próximos a los padres son cebados preferentemente (Smith & Montgomerie, 1991; Kacelnik et al., 1995; Whittingham et al., 2003). Los pollos que antes piden al llegar los padres al nido también son cebados preferentemente (Price & Ydenberg, 1995; Leonard & Horn, 1996; Dearborn, 1998). También los pollos que alcanzan mayor altura al pedir son

alimentados preferentemente (Teather, 1992; Lichtenstein & Sealy, 1998; Lichtenstein, 2001). En un estudio anterior realizado con la urraca (Redondo & Castro 1992a) utilizaron un índice de intensidad de petición similar al usado en este trabajo. En dicho estudio se mostró experimentalmente que la intensidad de petición incrementaba con el hambre de los pollos, y que los pollos más hambrientos en el nido eran cebados preferentemente. Por tanto, es presumible que en este trabajo los pollos que más pidieran fueran los más hambrientos. En el presente estudio se ha mostrado que la intensidad de petición se relaciona con la probabilidad de ser cebado, y está correlacionada con las demás variables medidas y el nivel de petición total.

Este trabajo muestra que los adultos de urraca utilizan las señales de petición de los pollos para determinar a qué pollo entregar el alimento. La ventaja más probable que obtienen los padres al usar estas reglas de reparto de cebs es que entregan el alimento a los pollos más necesitados, disminuyendo sus probabilidades de muerte por inanición y, por tanto, aumentando su eficacia biológica. Esto, junto con el hecho de que la petición es costosa para la urraca (Redondo & Castro 1992b; Rodríguez-Gironés et al., 2001b), apoyaría la hipótesis de que el nivel de petición de los pollos constituye una señalización honesta de la necesidad de los pollos dirigida a los padres (Godfray, 1991, 1995b; Kilner & Johnstone, 1997).

REPARTO DEL ALIMENTO SEGÚN LA EDAD DE LOS POLLOS

Los padres utilizaron las mismas reglas para repartir el alimento independientemente de la edad de los pollos. Cambios en las normas de reparto del alimento con la edad de los pollos podrían ser predecibles si, por ejemplo, los costes del comportamiento de petición varían con la edad (Kilner, 2002b). Por ejemplo, el coste de la petición postural disminuye con la edad en el canario (*Serinus canaria*) (Kilner, 2001, 2002b), y las hembras de esta especie responden cada vez menos a este comportamiento conforme los pollos crecen (Kilner, 2002a). Por otro lado, cuando los pollos eran pequeños hubo un mayor porcentaje de cebas múltiples. Este cambio de comportamiento durante la ontogenia de los pollos probablemente se debe a que los pollos pequeños pueden consumir menos alimento, con lo que los padres pueden repartir el alimento que llevan en su cavidad gular a la nidada entre varios pollos.

LA FUNCIÓN DE LAS CEBAS MÚLTIPLES

Los resultados de este estudio muestran, en primer lugar, que las cebas múltiples son más comunes en nidadas de pollos pequeños que cuando los pollos son grandes. Esto apoya la idea de que las cebas múltiples tienen lugar cuando el primer pollo no puede tomar todo el alimento que el adulto llevaba, por lo que los padres lo reparten entre un mayor número de pollos. La gran diferencia encontrada en las frecuencias de cebas múltiples entre nidos donde los pollos eran pequeños puede obedecer a que los padres aportan diferentes tipos de presas en los distintos nidos, tal y como ocurre en otras especies (p.e., Golet et al., 2000). En la urraca, podría ocurrir que en algunos nidos los padres lleven presas más digeribles o menos divisibles que en otros, dando lugar a una menor frecuencia de cebas múltiples, especialmente considerando el amplio abanico de presas con que esta especie alimenta a sus pollos (Martínez et al., 1992). Cuando los pollos eran grandes, las cebas múltiples sólo ocurrieron cuando el pollo elegido por los padres para entregar el alimento era relativamente pequeño. Esto apoya la idea anteriormente expuesta. Si el primer pollo cebado era demasiado pequeño para tomar todo el alimento llevado al nido por los padres, entonces, los padres entregaron parte del alimento transportado al nido a otros pollos.

IMPORTANCIA DEL TAMAÑO DE LOS POLLOS EN LA PROBABILIDAD DE SER CEBADO

Previos estudios han mostrado que la urraca alimenta preferentemente a los pollos de mayor tamaño (Redondo, 1993). Sin embargo, estos estudios no han mostrado si esto es debido a una predilección de los padres por los pollos más grandes, o es debido a que los pollos más grandes, gracias a sus ventajas competitivas, consiguen un mejor acceso a determinadas posiciones de privilegio en el nido (p.e., Ostreiher, 2001), o piden con mayor intensidad. En este estudio, los pollos de mayor tamaño fueron cebados preferentemente en la urraca. Al contrario que en el alzacola (Capítulo I), esto no fue debido a que los pollos más grandes solicitaran alimento a mayor nivel que los más pequeños, ya que el nivel de petición total no varió con el tamaño de los pollos. Esto sugiere que otras características no consideradas en este estudio, y que estuvieron correlacionadas con el peso de los pollos, fueron utilizadas por los padres de urraca para decidir a qué pollo entregar el alimento. Una posibilidad es que los padres utilicen el

tamaño de la boca, evidentemente correlacionado con el tamaño del pollo, para decidir a qué pollo cebar, como se ha mostrado en otras especies (Kilner et al., 1999b). Muchos otros estudios han mostrado que los pollos de mayor tamaño reciben una mayor proporción de cebas (Gottlander, 1987; Teather, 1992; Smiseth et al., 1998; Cotton et al., 1999; Ostreiher, 1997, 1999, 2001), pero esto se ha relacionado con un efecto sobre otras variables, ya que los pollos de mayor tamaño tienen más facilidad para acercarse a los padres y pueden alcanzar mayor altura al pedir, todo lo cual favorece el que sean cebados preferentemente. Similarmente a este estudio, Smiseth et al. (2003a) encontraron en el pechiazul (*Luscinia svecica*) que los pollos más grandes eran alimentados preferentemente después de controlar estadísticamente por su comportamiento de petición.

Los pollos que abandonan el nido con mayor tamaño tienen más probabilidades de llegar a reproducirse (Martin, 1987; Magrath, 1991; Husby & Slagsvold, 1992), y, por tanto, poseen mayor valor reproductivo. Desde esta perspectiva, los padres deben utilizar el tamaño de los pollos como una característica para decidir a qué pollo cebar, pues es predecible que los padres inviertan más en los descendientes de mayor valor reproductivo (Haig, 1990; Clutton-Brock, 1991; Mock & Parker, 1997). Las diferencias de tamaño dentro de una nidada pueden deberse a características propias de la calidad de los pollos (p.e., el sexo de los pollos, Drummond & Osorno, 1992; Teather, 1992), pero estas diferencias también pueden ser provocadas por los padres. Una de las formas más frecuentes de crear jerarquías de tamaño dentro de una nidada es mediante la asincronía de eclosión (Magrath, 1990; Stenning, 1996). La urraca es una especie que utiliza este método. De esta forma, en caso de escasez de alimento, los pollos más pequeños morirían de inanición, lo que permitiría que los más grandes volaran con una buena condición física (Magrath, 1989; Forbes et al., 2001). Pero, para que esto ocurra, no basta con la creación de una jerarquía de tamaño, además, los padres deben seguir unas normas de reparto según las cuales ceben preferentemente a los pollos de mayor tamaño (Soler, 2001). Los resultados arriba discutidos concuerdan con esta predicción.

IMPLICACIONES DEL COMPORTAMIENTO DE CEBAR DE LA URRACA SOBRE EL PARASITISMO DE CRÍA INTERESPECÍFICO

Podemos distinguir dos estrategias en los parásitos de cría para conseguir monopolizar u optimizar los cuidados parentales de sus hospedadores. Unos eliminan a los pollos competidores del hospedador, mientras que otros compiten con ellos, como ocurre con el críalo, un parásito de cría que parasita a la urraca (Soler, 1990). Según Soler (2002b), esta estrategia de los parásitos viene determinada por la estrategia reproductiva de los hospedadores. En especies en las que no hay reducción de nidada es predecible que los padres repartirán el alimento equitativamente entre todos los pollos (Soler, 2001), y en éstos, los pollos parásitos no tendrían ventaja sobre los pollos hospedadores en la competición por el alimento que los adultos suministran al nido. Por este motivo deberán expulsar a los pollos hospedadores, como ocurre en el cuco (Martín-Gálvez et al., 2005). En cambio, en especies en las que los hospedadores sigan la estrategia de la reducción de nidada, y los padres ceban preferentemente a los pollos más competitivos (p.e., de mayor tamaño), como ocurre en la urraca, los pollos parásitos sí podrán competir con los pollos de los hospedadores exitosamente, sin necesidad de incurrir en los costes de la expulsión de huevos/pollos (Soler, 2002b). Los resultados del presente estudio apoyan esta idea, ya que las urracas tienden a cebar a los pollos que piden más intensamente y a los de mayor tamaño, lo que permitiría a los pollos de críalo obtener la mayor parte de las cebas gracias a tres adaptaciones principales: (1) un menor periodo de incubación y, por tanto, una eclosión más temprana (Soler, 1990), (2) un comportamiento de petición muy exagerado, repetitivo y continuado (Soler et al., 1999; Redondo & Zúñiga, 2002), y (3) la existencia de unas papilas en el paladar que actúan como un superestímulo (Soler et al., 1995a).

DIFERENCIAS SEXUALES EN LAS NORMAS DE REPARTO DE CEBAR

Rydén & Bengtsson (1980) encontraron que los machos de carbonero común (*Parus major*) cebaban preferentemente en la entrada del nido, mientras que la hembra lo hacía más hacia el fondo, favoreciendo a los pollos más pequeños. También Gottlander (1987) encontró que las hembras de papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) cebaban preferentemente a los pollos más pequeños, mientras que los machos cebaban preferentemente a los más grandes. Diferencias similares en el

comportamiento de ceba de machos y hembras han sido descritas en psitácidos (Stamps et al., 1985; Krebs et al., 1999; Krebs, 2001, 2002) y en la golondrina bicolor (*Tachycineta bicolor*) (Leonard & Horn, 1996). En este estudio, machos y hembras de la urraca no difirieron en el tamaño de los pollos que cebaron. En tres especies se han encontrado diferencias sexuales más sutiles. Whittingham et al. (2003) encontraron que los machos de golondrina bicolor cebaban preferentemente a los pollos que comenzaban a pedir antes y que estaban más próximos mientras que las hembras no eran tan estrictas respecto a este comportamiento. Kilner (2002a) mostró que las hembras de canario (*Serinus canaria*) empleaban la intensidad de petición y la altura como caracteres para decidir a qué pollo cebar, mientras que los machos sólo empleaban la altura y no la intensidad. En el alzacola (Capítulo I), las hembras alimentaron a pollos relativamente más alejados que los alimentados por los machos. En la urraca no se han detectado diferencias de este tipo, pero el bajo tamaño de muestra disminuye la posibilidad de obtener un resultado significativo.

CAPÍTULO IV

Función de la eclosión temprana de los pollos de críalo (*Clamator glandarius*) en la competencia por el alimento con los pollos de su hospedador, la urraca (*Pica pica*)



"La característica más espectacular de la Tierra es la existencia de vida, y la característica más espectacular de la vida es su diversidad"

David Tilman

CAPÍTULO IV

FUNCIÓN DE LA ECLOSIÓN TEMPRANA DE LOS POLLOS DE CRÍALO (*CLAMATOR GLANDARIUS*) EN LA COMPETICIÓN POR EL ALIMENTO CON LOS POLLOS DE SU HOSPEDADOR, LA URRACA (*PICA PICA*)

RESUMEN

El críalo (*Clamator glandarius*) es un parásito de cría obligado, que en Europa parasita principalmente a la urraca (*Pica pica*). Los pollos de críalo tienen que competir por el alimento con los pollos de la urraca. Sin embargo, la urraca es de mayor tamaño que el críalo y alimenta preferentemente a los pollos de mayor tamaño. Por este motivo, si los pollos de críalo eclosionaran al mismo tiempo que los pollos de urraca, tendrían una desventaja competitiva frente a los pollos de su hospedador. Una posible adaptación a las normas de reparto del alimento de la urraca, contrarrestando esta desventaja competitiva, es poner huevos de eclosión más temprana para que el pollo de críalo comience siendo de mayor tamaño que los pollos de urraca. Efectivamente, esto se ha encontrado en el críalo. En este estudio se realiza un experimento en el que se simula el resultado que ocurriría en el caso de que los huevos de críalo no eclosionaran antes que los de urraca. Para ello se introducen pollos de críalo en 12 nidos de urraca de forma que los pollos de críalo eran de menor tamaño. El resultado fue que los pollos de críalo fueron tratados de forma similar a un pollo de urraca de pequeño tamaño, por lo que tuvieron que realizar un esfuerzo de petición mayor para ser alimentados. Aún así, los pollos de críalo recibieron más alimento que los de urraca, probablemente debido a otras adaptaciones: su mayor nivel de petición y la existencia de unas papilas en su cavidad bucal, como ya ha sido mostrado en otros estudios.

INTRODUCCIÓN

El conflicto paterno-filial (Trivers, 1974; Lazarus & Inglis, 1986; Clutton-Brock, 1991; Mock & Parker, 1997) predice que los hijos deben solicitar a los padres una mayor cantidad de recursos de la que es óptima para los padres entregarles. El conflicto paterno-filial intranidada (Macnair & Parker, 1979) traslada este conflicto a la competencia entre hermanos por el alimento entregado por los padres. Asumiendo una cantidad de recursos fija para la nidada, cada pollo intentaría conseguir más alimento que sus hermanos (revisión en Mock & Parker, 1997). Por ello, los pollos de mayor tamaño consiguen una mayor cantidad de alimento gracias a sus ventajas competitivas, ya que al ser de mayor talla pueden estar más cerca de los padres y conseguir así más alimento (McRae et al., 1993; Ostreher, 1997; 2001; Smiseth et al., 1998; Cotton et al., 1999). En las aves, frecuentemente se establecen jerarquías de tamaño entre los pollos, lo que se consigue normalmente gracias a la eclosión asincrónica (revisión en Magrath, 1990). Si las hembras comienzan a incubar antes de terminada la puesta, los pollos de los huevos que se han puesto primero se desarrollarán antes y eclosionarán antes, con lo que serán más grandes que los pollos nacidos de los huevos puestos en último lugar. Otras formas de conseguir una asincronía de tamaño o una diferencia en la habilidad competitiva en los pollos es mediante una inversión diferencial en los huevos, bien variando su tamaño (Williams, 1994), o bien variando la concentración de andrógenos entre huevos (Schwabl et al., 1997).

La jerarquía de tamaños en el nido permite que en caso de escasez de alimento muera el pollo de peor calidad fenotípica (el más pequeño), debido a una preferencia de los padres por alimentar a los pollos de mayor valor reproductivo (los más grandes) (Magrath, 1989; 1990; Stenning, 1996; Forbes et al., 2001). Por ello cabe esperar que, en especies en las que ocurre con frecuencia la reducción de nidada (especies reductoras), los padres tendrán reglas de reparto del alimento por las cuales favorezcan a los pollos de mayor tamaño (Soler, 2001). En especies donde la reducción de nidada no ocurre con frecuencia, en las que los padres ponen tantos huevos como pollos volarán del nido, es predecible, en cambio, que los padres repartirán el alimento equitativamente entre la nidada (Soler, 2001).

Los parásitos de cría obligados son aves que ponen sus huevos en los nidos de otras especies, las hospedadoras, que son las que cuidan de esos huevos y pollos parásitos (Hamilton & Orians, 1965; Payne, 1977; Rothstein, 1990; Davies, 2000). Debido a que los pollos parásitos no tienen ninguna relación de parentesco con los pollos hospedadores, los costes asociados a las relaciones genéticas entre hermanos y padres no pueden aplicarse a los pollos parásitos, y por tanto la evolución de comportamientos egoístas en los pollos parásitos tiene menos restricciones en estas especies que en las especies hospedadoras (Briskie et al., 1994). La estrategia que los parásitos pueden utilizar para maximizar la cantidad de alimento que consiguen dependerá de la estrategia de reparto del alimento de los hospedadores. Si los hospedadores son ajustadores de puesta y reparten el alimento equitativamente entre todos los pollos de la nidada, los parásitos difícilmente podrán obtener un elevado porcentaje del alimento aportado al nido (Soler, 2002b). Una forma de lograr que todo el alimento sea para ellos es eliminar a los pollos hospedadores, como hace el cuco (*Cuculus canorus*) (Martín-Gálvez et al., 2005). En cambio, si el hospedador es una especie reductora de nidada en la que el pollo de mayor tamaño es cebado preferentemente, los parásitos pueden explotar este sistema desarrollando las adaptaciones adecuadas y conseguir un mayor reparto del alimento siendo mejores competidores que los pollos hospedadores, matándolos de inanición sin necesidad de expulsarlos (Soler, 2002b).

El críalo (*Clamator glandarius*) (peso: 138-169 gramos) es otro cucúlido parásito que, a diferencia del cuco, no expulsa los huevos o pollos del hospedador y sus pollos compiten con los pollos del hospedador. Se trata de un parásito de cría especialista que en Europa parasita principalmente a una especie de mayor tamaño que él, la urraca (*Pica pica*) (peso: 220-236 gramos) (Soler, 1990; Soler & Soler, 2000). El sistema críalo-urraca se ha convertido en uno de los sistemas parásito de cría-hospedador mejor estudiado, habiéndose descrito y demostrado experimentalmente un considerable número de adaptaciones y contraadaptaciones en la carrera de armamentos coevolutiva que mantienen ambas especies (revisión en Soler & Soler, 2000). Los críalos tienen un elevado éxito reproductor cuando parasitan a esta especie (73 %, Soler et al., 1998). Este éxito reproductor es muy elevado cuando la hembra de críalo pone su huevo pronto en la secuencia de puesta de la urraca (71-90 %), pero es bastante más

pobre cuando el huevo parásito es puesto al final de la puesta, o cuando ya había sido completada la puesta (0 %; Soler et al., 1998). Se han descrito varias adaptaciones que explicarían este éxito del críalo en los nidos de urraca, a pesar de ser una especie de menor tamaño que el hospedador. Así, por ejemplo: (1) Los adultos contribuyen a reducir la competencia que los pollos de críalo tendrían en el nido mediante la destrucción de huevos del hospedador (Soler et al., 1997; Soler & Martínez, 2000). (2) Los pollos de críalo solicitan alimento con una gran intensidad, emitiendo los sonidos de petición con una mayor frecuencia y durante bastante más tiempo que los pollos de urraca (Redondo, 1993; Soler et al., 1999; Redondo & Zúñiga, 2002). (3) Los pollos presentan dos papilas de color blanco en el paladar que provocan que sean cebados preferentemente por las urracas (Soler et al., 1995a). (4) Los huevos de críalo tienen un tiempo de incubación más corto (3-4 días) que los de urraca (Álvarez & Arias de Reyna, 1974; Soler, 1990). Esto les permitiría eclosionar antes que los pollos de urraca, con lo que, cuando eclosionaran estos, el críalo ya habría crecido lo suficiente para obtener una ventaja tamaño.

Está claro que eclosionar antes es importante (ver datos sobre éxito según el momento de la puesta citados anteriormente; Tabla 5.8 en Soler et al., 1998), y que existe para el críalo una ventaja asociada con ser el primero, y con bastante diferencia, en la jerarquía de tamaño que se crea en el nido. Además, en especies en las que se tiende a alimentar a los pollos de mayor tamaño, como es el caso de la urraca (Capítulo III), esta ventaja será especialmente importante. Efectivamente, Redondo (1993) mostró que los pollos de críalo no conseguían más alimento que los de urraca cuando eran más pequeños que los pollos de su hospedador. Soler et al. (1995a) también mostraron que para conseguir más alimento que los pollos de urraca los pollos de críalo debían ser más grandes que aquéllos. Estos estudios, sin embargo, no examinaron si estos resultados eran debidos a diferencias en el comportamiento de petición de los pollos, o se debían a una predilección de los padres por los pollos de mayor tamaño. En el capítulo III se mostró que la urraca alimenta preferentemente a los pollos más grandes, aunque estos no piden a un mayor nivel de petición que los pollos más pequeños ni están durante más tiempo en la proximidad de los padres.

Por otro lado, la ventaja de ser más grande cuando se compite por las cebas aportadas al nido se ha puesto de manifiesto en algunos estudios realizados con otro

parásito de cría, el tordo negro (*Molothrus ater*), que utiliza como hospedadores a especies de diferentes tamaños. Por ejemplo, la reinita amarilla (*Dendroica petechia*) ceba a sus pollos en función de la altura que alcanzan al solicitar alimento. Lógicamente, la altura alcanzada por los pollos está positivamente correlacionada con su tamaño. Cuando parasita a esta especie, los pollos de tordo negro, que compiten con los pollos del hospedador, consiguen un mayor reparto de la ceba que los pollos hospedadores gracias a su mayor tamaño (Lichtenstein & Sealy, 1998). Similares resultados fueron encontrados por Dearborn (1998) cuando esta especie parasita nidos del pinzón añil (*Passerina cyanea*). En este estudio, el tordo negro consiguió un mayor reparto de cebas al parasitar nidos de pinzón añil, un hospedador de menor tamaño, pero no al ser introducido en nidos de cardenales (*Cardinalis cardinalis*), un hospedador de tamaño similar.

Los objetivos de este estudio son, primero, demostrar experimentalmente la hipótesis de que un mayor tamaño permite al pollo de críalo conseguir más alimento de sus hospedadores. Para ello, se ha filmado el comportamiento de petición de los pollos y el de reparto de cebas por parte de las urracas adultas en nidos no parasitados (tratamiento control), y después de cambiar el pollo de urraca más pequeño por un pollo de críalo de aproximadamente su mismo tamaño. La predicción es que, a pesar de las otras adaptaciones (petición exagerada y papilas bucales), los pollos de críalo conseguirán menos alimento cuando son de menor tamaño. El segundo objetivo es testar si las urracas modifican sus reglas de reparto de alimento como consecuencia de la aparición de un pollo de críalo en su nido. Puesto que es una especie reductora de nidada, se predice que sus normas de reparto del alimento no variarán.

METODOLOGÍA

El estudio se realizó durante los años 1993-1997 en la Hoya de Guadix, sita en el sudeste de España (37° 10' N, 3° 11' O). Se trata de una zona de cultivo de almendro (*Prunus dulcis*) con algunas encinas (*Quercus rotundifolia*), en los cuales nidifican las urracas. Esta población es parasitada por el críalo, con un 55 % de nidos afectados

(Soler, 1990; Soler et al., 1998). Los nidos, una vez localizados, eran revisados periódicamente, para conocer la edad exacta de los pollos.

DISEÑO EXPERIMENTAL

El experimento se realizó en 12 nidos de urraca no parasitados por el críalo, con tamaños de nidada de 3 (11 nidos) y 5 (un nido). Previamente a la filmación de los nidos los pollos fueron marcados con pintura no tóxica en picos y/o cabezas para su reconocimiento individual. El peso promedio de los pollos fue de $100,3 \pm 39,5$ gramos. En 4 nidos se filmó el comportamiento petitorio y de reparto de ceba por parte de los padres durante dos horas (tratamiento control), y posteriormente se intercambió el pollo de menor tamaño por un pollo de críalo de igual edad que el pollo de urraca retirado, pero de menor tamaño que los pollos que quedaban en el nido. Tras el intercambio de pollos se filmó durante otras dos horas con el tratamiento experimental. En otros 8 nidos se realizó el mismo experimento, pero primero se grabó el nido con el pollo de críalo introducido (tratamiento experimental), y después el nido en su situación natural (tratamiento control). No hubo diferencias en tasa de cebas ni en ninguna variable del esfuerzo de petición (orden, posición, intensidad, altura, peso relativo y número de pollos pidiendo; ver definiciones abajo) entre los nidos en los que el tratamiento experimental se realizó antes del tratamiento control ($n = 8$) y aquellos en los que se realizó después ($n = 4$) (prueba de la t , $t_{10} < 1,5$; $p > 0,20$ para todos los casos). Las urracas no reconocen a los pollos de críalo introducidos en su nido a la edad a la que se realizó el experimento (Soler et al., 1995b).

Las grabaciones se realizaron con una microcámara de 8 centímetros de longitud y 2 centímetros de diámetro modelo CCD de Toshiba[®]. La cámara era camuflada en la estructura del nido, concretamente en la cúpula, y se conectaba con un cable de fibra óptica de 20 metros de longitud con un equipo de grabación. Este equipo de grabación estaba formado por un monitor que permitía ver lo que ocurría en el nido, y un equipo de grabación VHS, que estaban escondidos de la vista de las aves en el interior de una tienda camuflada. Se comenzó a grabar cuando se produjo el primer evento de ceba. En muchos casos las urracas se mostraron agresivas hacia la microcámara, se dedicaban a picotear y/o hacer movimientos de amenaza a la cámara o a los cables y no entraban a cebar a los pollos. Si este comportamiento se prolongó durante 60 minutos, se retiró el

equipo de grabación y se abandonó la zona. En todos los casos se comprobó que los padres continuaron atendiendo a los pollos de forma normal y ningún nido fue abandonado por los padres como consecuencia de estos intentos de filmación.

ANÁLISIS DE LAS GRABACIONES

Las grabaciones se analizaron en un equipo de reproducción VHS, que permitía observar las imágenes fotograma a fotograma. Las grabaciones se recorrieron hasta que se detectó un evento de ceba, entonces se analizaba detenidamente, fotograma a fotograma, la cinta, y se anotaba el número de pollos que solicitaron alimento. Se identificó el pollo, o los pollos en caso de que más de un pollo fuera cebado durante el mismo evento de ceba (ceba múltiple), al que se cebó gracias a los colores de su pico y/o cabeza, y se asignaba un valor a cada pollo que solicitó alimento para cada una de las siguientes variables:

1) Latencia, u orden relativo de petición (en adelante "orden"): se anotó el orden en que cada pollo pedía tras la llegada de los padres o la emisión de una llamada de ceba. Según esto, el pollo con latencia 1 fue el primero en pedir, con latencia 2 al segundo, etcétera.

2) Posición relativa en el nido respecto al adulto que cebaba (en adelante "posición"): se consideró el orden de distancia del pico de los pollos que estaban pidiendo hasta el cuerpo de los padres. El pollo en posición 1 fue el más próximo al cuerpo de los padres en el momento de solicitar alimento, en posición 2 al segundo más próximo, etcétera.

3) Intensidad relativa de petición (en adelante "intensidad"): se creó un orden de intensidad de petición en la nidada. Para ello se consideró la intensidad de petición de forma similar a lo descrito en otros trabajos (p.e., Redondo & Castro, 1992a), en orden creciente de intensidad, desde petición abriendo la boca con las patas flexionadas, hasta petición con las patas y cuello totalmente estirados, emitiendo llamadas y batiendo las alas. Para crear el orden de intensidad se asumió un continuo en la intensidad de petición. Cuando dos o más pollos pedían en una categoría igual de petición se examinó detenidamente la grabación para discernir cual de ellos mostraba mayor intensidad (por ejemplo, batía más fuertemente las alas o estiraba más el cuerpo), o se consideró pidiendo a mayor intensidad al pollo que mostraba mayor nivel de movimiento (Rydén

& Bengtsson, 1980). De esta forma, el pollo con intensidad de petición 1 fue el que solicitó alimento de forma más activa.

4) Altura relativa de las cabezas (en adelante "altura"): se consideró el orden de altura relativa de las cabezas de los pollos. El pollo con altura 1 fue el que tuvo la cabeza más alta en relación con sus compañeros de nido.

Debido a que los tamaños de nidada fueron diferentes, tanto rango de tamaño dentro de la nidada como los distintos órdenes de petición se estandarizaron mediante la fórmula: $(\text{valor} - 1) / (\text{tamaño de nidada} - 1)$. Esta fórmula permite tener valores comprendidos entre 0 y 1, de forma que los valores más próximos a 0 corresponden a los pollos de mayor latencia relativa, posición más cercana a los padres en relación a sus compañeros de nido, mayor intensidad de petición relativa, y mayor altura de las cabezas relativa, según la variable a la que se refieran los datos. Debe tenerse en cuenta que todas las variables están expresadas en forma de orden relativo, y no de valores absolutos, por lo que el valor recogido para un pollo en un nido y en un evento de ceba determinado no es independiente de los valores de sus hermanos. También se consideró la proporción (en tanto por uno) de pollos que solicitaron alimento en cada evento de ceba, como un índice del grado de competencia existente. Para cada pollo se asignó un orden de peso relativo, estandarizado como se ha descrito anteriormente.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Según una prueba de Komogorov-Smirnov, las distintas variables estandarizadas no difirieron significativamente de la normalidad. Para las comparaciones dentro de nidos (entre tratamientos o entre pollos) se utilizó siempre el test de la t pareado (Sokal & Rohlf, 1995). En todo momento se comparó el esfuerzo de petición empleado para recibir ceba, es decir, los niveles de petición utilizados por los pollos cuando fueron cebados. Cada nido fue usado como unidad estadística para evitar pseudorreplicación (Hurlbert, 1984). Los valores promedios son dados como la media \pm la desviación típica. Todos los tests fueron de dos colas. El programa Statistica (Statsoft, 2001) se utilizó para la mayoría de los análisis estadísticos.

RESULTADOS

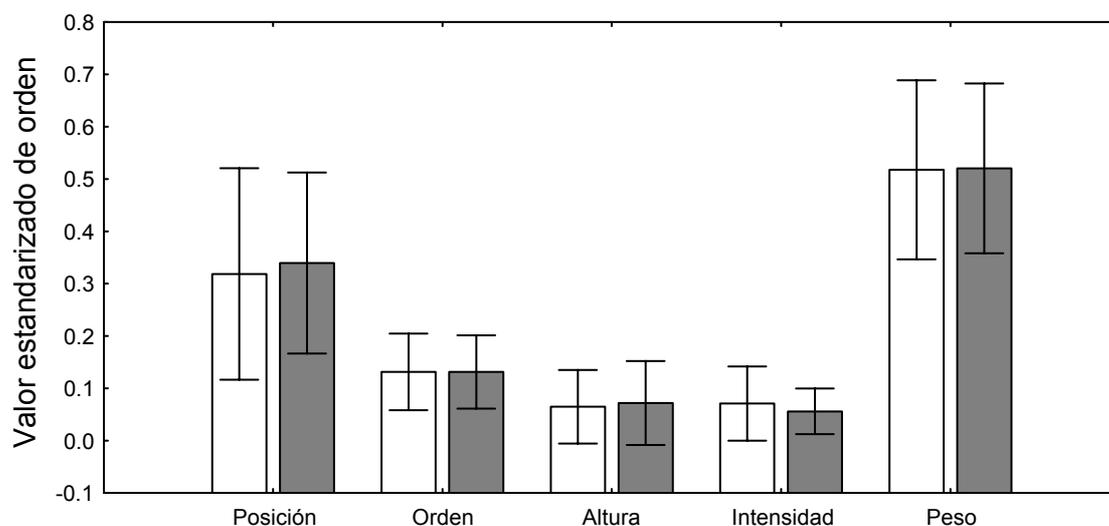
El intercambio de un pollo de urraca por uno de críalo en el nido no supuso un incremento de la tasa de cebas de los hospedadores (tratamiento control: $2,24 \pm 1,09$ cebas/hora/pollo; tratamiento experimental: $2,49 \pm 1,14$ cebas/hora/pollo; $t_{11} = 0,71$; $p = 0,49$). No obstante, el porcentaje de eventos de ceba en los que se cebaron a más de un pollo (cebas múltiples) fueron casi el doble en el tratamiento experimental que en el tratamiento control (control: $21,1 \pm 20,6$ %; experimental: $41,8 \pm 19,5$ %), aunque las diferencias no llegaron a ser significativas ($t_9 = 2,03$; $p = 0,07$). Dos nidos fueron excluidos porque contenían pollos demasiados pequeños, aun sin emplumar, y a esas edades las cebas múltiples suelen ser la norma en lugar de una excepción (Capítulo III). La mayor parte de las cebas que recibió el críalo fueron entregadas durante eventos de cebas múltiples (el $77,7 \pm 30,2$ % de las cebas recibidas), y este porcentaje difirió significativamente del porcentaje de cebas durante cebas múltiples en las que recibieron comida las urracas en el tratamiento experimental (el $43,4 \pm 20,4$ %; $t_9 = 3,71$; $p < 0,005$). Esto se debió a que, cuando el críalo fue cebado en primer lugar, las urracas tendieron a cebar después a sus propios pollos, ya que el porcentaje de cebas durante eventos de cebas múltiples en que el críalo fue cebado primero ($64,11 \pm 27,44$ %) tendió a ser mayor que el porcentaje de cebas en que las urracas fueron cebadas primero cuando se produjo una ceba múltiple ($32,11 \pm 25,02$ %; $t_9 = 2,02$; $p = 0,08$).

La posición relativa respecto al cuerpo de los padres, el orden de petición, la altura relativa de las cabezas, y la intensidad relativa de petición, de los pollos que fueron cebados no variaron significativamente entre el tratamiento control y experimental ($t_{11} < 1,0$; $p > 0,10$ para las cuatro variables; Figura 19). Tampoco el peso relativo de los pollos cebados varió significativamente entre ambos tratamientos ($t_{11} = 0,04$; $p = 0,98$; Figura 19). Durante el tratamiento experimental los críalos tendieron a recibir más cebas que las urracas, pero las diferencias no fueron significativas (Figura 20; $t_{11} = 1,50$; $p = 0,16$). Los críalos solicitaron alimento durante más eventos de ceba que las urracas con las que compartían el nido en el tratamiento experimental y que las urracas en el tratamiento control (ANOVA de medidas repetidas, componente dentro de sujetos: $F_{3, 33} = 4,28$; $p = 0,01$; comparación entre críalo y los demás grupos, LSD de Fisher, siempre $p < 0,05$; comparación entre los grupos de urracas, $p > 0,05$; Figura 21).

Sin embargo, cuando el críalo fue cebado, su orden de posición relativa, de petición relativo y de altura relativa tuvieron valores significativamente más bajos, que cuando una urraca con la que compartiera el nido fue cebada ($t_{11} < 2,0$; $p < 0,05$; Figuras 22a, b). El orden de la intensidad de petición estandarizada del críalo cuando fue cebado tendió a ser también menor que cuando una urraca compañera fue cebada ($t_{11} = 1,85$; $p = 0,08$; Figuras 22a, b). Esto sugiere que los pollos de críalo deben pedir con valores de petición más elevados (valores de orden estandarizado más bajos) para recibir una ceba que los pollos de urraca. Además, los pollos de críalo fueron cebados cuando había una menor proporción de pollos solicitando alimento, es decir, menos competencia, que cuando fueron cebados los pollos de urraca ($t_{11} = 6,78$; $p < 0,001$; Figuras 22a, b).

Figura 19

Niveles estandarizados de petición y peso relativo de los pollos que recibieron ceba durante el tratamiento control (blanco) y experimental (gris). Las líneas indican la desviación típica.



Para comprobar si los críalos deben solicitar alimento a un mayor nivel para ser alimentados debido exclusivamente a su menor tamaño se realizó un ANCOVA introduciendo el orden de peso como covariable. Al controlar estadísticamente el efecto del orden de peso relativo, las diferencias estadísticas se alejaron del nivel de significación (Tabla 2). De las cuatro variables de petición sólo en el caso de la altura el orden de peso tuvo un efecto significativo sobre las diferencias entre críalo y urraca (F_1 ,

$t_{21} = 5,76$; $p < 0,03$), lo que sugiere que la altura relativa alcanzada por los pollos estuvo influenciada por su tamaño relativo. Los críalos, al controlar por el peso relativo, siguieron siendo cebados preferentemente cuando había una menor cantidad de pollos pidiendo en el nido, pero no de forma significativa (Tabla 2).

Figura 20

Tasa de cebas por pollo que recibieron el críalo en el tratamiento experimental, la urraca más pequeña (canija) a la que substituyó, y las urracas mayores en ambos tratamientos. Las barras indican la desviación típica.

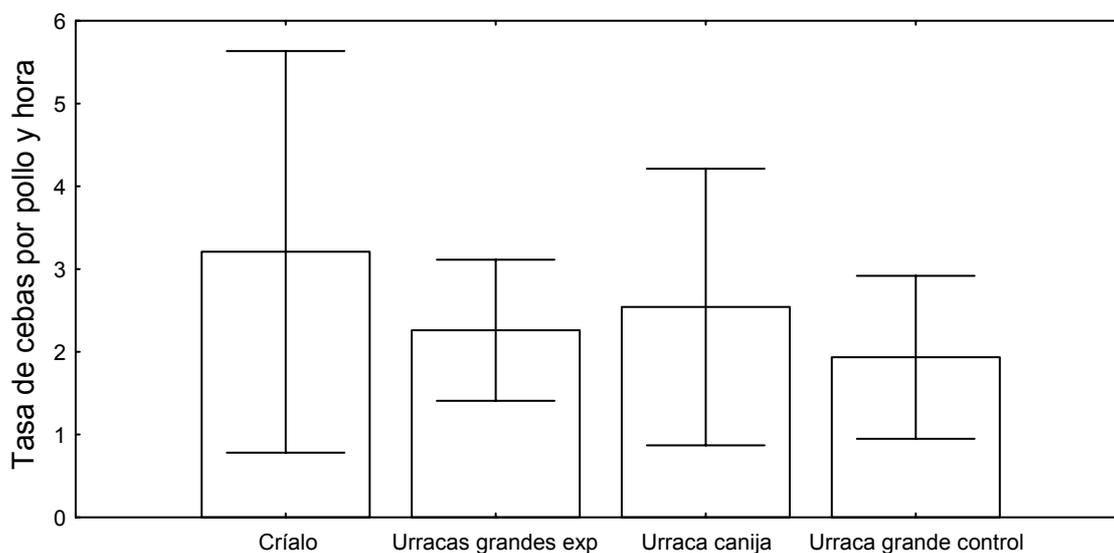


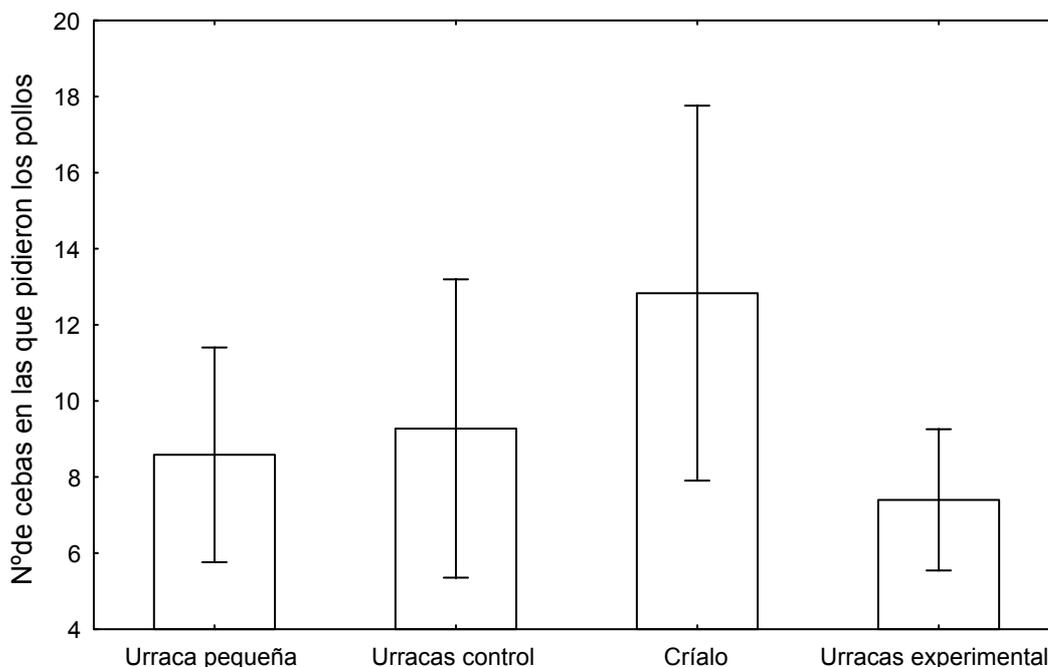
Tabla 2

Test sobre las diferencias entre los niveles de petición y el número de pollos que solicitan alimento cuando es cebado el críalo y cuando son cebadas las urracas durante el tratamiento experimental, controlando estadísticamente por el orden de tamaño relativo mediante un ANCOVA.

Variable	Efecto univariable	p	Modelo global	p
Posición	$F_{1,21} = 0,48$	0,50	$F_{2,21} = 2,67$; $R = 0,45$	< 0,10
Orden	$F_{1,21} = 0,20$	0,66	$F_{2,21} = 5,73$; $R = 0,59$	0,01
Altura	$F_{1,21} = 0,91$	0,35	$F_{2,21} = 7,82$; $R = 0,65$	0,003
Intensidad	$F_{1,21} = 0,03$	0,87	$F_{2,21} = 1,85$; $R = 0,39$	0,18
Nº pollos pidiendo	$F_{1,21} = 3,47$	0,08	$F_{2,21} = 23,16$; $R = 0,83$	<0,001

Figura 21

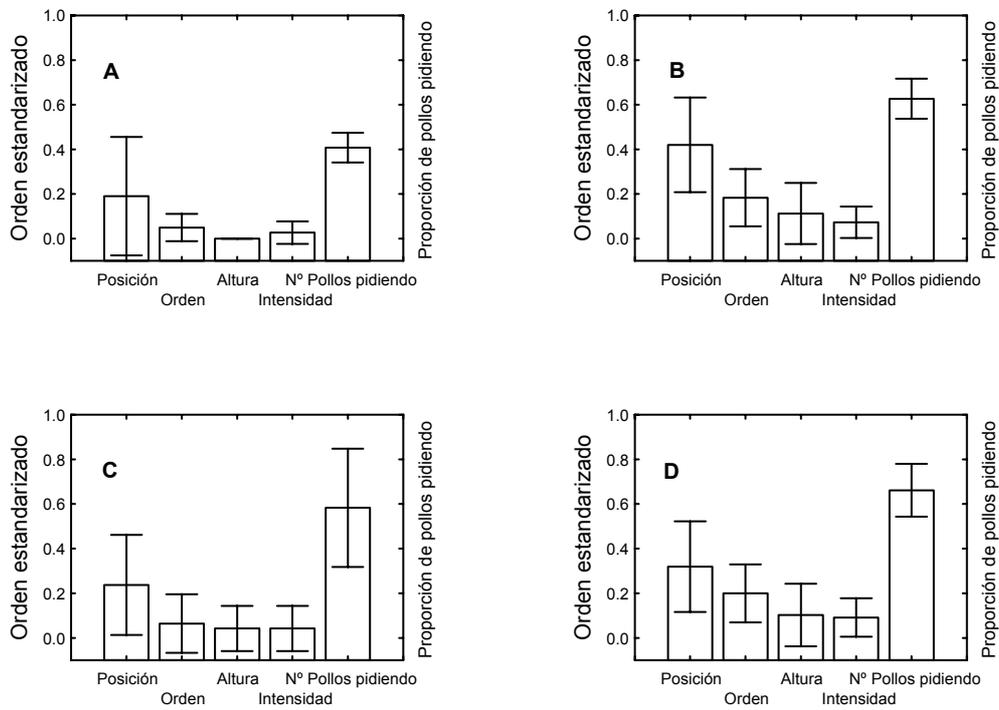
Número de eventos de ceba en los que pidió cada tipo de pollos (urraca canija, urracas grandes y críalo) en los tratamientos control y experimental. Las líneas indican la desviación típica.



Parece, por tanto, que el críalo en los nidos experimentales fue tratado como una urraca de tamaño similar. Para comprobar esto se comparó el éxito adquiriendo cebas que tuvo el críalo con el que tuvo el pollo que ocupó su mismo orden de peso en el tratamiento control. El críalo tendió a obtener una mayor cantidad de cebas que la urraca de su mismo orden peso relativo, pero las diferencias no fueron significativas ($t_{11} = 0,59$; $p = 0,57$; Figura 20). No se detectaron diferencias significativas entre los niveles de petición del críalo y de la urraca a la que sustituyó cuando eran cebados ($t_{11} < 1,5$; $p > 0,10$; Figuras 22a, c). Sin embargo, cuando el críalo fue cebado, la proporción de pollos solicitando alimento fue significativamente menor que cuando fue cebada la urraca más pequeña ($t_{11} = 2,23$; $p < 0,05$; Figuras 22a, c). La urraca pequeña a la que sustituyó el críalo tuvo que solicitar, en general, el alimento con niveles de petición estandarizados menores que sus hermanas para ser cebada (Figuras 22c, d), aunque las diferencias sólo fueron significativas para el orden de petición ($t_{11} = 2,57$; $p = 0,01$), existiendo una tendencia no significativa para las demás variables de petición ($t_{11} > 1,2$; $0,30 > p > 0,10$).

Figura 22

Niveles estandarizados de petición (posición, orden, altura e intensidad) y proporción de pollos que solicitaron alimento cuando fueron cebados: A) los pollos de críalo en el tratamiento experimental; B) los pollos de urraca en el tratamiento experimental; C) el pollo de urraca de menor tamaño relativo (con valor de tamaño relativo igual al del críalo en el tratamiento experimental) durante el tratamiento control; D) las urracas, menos la de menor tamaño relativo, durante el tratamiento control. Las líneas indican la desviación típica.



DISCUSIÓN

La urraca es una especie reductora de nidada en la que los adultos ceban preferentemente a los pollos de mayor tamaño (Capítulo III). Por este motivo, el tamaño del críalo debe ser un importante determinante de su probabilidad de recibir cebas cuando compite con los pollos de la urraca en el nido, como han encontrado otros trabajos (Redondo, 1993; Soler et al., 1995a). Durante los primeros días de vida en el nido, el pollo de críalo suele ser de mayor tamaño que los pollos de urraca debido a que los huevos de críalo eclosionan antes que los de la urraca. En el presente estudio se simula una situación en la que el pollo de críalo compitiera en el nido con pollos de urraca del mismo tamaño, mediante la introducción de pollos de críalo más pequeños en los nidos de urraca. Como consecuencia de esto, el pollo de críalo tuvo que realizar un esfuerzo de petición mayor que el de las urracas para conseguir alimento. Al controlar estadísticamente por el tamaño relativo, el esfuerzo de petición empleado por el críalo para conseguir ser alimentado dejó de ser significativamente mayor que el de las urracas (Tabla 2). El esfuerzo de petición del críalo fue similar al de una urraca de bajo rango de tamaño (tratamiento control), y el esfuerzo de petición necesario para conseguir ceba de esta urraca tendió a ser mayor que el de sus compañeras de mayor tamaño, lo cual es consistente con lo que ocurre en nidos de urraca no parasitados. Este estudio, por tanto, muestra que el críalo debería invertir más esfuerzo en petición en caso de competir con urracas de similar o mayor tamaño (lo que ocurriría, por ejemplo, si eclosionara al mismo tiempo que las urracas).

El tamaño se ha mostrado también como un importante determinante del éxito de conseguir ceba en otro parásito con un sistema de parasitismo similar, el tordo negro (Dearborn, 1998; Lichtenstein & Sealy, 1998; Dearborn & Lichtenstein, 2002; Kilner, 2003). La eclosión temprana también se ha mostrado como un factor importante para el éxito de este parásito de cría (revisión en Dearborn & Lichtenstein, 2002). Además, en un meta-análisis, Kilner (2003) mostró que el éxito de los pollos de tordo negro era muy bajo cuando parasitaban especies de mayor tamaño. Similares resultados obtuvo Dearborn (1998) en un estudio experimental con diferentes especies de hospedador (ver Introducción).

A pesar de necesitar un esfuerzo mayor para ser cebado, los pollos de críalo en los nidos experimentales consiguieron un 26 % más de cebas que cada urraca (Figura 20). Esto sugiere que el pollo de críalo puede conseguir una importante proporción del alimento, aunque es desfavorecido por las urracas en el reparto de la ceba. Una explicación para esto es que el pollo de críalo presenta otras adaptaciones que favorecen la ceba por parte de las urracas. Por ejemplo, los pollos de críalo solicitan alimento a una intensidad mucho mayor que los pollos de urraca (Soler et al., 1999; Redondo & Zúñiga, 2002). En este trabajo, los pollos de críalo solicitaron alimento más a menudo que los pollos de urraca (Figura 21). Además, los pollos de críalo presentan en su paladar unas papilas de color blanco que no están presentes en los pollos de urraca, pero que atrae especialmente a los padres adoptivos y favorece el que sean cebados por ellos (Soler et al., 1995a). Estas adaptaciones por sí solas no son suficientes para conseguir que el críalo compita exitosamente con los pollos de urraca, como sugieren los resultados de este estudio y los obtenidos por Redondo (1993) y Soler et al. (1995a). Por tanto, parece que papilas bucales, altas intensidades de petición, y un mayor tamaño relativo, logrado mediante la eclosión temprana de los huevos, interactúan entre sí para garantizar el éxito del críalo en los nidos de urraca.

Por otro lado, tal y como se predecía, no hubo efectos importantes de la introducción del críalo en el nido sobre las normas de reparto de ceba por parte de las urracas. Al introducir un pollo de críalo en el nido aumenta el nivel de petición de la nidada, por lo que sería predecible encontrar un incremento en el nivel de inversión de los padres (Dearborn et al., 1998). Sin embargo, no se detectó un incremento significativo en la tasa de cebas de los padres. Esto puede deberse a que los padres ya estaban cebando a su máxima capacidad de trabajo (Tinbergen & Verhulst, 2000). Alternativamente, puede que los padres no estén seleccionados para responder a un mayor nivel de petición en su nidada. Estudiando diferentes poblaciones de mirlo alirrojo (*Agelaius phoeniceus*), Clark & Lee (1998) y Burford et al. (1998) encontraron diferentes respuestas de los padres a un incremento del nivel de petición de la nidada mediante playbacks. Estos autores relacionaron las diferencias encontradas con factores ambientales asociados a diferencias geográficas. En el caso de la urraca, en un área altamente parasitada como es la zona de estudio (véase Soler et al., 1998), podría existir una presión selectiva que favorezca a las urracas que no responden o lo hacen en una

forma poco marcada a un incremento en el nivel de petición de su nidada, ya que esto puede ser debido en muchas ocasiones a que el nido está siendo parasitado. Holen et al. (2001), mediante un modelo matemático, predicen que este tipo de respuestas pueden ocurrir en los parásitos de cría, y, de hecho, Grim et al. (2003) muestran casos de abandono de nidadas de carricero común (*Acrocephalus scirpaceus*) parasitadas por cuco, lo que puede estar relacionado con el elevado nivel de demanda del pollo de cuco. Sin embargo, para demostrar este hecho en el críalo, sería necesario un estudio comparativo entre poblaciones parasitadas y no parasitadas.

En resumen, si los pollos de críalo fueran de igual o menor tamaño que los pollos de urraca perderían parte de su ventaja competitiva. Probablemente, la existencia de papilas bucales y la mayor intensidad de petición del pollo de críalo son adaptaciones que le confieren ventajas competitivas, puesto que, a pesar de no contar con la ventaja del tamaño, los pollos de críalo consiguieron un mayor reparto del alimento entregado por las urracas. No hubo evidencias de que las urracas cambiaran su comportamiento de ceba en respuesta al parasitismo experimental.

CAPÍTULO V

Reparto del alimento en el gorrión común (*Passer domesticus*): Efecto de la reducción de nidada



"Para que sea útil, la inspiración debe llegar trabajando"

Pablo R. Picasso

CAPÍTULO V

REPARTO DEL ALIMENTO EN EL GORRIÓN COMÚN (*PASSER DOMESTICUS*): EFECTO DE LA REDUCCIÓN DE NIDADA

RESUMEN

En este capítulo se analiza el comportamiento de reparto del alimento entre la descendencia en el gorrión común (*Passer domesticus*). Cuando los padres tuvieron que elegir entre varios pollos para cebar, alimentaron preferentemente a los que estaban más próximos, pedían a mayor intensidad, y pidieron con menor latencia relativa. Una revisión de la literatura sugiere que esta predilección de los padres está generalizada entre las aves. Por otro lado, los pollos recibieron la misma cantidad de cebas independientemente de su tamaño relativo. Sin embargo, cómo los padres repartieron el alimento entre los pollos según su tamaño relativo, varió de acuerdo a la diferencia entre el tamaño de nidada existente cuando se realizó el estudio y el tamaño de puesta original. Cuando esta diferencia fue pequeña, los padres tendieron a alimentar preferentemente a los pollos de mayor tamaño en el nido. Esta preferencia por los pollos más grandes disminuyó conforme aumentó la diferencia entre el tamaño de nidada y de puesta (debido a reducción de nidada o fracaso en la eclosión de los huevos). El tamaño de nidada en sí no tuvo efecto sobre la frecuencia relativa con la que fueron alimentados los pollos según su tamaño. Esto sugiere que el tamaño de puesta se ajusta a la cantidad de alimento que los padres podrán entregar a la nidada, y las normas de reparto del alimento varían según las condiciones ambientales en que se encuentren (grado de reducción de nidada o pérdida de huevos por fallos de eclosión).

INTRODUCCIÓN

En especies con cuidados parentales es frecuente que la descendencia comunique su necesidad de alimento a los padres mediante una serie de comportamientos, y que los padres respondan repartiendo el alimento entre la descendencia en función de dichos comportamientos (revisión en Kilner & Johnstone, 1997). Mediante esta comunicación paterno-filial los hijos indican su necesidad a los padres de forma honesta, gracias a la existencia de un coste asociado a la petición (Godfray, 1991; 1995b). Por ejemplo, existe un coste energético de la petición que afecta a la tasa de crecimiento de los pollos (Kilner, 2001; Rodríguez-Gironés et al., 2001b).

Los comportamientos por los que los pollos comunican su necesidad a los padres son muy variados. En algunas especies, los pollos varían el color de su boca según su necesidad, con coloraciones más rojas cuando están hambrientos (Kilner, 1997; Kilner & Davies, 1998), y los padres ceban a los pollos según la intensidad del color de su boca (Götmark & Ahlström, 1997; Kilner, 1997; Saino et al., 2000). Otras señales son más generales, estando presentes en una gran variedad de especies. Por ejemplo, conforme más hambrientos están los pollos, más conspicuo es el comportamiento petitorio en general y la postura corporal que adoptan los pollos durante la petición en particular (Redondo & Castro, 1992a). Los pollos poco hambrientos suelen pedir simplemente abriendo la boca, mientras que los más hambrientos estiran totalmente el cuerpo y el cuello, se levantan sobre sus tarsos, aletean y emiten conspicuas llamadas (Redondo & Castro, 1992a). Además, conforme más hambrientos están los pollos, mayor suele ser el volumen de sonido emitido (Iacovides & Evans, 1998; Leonard & Horn, 2001a), y los padres suelen alimentar preferentemente a los pollos que emiten llamadas más conspicuas (Leonard & Horn, 2001b). También es frecuente que los pollos más hambrientos soliciten alimento más rápido ante la llegada de los padres, de forma que la latencia de petición es un indicador del hambre de los pollos (Roulin, 2001). Los pollos más próximos a los padres suelen ser alimentados preferentemente (p.e., Kacelnik et al., 1995), por lo que los pollos más hambrientos compiten con sus hermanos por aproximarse al lugar de llegada de los padres (McRae et al., 1993). Aunque en esta competición los pollos de mayor tamaño tienen ventaja competitiva (Bengtsson & Rydén, 1981), el comportamiento petitorio podría indicar honestamente la

necesidad de los pollos ya que es predecible que los pollos más hambrientos invertirán más en la petición de alimento (Rodríguez-Gironés et al., 2001a; Parker et al., 2002a). Por tanto, los padres podrían tener en cuenta, tanto el tamaño relativo de los distintos pollos en el nido, como el comportamiento petitorio de cada uno para decidir alimentar según su nivel de hambre, pero también según la calidad fenotípica (tamaño corporal) de los mismos.

En las aves, es frecuente que se genere una jerarquía de tamaño en la nidada (Mock & Parker, 1997). Un conjunto de hipótesis sugiere que esta jerarquía de tamaño tiene una función adaptativa, como es facilitar la reducción de nidada en caso de escasez de alimento (Lack, 1968; Magrath, 1989, 1990; Stenning, 1996; Forbes et al., 1997, 2001). Esto provocaría la muerte del pollo más pequeño, permitiendo que los pollos que sobreviven lo hagan en mejor condición, y por tanto con mayores probabilidades de llegar a ser reproductores (Martin, 1987; Magrath, 1991; Ringsby et al., 1998). Por tanto, en este caso, los padres alimentarían al pollo de mayor tamaño dentro de la nidada, con el fin de optimizar el número de pollos que vuelan en buenas condiciones físicas (Rydén & Bengtsson, 1980; Davis et al., 1999; Soler, 2001). En cambio, en las especies en las que no hay reducción de nidada, los padres repartirían el alimento equitativamente entre todos los pollos (Soler, 2001). Por otro lado, es posible que la jerarquía de tamaño dentro de la nidada sea un subproducto no adaptativo. La jerarquía de tamaño suele producirse como consecuencia de una asincronía de eclosión de los huevos, y esta asincronía de eclosión puede producirse por constricciones en el proceso de incubación presentes en las aves, por ejemplo, por la necesidad de calor de los huevos con el fin de evitar la muerte del embrión (Veiga, 1992; Hillström & Olsson, 1994). En tal caso, la reducción de nidada podría ser una consecuencia indeseada de la jerarquía de tamaño producida dentro del nido, por lo que es predecible que los padres deben cebar preferentemente al pollo más pequeño para compensar por su desventaja competitiva.

En el presente capítulo se analizan las normas de reparto del alimento en el gorrión común (*Passer domesticus*). El gorrión común es un pequeño passeriforme de unos 14,5 cm (Heinzel et al., 1992; Cramp, 1998), comensal del hombre y de distribución cosmopolita (Summers-Smith, 1988), que nidifica normalmente en agujeros, en los que construye nidos con una gran cantidad de material vegetal

(Summers-Smith, 1988; Indykiewicz, 1991). Se trata de una especie granívora que pone varias puestas (3-4) a lo largo de la temporada reproductora, con un tamaño de puesta de 3-6 huevos (Summers-Smith, 1988; Moreno-Rueda & Soler, 2002). En el gorrión común existe asincronía de eclosión y es frecuente la reducción de nidada, aunque la asincronía de eclosión puede producirse como consecuencia del comportamiento de incubación, que empieza antes de terminarse la puesta para minimizar el riesgo de muerte del embrión en los huevos (Veiga, 1990, 1992, 1993).

En este estudio se comprueba cómo los padres emplean la proximidad de los pollos, la latencia, la intensidad postural de petición y el peso relativo de los pollos para decidir a qué pollo cebar en el gorrión común. Previos estudios han mostrado que variables como proximidad, latencia e intensidad de petición afectan al comportamiento de reparto del alimento en otras especies (p.e., Kacelnik et al., 1995; Leonard & Horn, 1996; Price et al., 1996). En cambio, para el caso del tamaño los resultados son más desiguales, con estudios que han encontrado que los padres alimentan preferentemente a los pollos de mayor tamaño (Teather, 1992; Smiseth et al., 1998; Ostreiher, 2001), mientras que otros estudios han mostrado que todos los pollos son cebados por igual (p.e., Leonard & Horn, 1996). Este resultado es predecible, ya que el modo en que los padres ceban según el tamaño de los pollos dependerá de la estrategia de reducción de nidada que empleen (Soler, 2001; arriba). En este estudio, además, se analiza cómo reparte el gorrión común el alimento entre sus pollos según el grado de reducción de nidada que ha ocurrido en el nido.

METODOLOGÍA

OBTENCIÓN DE LOS DATOS

El estudio se realizó en una colonia en cautividad de gorrión común situada en la Facultad de Ciencias durante los años 2003 y 2004. Esta colonia se reproduce exitosamente desde 1999. Los parámetros reproductivos en esta colonia son similares a los encontrados en la naturaleza (Moreno-Rueda & Soler, 2002). La colonia estaba situada en un aviario de unos 30 m³, con un número variable de parejas reproductoras que osciló entre 20 y 25. Los animales disponían de alimento y agua *ad libitum*, así

como cajas-nido y material para la nidificación. Los nidales eran revisados diariamente y su contenido era anotado. Se conocía el tamaño de puesta original de cada nido filmado, así como el tamaño de nidada existente en el momento de realizar el estudio. A partir de estos datos se estimó el grado de reducción de nidada, como la diferencia entre el tamaño de puesta inicial y el tamaño de pollada en el momento de la filmación. Nótese que la no eclosión de huevos se ha considerado como una reducción de nidada, ya que el efecto que esto debe tener sobre la situación en el nido es similar a la que tendría una reducción de nidada después de la eclosión de los huevos (véase Forbes et al., 1997). Cómo reparten el alimento entre los pollos según la disponibilidad existente dependerá, no del número de pollos que hayan muerto en relación con los que eclosionaron, sino el número de pollos que haya en el nido, en relación con el que inicialmente se iban a criar (tamaño de puesta).

En un total de 30 nidos se filmó el comportamiento de alimentación por los padres mediante una microcámara modelo CCD de Toshiba[®] colocada en el nidal. Las imágenes recogidas por la microcámara se grabaron en un sistema VHS de grabación conectado a la microcámara. Los gorriones aceptaron la microcámara y se comportaron con naturalidad ante ella en el 97 % de los casos. Antes de comenzar la filmación los pollos fueron pesados y marcados con pintura no tóxica en el pico y la cabeza para su identificación individual. La edad de la nidada (0 = día de la eclosión del primer pollo) osciló entre 5 y 8 días (media de 6,26 días, mediana de 6 días). También se consideró el coeficiente de variación del peso de los pollos como un índice del grado de asincronía existente en la nidada.

ANÁLISIS DE LAS GRABACIONES

Las grabaciones se analizaron en un sistema de video, examinando fotograma a fotograma los eventos de ceba. Lamentablemente, la calidad de las grabaciones impidió que se tomaran todos los datos posibles en todas las filmaciones, lo que redujo drásticamente el tamaño de muestra. En los eventos de ceba que pudieron verse de forma adecuada a todos los pollos, en los que pidió más de un pollo, se estimaron las siguientes variables para el pollo alimentado (elegido por los padres) y los pollos que pidieron pero no fueron alimentados por los padres: (1) distancia relativa entre los pollos y los padres, con valor 1 al pollo más próximo y así sucesivamente; (2)

intensidad postural de petición, de forma similar a lo descrito en Redondo & Castro (1992a), con valor 0 al pollo que no pide, 1 al pollo que pide tímidamente sólo abriendo la boca, 2 al pollo que solicita alimento extendiendo el cuello, y 3 al pollo que pide de forma conspicua totalmente extendido y batiendo las alas; y (3) latencia relativa, como el orden en que los pollos solicitan alimento ante la llegada de los padres, con valor de 1 al más rápido y así sucesivamente. Cuando pudo identificarse individualmente al pollo alimentado, se anotó su peso relativo, con valor de 1 al pollo mayor y así sucesivamente para los restantes pollos. Este valor fue estandarizado por el tamaño de nidada mediante la fórmula: $(\text{rango} - 1) / (\text{tamaño de nidada} - 1)$ (Smith & Montgomerie, 1991), para poder realizar comparaciones entre nidos. De esta forma, el valor 0 equivale al pollo de mayor tamaño, y el valor 1 al más pequeño.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Todas las variables siguieron aproximadamente una distribución normal según un test de Kolmogorov-Smirnov, por lo que se empleó estadística paramétrica (Sokal & Rohlf, 1995). La variable orden de peso relativo estandarizado promedio fue testada contra el valor 0,5 mediante tests de la t de una muestra. Si los padres entregan similar número de cebas a los todos pollos según su peso relativo, las diferencias con el valor 0,5 no deben ser significativas. Las variables distancia relativa, intensidad de petición y latencia relativa fueron analizadas mediante el test de la t pareado, comparando para cada nido los valores obtenidos para los pollos alimentados y los obtenidos para los pollos que pidieron en la misma ceba y no fueron alimentados. El número de eventos en los que se pudieron obtener estas variables varió considerablemente entre nidos, por lo que se realizó un análisis sopesando el dato del nido por el número de eventos de ceba observados. Es predecible que la estima obtenida será más fiable cuanto mayor es el número de cebas por nido en las que se ha podido medir la variable. Al sopesar según el número de cebas registradas se otorga más valor a los nidos cuya estima es más fiable. El efecto de la reducción de nidada sobre el peso relativo del pollo alimentado se valoró mediante el uso de correlaciones de Pearson. Los valores son dados como la media \pm la desviación típica.

RESULTADOS

NORMAS DE REPARTO DEL ALIMENTO

Cuando varios pollos solicitan alimento simultáneamente, el gorrión común entrega el alimento preferentemente al pollo que pide antes, con mayor intensidad y más cerca de los padres (Figura 23; t-test pareado, $t_{13} > 2,0$; $p < 0,05$; sopesando por el número de cebas observadas).

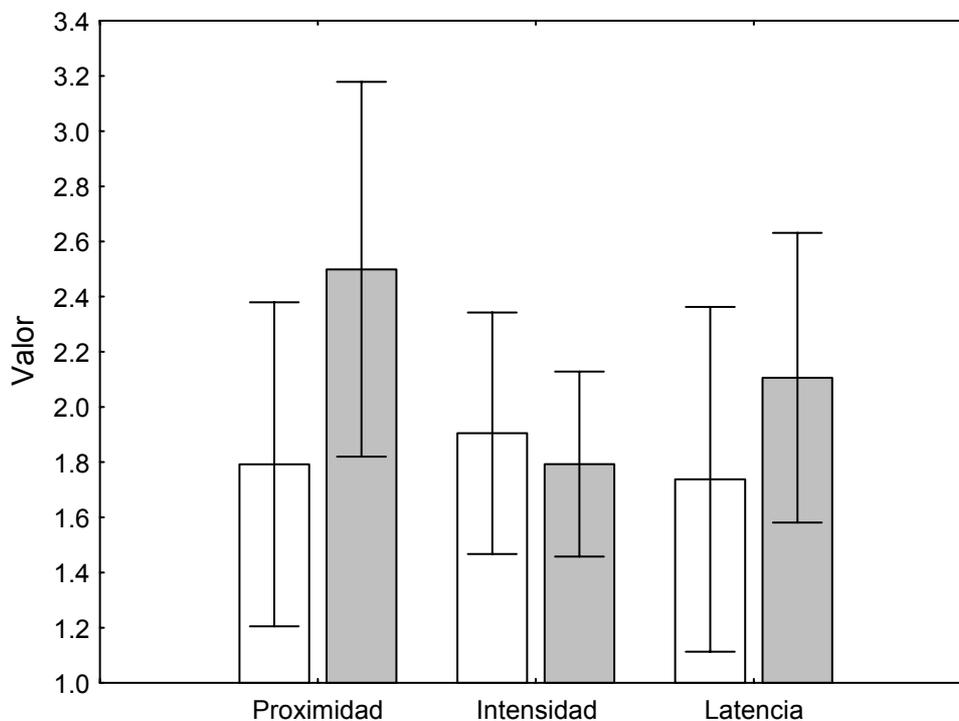
REPARTO DEL ALIMENTO SEGÚN EL TAMAÑO DE LOS POLLOS Y EL GRADO DE REDUCCIÓN DE NIDADA

El orden de peso medio estandarizado de los pollos cebados ($0,49 \pm 0,18$; $n = 12$ nidos) no fue significativamente menor que 0,5 ($t_{11} = 0,21$; $p = 0,84$), lo que indica que todos los pollos recibieron la misma cantidad de cebas independientemente de su tamaño. Sin embargo, esta cantidad varió con el grado de reducción de nidada que había ocurrido previamente, ya que conforme mayor fue la reducción de nidada, el orden estandarizado de peso promedio de los pollos alimentados fue mayor ($r = 0,60$; $p < 0,05$; $n = 12$). Por otro lado, este resultado no se debió al tamaño de nidada, ya que el orden estandarizado de peso promedio de los pollos alimentados en la nidada no varió significativamente con el tamaño de nidada existente ($r = -0,16$; $p = 0,63$; $n = 12$). El orden estandarizado de peso de los pollos cebados tampoco varió significativamente con el coeficiente de variación de peso (un índice de la asincronía existente) ($r = -0,04$; $p = 0,91$; $n = 12$). Esto sugiere que la asimetría de tamaño entre los pollos no afectó de forma detectable el reparto del alimento según el tamaño relativo de los pollos. Por tanto, cuando ocurrió un reajuste secundario del tamaño de puesta, los pollos más pequeños recibieron más alimento, o los mayores recibieron menos. El porcentaje de cebas recibidas por el pollo más grande en la nidada no varió significativamente con el grado de reducción de nidada ($r = -0,50$; $p = 0,10$, $n = 12$), pero sí el porcentaje de cebas recibidas por el pollo más pequeño, que aumentó conforme mayor fue el reajuste secundario en el tamaño de nidada ($r = 0,71$; $p = 0,01$; $n = 12$). El porcentaje de cebas que recibió el pollo más pequeño de la nidada disminuyó conforme mayor fue el tamaño de nidada ($r = -0,64$; $p = 0,02$; $n = 12$). En cambio, el porcentaje de cebas que recibió el pollo más grande no varió significativamente con el tamaño de nidada ($r = -0,17$; $p =$

0,59; n = 12). En una regresión múltiple con tamaño de nidada y grado de reducción de nidada como variables dependientes, sólo esta última variable afectó significativamente al porcentaje de cebas que recibió el pollo más pequeño ($\beta = 0,53$; $p < 0,05$; Efecto tamaño de nidada: $-0,42$; $p > 0,05$; $F_{2,9} = 7,96$; $p = 0,01$; $R^2 = 0,64$). El porcentaje de cebas recibidas por el pollo pequeño no varió significativamente con el coeficiente de variación de peso ($r = -0,45$; $p = 0,14$; $n = 12$). Tampoco el porcentaje recibido por el pollo más grande ($r = -0,31$; $p = 0,33$; $n = 12$).

Figura 23

Valores de latencia, intensidad de petición y proximidad relativa de los pollos cebados (blanco) y los no cebados (gris). N = 14 nidos. Las líneas indican la desviación típica.



DISCUSIÓN

Los resultados muestran que, en el gorrión común, los padres ceban preferentemente a los pollos que solicitan alimento más rápido, con mayor intensidad y que están situados más cerca de los padres (Figura 23). Estos resultados coinciden con

los encontrados para un buen número de especies (Tabla 3), y añaden información sobre una especie para la que los conocimientos sobre este aspecto eran escasos. Muchos estudios han mostrado que los pollos más hambrientos piden alimento con mayor intensidad, con menor latencia y/o más cerca de los padres (Redondo & Castro, 1992a; Price & Ydenbrg, 1995; Iacovides & Evans, 1998; Lotem, 1998; Cotton et al., 1999). Kedar et al. (1999) mostraron para el gorrión común que la intensidad de petición tenía un componente aprendido, pero aún así, se correlacionaba con el nivel de hambre. Por tanto, es presumible que estos comportamientos indican fiablemente el nivel de necesidad de los pollos, lo que explicaría por qué los padres los utilizan para decidir a qué pollo entregar el alimento que llevan al nido. Los resultados en la Tabla 3 sugieren que la preferencia de los padres por los pollos que piden más cerca de ellos, más intensamente y más rápidamente, está ampliamente extendida entre las aves.

A pesar de que existe reducción de nidada en el gorrión común (Veiga, 1990), no se encontró que los pollos de mayor tamaño logaran más alimento que los pollos más pequeños, sino que todos los pollos fueron cebados un mismo número de veces independientemente de su tamaño relativo. Esto puede deberse a que, como sugiere Veiga (1992), la asincronía de eclosión en esta especie es un subproducto de su mecanismo de incubación. Para evitar que haya una asincronía de eclosión, los padres comienzan a incubar una vez que todos los huevos han sido puestos. Si se empieza a incubar antes de terminar la puesta se produciría una asincronía de eclosión, que daría lugar a una jerarquía en la nidada (Magrath, 1990). Sin embargo, los huevos necesitan calor para sobrevivir, y un retraso del inicio de la incubación puede provocar la mortalidad de algunos huevos por el frío (Webb, 1987). Efectivamente, Veiga (1992) comprobó que la incubación se iniciaba antes en el gorrión común cuando el riesgo de inviabilidad de los huevos era mayor. Si la jerarquía de tamaño no es adaptativa, es predecible que los padres alimentarán a todos los pollos por igual, o compensarán alimentando más al más pequeño (Schwabl, 1993), como ha sido encontrado en este estudio.

Tabla 3

Lista de especies en las que se ha analizado el efecto de la latencia, la proximidad y la intensidad de petición (la forma de medir esta variable varió según los estudios) sobre el reparto del alimento entre la nidada por los padres. Un + indica que los pollos que pidieron más rápido, más cerca de los padres y/o más intensamente, fueron cebados preferentemente. Un 0 indica que no se detectó un efecto significativo (en algunos casos después de controlar estadísticamente por otras variables de petición). En ningún caso se produjo un efecto adverso de estas variables sobre la probabilidad de ser alimentado por los padres.

Espece	Latencia	Proximidad	Intensidad	Referencias
<i>Agelaius phoeniceus</i>	+			Teather, 1992
<i>Cercotrichas galactotes</i>	+	+	+	Esta tesis, capítulo I
<i>Dendroica petechia</i>	0		0	Lichtenstein & Sealy, 1998
<i>Ficedula hypoleuca</i>	0	+	+	Gottlander, 1987
<i>Luscinia svecica</i>	0	+	0	Smiseth et al., 2003a
<i>Melospiza melodia</i>		+		Reed, 1981
<i>Otus asio</i>	+	+	+	Hofstetter & Ritchison, 1998
<i>Parus major</i>		+	+	Bengtsson & Rydén, 1981; Kölliker et al., 1998
<i>Passer domesticus</i>	+	+	+	Esta tesis, este capítulo
<i>Passerina cyanea</i>	+			Dearborn, 1998
<i>Pica pica</i>	+	+	+	Esta tesis, capítulo III
<i>Serinus canaria</i>		+	+	Kilner, 1995, 2002a
<i>Sialia mexicana</i>	+	+		Leonard et al., 1994
<i>Sturnus vulgaris</i>		+	+	Kacelnik et al., 1995
<i>Tachycineta bicolor</i>	+	+		Leonard & Horn, 1996; Whittingham et al., 2003
<i>Turdoides squamiceps</i>		+		Ostreiher, 1997, 2001
<i>Turdus merula</i>	+	+	+	Rydén & Bengtsson, 1980
<i>Turdus migratorius</i>	+	+		Smith & Montgomerie, 1991
<i>Turdus pilaris</i>		+	+	Rydén & Bengtsson, 1980
<i>X. xanthocephalus</i>	+		+	Price & Ydenberg, 1995

Por otro lado, también es posible que las condiciones del aviario, en el que hubo disponibilidad de alimento ad libitum, hubieran favorecido la ausencia de reducción de nidada, pero éste no fue el caso, ya que fue frecuente que los pollos fallecieran de inanición (Moreno-Rueda & Soler, 2002). La reducción de nidada también ocurre en el gorrión común en la naturaleza (Veiga, 1990), por lo que es posible que sea adaptativa, aunque la hipótesis de la viabilidad de los huevos también afecte al grado de asincronía de eclosión. En el momento en que el estudio fue realizado, los gorriones habían perdido entre 0 y 4 huevos/pollos (media: 1,56; $n = 27$ nidos) de su tamaño de puesta original por fallos de eclosión y/o por muerte por inanición de algún pollo en la nidada. Es posible, por tanto, que la ausencia de una preferencia por los pollos mayores en el nido se deba a que, en promedio, ya había ocurrido un reajuste secundario del tamaño de puesta cuando los pollos alcanzaron la edad a la que se realizó este estudio (5-8 días). Apoyando esta hipótesis, la cantidad de cebas recibida por el pollo menor en la nidada, pero no por el pollo mayor, incrementó conforme mayor fue la diferencia entre el tamaño de nidada existente y el tamaño de puesta original, y también conforme menos pollos había en el nido. Esto sugiere que los pollos más pequeños de gorrión común se beneficiaron de la pérdida de hermanos, ya sea por fallos de eclosión, o por muerte por inanición.

Por otro lado, la probabilidad de que los pollos más pequeños recibieran alimento no varió con el tamaño de nidada, ni con el grado de asincronía de la nidada. Una posible explicación es la siguiente. El tamaño de puesta y la cantidad de alimento transportado al nido por los padres pueden estar coadaptados (hipótesis de la optimización individual en el tamaño de puesta, Pettifor et al., 1988, 2001). Si esto es así, el gorrión común debe poner un tamaño de puesta óptimo para cada pareja (o para cada hembra) que maximice el éxito reproductor a lo largo de su vida. Entonces, ante igualdad de condiciones ambientales, como fue el caso en el aviario, la probabilidad de recibir alimento por el pollo más pequeño es independiente del tamaño de nidada. Sin embargo, cuando la cantidad de alimento disponible para los pollos disminuye, los padres reajustan secundariamente el tamaño de puesta alimentando preferentemente al pollo mayor (si este reajuste no ha ocurrido como consecuencia de fallos de eclosión). Esto explicaría la correlación encontrada entre el tamaño promedio de los pollos cebados y la diferencia entre tamaño de puesta y tamaño de nidada. Cuando ya ha

ocurrido la reducción de nidada, los padres vuelven a alimentar por igual a todos los pollos, incrementando la tasa de cebas sobre el pollo más pequeño. Similarmente, Smiseth et al. (2003a) comprobaron experimentalmente que, en el pechiazul (*Luscinia svecica*), los pollos mayores son alimentados preferentemente cuando la disponibilidad de alimento para la nidada disminuye.

En conclusión, este trabajo muestra que el gorrión común ceba preferentemente a los pollos que piden más cerca, más rápido y más intensamente, probablemente porque estos comportamientos indican de forma fiable la necesidad de los pollos. Las normas de reparto del alimento en función del tamaño relativo de los pollos variaron según el grado de reducción de nidada sufrido. Cuando el grado de reducción de nidada es bajo o no ha habido reducción de nidada, los pollos mayores son alimentados preferentemente, y conforme mayor número de huevos/pollos se pierden, más alimento reciben los pollos más pequeños que quedan en el nido.

CONCLUSIONES



"La libertad no se da, se toma"

Piotr A. Kropotkin

1.- En el alzacola, la urraca y el gorrión común, los padres cebaron preferentemente a los pollos que solicitaron alimento más cerca de ellos, con mayor intensidad de petición y más rápidamente después de la llegada del padre. En el alzacola y la urraca, además, los padres cebaron preferentemente a los pollos que alcanzaron mayor altura al pedir alimento. En el alzacola, conforme mayor fue el número de pollos pidiendo alimento en el nido, mayor fue la tasa de cebas por parte de los padres. Estos resultados son congruentes con los encontrados en un amplio número de especies, lo que sugiere que este comportamiento es común, al menos, en las aves Passeriformes. Existe, por tanto, una clara relación entre el comportamiento de los pollos y la forma en que los padres determinan su tasa de cebas y reparten el alimento dentro de la nidada.

2.- En el alzacola, cuanto más hambrientos estaban los pollos mayor fue su intensidad de petición, y los pollos saciados disminuyeron su intensidad de petición, su proximidad a los padres, la altura que alcanzaron al pedir, y la rapidez con que solicitaron alimento ante la llegada de los padres. Esto sugiere que estos comportamientos son indicadores de la necesidad de los pollos, y explica por qué los padres responden a estos comportamientos en la forma observada.

3.- Hubo diferencias entre especies en la importancia del tamaño de los pollos como factor en las normas de reparto del alimento.

3.1.- En el alzacola todos los pollos fueron tratados igualmente, independientemente de su tamaño, pero los pollos de mayor tamaño consiguieron más alimento al ser mejores competidores que los pollos pequeños, y lograr estar cerca de los padres durante una mayor proporción de cebas.

3.2.- En la urraca los pollos más grandes consiguieron más alimento. Esto no fue debido a un mayor nivel de petición, ya que este no varió con el tamaño de los pollos, si no, presumiblemente, a una predilección por los pollos de mayor tamaño. Cebar a los pollos mayores favorecería una reducción de nidada adaptativa.

3.3.- En el gorrión común los pollos fueron alimentados por igual independientemente de su tamaño. No obstante, cuanto mayor fue la diferencia entre el tamaño de nidada y el tamaño de puesta, mayor fue la tendencia para alimentar a los pollos más pequeños. Estas diferencias intraespecíficas se relacionan también con la

reducción de nidada. Parece ser que en el gorrión común los padres ceban preferentemente a los pollos mayores, pero, una vez que la reducción de nidada ha ocurrido, los padres dejan de tener preferencia por los pollos mayores e incrementan la cantidad de alimento destinada a los pollos más pequeños que quedan vivos.

En conjunto, estos resultados sugieren que la influencia del tamaño en el reparto del alimento es compleja y varía entre especies, y que el tamaño puede influir en el reparto del alimento, a través de la competencia entre los pollos, o a través de una predilección de los padres por los pollos de mayor tamaño.

4.- Machos y hembras difieren en su comportamiento de reparto del alimento en el alzacola, pero no en la urraca, aunque el tamaño de muestra fue muy bajo en esta última especie. En el alzacola, los machos cebaron a pollos relativamente más cercanos a ellos que las hembras, y además difirieron en su tasa de cebas y en el tipo de presas transportadas al nido. Estos resultados, junto con los de otros estudios, sugieren que las diferencias entre machos y hembras en las normas de reparto de alimento son frecuentes, en ocasiones sutiles, y difieren marcadamente entre especies.

5.- Se pudo analizar la causa de la variación intraespecífica en las normas de reparto del alimento en el gorrión común, donde se encontró que estuvo propiciada, principalmente, por la diferencia entre el tamaño de nidada y el tamaño de puesta original. En base a esto, se propone que las normas de reparto del alimento en esta especie dependen de la relación entre el número de pollos vivos en el nido y el número de pollos que inicialmente los padres iban a criar. Cuando ha ocurrido la reducción de nidada o ha habido un fracaso en la eclosión de huevos, los padres tienen una mayor tendencia a cebar a los pollos más pequeños y con menor capacidad competitiva.

6.- Las normas de reparto del alimento afectan a las especies parásitas de cría. En los pollos de críalo, eclosionar antes que los pollos hospedadores ofrece una ventaja competitiva que le permite parasitar con éxito a la urraca, explotando la preferencia de la urraca por los pollos de mayor tamaño.

LITERATURA CITADA



- Álvarez F. (1994) A gens of Cuckoo *Cuculus canorus* parasitizing Rufous Bush Chat *Cercotrichas galactotes*. *Journal of Avian Biology* 25, 239-243.
- Álvarez F. (2000) Relationship between tail color pattern and reproductive success, mate acquisition and nest predation in rufous bush chats. *Condor* 102, 708-712.
- Álvarez F. & Arias de Reyna L. (1974) Mecanismos de parasitación por *Clamator glandarius* y defensa por *Pica pica*. *Doñana Acta Vertebrata* 1, 43-66.
- Bachman G.C. & Chappell M.A. (1998) The energetic cost of begging behaviour in nestling house wren. *Animal Behaviour* 55, 1607-1618.
- Barba E., Gil-Delgado J.A. & Monrós J.S. (1993) Factors affecting nestling growth in the great tit *Parus major*. *Ardeola* 40, 121-131.
- Bart J. & Tornes A. (1989) Importance of monogamous male birds in determining reproductive success. Evidences for house wrens and a review of male-removal studies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24, 109-116.
- Bengtsson H. & Rydén O. (1981) Development of parent-young interaction in asynchronously hatched broods of altricial birds. *Ethology* 56, 255-272.
- Bengtsson H. & Rydén O. (1983) Parental feeding rate in relation to begging behavior in asynchronously hatched broods of the great tit *Parus major*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12, 243-251.
- Birkhead T.R. (1991) *The magpies: the ecology and behaviour of black-billed and yellow-billed magpies*. T. & A.D. Poyser, Londres (Reino Unido).
- Björklund M. (1997) Variation in growth in the blue tit (*Parus caeruleus*). *Journal of Evolutionary Biology* 10, 139-155.
- Bonabeau E., Deneubourg J.-L. & Theraulaz G. (1998) Within-brood competition and the optimal partitioning of parental investment. *American Naturalist* 152, 419-427.

- Briskie J.V., Martin P.R. & Martin T.E. (1999) Nest predation and the evolution of nestling begging calls. *Proceedings of the Royal Society, B* 266, 2153-2159.
- Briskie J.V., Naugler C.T. & Leech S.M. (1994) Begging intensity of nestling birds varies with sibling relatedness. *Proceedings of the Royal Society, B* 258, 73-78.
- Burford J.E., Friedrich T.J. & Yasukawa K. (1998) Response to playback of nestling begging in the red-winged blackbird, *Agelaius phoeniceus*. *Animal Behaviour* 56, 555-561.
- Caraco T., Martindale S. & Pulliam H.R. (1980) Avian flocking in the presence of a predator. *Nature* 285, 400-401.
- Carranza J. (2002) La evolución del cuidado parental. En: *Evolución: la base de la biología*. (ed Soler M.), pp. 193-212. Proyecto Sur de Ediciones, Granada (España).
- Chapman T., Arnqvist G., Bangham J. & Rowe L. (2003) Sexual conflict. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 41-47.
- Chappell M.A. & Bachman G.C. (1998) Exercise capacity of house wren nestling: begging chicks are not working as hard as they can. *Auk* 115, 863-870.
- Choi I.-H. & Bakken G.S. (1990) Begging responses in nestling red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*): effect of body temperature. *Physiological and Biochemical Zoology* 63, 965-986.
- Choudhury S. (1995) Divorce in birds: a review of the hypotheses. *Animal Behaviour* 50, 413-429.
- Christe P., Richner H. & Oppliger A. (1996) Begging, food provisioning, and nestling competition in great tit broods infested with ectoparasites. *Behavioral Ecology* 7, 127-131.
- Clark A.B. & Lee W.-H. (1998) Red-winged blackbird females fail to increase feeding in response to begging call playbacks. *Animal Behaviour* 56, 563-570.

- Clutton-Brock T.H. (1991) *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton (Estados Unidos).
- Cotton P.A., Kacelnik A. & Wright J. (1996) Chick begging as a signal: are nestlings honest? *Behavioral Ecology* 7, 178-182.
- Cotton P.A., Wright J. & Kacelnik A. (1999) Chick begging strategies in relation to brood hierarchies and hatching asynchrony. *American Naturalist* 153, 412-420.
- Cramp S. (1998) *The complete birds of the Western Palearctic on CD-ROM*. Oxford University Press, Oxford (Reino Unido).
- Darwin C. (1988) [1859] *El origen de las especies*. Planeta DeAgostini, Barcelona (España).
- Davies N.B. (2000) *Cuckoos, Cowbirds and other cheats*. T. & A.D. Poyser, Londres (Reino Unido).
- Davis J.N., Todd P.M. & Bullock S. (1999) Environmental quality predicts parental provisioning decisions. *Proceedings of the Royal Society, B* 266, 1791-1797.
- Dawkins R. (1993) *El gen egoísta*. Salvat Editores, Barcelona (España).
- Dearborn D.C. (1998) Begging behavior and food acquisition by brown-headed cowbird nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43, 259-270.
- Dearborn D.C. (1999) Brown-headed cowbird nestling vocalizations and risk of nest predation. *Auk* 116, 448-457.
- Dearborn D.C., Anders A.D., Thompson III F.R. & Faaborg J. (1998) Effects of cowbird parasitism on parental provisioning and nestling food acquisition and growth. *Condor* 100, 326-334.
- Dearborn D.C. & Lichtenstein G. (2002) Begging behaviour and host exploitation in parasitic cowbirds. En: *The evolution of begging: competition, cooperation and communication*. (eds Wright J. & Leonard M.L.), pp. 361-388. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (Holanda).

- Drent R.H. & Daan S. (1980) The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68, 225-253.
- Drummond H. & Osorno J.L. (1992) Training sibling to be submissive losers: dominance between booby nestlings. *Animal Behaviour* 44, 881-893.
- Duckworth J.W. (1992) Effects of mate removal on the behaviour and reproductive success of reed warbler *Acrocephalus scirpaceus*. *Ibis* 134, 164-170.
- Dunn P.O. & Robertson R.J. (1992) Geographic variation in the importance of male parental care and mating systems in tree swallows. *Behavioral Ecology* 3, 291-299.
- Emlen S.T. & Wrege P.H. (1992) Parent-offspring conflict and the recruitment of helpers among bee-eaters. *Nature* 356, 331-333.
- Endler J.A. (1986) *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton (Estados Unidos).
- Fairbairn D.J. & Reeve J. (2001) Natural selection. En: *Evolutionary Ecology: Concepts and case studies*. (eds Fox C.W., Roff D.A. & Fairbairn D.J.), pp. 29-43. Oxford University Press, Nueva York (Estados Unidos).
- Fehr E. & Fischbacher U. (2003) The nature of human altruism. *Nature* 425, 785-791.
- Forbes L.S., Glassey B., Thornton S. & Earle L. (2001) The secondary adjustment of clutch size in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50, 37-44.
- Forbes L.S., Thornton S., Glassey B., Forbes M. & Buckley N.J. (1997) Why parent birds play favourites. *Nature* 390, 351-352.
- Freeman-Gallant C.R. (1997) Parentage and paternal care: consequences of intersexual selection in Savannah sparrows? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40, 395-400.

- Freeman-Gallant C.R. (1998) Fitness consequences of male parental care in Savannah sparrows. *Behavioral Ecology* 9, 486-492.
- Godfray H.C.J. (1991) Signalling of need by offspring to their parents. *Nature* 352, 328-330.
- Godfray H.C.J. (1995a) Evolutionary theory of parent-offspring conflict. *Nature* 376, 133-138
- Godfray H.C.J. (1995b) Signaling of need between parents and young: parent-offspring conflict and sibling rivalry. *American Naturalist* 146, 1-24.
- Godfray H.C.J. & Johnstone R.A. (2000) Begging and bleating: the evolution of parent-offspring signalling. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B-Biological Sciences* 355, 1581-1891.
- Golet G.H., Kuletz K.J., Roby D.D. & Irons D.B. (2000) Adult prey choice affect chick growth and reproductive success in pigeon guillemots. *Auk* 117, 82-91.
- Götmark F. & Ahlström M. (1997) Parental preference for red mouth of chicks in a songbird. *Proceedings of the Royal Society B* 264, 959-962.
- Gottlander K. (1987) Parental feeding behaviour and sibling competition in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* 18, 269-276.
- Gowaty P.A. (1996) Battles of the sexes and origins of monogamy. En: *Partnerships in birds*. (ed Black J.M.), pp. 21-52. Oxford University Press, Nueva York (Estados Unidos).
- Gowaty P.A. & Droge D.L. (1991) Sex ratio and the evolution of sex-biased provisioning in birds. En: *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*. (ed Bell B.D.), pp. 932-945. New Zealand Ornithological Congress Trust Board, Christchurch (Nueva Zelanda).

- Grim T., Kleven O. & Mikulica O. (2003) Nestling discrimination without recognition: a possible defence mechanism for hosts towards cuckoo parasitism? *Proceedings of the Royal Society, B* 270, S73-S75.
- Gustafsson L. & Sutherland W.J. (1988) The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* 335, 813-815.
- Haig D. (1990) Brood reduction and optimal parental investment when offspring differ in quality. *American Naturalist* 136, 550-566.
- Hager R. & Johnstone R.A. (2003) The genetic basis of family conflict resolution in mice. *Nature* 421, 533-535.
- Hamilton W.D. (1964a) The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology* 7, 1-16.
- Hamilton W.D. (1964b) The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology* 7, 17-52.
- Hamilton W.J., III & Orians G.H. (1965) Evolution of brood parasitism in altricial birds. *Condor* 67, 361-382.
- Harper A.B. (1986) The evolution of begging: sibling competition and parent-offspring conflict. *American Naturalist* 128, 99-114.
- Harrison C. (1991) *Guía de campo de los nidos, huevos y polluelos de las aves de España y Europa*. Omega, Barcelona (España).
- Haskell D. (1994) Experimental evidence that nestling begging behaviour incurs a cost due to nest predation. *Proceedings of the Royal Society, B* 257, 161-164.
- Haskell D. (1999) The effect of predation on begging-call evolution in nestling wood warblers. *Animal Behaviour* 57, 893-901.
- Haskell D. (2002) Begging behaviour and nest predation. En: *The evolution of begging*. (eds Wright J. & Leonard M.L.), pp. 163-172. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (Holanda).

- Hegner R.E. & Wingfield J.C. (1987) Effects of experimental manipulation of testosterone levels on parental investment and breeding success in male house sparrows. *Auk* 104, 462-469.
- Heinzel H., Fitter R. & Parslow J. (1992) *Manual de las aves de España y de Europa*. Omega, Barcelona (España).
- Hidalgo de Trucios S.J. (1994) Evolución de los comportamientos altruistas y cooperativos. En: *Etología, introducción a la ciencia del comportamiento*. (ed Carranza J.), pp. 299-340. Universidad de Extremadura, Cáceres (España).
- Hillström L. & Olsson K. (1994) Advantages of hatching synchrony in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* 25, 205-214.
- Hofstetter S.H. & Ritchison G. (1998) The begging behavior of nestling eastern screech-owls. *Wilson Bulletin* 110, 86-92.
- Holen Ø.H., Sætre G.-P., Slagsvold T. & Stenseth N.C. (2001) Parasites and supernormal manipulation. *Proceedings of the Royal Society, B* 268, 2551-2558.
- Houston A.I., Székely T. & McNamara J.M. (2005) Conflict between parents over care. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 33-38.
- Hurlbert S.H. (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54, 187-211.
- Husby M. & Slagsvold T. (1992) Post-fledging behaviour and survival in male and female magpies *Pica pica*. *Journal of Avian Biology* 23, 483-490.
- Hussell D.J.T. (1988) Supply and demand in tree swallow broods: a model of parent-offspring food provisioning interactions in birds. *American Naturalist* 131, 175-202.
- Hussell D.J.T. (1991) Regulation of food provisioning in broods of altricial birds. En: *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*. (ed Bell B.D.), pp. 946-960.

New Zealand Ornithological Congress Trust Board, Christchurch (Nueva Zelanda).

Iacovides S. & Evans R.M. (1998) Begging as graded signals of need for food in young ring-billed gulls. *Animal Behaviour* 56, 79-85.

Indykiewicz P. (1991) Nests and nest-sites of the house sparrow *Passer domesticus* (Linnaeus, 1758) in urban, suburban and rural environments. *Acta Zoologica Cracoviensa* 34, 475-495.

Johnstone R.A. (1999) Signaling of need, sibling competition, and the cost of honesty. *Proceedings of the National Academic of Sciences* 96, 12644-12649.

Johnstone R.A. (2004) Begging and sibling competition: how should offspring respond to their rivals? *American Naturalist* 163, 388-406.

Kacelnik A., Cotton P.A., Stirling L. & Wright J. (1995) Food allocation among nestling starlings: sibling competition and the scope of parental choice. *Proceedings of the Royal Society, B* 259, 259-263.

Kedar H., Rodríguez-Gironés M.A., Yedvab S., Winkler D.W. & Lotem A. (2000) Experimental evidence for offspring learning in parent-offspring communication. *Proceedings of the Royal Society, B* 267, 1723-1727.

Ketterson E.D. & Nolan V., Jr. (1994) Male parental behavior in birds. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 25, 601-628.

Kilner R. (1995) When do canary parents respond to nestling signals of need? *Proceedings of the Royal Society, B* 260, 343-348.

Kilner R. (1997) Mouth colour is a reliable signal of need in begging canary nestlings. *Proceedings of the Royal Society, B* 264, 963-968.

Kilner R. (1999) Family conflicts and the evolution of nestling mouth colour. *Behaviour* 136, 779-804.

- Kilner R. (2001) A growth cost of begging in captive canary chicks. *Proceedings of the National Academic of Sciences* 98, 11394-11398.
- Kilner R. (2002a) Sex differences in canary (*Serinus canaria*) provisioning rules. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52, 400-407.
- Kilner R. (2002b) The evolution of complex begging displays. En: *The evolution of begging*. (eds Wright J. & Leonard M.L.), pp. 87-106. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (Holanda).
- Kilner R. (2003) How selfish is a cowbird nestling? *Animal Behaviour* 66, 569-576.
- Kilner R. & Davies N.B. (1998) Nestling mouth colour: ecological correlates of a begging signal. *Animal Behaviour* 56, 705-712.
- Kilner R. & Davies N.B. (1999) How selfish is a cuckoo chick? *Animal Behaviour* 58, 797-808.
- Kilner R. & Johnstone R.A. (1997) Begging the question: are offspring solicitation behaviours signals of need? *Trends in Ecology and Evolution* 12, 11-15
- Kilner R., Madden J. & Hauber M.E. (2004) Brood parasitic cowbird nestlings use host young to procure resources. *Science* 305, 877-879.
- Kilner R., Noble D.G. & Davies N.B. (1999a) How should cuckoo chicks signal in different host nests?. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 322.
- Kilner R., Noble D.G. & Davies N.B. (1999b) Signals of need in parent-offspring communication and their exploitation by the common cuckoo. *Nature* 397, 667-672.
- Kölliker M., Brodie III E.D. & Moore A.J. (2005) The coadaptation of parental supply and offspring demand. *American Naturalist* 166, 506-516.
- Kölliker M., Richner H., Werner I. & Heeb P. (1998) Begging signals and biparental care: nestling choice between parental feeding locations. *Animal Behaviour* 55, 215-222.

- Krebs E.A. (2001) Begging and food distribution in crimson rosella (*Platycercus elegans*) broods: why don't hungry chicks beg more? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50, 20-30.
- Krebs E.A. (2002) Sibling competition and parental control: patterns of begging in parrots. En: *The evolution of begging*. (eds Wright J. & Leonard M.L.), pp. 319-336. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (Holanda).
- Krebs E.A., Cunningham R.B. & Donnelly C.F. (1999) Complex patterns of food allocation in asynchronously hatching broods of crimson rosellas. *Animal Behaviour* 57, 753-763.
- Laaksonen T. (2004) Hatching asynchrony as a bet-hedging strategy - an offspring diversity hypothesis. *Oikos* 104, 616-620.
- Lack D. (1968) *Ecological adaptations for breeding in birds*. Chapman & Hall, Londres (Reino Unido).
- Lazarus J. & Inglis I. (1986) Shared and unshared parental investment, parent-offspring conflict, and brood size. *Animal Behaviour* 34, 1791-1804.
- Leech S.M. & Leonard M.L. (1996) Is there an energetic cost to begging in nestling tree swallows (*Tachineta bicolor*)? *Proceedings of the Royal Society, B* 263, 983-987.
- Leech S.M. & Leonard M.L. (1997) Begging and the risk of predation in nestling birds. *Behavioral Ecology* 8, 644-646.
- Leonard M.L. & Horn A.G. (1996) Provisioning rules in tree swallows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38, 341-347.
- Leonard M.L. & Horn A.G. (2001a) Acoustic signalling of hunger and thermal state by nestling tree swallows. *Animal Behaviour* 61, 87-93.
- Leonard M.L. & Horn A.G. (2001b) Begging calls and parental feeding decisions in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49, 170-175.

- Leonard M.L. & Horn A.G. (2001c) Begging in the absence of parents by nestling tree swallows. *Behavioral Ecology* 12, 501-505.
- Leonard M.L., Horn A.G. & Porter J. (2003) Does begging effort affect growth in nestling tree swallows, *Tachyneta bicolor*? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54, 573-577.
- Leonard M.L., Teather K.L., Horn A.G., Koenig W.D. & Dickinson J.L. (1994) Provisioning in western bluebirds is not related to offspring sex. *Behavioral Ecology* 5, 455-459.
- Lepczyk C.A. & Karasov W.H. (2000) Effect of ephemeral food restriction on growth of house sparrows. *Auk* 117, 164-174.
- Lessells C.M. (2002) Parentally biased favouritism: why should parents specialize in caring for different offspring? *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B-Biological Sciences* 357, 381-403.
- Lichtenstein G. (2001) Selfish begging by screaming cowbirds, a mimetic brood parasite of the bay-winged cowbird. *Animal Behaviour* 61, 1151-1158.
- Lichtenstein G. & Sealy S.G. (1998) Nestling competition, rather than supernormal stimulus, explains the success of parasitic brown-headed cowbird chicks in yellow warbler nests. *Proceedings of the Royal Society, B* 265, 249-254.
- Lindén M., Gustafsson L. & Pärt T. (1992) Selection on fledging mass in the collared flycatcher and the great tit. *Ecology* 73, 336-343.
- López G. (1983) Datos sobre la nidificación del alzacola (*Cercotrichas galactotes*). *Alytes* 1, 373-392.
- Lotem A. (1998) Differences in begging behaviour between barn swallow, *Hirundo rustica*, nestlings. *Animal Behaviour* 55, 809-818.
- Lyon B.E., Montgomerie R. & Hamilton L.D. (1987) Male parental care and monogamy in snow buntings. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20, 377-382.

- MacGregor N.A. & Cockburn A. (2002) Sex differences in parental response to begging nestlings in superb fairy-wrens. *Animal Behaviour* 63, 923-932.
- Macnair M. & Parker G.A. (1979) Models of parent-offspring conflict. III. Intra-brood conflict. *Animal Behaviour* 27, 1202-1209.
- Magrath M.J.L. & Komdeur J. (2003) Is male care compromised by additional mating opportunity? *Trends in Ecology and Evolution* 18, 424-430.
- Magrath R.D. (1989) Hatching asynchrony and reproductive success in the blackbird. *Nature* 339, 536-538.
- Magrath R.D. (1990) Hatching asynchrony in altricial birds. *Biological Reviews* 65, 587-622.
- Magrath R.D. (1991) Nestling weight and juvenile survival in the blackbird, *Turdus merula*. *Journal of Animal Ecology* 60, 335-351.
- Margulis L. (1996) Archaeal-eubacterial mergers in the origin of Eukarya: Phylogenetic classification of life. *Proceedings of the National Academic of Sciences* 93, 1071-1076.
- Markman S., Yom-Tov Y. & Wright J. (1995) Male parental care in the orange-tufted sunbird: behavioural adjustments in provisioning and nest guarding effort. *Animal Behaviour* 50, 655-669.
- Markman S., Yom-Tov Y. & Wright J. (1996) The effect of male removal on female parental care in the orange-tufted sunbird. *Animal Behaviour* 52, 437-444.
- Martin T.E. (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 18, 453-487.
- Martín-Gálvez D., Soler M., Soler J.J., Martín-Vivaldi M. & Palomino J.J. (2005) Food acquisition by common cuckoo nestlings in rufous bush robin nests and the advantage of the eviction behaviour. *Animal Behaviour* 70, 1313-1321.

- Martínez J.G., Soler M., Soler J.J., Paracuellos M. & Sánchez J. (1992) Alimentación de los pollos de urraca (*Pica pica*) en relación con la edad y disponibilidad de presas. *Ardeola* 39, 35-48
- Mathevon N. & Charrier I. (2004) Parent-offspring conflict and the coordination of sibling in gulls. *Proceedings of the Royal Society, B* 271, S145-S147.
- Mazuc J., Chastel O. & Sorci G. (2003) No evidence for differential maternal allocation to offspring in the house sparrow (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology* 14, 340-346.
- McCarty J.P. (1996) The energetic cost of begging in nestling passerines. *Auk* 113, 178-188.
- McCarty J.P. (1997) The role of energetic costs in the evolution of begging behavior of nestling passerines. *Auk* 114, 135-137.
- McRae S.B., Weatherhead P.J. & Montgomerie R. (1993) American robin nestlings compete by jockeying for position. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33, 101-106.
- Meek S.B. & Robertson R.J. (1994) Effects of male removal on the behaviour and reproductive success of female Eastern bluebirds *Sialis sialis*. *Ibis* 136, 305-312.
- Mock D.W. & Forbes L.S. (1995) The evolution of parental optimism. *Trends in Ecology and Evolution* 10, 130-134.
- Mock D.W. & Parker G.A. (1997) *The evolution of sibling rivalry*. Oxford University Press, Oxford (Reino Unido).
- Mock D.W. & Parker G.A. (1998) Siblicide, family conflict and the evolutionary limits of selfishness. *Animal Behaviour* 56, 1-10.
- Mock D.W., Schwagmeyer P.L. & Parker G.A. (1996) The model family. En: *Partnerships in birds: the study of monogamy*. (ed. Black J.M.), pp. 53-69. Oxford University Press, Nueva York (Estados Unidos).

- Mondloch C.J. (1995) Chick hunger and begging affect parental allocation of feeding in pigeons. *Animal Behaviour* 49, 601-613.
- Monk, D.S. (2002) Logistic regression and the analysis of begging and parental provisioning. En: *The evolution of begging*. (eds Wright J. & Leonard M.L.), pp. 451-472. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (Holanda).
- Moran M.D. (2003) Arguments for rejecting the sequential Bonferroni in ecological studies. *Oikos* 100, 403-405.
- Moreno J. (2002) La evolución de las estrategias vitales. En: *Evolución: la base de la biología*. (ed Soler M.), pp. 159-176. Proyecto Sur de Ediciones, Granada (España).
- Moreno-Rueda G. & Soler M. (2002) Cría en cautividad del Gorrión Común *Passer domesticus*. *Ardeola* 49, 11-17.
- Nakagawa S. (2004) A farewell to Bonferroni: the problem of low statistical power and publication bias. *Behavioral Ecology* 15, 1044-1045.
- O'Connor R.J. (1978) Brood reduction in birds: selection for fratricide, infanticide and suicide? *Animal Behaviour* 26, 79-96.
- Ostreiher R. (1997) Food division in the Arabian babbler nest: adult choice or nestling competition? *Behavioral Ecology* 8, 233-238.
- Ostreiher R. (1999) Nestling feeding-space strategy in Arabian babblers. *Auk* 116, 651-657.
- Ostreiher R. (2001) The importance of nestling location for obtaining food in open cup-nests. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49, 340-347.
- Ottosson U., Bäckman J. & Smith H.G. (1997) Begging affects parental effort in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41, 381-384.

- Palomino J.J. (1997) *Ecología reproductora y cuidados parentales en el alzacola; respuesta al parasitismo del cuco*. Tesis doctoral. Universidad de Granada.
- Parker G.A., Mock D.W. & Lamey T.C. (1989) How selfish should stronger sibs be? *American Naturalist* 133, 846-868.
- Parker G.A., Royle N.J. & Hartley I.R. (2002a) Begging scrambles with unequal chicks: interactions between need and competitive ability. *Ecology Letters* 5, 206-215.
- Parker G.A., Royle N.J. & Hartley I.R. (2002b) Intrafamilial conflict and parental investment: a synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B-Biological Sciences* 357, 295-307.
- Payne R.B. (1977) The ecology of brood parasitism in birds. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 8, 1-28.
- Payne R.B. (1997) Family Cuculidae (cuckoos). En: *Handbook of the birds of the world. Volume 4. Sandgrouse to cuckoos*. (eds del Hoyo J., Elliott A. & Sargatal J.), pp. 508-607. Lynx Edicions, Barcelona (España).
- Payne R.J.H. & Rodríguez-Gironés M.A. (1998) The origins of parent-offspring signalling. *Journal of Theoretical Biology* 195, 273-279.
- Pettifor R.A., Perrins C.M. & McCleery R.H. (1988) Individual optimization of clutch size in great tits. *Nature* 336, 160-162.
- Pettifor R.A., Perrins C.M. & McCleery R.H. (2001) The individual optimization of fitness: variation in reproductive output, including clutch size, mean nestling mass and offspring recruitment, in manipulated broods of great tits *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 70, 62-79.
- Pinxten R. & Eens M. (1994) Male feeding of nestlings in the facultatively polygynous European starling: allocation patterns and effect on female reproductive success. *Behaviour* 129, 113-140.

- Price K. (1998) Benefits of begging for yellow-headed blackbird nestlings. *Animal Behaviour* 56, 571-577.
- Price K., Harvey H. & Ydenberg R.C. (1996) Begging tactics of nestling yellow-headed blackbirds, *Xanthocephalus xanthocephalus*, in relation to need. *Animal Behaviour* 51, 421-435.
- Price K. & Ydenberg R.C. (1995) Begging and provisioning in broods of asynchronously-hatched yellow-headed blackbird nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37, 201-208.
- Price K., Ydenberg R.C. & Daust D. (2002) State-dependent begging with asymmetries and costs: a genetic algorithm approach. En: *The evolution of begging*. (eds Wright J. & Leonard M.L.), pp. 21-41. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (Holanda).
- Queller D.C. (1997) Why do females care more than males? *Proceedings of the Royal Society, B* 264, 1555-1557.
- Quillfeldt P., Masello J.F. & Hamer K.C. (2004) Sex differences in provisioning rules and honest signalling of need in Manx shearwaters, *Puffinus puffinus*. *Animal Behaviour* 68, 613-620.
- Redondo T. (1993) Exploitation of host mechanisms for parental care by avian brood parasites. *Etología* 3, 235-297.
- Redondo T. & Arias-de-Reyna L. (1988) Locatability of begging calls in nestling altricial birds. *Animal Behaviour* 36, 653-661.
- Redondo T. & Castro F. (1992a) Signalling of nutritional need by magpie nestlings. *Ethology* 92, 193-204.
- Redondo T. & Castro F. (1992b) The increase in risk of predation with begging activity in broods of magpies *Pica pica*. *Ibis* 134, 180-187.

- Redondo T. & Zúñiga J.M. (2002) Dishonest begging and host manipulation by *Clamator* cuckoos. En: *The evolution of begging*. (eds Wright J. & Leonard M.L.), pp. 389-412. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (Holanda).
- Reed J.R. (1981) Song sparrow "rules" for feeding nestlings. *Auk* 98, 828-831.
- Reeve H.K. (1997) Evolutionary stable communication between kin: a general model. *Proceedings of the Royal Society, B* 264, 1037-1040.
- Ringsby T.H., Sæther B.-E. & Solberg E.J. (1998) Factors affecting juvenil survival in House Sparrow *Passer domesticus*. *Journal of Avian Biology* 29, 241-247.
- Rodríguez-Gironés M.A., Cotton P.A. & Kacelnik A. (1996) The evolution of begging: signaling and sibling competition. *Proceedings of the National Academic of Sciences* 93, 14637-14641.
- Rodríguez-Gironés M.A., Enquist M. & Lachmann M. (2001a) Role of begging and sibling competition in foraging strategies of nestlings. *Animal Behaviour* 61, 733-745.
- Rodríguez-Gironés M.A., Zúñiga J.M. & Redondo T. (2001b) Effects of begging on growth rates of nestling chicks. *Behavioral Ecology* 12, 269-274.
- Rothstein S.I. (1990) A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 21, 481-508.
- Roulin A. (2001) On the cost of begging vocalization: implications of vigilance. *Behavioral Ecology* 12, 506-510.
- Royle N.J. (2000) Overproduction in the Lesser Black-backed Gull - can marginal chicks overcome the initial handicap of hatching asynchrony? *Journal of Avian Biology* 31, 335-344.
- Royle N.J., Hartley I.R. & Parker G.A. (2002) Begging for control: when are offspring solicitation behaviours honest? *Trends in Ecology and Evolution* 17, 434-440.

- Royle N.J., Hartley I.R. & Parker G.A. (2004) Parental investment and family dynamics: interactions between theory and empirical tests. *Population Ecology* 46, 231-241.
- Ryan M.J. (1998) Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences. *Science* 281, 1999-2003.
- Rydén O. & 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. *Ethology* 53, 209-224.
- Saino N., Ninni P., Calza S., Martinelli R., De Bernardi F. & Møller A.P. (2000) Better red than dead: carotenoid based mouth coloration reveals infection in barn swallow nestlings. *Proceedings of the Royal Society B* 267, 57-61.
- Sanz J.J. (2002) Evolución de los sistemas de apareamiento. En: *Evolución: la base de la biología*. (ed Soler M.), pp. 271-282. Proyecto Sur de Ediciones, Granada (España).
- Sanz J.J., Kranenbarg S. & Tinbergen J.M. (2000) Differential response by males and females in manipulation of partner contribution in the great tit (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology* 69, 74-84.
- Sasvári L. (1986) Reproductive effort of widowed birds. *Journal of Animal Ecology* 55, 553-564.
- Schwabl H., Mock D.W. & Gieg J.A. (1997) A hormonal mechanism for parental favouritism. *Nature* 386, 231-231.
- Sejberg D., Bensch S. & Hasselquist D. (2000) Nestling provisioning in polygynous great reed warblers (*Acrocephalus arundinaceus*): do males bring larger prey to compensate for fewer nest visits? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47, 213-219.
- Siegel S. & Castellan N.J., Jr. (1988) *Non-parametric statistics for the behavioral sciences*. (2ª edición). McGraw-Hill, Singapur (Singapur).

- Slagsvold T. (1997) Brood division in birds in relation to offspring size: sibling rivalry and parental control. *Animal Behaviour* 54, 1357-1368.
- Slagsvold T. & Lifjeld J.T. (1990) Influence of male and female quality on clutch size in tits (*Parus* spp.). *Ecology* 71, 1258-1266.
- Smiseth P.T. & Amundsen T. (2000) Does female plumage coloration signal parental quality? A male removal experiment with the bluethroat (*Luscinia s. svecica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47, 205-212.
- Smiseth P.T., Amundsen T. & Hansen L.T.T. (1998) Do males and females differ in the feeding of large and small siblings? An experiment with the bluethroat. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42, 321-328.
- Smiseth P.T., Bu R.J., Eikenæs A.K. & Amundsen T. (2003a) Food limitation in asynchronous bluethroat broods: effects on food distribution, nestling begging, and parental provisioning rules. *Behavioral Ecology* 14, 793-801.
- Smiseth P.T., Darwell C.T. & Moore A.J. (2003b) Partial begging: an empirical model for the early evolution of offspring signalling. *Proceedings of the Royal Society B* 270, 1773-1777.
- Smith H.G. & Montgomerie R. (1991) Nestling American robins compete with siblings by begging. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29, 307-312.
- Sokal R.R. & Rohlf F.J. (1995) *Biometry*. 3ª edición. Freeman, Nueva York (Estados Unidos).
- Soler J.J. (2002a) Selección natural y adaptación. In: *Evolución, la base de la biología* (ed Soler M.), pp. 127-157. Proyecto Sur de Ediciones, Granada (España).
- Soler J.J. & Soler M. (2000) Brood-parasite interactions between great spotted cuckoos and magpies: a model system for studying coevolutionary relationships. *Oecologia* 125, 309-320.

- Soler M. (1990) Relationship between the great spotted cuckoo *Clamator glandarius* and its corvid hosts in a recently colonized area. *Journal of Avian Biology* 21, 212-223.
- Soler M. (2001) Begging behaviour of nestlings and food delivery by parents: the importance of breeding strategy. *Acta Ethologica* 4, 59-63.
- Soler, M. (2002b) Breeding strategy and begging intensity: influences of food delivery by parents and host selection by parasitic cuckoos. En: *The evolution of begging*. (eds Wright J. & Leonard M.L.), pp. 413-428. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (Holanda).
- Soler M. & Martínez J.G. (2000) Is egg-damaging behavior by great spotted cuckoos an accident or an adaptation?. *Behavioral Ecology* 11, 495-501.
- Soler M., Martínez J.G. & Soler J.J. (1996) Effects of brood parasitism by the great spotted cuckoo on the breeding success of the magpie host: an experimental study. *Ardeola* 43, 87-96.
- Soler M., Martínez J.G. & Soler J.J. (1997) Great spotted cuckoos improved their reproductive success by damaging magpie host nests. *Animal Behaviour* 54, 1227-1233.
- Soler M., Martínez J.G., Soler J.J. & Møller A.P. (1995a) Preferential allocation of food by magpie *Pica pica* to great spotted cuckoo *Clamator glandarius* chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37, 7-13.
- Soler M. & Møller A.P. (1990) Duration of sympatry and coevolution between the great spotted cuckoo and its magpie host. *Nature* 343, 748-750.
- Soler M. & Soler J.J. (1999a) Reply from M. Soler and J.J. Soler. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 322.
- Soler M. & Soler J.J. (1999b) The cuckoo chicks tricks their reed warbler foster parents, but what about other hosts species? *Trends in Ecology and Evolution* 14, 296-297.

- Soler M., Soler J.J. & Martínez J.G. (1998) Duration of sympatry and coevolution between the great spotted cuckoo *Clamator glandarius* and its primary host, the magpie *Pica pica*. En: *Parasitic birds and their hosts*. (eds Rothstein S.I. & Robinson S.K.), pp. 113-128. Oxford University Press, Oxford (Reino Unido).
- Soler M., Soler J.J., Martínez J.G. & Moreno J. (1999) Begging behaviour and its energetic cost in great spotted cuckoo and magpie host chicks. *Canadian Journal of Zoology* 77, 1794-1800.
- Soler M., Soler J.J., Martínez J.G. & Møller A.P. (1995b) Chick recognition and acceptance: a weakness in magpies exploited by the parasitic great spotted cuckoo. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37, 243-248.
- Stamps J., Clark A.B., Arrowood P. & Kus B. (1985) Parent-offspring conflict in budgerigars. *Behaviour* 94, 1-40.
- Statsoft I. (2001) *STATISTICA for Windows*. Computer program. Statsoft, Inc., Tulsa (Estados Unidos).
- Stearns S.C. (1992) *The evolution of life-histories*. Oxford University Press, Oxford (Reino Unido).
- Stenning M.J. (1996) Hatching asynchrony, brood reduction and other rapidly reproducing hypotheses. *Trends in Ecology and Evolution* 11, 243-246.
- Summers-Smith J.D. (1988) *The Sparrows, a study of the genus Passer*. T. & A.D. Poyser, Calton (Reino Unido).
- Svensson E. & Sheldon B.C. (1998) The social context of life history evolution. *Oikos* 83, 466-477.
- Teather K.L. (1992) An experimental study of competition for food between male and female nestlings of the red-winged blackbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31, 81-87.

- Tinbergen J.M. & Verhulst S. (2000) A fixed energetic ceiling to parental effort in the great tit? *Journal of Animal Ecology* 69, 323-334.
- Trivers R.L. (1974) Parent-offspring conflict. *Integrative and Comparative Biology* 14, 249-264.
- Veiga J.P. (1990) A comparative study of reproductive adaptations in house and tree sparrows. *Auk* 107, 45-59.
- Veiga J.P. (1992) Hatching asynchrony in the house sparrow: a test of the egg-viability hypothesis. *American Naturalist* 139, 669-675.
- Veiga J.P. (1993) Does brood heat loss influence seasonal patterns of brood size and hatching asynchrony in the house sparrow? *Ardeola* 40, 163-168.
- von Ende C. (2001) Repeated-measures analysis: growth and other time-dependent measures. En: *Design and analysis of ecological experiments*. (eds Scheiner S.M. & Gurevitch J.), pp. 134-157. Oxford University Press., Nueva York (Estados Unidos).
- Wagner R.H., Schug M.D. & Morton E.S. (1996) Confidence of paternity, actual paternity and parental effort by purple martins. *Animal Behaviour* 52, 123-132.
- Webb D.R. (1987) Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor* 89, 874-898.
- Wells J.C.K. (2003) Parent-offspring conflict theory, signalling of need, and weight gain in early life. *Quarterly Review of Biology* 78, 169-202.
- West S.A., Pen I. & Griffin A.S. (2002) Cooperation and competition between relatives. *Science* 296, 72-75.
- Westneat D.F., Clark A.B. & Rambo K.C. (1995) Within-brood patterns of paternity and paternal behavior in red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37, 349-356.
- Westneat D.F. & Sherman P.W. (1993) Parentage and the evolution of parental behavior. *Behavioral Ecology* 4, 66-77.

- Whillans K.V. & Falls J.B. (1990) Effects of male removal on parental care of female white-throated sparrows, *Zonotrichia albicollis*. *Animal Behaviour* 39, 869-878.
- Whittingham L.A., Dunn P.O. & Clotfelter E.D. (2003) Parental allocation of food to nestling tree swallows: the influence of nestling behaviour, sex and paternity. *Animal Behaviour* 65, 1203-1210.
- Whittingham L.A., Dunn P.O. & Robertson R.J. (1994) Female response to reduced male parental care in birds: an experiment in tree swallows. *Ethology* 96, 260-269.
- Williams T.D. (1994) Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biological Reviews* 68, 35-59.
- Wilson D.S. & Clark A.B. (2002) Begging and cooperation: an exploratory flight. En: *The evolution of begging*. (eds Wright J. & Leonard M.L.), pp. 43-64. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (Holanda).
- Winkler D.W. (1987) A general model for parental care. *American Naturalist* 130, 526-543.
- Wittenberger J.F. & Tilson R.L. (1980) The evolution of monogamy: hypotheses and evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 11, 197-232.
- Wolf L., Ketterson E.D. & Nolan V., Jr. (1990) Behavioural response of female dark-eye juncos to the experimental removal of their mates: implications for the evolution of male parental care. *Animal Behaviour* 39, 125-134.
- Woodard J.D. & Murphy M.T. (1999) Sex roles, parental experience and reproductive success of eastern kingbirds, *Tyrannus tyrannus*. *Animal Behaviour* 57, 105-115.
- Wright J. (1998) Helpers-as-the-nest have the same provisioning rule as parents: experimental evidence from play-backs of chick begging. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42, 423-429.

Wright J. & Cuthill I.C. (1990) Manipulation of sex differences in parental care: the effect of brood size. *Animal Behaviour* 40, 462-471.

Wright J. & Leonard M.L. (eds.) (2002) *The evolution of begging*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (Holanda).

Zahavi A. & Zahavi A. (1997) *The handicap principle: a missing piece of the Darwin's puzzle*. Oxford University Press, Nueva York (Estados Unidos).

"Si quieres enriquecerte, no acrescentes tus posesiones, sino reduce tus deseos"

Epicuro

