

UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA

FACULTAD DE CIENCIAS

**Biología reproductora
Del
Rabilargo (*Cyanopica cyanus*).
Relaciones paternofiliales**

Alberto José Redondo Villa

Departamento de Biología Animal

Córdoba, 1999

**Departamento de Biología Animal
Facultad de Ciencias
Universidad de Córdoba**

**Biología reproductora
Del
Rabilargo (*Cyanopica cyanus*).
Relaciones paternofiliales**

Memoria, que para optar al
Grado de Doctor en
Ciencias Biológicas, pre
senta y firma el licenciado.

Alberto José Redondo Villa

Córdoba, 15 de Noviembre de 1999

Director:

Dr. Luís Arias de Reyna Martínez
Catedrático de Biología Animal

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL	1
CAPÍTULO 1. TIPOLOGÍA DE LA PUESTA	32
1. Introducción	
2. Material y Métodos	
3. Resultados	
4. Discusión	
CAPÍTULO 2. ASINCRONÍA DE ECLOSIÓN Y ÉXITO REPRODUCTO	42
1. Introducción	
2. Material y Métodos	
3. Resultados	
4. Discusión	
CAPÍTULO 3. REDUCCIÓN DE NIDADA	57
1. Introducción	
2. Material y Métodos	
3. Resultados	
4. Discusión	
CAPÍTULO 4. PETICIÓN Y REPARTO DE ALIMENTO	71
1. Introducción	
2. Material y Métodos	
3. Resultados	
4. Discusión	

CAPÍTULO 5. DEFENSA DEL NIDO	88
1. Introducción	
2. Material y Métodos	
3. Resultados	
4. Discusión	
DISCUSIÓN GENERAL	102
CONCLUSIONES	106
BIBLIOGRAFÍA	108
ANEXO I	127
ANEXO II	129



CAPITULO 1.

TIPOLOGÍA DE LA PUESTA

1. INTRODUCCIÓN.

Tradicionalmente se ha trabajado sobre el tamaño relativo de los huevos de aves en orden a identificar las fuerzas ecológicas y evolutivas que regulan sus patrones, entre y dentro de las nidadas (Drent y Daan, 1980; Väisänen et al., 1972).

La inversión parental entre cada uno de los huevos refleja la probabilidad real de criar con éxito ese año (Birkhead & Ntleship, 1982; Rofstad & Sandvik, 1985), si bien parece que la variación del tamaño de los huevos entre nidadas depende de la cantidad de alimento disponible para los padres ese año (Wiebe & Bortolotti, 1996). Además el tamaño de los huevos se ha relacionado con el éxito de eclosión, el número y reclutamiento de volantones por nido y con la supervivencia de la hembra que los pone (Williams et al., 1993).

Es frecuente en muchas especies, que el tamaño de los huevos varíe con la secuencia de puesta (revisiones en Ojanen, Orell & Väisänen 1981 y Slagsvold et al. 1984). La explicación a esta variación se ha buscado en dos principales grupos de hipótesis: adaptativas o limitaciones energéticas (Slagsvold et al., 1984; Williams 1994)

También se ha apuntado una causa hormonal, asociada al principio de la incubación que puede provocar un menor tamaño de los últimos huevos y se ha interpretado como no adaptativa (Leblanc, 1987), aunque otros autores (Williams et al., 1993), la han interpretado

como el mecanismo inmediato por el que se producen de forma adaptativa últimos huevos más pequeños.

En cuanto a las explicaciones adaptativas de la variación en la masa de los huevos, podemos distinguir dos tipos básicos.

1.- Últimos huevos de mayor tamaño, que pueden ser un modo de compensar la jerarquía de tamaños que se establece entre los pollos tras unas eclosiones asincrónicas, se trata pues de una estrategia para la supervivencia de todos los pollos (Pinkowski, 1975; Howe, 1978, Rydén, 1978; Clark & Wilson 1981).

2.- Huevos finales más pequeños, pueden aumentar la jerarquía de tamaños establecida por las eclosiones asincrónicas, siendo esta una estrategia de reducción de nidada (Parsons, 1970; 1975; O'Connor, 1979).

El uso de una y otra modalidad puede variar según la estrategia reproductora de cada especie (Slagsvold et al., 1984), incluso puede variar dentro de la misma especie dependiendo de las condiciones ambientales (Murphy, 1994).

Los estudios sobre la variación de tamaño de los huevos dentro de la misma nidada, han mostrado una serie de patrones que podemos resumir en los siguientes grupos:

- Tamaño decreciente con el orden de puesta: últimos huevos más pequeños (Slagsvold et al., 1984; Simmons, 1994; Bollinger, 1994)
- Tamaño creciente con el orden de puesta: primer huevo más pequeño (Forbes & Ankney, 1988), aumento del tamaño durante la secuencia de puesta (Howe, 1976; Murphy, 1994; Stclair, 1996).
- Huevos intermedios de mayor tamaño (Leblanc, 1987; Stokland y Amundsen, 1988).
- Sin variación dentro de la puesta (Murphy, 1994)
- Disminución en el tamaño relativo del último huevo con el tamaño de puesta, (número de huevos) (Heeb, 1994).

Los patrones inter-camadas han sido menos estudiados, no obstante se ha observado que los huevos más grandes se dan en puestas más tardías y que los huevos más pequeños en puestas de reposición en hábitats pobres (Galbraith, 1988).

En el rabilargo se da una estrategia reproductora especialmente interesante. Como se describe en el capítulo 3 no se produce reducción de nidada, a pesar de estar estrechamente relacionado con especies reductoras, siguiendo una pauta de cebas totalmente contraria a la que cabría esperar en una especie reductora (Capítulo 4). Según todo esto resulta fundamental ver si el tamaño de los huevos aumenta o disminuye con el orden de puesta apoyando una estrategia de reductor o no reductor de nidada.

2. MATERIAL Y MÉTODOS.

Se realizaron diapositivas de 16 puestas en la Zona del Acebuche, un pinar de repoblación en el Parque Nacional de Doñana y 6 en la zona de las Viñas en Andújar, también sobre pinos de repoblación en el año 1991, mediante un sistema de anclaje para la cámara fotográfica, que mantenía siempre ésta a la misma distancia de los huevos (véase apéndice 1). Las diapositivas fueron proyectadas para medir las variables longitud y diámetro mayor de cada huevo, lo que se hizo utilizando una regla transparente de plástico, con una precisión de 1 milímetro, lo que determina una precisión de 0,1 mm.

La cámara usada fue una Nikon FE2 con un objetivo Nikkor de 50mm. En todas las diapositivas se colocó un mismo calibre para realizar la conversión de medidas una vez proyectadas las imágenes. Este sistema, como se puede apreciar en el apéndice 1, facilita el trabajo de medida, evita posibles roturas de los huevos al medir con un calibre y aumenta la exactitud.

Como el peso de los huevos disminuye con la incubación (O'Connor, 1984), se calculó el volumen según la siguiente ecuación (Preston, 1974):

$$V = K * L B^2$$

Siendo L la longitud (eje mayor), B la anchura (eje menor) del huevo y K una constante, en este caso se ha usado $K= 0.51$ (Hoyt, 1979) por ser la calculada para las especies más cercanas (de la Cruz 1990).

Para el cálculo del volumen se ha realizado la media entre el valor calculado por la fórmula antes descrita y el que se obtiene utilizando las correlaciones entre anchura y volumen y longitud y volumen, específicas de rabilargo (de la Cruz 1990):

Longitud (eje mayor) – Peso	$r = 0.587$
Anchura (eje menor)– Peso	$r = 0.751$

3. RESULTADOS.

Se presentan a continuación las medidas medias obtenidas de los huevos en las dos localidades en centímetros.

		Huevo 1	Huevo 2	Huevo 3	Huevo 4	Huevo 5	Huevo 6	Huevo 7
Zona 1 N= 16	Largo	2.64 ± 0.13	2.67 ± 0.11	2.63 ± 0.13	2.55 ± 0.12	2.53 ± 0.14	2.53 ± 0.17	2.57 ± 0.19
	Ancho	1.96 ± 0.08	1.96 ± 0.07	1.96 ± 0.05	1.95 ± 0.05	1.92 ± 0.06	1.86 ± 0.24	1.98 ± 0.09
	L / A	1.35 ± 0.06	1.35 ± 0.05	1.33 ± 0.05	1.31 ± 0.05	1.31 ± 0.06	1.38 ± 0.22	1.29 ± 0.81
	Volumen	5.18 ± 0.59	5.26 ± 0.54	5.19 ± 0.48	4.97 ± 0.41	4.78 ± 0.47	4.61 ± 1.09	5.17 ± 0.79
Zona 2 N= 6	Largo	2.52 ± 0.09	2.6 ± 0.08	2.55 ± 0.12	2.58 ± 0.13	2.52 ± 0.13	2.53 ± 0.08	2.51 ± 0.04
	Ancho	2.00 ± 0.1	2.00 ± 0.09	2.00 ± 0.07	2.01 ± 0.06	2.00 ± 0.09	1.98 ± 0.09	2.03 ± 0.05
	L / A	1.26 ± 0.05	1.30 ± 0.07	1.27 ± 0.07	1.28 ± 0.08	1.26 ± 0.06	1.28 ± 0.02	1.23 ± 0.06
	Volumen	5.19 ± 0.66	5.34 ± 0.52	5.25 ± 0.52	5.34 ± 0.48	5.18 ± 0.69	5.06 ± 0.56	5.28 ± 0.34

(Zona 1, Doñana; zona 2, Andújar)

Se han analizado las medidas de longitud y anchura de los huevos, así como longitud/anchura y volumen en las dos localidades para los distintos ordenes de puesta (ANOVA), no habiéndose encontrado diferencias significativas en ningún caso, por lo que

para el resto de los análisis se consideró el total de nidos de las dos localidades en su conjunto.

Para el conjunto de los nidos se analizaron las medidas de longitud y anchura de los huevos, así como longitud/anchura y volumen con respecto al orden de puesta (Figuras 1, 2 3 y 4) obteniéndose solamente diferencias significativas en el caso de la longitud (ANOVA $F=2.39$ $p<0.031$) que básicamente decrece con el orden de puesta (Figura 1) para el resto de medidas se obtiene también una tendencia parecida aunque las diferencias no alcanzan la significación, si bien al final de la puesta se observa un último huevo más grande. Para ver más en detalle esta tendencia se analizaron las nidadas con un tamaño de puesta de 6 y de 7 huevos por separado y las gráficas con los resultados se exponen en las figuras 5 a la 12. Aunque en ningún caso se detectan diferencias significativas, la tendencia en ambos casos es a disminuir las medidas de longitud, anchura y volumen con la secuencia de puesta con la excepción del último huevo, que tiende a ser más largo, más ancho y con mayor volumen en los dos tamaños de puesta (6 y 7 huevos). No obstante esta tendencia se puede apreciar que es más marcada en el caso de las puestas de 7 huevos donde sobre todo el volumen y la anchura (Figuras 9 y 11) presentan medias mayores justo en el último huevo, aunque tampoco en este caso son significativas las diferencias.

El cociente entre longitud y anchura de los huevos, disminuye progresivamente a lo largo de la secuencia de puesta, aumentando en el huevo número 6 y disminuyendo en el 7. Destaca el hecho de que las puestas de 6 huevos se comportan en este aspecto de forma parecida a las de 7 pero como si les faltara el último huevo. De todas formas tampoco en este caso se detectan diferencias significativas.

4. DISCUSIÓN.

La ausencia de diferencias en cuanto al volumen de los huevos con respecto al orden de puesta es un caso relativamente raro dentro de los passeriformes. De una revisión de 15 trabajos publicados en los últimos 6 años, solo en uno de ellos (Murphy, 1994) en *Sayornis phoebe* no encuentra diferencias con el orden de puesta cuando utiliza la estrategia de reductor de nidada, mientras que cuando actúa como no reductor pone huevos más grandes al final de la puesta, lo que es interpretado como una forma de compensar las asimetrías de tamaños producidas en los pollos por medio de las eclosiones asincrónicas.

La estrategia reproductora utilizada por el rabilargo, donde no parece existir reducción de nidada debería estar potenciada por unas secuencias de puestas en las que los últimos huevos fueran más grandes (Slagsvold et al., 1984; Bollinger, 1994; Simmons, 1994). De esta forma, las menores asimetrías de tamaño entre los pollos facilitan la tarea de igualar los pesos que realizan los padres con sus estrategias de cebas.

La tendencia que se ha encontrado y que reduce el tamaño de los huevos con la secuencia de puesta, aun no alcanzando la significación, apoyaría una estrategia de reducción de nidada. El que no se detecten grandes diferencias entre los distintos huevos, es consistente con las reglas parentales de cebas que se describirán más adelante (capítulo 4).



CAPÍTULO 2.

ASINCRONÍA DE ECLOSIÓN Y ÉXITO REPRODUCTOR.

INTRODUCCIÓN

La paradoja de la asincronía de eclosión ha sido tratada desde hace mucho tiempo por los ornitólogos. Así Dunlop (1910) fue el primero en sugerir que la incubación temprana servía para proteger los huevos, siendo, la mortalidad de los pollos más pequeños vista como un enigma, y el fratricidio que provoca la reducción de nidada en rapaces, como un ejemplo de la naturaleza fiera de estas especies (Bent, 1961). David Lack (1947) presentó una solución a la paradoja, sugiriendo una función adaptativa para la mortalidad que resulta de las eclosiones asincrónicas. Él propuso que cuando el aporte de alimento sea impredecible durante la puesta, las hembras pondrán un número de huevos optimista. Si los recursos son escasos, la asincronía de eclosión, facilita a los padres la reducción del número de sus crías, adaptándose a los recursos disponibles, (hipótesis de la reducción de nidada).

La hipótesis de Lack, fue rápidamente aceptada, en parte porque era una idea elegante e intuitiva. No obstante, la hipótesis de la reducción de nidada no fue ensayada hasta los años 70 (Howe, 1976; 1978; Werschkul, 1979). Desde entonces hasta ahora numerosos trabajos han ensayado la hipótesis de Lack en muy diversos grupos zoológicos, pero los resultados obtenidos rara vez apoyan las predicciones (Magrath, 1990; Amundsen & Slagsvold, 1991b), lo que ha llevado a proponer un elevado número de hipótesis alternativas (Magrath, 1990). Sin embargo, pocos

estudios han examinado las condiciones ambientales o el comportamiento parental durante el periodo de puesta para detectar los posibles beneficios de la incubación temprana. Con pocas excepciones (ej. Clark y Wilson, 1981; Hébert & Sealy, 1992; Veiga, 1992) las investigaciones se han centrado en los patrones adaptativos de asincronía y los experimentos realizados no han apoyado de manera irrefutable ninguna de las hipótesis propuestas, por lo que hay un escaso avance en la comprensión de las causas de los patrones de asincronía en aves.

En el rabilargo, el inicio de la incubación efectiva, no comienza hasta poco antes de finalizar la puesta, en concreto González (1996), afirma que se produce a partir del 5º huevo en puestas con una media de 6, y de la Cruz (1990) en el penúltimo o antepenúltimo huevo. Por lo tanto se produce una asincronía de eclosión, transcurriendo de dos a tres días entre el nacimiento del primer y último pollo.

Dentro del conjunto de hipótesis que se han planteado para la evolución de la asincronía de eclosión (Stoleson & Beissinger, 1995) (ver Introducción General), hay algunas que pueden ser descartadas en la especie que nos ocupa por las razones que a continuación se indican:

Un **patrón de incubación adaptativo**, por limitación de lugares de nidificación (Beissinger & Waltman, 1991) o por parasitismo (Kendra et al., 1988; Lombardo et al., 1989; Romagnano et al., 1990, Wiley & Wiley, 1980; Jakson, 1993), no parece ser muy probable ya que estos factores no se han observado hasta ahora en la reproducción del rabilargo en su área de distribución occidental. Por otro lado, el rango de temperaturas en el sur de España, en la época de nidificación de esta especie, no parece poner en peligro la viabilidad de los huevos durante la fase de puesta.

Hipótesis sobre **patrones de eclosión adaptativos** como son la de manipulación del sex-ratio (Slagsvold et al., 1986; Breitwisch, 1989) o la de la “despensa” (Alexander, 1974) no son aplicables; en el primer caso, por no darse el

elevado grado de dimorfismo sexual que es premisa y en el segundo, por la ausencia de canibalismo en esta especie.

Hemos ensayado en esta especie las siguientes hipótesis:

Dentro del grupo de hipótesis sobre **patrones de incubación adaptativos**, para comprobar si la **protección de los huevos** (Dunlop, 1910; Swanberg, 1950; Oring, 1982) puede provocar en el rabilargo la incubación temprana, analizaremos las tasas de depredación sobre huevos incubados y no incubados, es decir antes del comienzo de la incubación efectiva.

El análisis de la reducción de nidada resulta fundamental para comprobar varias de las hipótesis sobre factores seleccionados por **patrones de eclosión adaptativos**, por esto más adelante se trata este aspecto, como base para testar las **hipótesis de reducción de nidada** (Lack, 1947; 1954; 1966; Ricklefs, 1965, Husby, 1986; Mock & Parker, 1986; Magrath, 1989) y **del seguro** (Stinson, 1979; Cash & Evans, 1986).

Un estudio de la depredación en las distintas fases y el éxito reproductor serán la base para comprobar por último, si la **hipótesis del fracaso de la nidada** de Clark y Wilson (1981, 1985) puede explicar la asincronía de eclosión en el rabilargo como regulador del tiempo total del ciclo de nidificación.

En suma, se pretende analizar si el patrón de eclosiones asincrónicas del rabilargo, es adaptativo o si se trata de un efecto de un sistema de incubación adaptativo; así como indicar cual es el periodo crítico de la cría.

Paralelamente se analizará cuales son las causas de las pérdidas de los huevos y pollos, cómo evoluciona la mortalidad diaria y si hay influencia de los órdenes de puesta y de eclosión en la muerte o supervivencia de los pollos.

MATERIAL Y MÉTODOS.

La toma de datos se realizó en dos localidades y años diferentes. Durante la estación reproductora del año 1991 se hizo en la zona denominada “El Acebuche” situada en el Parque Nacional de Doñana (Huelva) y en 1992 en Sierra Morena en la zona de “Las Viñas de Peñallana” (Andújar, Jaén). La primera zona, donde se localizó un número total de 52 nidos, corresponde a un pinar de repoblación con una elevada presión antrópica, ya que es un merendero y dentro de la segunda se seleccionó una dehesa bastante aislada, con una muy baja presencia humana y allí se detectó un total de 38 nidos (Véase capítulo 1 en que se utilizaron en 1991 nidos en esta misma zona pero sobre pinos).

Los nidos de la colonia de Doñana se revisaron diariamente desde la terminación de su construcción hasta la salida de los pollos del nido. Esta revisión tuvo lugar siempre aproximadamente a la misma hora del día de manera que la periodicidad fuese de 24 horas. Se registró la fecha de puesta de cada huevo y se fueron marcando los mismos con un número pequeño (2-3 mm aprox.) a rotulador de tipo indeleble (Staedtler lumocolor 318) para identificar el orden de puesta.

La eclosión de cada pollo fue registrada del mismo modo. Se marcaron con colores en las dos patas mediante una clave de identificación, con el mismo tipo de rotulador. Estas señales se remarcaron diariamente hasta que los pollos empezaron a tener cañones, momento en el cual se anillaron con diferentes combinaciones de color. El motivo de no anillar antes a los pollos, es el problema que se presenta, al intentar los padres retirar las anillas del nido, que consecuentemente acarrea la expulsión también del pollo (ver capítulo 4).

Se registraron las incidencias relativas a enfermedades y depredación. Los pollos que mostraron síntomas evidentes de disfunción orgánica (coloración amarillenta del cuerpo, procesos inflamatorios, etc.) se consideró que habían muerto de enfermedad. La depredación se asumió que había ocurrido cuando una nidada entera desaparecía. Además se consideró que existía una depredación parcial dentro de la nidada cuando desaparecieron pollos sanos, es decir, pollos que crecían de una forma similar a sus hermanos y que no mostraban signos de enfermedad antes de su desaparición.

Consideramos muerte por inanición cuando el pollo desaparece después de al menos dos días consecutivos de crecimiento cero o negativo.

En la colonia de Andújar se revisaron los nidos con una periodicidad de 2 a 4 días, con la finalidad de obtener los datos relativos a éxito reproductor ya que paralelamente se estaban tomando los datos relativos a la defensa del nido que se exponen en el capítulo 5.

RESULTADOS

Cuando la depredación tuvo lugar sobre huevos, siempre se observó una depredación completa. Se detectó en dos casos una depredación parcial de la nidada en fase de pollos, desapareciendo en ambos casos uno de ellos.

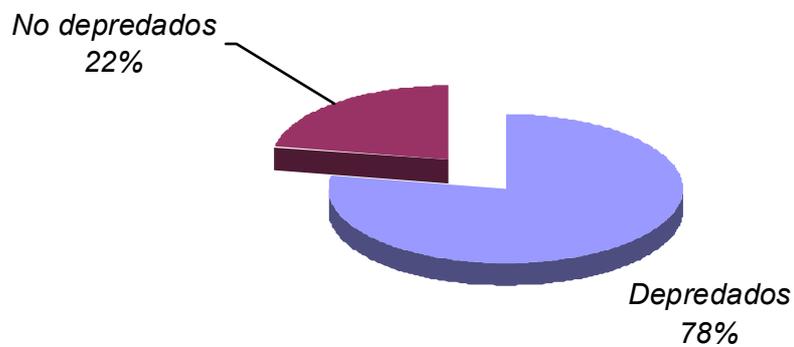
No se observó ningún caso de muerte por inanición.

El abandono de nidos siempre se produjo en fase de huevos. En 3 nidos se detectó el abandono cuando tenían 2, 2 y 1 huevo respectivamente y en un cuarto con la puesta completa de 7 huevos.

Se han calculado las tasas de depredación diarias sobre huevos sin incubar, huevos incubados y pollos. Para este análisis se han considerado los días en los que coexistían y por tanto los depredadores podían elegir, entre los pares que se quería comparar, es decir para la comparación entre la tasa de depredación sobre huevos sin incubar y huevos incubados se consideraron un total de 43 días de la estación reproductora en que había los dos tipos señalados de nidos y se calcularon las tasas de depredación sobre cada grupo (nidos con huevos sin incubar y nidos con huevos incubados) teniendo en cuenta el número de nidos disponibles cada día.

La comparación de la depredación sobre nidos con huevos frente a nidos con pollos se realizó de la misma forma, pero en este caso se sumaron todos los nidos con huevos, tanto los incubados como los no incubados, siendo en este caso el número de días de 44.

Un test de Wilcoxon reflejó que no existen diferencias entre las tasas de depredación sobre huevos incubados y sin incubar ($z = 0.31$ $p = 0.75$ n.s.) mientras que entre las tasas sobre huevos y pollos si que existen diferencias significativas ($z = 2,27$ $p = 0.02$) observándose una mayor tasa de depredación sobre pollos que sobre huevos.



Porcentaje de nidos depredados en Doñana ($n = 45$)

Para probar las hipótesis seleccionadas sobre patrones de eclosión adaptativos se estudió la reducción de nidada en el rabilargo, no observándose ninguna muerte de pollos por inanición, tan sólo desapareció uno de los pollos en tres nidos de los 22 que llegaron a tener pollos en la colonia de Doñana, uno de ellos con claros síntomas de enfermedad, y los otros dos, sin haber perdido peso en los días precedentes a su desaparición, por lo que se consideró que habían sido depredados. Por lo tanto al no darse la reducción de nidada en el rabilargo, al menos en nuestra zona de estudio (ver capítulo 3) no se puede explicar la asincronía de eclosión como un mecanismo favorecedor de la reducción de nidada, ni como una forma de asegurar la supervivencia de al menos algún pollo en el caso de muerte por inanición de parte de la nidada, como propone la segunda de las hipótesis que hemos analizado en este apartado.

La cuarta hipótesis a analizar en este apartado es la que se refiere a la pérdida de la nidada por depredación diferencial sobre huevos o pollos. Si la probabilidad de depredación sobre huevos es mayor que sobre pollos, entonces la incubación temprana reduce el periodo de huevos en nido a costa de aumentar la duración del periodo de pollos. Por lo tanto el cociente entre la probabilidad de depredación de pollos / probabilidad de depredación de huevos (Nest Failure Ratio) predice el patrón de asincronía. Si el NFR es menor o igual a uno, la eclosión sería asincrónica y si es mayor de uno, sincrónica. En nuestro caso NFR es mayor que 1 (1.26) ya que como se ha visto la presión de depredación aumenta tras el nacimiento de los pollos, no obstante la eclosión es asincrónica por lo que esta hipótesis tampoco explica la incubación temprana en el rabilargo.

En la tabla 1, se exponen los resultados referentes al éxito reproductor de cada una de las dos colonias y los índices de eclosión, supervivencia y productividad de ambas. No se han encontrado diferencias significativas entre ambas.

Tabla 1. Número de nidos construidos, nidos con huevos, con pollos, y con volantones. IE= índice de eclosión; IS= índice de supervivencia; IP= índice de productividad. H= n° de huevos; P= n° de pollos; V= n° de volantones. Tras aplicar un test de porcentajes no se obtienen diferencias significativas entre ninguno de los grupos.

		<i>Doñana</i>	<i>Andújar</i>	<i>Total</i>	<i>P</i>
N° de nidos	Empezados	52	38	90	
	Con huevos	45	35	78	
	Con pollos	22	17	39	
	Con volantones	10	7	17	
Número	Huevos	232	189	421	
	Pollos	108	87	195	
	Volantones	37	29	66	
Índices	IE (P/H)	47%	46%	46%	n.s.
	IS (V/P)	34%	33%	34%	n.s.
	IP (V/H)	16%	15%	16%	n.s.

En conjunto el 46% de los huevos eclosionaron (índice de eclosión), el 34% de los pollos nacidos volaron (índice de supervivencia), y un 16% de los huevos puestos completaron su desarrollo hasta volantones (índice de productividad).

De los 80 nidos que llegaron a tener huevos entre ambas colonias (véase tabla 2), el tamaño medio de puesta fue de $5,75 \pm 0.62$, siendo el número de huevos más frecuente, 6 por puesta. Del total de nidos que llegaron a tener eclosiones (39), el número medio de pollos nacidos por nido fue de $5,01 \pm 0.84$ y de 17 nidos en los que voló al menos un pollo, el número medio de pollos que volaron fue de $4,12 \pm 0.77$. No se encontraron diferencias significativas en ninguno de los tres parámetros entre las dos localidades (Test Kruskal-Wallis, n.s.).

El coeficiente de variación del número medio de volantones, incluyendo nidos en los que no llegó a volar ninguno, fue alto (1,26, $X=1,69 \pm 2,13$), de forma que si no se produce una pérdida total por depredación, suelen volar todos los pollos que nacen.

Tabla 2. *Parámetros reproductivos en las dos colonias.*

		<i>Doñana</i>	<i>Andújar</i>	<i>Total</i>
Huevos	X ± DT	5,84±0,87	5,64±1,12	5,75±1,01
	Máx	7	8	8
	Mín	3	3	3
	Total (nidos)	45	35	80
Pollos	X ± DT	4,68±1,61	5,12±0,90	5,01±1,11
	Máx	7	7	7
	Mín	3	3	3
	Total (nidos)	22	17	39
Volantones	X ± DT	4,11±1,19	4,14±0,64	4,12±0,99
	Máx	6	5	6
	Mín	2	3	2
	Total (nidos)	10	7	17

DISCUSIÓN

En el rabilargo se produce una eclosión asincrónica, producto de una incubación que comienza antes de concluir la secuencia de puesta, n-2 según la nomenclatura indicada en el apartado Introducción. Este hecho puede tener una explicación adaptativa o ser el resultado, bien de restricciones durante el periodo de puesta, o de factores hormonales.

Hemos probado un grupo de hipótesis dentro de las que proponen una explicación adaptativa. En primer lugar la hipótesis de protección de los huevos; en este caso las tasas de depredación, no disminuyen después de comenzar la incubación efectiva, por lo que debemos rechazar esta hipótesis en el caso del rabilargo.

La explicación en base a una reducción del riesgo de parasitismo de incubación podría tener sentido ya que el rabilargo podría ser un buen hospedador para un parásito de incubación (Redondo y Arias de Reyna 1989), de todas formas los datos de rabilargo como hospedador son muy raros, Friedman (1964) señala 11 casos de nidadas de rabilargo parasitadas por críalo (*Clamator glandarius*) aunque Valverde (1953) señala que esto no es lo común y no tenemos conocimiento de ningún otro caso de parasitación en condiciones naturales a pesar de que las dos especies comparten las mismas áreas en España. Por otro lado Hosono (1983) indica el parasitismo de 5 nidos

de rabilargo en su distribución oriental por *Cuculus canorus*. Esta explicación de la protección ante parásitos de incubación se ha puesto recientemente de manifiesto en *Agelaius phoeniceus* (Clotfelter y Yasukawa, 1999), pero en el rabilargo la falta de datos sobre parasitismo nos hace no poder considerarla como cierta.

En segundo lugar y dentro de las hipótesis que predicen patrones de eclosión adaptativos, la hipótesis de reducción de nidada no esta de acuerdo con el hecho de que no exista reducción de nidada al menos en la población que hemos estudiado de rabilargos (Capítulo 3).

Por otro lado una jerarquización en el tamaño de los pollos se ha visto que hace posible un menor gasto energético para su cría que en pollos del mismo tamaño en las mismas condiciones (Wiebe & Bortolotti, 1994).

Por último y dentro de las hipótesis que tienen en cuenta la duración del tiempo total del ciclo de nidificación, rechazamos también la hipótesis de la pérdida de la nidada ya que el valor obtenido para el NFR mayor de uno, predice según esta hipótesis eclosiones sincrónicas.

En un gran número de las especies de aves en las que se ha buscado una explicación a su asincronía de eclosión ésta se ha encontrado en las diferentes hipótesis que se han expuesto en el apartado de introducción. En el caso de los córvidos, que en todos los casos estudiados se ha visto que presentan reducción de nidada (Redondo y Castro, 1992; Soler, 1996; Soler, comunicación personal) el rabilargo supone una excepción muy notable ya que como hemos ido señalando ni la hipótesis de la reducción de nidada ni ninguna de las otras hipótesis adaptativas propuestas hasta ahora parecen explicar satisfactoriamente este comportamiento de esta especie.

Solo un trabajo más detallado podrá dilucidar si en restricciones de tipo hormonal, de viabilidad de los huevos o de otro tipo se encuentra la explicación de la eclosión asincrónica del rabilargo.



CAPITULO 3

REDUCCIÓN DE NIDADA

INTRODUCCION

El primer autor en poner de manifiesto que una o dos bocas hambrientas menos significan una mayor cantidad de comida para los supervivientes y considerar este hecho como una estrategia parental fue Lack (1947; 1954). Él estableció en su hipótesis, que la asincronía de eclosión sería un elemento clave para explicar las asimetrías que facilitarían la posterior jerarquización de tamaños desembocando en la reducción de nidada. El término reducción de nidada (*"brood reduction"*) ha sido utilizado para referirse a la muerte de algunas de las crías de un intento reproductivo en diferentes especies animales, ya sea por depredación, inanición u otras causas, como las apuntadas por Lack (1947) para ajustar el número de crías a la capacidad de los padres. En este trabajo vamos a considerar la reducción de nidada en el sentido estricto de mortalidad parcial dentro de una nidada debida a la rivalidad entre hermanos (Mock, 1994), en este caso las muertes siempre se producen en los pollos más pequeños, que en la gran mayoría de los casos son los últimos en eclosionar.

Tal como señaló O'Connor (1978) las condiciones para que se dé esta muerte selectiva de algunas crías, pueden ser tres:

a) que la eficacia biológica inclusiva del hermano superviviente aumente después de la pérdida de su hermano en cuyo caso se dará fratricidio, cumpliéndose:

$$S(n-1) + \frac{1}{2} [(n-2) \cdot S(S-1)] > S(n) + \frac{1}{2} [(n-1) \cdot S(n)]$$

$$\frac{S(n-1)}{S(n)} > \frac{n+1}{n}$$

siendo

S = Probabilidad de supervivencia

n = N° de hermanos en competencia por los recursos

b) Desde el punto de vista de los padres, se dará infanticidio cuando se cumpla:

$$\frac{S(n-1)}{S(n)} > \frac{n}{n-1}$$

c) Por último, en el caso de que la propia víctima se vea favorecida, se dará suicidio cuando se cumpla.

$$\frac{S(n-1)}{S(n)} > \frac{n+1}{n-1}$$

Siempre en el caso de hermanos completos (padre y madre).

De estos tres umbrales, el más fácil de cumplirse es el primero, ya que los más directos beneficiarios de la desaparición de un pollo son sus hermanos que van a acaparar los recursos destinados al desaparecido. Esta visión de O'Connor difiere de las previas de Lack (1954) y Ricklefs (1965) que interpretaron la reducción de nidada como una adaptación exclusivamente de los adultos.

Por otro lado, diversos autores (Slagsvold, 1984; Simmons, 1994; Bollinger, 1994; Viñuela, 1997) han encontrado una relación entre el tamaño de los huevos, según la secuencia de puesta, dentro de una misma nidada y la existencia o no de reducción de nidada. Así, por ejemplo, Murphy (1994) encuentra en *Sayornis phoebe* una doble estrategia, en primavera se comporta como no reductora con eclosiones sincrónicas y masa de los huevos aumentando con el orden de puesta, mientras que en verano se comporta como reductor de nidada con eclosiones asincrónicas y masa de los huevos que no varía con el orden de puesta.

En el rabilargo, tal como se ha visto en el capítulo 1, la masa de los huevos no varía con el orden de puesta y las eclosiones son asincrónicas, por lo que en principio se podría pensar que utilizaría una estrategia de reductor típico de nidada (Mock, 1994), pero no obstante tal como veremos en el siguiente capítulo, las reglas parentales de cebas son justo las contrarias de las que cabría esperar en un reductor de nidada. Por otro lado, el número de pollos que vuelan suele ser típicamente menor al número

de huevos puestos (ver capítulo precedente), por lo tanto cabe preguntarse que estrategia reproductora sigue el rabilargo.

En este capítulo pretendemos verificar la existencia o no de reducción de nidada en el rabilargo, aspecto que aun no ha sido tratado en esta especie.

MATERIAL Y MÉTODOS

La toma de datos se realizó en la zona de El Acebuche, en el Parque Nacional de Doñana, durante la primavera de 1991. Una vez localizada la colonia, situada en un pinar de repoblación, se efectuó un barrido diario de la zona para detectar los nidos que se iban construyendo y una vez comenzada la puesta, se visitaron diariamente y se marcó el huevo puesto cada día con un número correlativo (ver capítulo 2) en el extremo apical del huevo.

Desde el día de la eclosión del primer pollo, se siguió diariamente el desarrollo de los pesos de todos y cada uno de ellos hasta que salieron del nido. Se anotaron así mismo, todas las incidencias en cuanto a bajas, enfermedades, predación, etc. Los pollos se marcaron con tinta no tóxica negra en las patas, siguiendo una clave de lugar de colocación de las marcas para la identificación de cada uno. Fue necesario remarcar los pollos cada dos o tres días puesto que las marcas no eran indelebles, a pesar de ello no se observó ninguna incidencia de estas marcas en su desarrollo.

El peso se tomó siempre dentro de las tres primeras horas de luz del día. Se usaron dinamómetros de la marca Pesola con una precisión de 0.2 gramos para pesos menores de 10 gramos, 0.5 para pesos entre 10 y 50 gramos y un gramo para los pollos que pesaban entre 50 y 100 gramos.

RESULTADOS

De los 45 nidos estudiados, 23 fueron depredados en fase de huevos, y en 12 conteniendo pollos (véase fig. 1). De los 22 nidos en los que llegó a haber pollos se pudo seguir el desarrollo de 17 de ellos, en 12 de los cuales se perdió al menos un pollo o huevo.

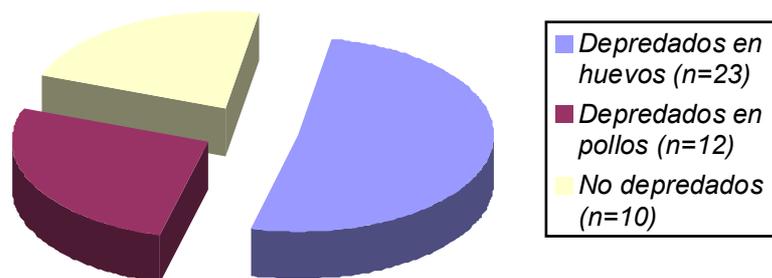


Fig 1. - Nidos depredados y no depredados.

Las causas de pérdidas que se detectaron fueron, huevos rotos, huevos que no llegaron a eclosionar, huevos desaparecidos, pollos enfermos y pollos desaparecidos, los resultados se muestran en la tabla 1.

	Nº de huevos/pollos	Nº de nidos
Huevos rotos	3	3
Huevos no eclosionados	9	7
Huevos desaparecidos	2	2
Pollos enfermos	1	1
Pollos desaparecidos	2	2

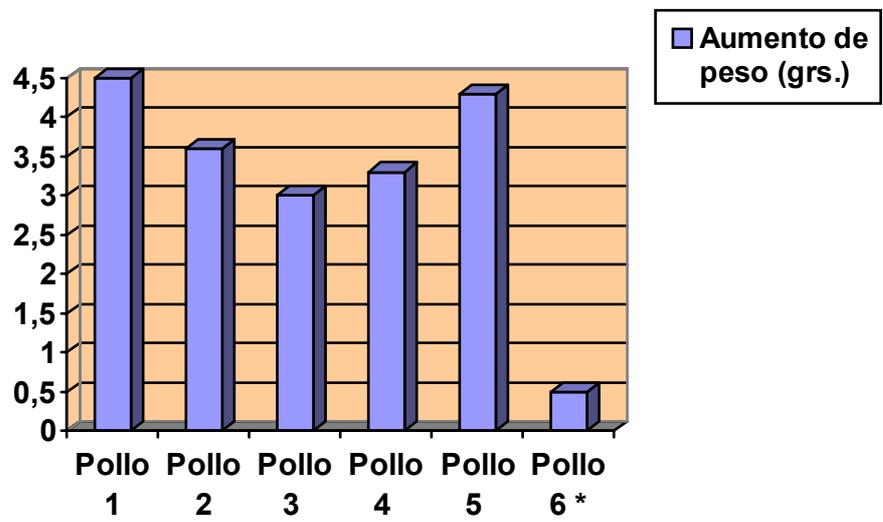
Tabla 1. - Causas que provocaron pérdidas de huevos y/o pollos.

En todos estos casos de pérdidas de huevos o pollos, los afectados son los últimos en eclosionar y en el caso de ser dos los afectados, estos son los dos últimos. Tan sólo hay dos excepciones que son un huevo roto que es el segundo en orden de puesta y un pollo depredado (único caso de depredación parcial) que es el primero en nacer de su nido.

Un análisis para comparar las medias (ANOVA $df = 6, 113$ $F = 1.07$ $p = 0.38$ n.s.) de los volúmenes entre los huevos exitosos y no exitosos no mostró diferencias significativas entre los dos grupos.

En los dos casos en que desaparecieron pollos, tuvieron lugar en un caso antes de las 24 y en el otro antes de las 48 horas. En el primero de ellos no se pudo comprobar si el pollo había comido pero en el segundo sí lo hizo, aunque menos que el resto de sus hermanos en ese mismo día (ver Fig 2). Si comparamos el aumento de peso del pollo que desaparece con el aumento de peso de sus hermanos durante su primer día de vida resulta también menor.

Fig 2.- Aumento de peso de cada uno de los pollos del nido 9, el día anterior a



la desaparición del pollo más pequeño. (Pollo 6).

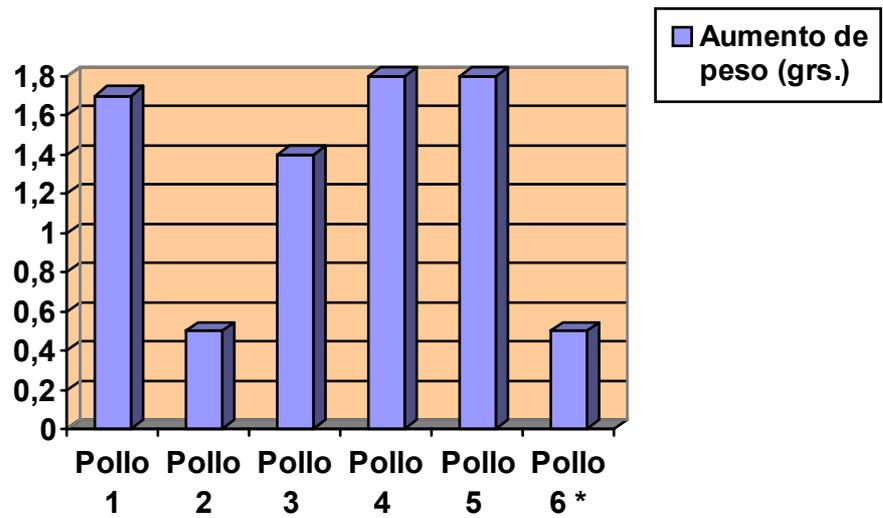


Fig. Aumento de peso de todos los pollos del nido 9 durante las primeras 24 horas de vida de cada uno de ellos.

La ganancia de peso media de cada pollo durante su primer día de vida, en este nido, fue de 1.28 ± 0.62 gr.

La ganancia media de peso en toda la población durante el primer día de vida de los diferentes pollos fue de 1.32 ± 0.67 gr. (rango desde -0.2 hasta 2.4 gramos).

DISCUSIÓN

A la vista de los datos obtenidos, el rabilargo se comporta como una especie no reductora de nidada, ya que si bien el número de pollos que vuela (media 4.5 ± 1.36 rango 2-7) es menor al de huevos puestos (5.8 ± 0.86 rango 4-7) coincidiendo con estudios sobre esta especie por otros autores (Pacheco et al, 1975; Araújo, 1975; González, 1996; Muñoz Pulido et al., 1990; De La Cruz, 1990), nunca se observa una pérdida de peso de los pollos más pequeños (sólo evaluado en el presente estudio), en el caso del nido 9 el pollo que desaparece ganó peso aunque menos que sus hermanos. Por otro lado, el mecanismo de cebas por parte de los padres evita estos desequilibrios (ver capítulo 4).

Este hecho contrasta con la estrategia de cría del resto de los córvidos (Redondo y Castro 1994, Soler 1996, Soler comunicación personal) que se comportan como reductores de nidada y en la urraca, especie en la que Redondo y Castro (1994) estudiaron en detalle el mecanismo de reparto de alimento por parte de los padres se observa un patrón claramente opuesto (ver capítulo 4). El mecanismo de elección para

las cebas por parte de los padres en especies reductoras, como la urraca, consiste en seleccionar activamente los pollos más grandes para alimentarlos, discriminando a los más pequeños, a pesar de que piden también por lo que alguno de ellos muere por inanición, en cambio el rabilargo selecciona los pollos más pequeños (Capítulo 4) con lo que va igualando los pesos. Debido a esta estrategia no se produce la reducción de nidada y no se produce la muerte por inanición tal como se ha descrito en el resto de trabajos sobre el tema (Lack, 1954; Ricklefs, 1965; Godfray, 1991; Mock, 1994).

Hasta ahora los mecanismos propuestos para la reducción de nidada pasan siempre por dejar de alimentar a los pollos menores, que van perdiendo peso hasta su muerte por inanición o de forma activa por padres o hermanos (Lack, 1947; Ricklefs, 1965, Godfray, 1991; Mock, 1994; Murphy, 1994; Reynolds, 1996; Mock & Parker, 1997). Por lo tanto en el rabilargo no parece, a la vista de nuestros datos, que se pueda hablar de una reducción de nidada, tan sólo hemos encontrado un caso en el que un pollo muere tras ganar menos peso que la media de sus hermanos, pero un hermano que al igual que él, también ganó tan solo 0.5 grs. en su primer día de vida, completó su desarrollo con éxito.

Por todo esto cabe suponer que el rabilargo se comporta como una especie no reductora, lo que parece ser una excepción dentro de los córvidos. Si consideramos reducción de nidada en su sentido amplio, desde luego que en el rabilargo se producen pérdidas de algunos de los miembros de la nidada, pero estas no parece que respondan a los mecanismos que habitualmente se atribuyen a la reducción de nidada como un mecanismo para disminuir la competencia entre los hermanos (Mock & Parker, 1997) además apoya esta afirmación la forma que tienen de distribuir el alimento a las diferentes crías favoreciendo a las más pequeñas de forma que equilibran las diferencias de peso entre ellas (ver capítulo 4). Así pues el rabilargo constituye una especie con una estrategia de cría diametralmente diferente en cuanto a distribución de alimento y regulación del tamaño de la nidada, aspectos fundamentales dentro de la biología de la reproducción y por lo tanto es potencialmente una especie crucial para

comprender este complicado entramado de relaciones entre padres y crías y entre hermanos.

En el caso del rabilargo se produce una aparente paradoja, ya que contrasta el hecho de las eclosiones asincrónicas, que en principio parecen favorecer la reducción de nidada, con las reglas parentales de cebas que favorecen la supervivencia de todos los pollos (Hillstrom & Olsson, 1994). En una especie que no presenta reducción de nidada cabría esperar eclosiones sincrónicas y no sería necesario igualar los pesos, pero se ha visto que la asincronía de eclosión puede deberse a otro tipo de restricciones (ver capítulo 2).

Como se verá en el capítulo siguiente, las reglas parentales de cebas que sigue el rabilargo difícilmente pueden provocar una reducción de nidada tal y como está descrita en el resto de especies de aves puesto que los pollos menores siempre recibirían alimento. Este modo de repartir el alimento por parte de los adultos en un ambiente poco predecible como es el caso del mediterráneo podría ser fatal para toda la nidada en un año con escasez de recursos.

Quizá en el rabilargo lo que se esté dando sea un tipo de reducción de nidada en una fase muy temprana del desarrollo de forma que los padres eliminen los huevos o pollos que calculen que son capaces de criar ese año, logrando así perder el mínimo de recursos en estos últimos pollos, pero a la vez optimizar su eficacia biológica en un año bueno, en el que podrían criar con éxito a un mayor número de pollos, esto podría explicar porque la mayor parte de las pérdidas que hemos observado se dan sobre los últimos pollos en eclosionar de cada nidada, ya sean sobre huevos o pollos.



CAPITULO 4.

PETICIÓN Y REPARTO DE ALIMENTO

1. INTRODUCCIÓN

Los pollos de la mayor parte de las aves altriciales y semialtriciales, presentan comportamientos de petición de alimento conspicuos. Estas señales según la etología clásica serían estímulos clave que informarían a los padres de las necesidades energéticas de las crías (Lorenz, 1935; Rydén & Bengtsson, 1980).

No obstante desde un punto de vista adaptacionista, estas señales se han interpretado como demasiado costosas para la función que desempeñan (Stamps et al., 1978; 1985; Harper, 1986, Smith & Montgomerie, 1991), tanto por aumentar el riesgo de depredación (Haartman, 1953; Newton, 1964; Perrins, 1965; Kilhan, 1977; Gochfeld, 1979; O'Brien & Dow, 1979; Harris, 1983; Haskell, 1998), como por suponer un gasto energético para las crías que las emiten (Krebs & Dawkins, 1984; Harper, 1986).

En cuanto al riesgo de depredación, hasta la fecha hay solamente cuatro estudios que hayan intentado medir los costos de depredación en las llamadas de petición. Redondo Y Castro (1992) encontraron que era mayor la depredación sobre los nidos de urraca (*Pica pica*) que presentaron unos niveles de petición más intensos. Haskell (1994; 1999) usó nidos artificiales para demostrar que la probabilidad de detectar un nido era

proporcional a las tasas de llamadas de petición de alimento reproducidas por transmisores de radio en miniatura. Halupka (1998), por su parte, estudió la incidencia de la depredación de nidos de *Anthus pratensis* por *Circus spp.* y encontró que la intensidad de las llamadas de petición de alimento de los pollos no tenía influencia sobre su supervivencia. Halupka critica en su estudio que los autores precedentes no hayan tenido en cuenta el comportamiento de los padres.

Actualmente se está cuestionando hasta qué punto estas señales son tan costosas y los diferentes autores no se ponen de acuerdo en este punto. Los estudios de McCarty (1996), Leech & Leonard, (1996), Halupka, (1998) y Bachman & Chappell, (1998) ponen de manifiesto un costo insignificante de las señales de petición de alimento, comparándolas con el de otros comportamientos de aves. Weathers & Anderson (1977) y McCarty (1997), apuntan la posibilidad de un aporte anaeróbico de energía aun no testado pero poco probable y Werhulst & Wiersma (1997) indican, en cambio, que este pequeño gasto energético puede ser muy costoso para la supervivencia futura.

Si asumimos un elevado costo en las señales de petición, los modelos teóricos que se han propuesto para explicar este comportamiento, se basan en dos pilares principales. La teoría de selección de parientes de Hammlton (1964), que predice un conflicto entre padres y crías en especies con reproducción sexual y cuidado parental, debido a las diferencias genotípicas entre ambos, y el "Principio del Handicap" propuesto por Zahavi (1975; 1977) que predice la sinceridad de las señales basándose en su costo.

En cambio si las señales de petición de alimento no supusieran un gran coste energético, sería posible modificar levemente los modelos existentes (por ejemplo Godfray, 1995) contando con el efecto de los hermanos para prevenir el engaño para explicar la sinceridad de las señales de petición de alimento o la restricción en la intensidad de las señales (Mock & Parquer 1997).

Una señal sincera es aquella que muestra una relación fiable y necesaria con alguna cualidad del actor y que proporciona al receptor una estima adecuada de dicha cualidad (Dawkins & Guilford, 1991). De acuerdo con el Principio del Handicap una señal sólo puede ser sincera cuando la dificultad de su ejecución está relacionada con su significado en cantidad y calidad (Zahavi, 1981). Pero como se ha señalado anteriormente parece que no queda claro que el coste de las señales de petición de alimento en aves altriciales sea elevado. No obstante, parece que la competencia entre hermanos podría en sí misma explicar la sinceridad de estas señales, sin que haya que apoyarse en un coste excesivo de las mismas (McCarty, 1997); por lo tanto las relaciones entre los hermanos de una misma nidada causadas por la transferencia de alimento por parte de los padres, son en la actualidad un tema fundamental de estudio para dilucidar los patrones que rigen el reparto alimenticio y la regulación que tienen las señales de petición.

En las especies con nidadas múltiples, cabe esperar un conflicto entre padres e hijos así como entre hermanos en cuanto a la distribución de la inversión parental (Trivers, 1974; Dawkins, 1976; O'Connor, 1978) y existen pruebas de que el alimento aportado por los padres es un recurso limitante para los pollos (Martin, 1987).

La intensidad de petición no es el único factor que determina qué pollo va a ser alimentado por los adultos, el tamaño puede jugar también un papel importante. Un mayor tamaño posibilita estar en mejores condiciones para la adquisición del alimento aportado por los padres y por lo tanto junto con la intensidad del comportamiento de petición, es un factor determinante de la capacidad competitiva de los pollos (Smith & Montgomerie, 1991). Por ejemplo los pollos pequeños de *Xantcephalus xantcephalus* piden más que sus hermanos mayores, pero son alimentados menos (Price & Ydenberg, 1995). Similares resultados se han obtenido en otras especies en las que los hermanos difieren en sus

tamaños, como resultado de una eclosión asincrónica (Rydén & Bengtsson, 1980; Bengtsson & Rydén 1981; Drummond et al., 1986).

La competencia dentro de las nidadas puede dar lugar a relaciones de dominancia determinadas por el tamaño relativo de los pollos (Ricklefs, 1965; Best, 1977; O'Connor, 1978; Zach, 1982; Richter, 1984).

El principal factor que va a influir en las diferencias de tamaño entre los pollos de una nidada es el proceso de eclosión asincrónica (ver capítulo 1). El crecimiento exponencial de los pollos en sus primeros días de vida, se traduce en asimetrías de tamaño entre los mismos tras completarse las eclosiones (O'Connor, 1884). Estas asimetrías de tamaño pueden verse atenuadas o amplificadas a lo largo del desarrollo en función de las reglas parentales de ceba.

En teoría cabría esperar que los padres cuiden preferentemente a las crías que se encuentren más necesitadas (Godfray, 1991) y/o posean un valor reproductivo más alto (Redondo & Carranza, 1989; Haig, 1990).

Abordamos este problema con el rabilargo (*Cyanopica cyanus*) en el que existe una sociedad muy cooperativa, en la que facultativamente se encuentran ayudantes de cría ("helpers") y los grupos familiares permanecen unidos después de la estación reproductora (Araujo, 1975; González, 1996)

En el rabilargo no parece existir de reducción de nidada (ver capítulo 3) de forma que tras un proceso de eclosiones asincrónicas, los pesos de los pollos se van igualando de forma que la máxima simetría de pesos entre los hermanos de una nidada se da cuando estos abandonan el nido.

Esta homogeneización de pesos dentro de los pollos de un nido contrasta con la de otras especies con reducción de nidada, en las que una, o varias veces, según el caso, a lo largo de la cría se van intensificando las diferencias entre los pollos grandes y el más pequeño que termina por morir de inanición u otras causas. Este es el caso de una especie emparentada con el rabilargo, como la urraca (*Pica pica*) en la que los pollos más pequeños presentan un comportamiento de solicitud intenso pero aparentemente no obtienen más cebas que sus hermanos mayores (Bengtsson & Rydén, 1983; Redondo & Castro, 1992).

En este trabajo vamos a analizar las reglas parentales de cebas, así como las señales de petición de los pollos, para establecer que criterios siguen los padres para la distribución del alimento.

2. MATERIAL Y MÉTODOS.

La toma de datos se realizó en Montoro (Córdoba) en el año 1998 en la zona denominada "El Risquillo", situada 3 Km. al norte de la ciudad, donde se encuentra una colonia de rabilargo asentada en olivares.

Se han utilizado para este estudio un total de 33 nidos en los que se realizaron visitas diarias para determinar el orden de nacimientos de los pollos y poder proceder a su marcaje.

Para el reconocimiento individual de los pollos se utilizó una tinta no tóxica, que se aplicaba en distintas zonas de las patas siguiendo una clave numérica, de forma que durante todo su desarrollo pudimos seguir individualmente a cada uno.

Los test se realizaron siempre durante las tres primeras, o tres últimas horas del día. Se utilizaron nidos con pollos de entre 1 y 14 días de edad y solamente se realizó un experimento por nido.

Tras sacar a los pollos del nido y situarlos ordenadamente sobre un lienzo según su orden de eclosión, se les sometió a un test de petición. Se utilizó, para provocar la respuesta de petición la reproducción del sonido de un rabilargo adulto al llegar al nido con comida justo antes de cebar a sus pollos. 1. (Ver sonograma en la fig 1.)

Se tomaron las siguientes variables:

HAMBRE Se establecen tres categorías de intensidad de señales de petición de alimento, que son de mayor a menor.

- 1.- Abre el pico, aletea y se levanta sobre los tarsos
- 2.- Abre el pico solamente
- 3.- No pide

ORDEN. Orden en que levantan la cabeza. Asignando valores desde 1 hasta n, siendo n el número de pollos. Si varios pollos levantan la cabeza a la vez se les asigna un valor medio y los que no la levantan un valor de n.

LATENCIA. Es otra variable ordinal en función del tiempo que permanecen pidiendo. Se le asigna el valor de 1 al que más tiempo permanece con el pico abierto y n al primero en cerrarlo, siendo n el número de pollos. Si varios pollos cierran el pico a la vez se les asigna un valor medio y los que no lo abren un valor de n.

JERARQUIA. Es una variable subjetiva que ordena a los pollos en función de su intensidad de petición, de forma similar a las variables anteriores. Es decir el valor 1 corresponde al pollo que a nuestro juicio pide alimento con una mayor intensidad y n al de menor.

Además se anotaba la fecha, el nido, la edad y el peso de cada pollo. Para tomar el peso se utilizaron dinamómetros de la marca Pesola (ver capítulo 3 para una descripción más detallada). Se tuvo en cuenta que todos los pollos hubieran expulsado el saco fecal antes de pesarlo puesto que de lo contrario podría quedar enmascarado el peso de su ceba. Para ello solía ser suficiente con realizar el test de petición, si alguno de los pollos no lo expulsaba, bastaba con volver a reproducir la llamada de los padres y en los casos más reticentes tocar un poco con el dedo en el borde del pico.

Una vez realizado el test se volvían a subir los pollos al nido, donde previamente se había colocado una cámara de video (Marca Canon, Modelo vm8) con la que se registraba el proceso de ceba.

Una vez finalizada la ceba se repetía el test de petición, la expulsión del saco fecal, y el pesaje, tras lo cual se subían y se volvía a filmar la siguiente ceba. Después de esta segunda ceba se procedía solamente a pesar a los distintos pollos una vez eliminado el saco fecal.

Durante la visualización de las grabaciones en 9 nidos se tomaron datos del número de pollos cebados, número de cebas por pollo, y número total de cebas por cada aporte de alimento de un adulto al nido.

Paralelamente se midió el tiempo empleado por los pollos en tragar el alimento que el adulto había introducido en su nido, entendiéndose éste como el lapso de tiempo que transcurrió entre que la comida es introducida en su pico y que este pollo vuelve a abrir el mismo solicitando de nuevo alimento. Solamente se consideraron para estas medidas los casos en que los hermanos continuaban solicitando alimento mientras el pollo

focal tragaba, y tras conseguir tragar el alimento, inmediatamente continuaba pidiendo junto con sus hermanos.

Cuando los adultos aportan alimento al nido realizan una serie de llamadas (fig. 1) que provocan la respuesta de solicitud por parte de los pollos; también se midió el tiempo que transcurrió entre las diferentes llamadas que los adultos realizaban en el nido, en los diferentes aportes de alimento que se grabaron en vídeo.

Para el cálculo del tiempo empleado en tragar, se utilizaron 9 datos, en los que se pudo apreciar con claridad en tiempo empleado por el pollo desde que recibe la ceba, hasta que puede volver a abrir el pico tras oír el reclamo del adulto. Todo ello, dentro de un mismo aporte al nido, sin que el adulto haya abandonado el borde del mismo. Las edades de los pollos considerados varían desde 1 a 14 días, habiendo tres en cada una de las siguientes tres categorías, pequeños (1 a 5 días) medianos (6 a 10 días y grandes 11 a 15 días), de forma que puede considerarse una muestra aproximadamente homogénea entre diferentes los tamaños.

Se realizaron, además, cinco experimentos cambiando un pollo pequeño, hambriento, de dos días de edad, a nidos con 4 pollos mayores, con 10 a 12 días. Se cebó a los grandes hasta que pedían alimento sólo abriendo el pico, pero no levantándose sobre los tarsos, ya que de ese modo tapparían por completo a los pequeños.

3. RESULTADOS.

Para determinar como evoluciona la jerarquía de pesos dentro de los pollos de un nido, se realizó una correlación no paramétrica de Kendall. Observándose que existe correlación positiva y significativa ($\tau=0.66$ $p<0.001$ $n=33$ nidos) entre el orden de nacimiento y el peso de los pollos. Esta correlación se atenúa con la edad, haciéndose más independientes las variables peso y orden de nacimiento. ($\tau=0.46$ $p<0.01$ $n=33$).

Las cuatro variables medidas, que están relacionadas con la intensidad de las señales de petición, presentan correlación significativa con la cantidad de alimento recibido, lo que nos indica que una petición más intensa, parece que se ve recompensada con una mayor cantidad de alimento.

HAMBRE $\tau = -0.34$ $p<0.001$

JERARQUIA $\tau = -0.31$ $p<0.001$

ORDEN $\tau = -0.29$ $p<0.001$

LATENCIA $\tau = -0.26$ $p<0.001$

Se encuentra asimismo una correlación significativa entre el orden de nacimiento y la cantidad de alimento recibido de forma que los pollos nacidos en último lugar y por consiguiente más pequeños reciben una mayor cantidad de alimento. ($\tau=0.18$ $p<0.05$).

Para ver si esta mayor cantidad de alimento recibida se debe a una mayor intensidad de petición de los pollos más pequeños se realizó una correlación entre el orden de nacimiento y la variable hambre, no presentando un valor estadísticamente significativo ($\tau= -0.09$; $p<0.19$), al igual que ocurre si consideramos constante el aporte de alimento ($\tau= -0.034$; $p<0.19$), esto nos indica que los pollos no piden más por ser mayores o menores dentro de una nidada.

Realizando una correlación parcial entre la cantidad de alimento que recibe un pollo en función de su orden de nacimiento, eliminando el efecto de la variable hambre se obtiene un valor de $\tau = 0.28$ ($p<0.001$), es decir al eliminar el efecto del hambre, obtenemos un valor mayor de correlación entre el orden de nacimiento y la cantidad de alimento ingerido; lo que podemos interpretar como una elección por parte de los padres que, a igualdad de hambre, alimentan a los pollos que nacieron antes, es decir, más pequeños.

Si todos hubiesen nacido a la vez, es decir, eliminando el efecto del orden de nacimiento y por lo tanto también de las diferencias de tamaño, se atenúa la correlación entre la cantidad de alimento recibido y el hambre ($\tau=0.27$ $p<0.01$).

Estos resultados sugieren, que el elegir los padres para cebar a los pollos que más hambre tienen, está también inducido por el orden de nacimiento que a su vez está directamente relacionado con el tamaño.

Por tanto podríamos afirmar que, si todos los pollos presentan el mismo nivel de hambre, los padres ceban a los más pequeños.

El análisis de las 9 grabaciones de cebas nos permite obtener el número medio de pollos cebados, por cada aporte de alimento de un adulto al nido, que es igual a 2.66 ± 0.86 con un rango de 2-4 cebas por pollo.

Visto el reparto que se produce del alimento aportado cada vez al nido (2.66 pollos cebados de media en cada aporte), cabe preguntarse como se efectúa este reparto. Reproduciendo los vídeos de las diferentes cebas se observó que el tiempo que emplea un pollo en tragar el alimento y estar dispuesto para la siguiente ceba es de 14.13 ± 7.63 segundos $n = 9$, superior al tiempo que emplea el adulto en volver a realizar otra ceba mediante la emisión de un sonido característico que es respondido por los pollos con la elevación de las cabezas y apertura del pico; 1.31 ± 1.17 segundos $n = 9$. El pollo o pollos que se encuentren en ese momento tragando el alimento que momentos antes han introducido en sus picos no podrán optar a la siguiente ceba. Con este mecanismo se produce un mayor reparto del alimento aportado al nido, contribuyendo a que todos los pollos puedan acceder al mismo homogeneizando los pesos.

Para comprobar si en el rabilargo ocurre igual que en otras especies con reducción de nidada en cuanto al abandono de pollos marcadamente más pequeños se realizaron cinco experimentos en los que se cambió un pollo pequeño hambriento, a nidos con 4 pollos grandes. En todos los casos los tres mayores triplicaban al menos el peso del pequeño. Se cebó a los grandes de forma que pedían alimento sólo abriendo el pico, pero no levantándose sobre los tarsos, ya que de ese modo taparían por completo a los pequeños. En los cinco casos los padres cebaron al pollo pequeño.

4. DISCUSIÓN.

Hasta la fecha, en las especies en que se ha estudiado el comportamiento de petición de alimento y las reglas parentales de cebas se ha obtenido un patron según el cual se da lugar a relaciones de dominancia determinadas por el tamaño relativo de los pollos (Ricklefs, 1965; Best, 1977; O'Connor, 1978; Zach, 1982; Richter, 1984; Redondo & Castro, 1992). Un mayor tamaño posibilita estar en mejores condiciones para la adquisición del alimento aportado por los padres y por lo tanto junto con la intensidad del comportamiento de petición, es un factor determinante de la capacidad competitiva de los pollos (Smith & Montgomerie, 1991).

En el rabilargo no parece darse reducción de nidada. A partir del nacimiento de todos los pollos los padres alimentan a éstos de tal forma que van igualando los pesos hasta la salida de los pollos del nido.

Las reglas parentales de cebas en el caso del Rabilargo difieren claramente de las obtenidas en otras especies (por ejemplo, Rydén & Bengtsson, 1980; Bengtsson & Rydén, 1981, Drummond et al., 1986; Redondo & Castro, 1992). Mientras que lo normal, en especies con reducción de nidada, es que los padres elijan preferentemente a los pollos en mejores condiciones competitivas, en el rabilargo ocurre justamente lo contrario. Esto parece tener importantes implicaciones tanto en la explicación del propio mecanismo de

reducción de nidada como en la evolución de las señales de petición de alimento por parte de las crías.

En cuanto a la reducción de nidada, según la hipótesis de Lack, los padres realizarán una puesta optimista, de forma que en un año de malas condiciones, su comportamiento a la hora del reparto alimenticio, ajusta el tamaño de nidada a las posibilidades de aporte de energía reales. Para que este mecanismo pueda llevarse a cabo los patrones de reparto de alimento que se han descrito son, como en el caso de la urraca, que los padres seleccionan pollos más grandes preferentemente, de forma que, ante una escasez de recursos, las asimetrías de tamaño se acentúan y cuando estas llegan a ser de un tercio (Castro 1993), entre el pollo de menor tamaño y los siguientes los padres dejan de cebar al pequeño que poco después muere por inanición.

En el rabilargo el patrón de cebas por parte de los padres es diametralmente diferente y no permitiría un proceso gradual de reducción de nidada como el descrito tradicionalmente. No obstante se produce una eclosión asincrónica provocada por un inicio temprano de la incubación, de la misma forma que ocurre con las especies con reducción de nidada típica.

Uno de los principales temas de estudio en la actualidad, en relación a las implicaciones en el ámbito de evolución de las señales entre padres y crías, es explicar las bases de la sinceridad de estas señales que en principio tenderían a la exageración. De acuerdo con el Principio del Handicap una señal sólo puede ser sincera cuando la dificultad de su ejecución está relacionada con su significado en cantidad y calidad (Zahavi, 1981). McCarty (1997) indica que la competencia entre hermanos podría en sí misma explicar la sinceridad de estas señales, sin que haya que apoyarse en un coste excesivo de las mismas. El presente estudio refleja otro posible mecanismo de control de

la sinceridad de las señales de petición, este es la elección de los padres de los pollos más pequeños en condiciones similares de hambre.

Por lo tanto tenemos que separar dos componentes a la hora de analizar los patrones de cebas. En primer lugar las señales de petición de alimento como un indicativo que permite a los padres conocer las necesidades energéticas inmediatas de sus crías (Godfray, 1995) y por otro el tamaño de los mismos, que no es una señal en sentido estricto pero que influye también en el reparto de alimento, puesto que los padres, al considerarla como tal, evalúan en base a dicho tamaño, las necesidades más a largo plazo.

Los resultados obtenidos en el experimento de cambio de un pollo pequeño a nidos con cuatro pollos grandes, son especialmente significativos para proponer que el rabilargo es una especie no reductora de nidada, al menos de forma similar a especies relacionadas como la urraca, en las que cuando existe un desequilibrio de este tipo, los pollos menores nunca reciben alimento (Castro, 1993)

El análisis efectuado, por medio de las grabaciones en vídeo, del tiempo empleado por los pollos en tragar el alimento, comparado con la frecuencia de reclamos por parte de los adultos cuando se encuentran en el nido, constituye algo nuevo dentro del análisis de las relaciones entre padres y crías en aves altriciales. El mecanismo hallado en el rabilargo, es una forma clara de contribuir al mayor reparto del alimento aportado al nido, y por lo tanto, junto con las reglas de cebas antes descritas, contribuye a la estrategia de no reducción de nidada descrita en el capítulo 3.



CAPITULO 5.

DEFENSA DEL NIDO

1. INTRODUCCION

La defensa del nido junto con el aporte de alimento a los pollos, son los principales aspectos en los que se traduce la inversión parental en aves altriciales. La estancia en el nido de los pollos es uno de los momentos más críticos en la vida de un ave, siendo la depredación la mayor causa de mortalidad de los mismos. (Richlefs, 1969; Clark & Wilson, 1981).

Muchos autores han destacado el aumento de la defensa con la edad de los pollos (Montgomerie & Weatherhead, 1988; Viñuela et al., 1995; Rytönen et al., 1995). Para explicar esta variación de la defensa se han propuesto tradicionalmente dos hipótesis.

La **Hipótesis del Riesgo de Depredación**. (Skutch, 1976; Greig Smith, 1980), predice que el aumento de la defensa responderá a la probabilidad mayor de depredación del nido conforme aumenta la edad de los pollos. Es decir, pollos de mayor edad, resultan más conspicuos, debido a que su tamaño, movilidad e intensidad de emisión de sonidos, por otra parte, el comportamiento de los padres determina también un aumento del riesgo de detección del nido por el aumento de la tasa de cebas, a medida que van desarrollándose. Todo ello conlleva que los depredadores puedan detectarlos con mayor

facilidad. Como consecuencia, los padres, para compensar esta tendencia, deberían aumentar su tasa de defensa del nido, a medida que sus pollos van creciendo.

La **Hipótesis del Valor Reproductivo** (Trivers, 1972; Barash, 1975; Andersson et al., 1980; Curio et al., 1984; Redondo et al., 1989), considerado éste como la probabilidad de sobrevivir un pollo hasta la siguiente estación reproductora, predice que los padres defenderán con mayor intensidad a los pollos en función de las posibilidades que tienen de perpetuar sus propios genes a través de sus posibles nietos.

La defensa sobre los pollos con capacidad para salir del nido o volantones es decisiva, puesto que si la defensa es mayor en éste momento, se apoya la segunda hipótesis, y si es menor la primera. Esto es debido a que los pollos, cuando completan su desarrollo y se encuentran a punto de salir del nido, tienen la mayor probabilidad de sobrevivir hasta la próxima estación reproductora de todo su desarrollo, por eso, si este pico en la posibilidad de reclutamiento de los pollos se ve acompañada de un pico en la defensa por parte de los adultos, apoyamos la hipótesis del valor reproductivo. En la tarabilla (*Saxicola torquata*) (Greig Smith, 1980) y en la Urraca (*Pica pica*) (Redondo et al., 1989) la defensa sufre un aumento significativo cuando los pollos son volantones, lo que apoya la segunda hipótesis.

Para evitar un riesgo excesivo, muchas especies adaptan su defensa al tipo de depredador o a la distancia de éste a las crías (Kruuk, 1964; Curio, 1975; Greig-Smith, 1980) no defendiendo si el depredador se mantiene a cierta distancia de la nidada o defendiendo más o menos intensamente según se ponga en riesgo la vida del adulto.

Podría pensarse que ante diferentes tipos de depredadores se dieran diferentes estrategias de defensa adaptándose a las diferentes características de los mismos. Se han realizado muy pocos experimentos en aves para estudiar si existen diferentes respuestas

ante distintos tipos de depredadores, siendo aun más escasos los realizados sobre especies que presentan defensa comunal. Los estudios publicados se han realizado, utilizando como depredador, unas veces cuervos enjaulados, otras depredadores disecados (Dale et al., 1996; Blanco & Tella, 1997), o también maniqués o personas que se aproximaban a los nidos (Alvarez, 1974; Sjoberg, 1994; Viñuela et al., 1995; Moreno et al., 1995; Amat 1996), no existiendo ningún artículo publicado que estudie este aspecto en el rabilargo.

Se ha visto que la defensa aumenta con la edad de las crías (Andersson et al., 1980). Esto nos permite introducir un nuevo factor a considerar en la defensa del nido como es la posible afectación sobre la intensidad de ésta en función del tamaño de la nidada y/o pollada. Por tanto, podríamos preguntarnos ¿aumenta la defensa con el número de huevos o pollos?. Para responder a esta pregunta debemos analizar las respuestas de defensa de nidos con diferente tamaño de puesta y diferente número de pollos.

Otro aspecto importante es el hecho de agruparse para la defensa. Los patrones de dispersión óptimos con respecto a evitar la depredación en un hábitat uniforme tenderá a ser de individuos solitarios en especies vulnerables y colonias agrupadas en especies con defensa comunal (Stacey & Koenig, 1990).

Especies con defensa comunal antidepredadora consiguen una mayor eficacia de la defensa cuanto mayor es el número de defensores (Kruuk, 1964; Anderson, 1976), lo que favorece densidades más altas de presas.

Por otra parte los animales pueden agruparse también para protegerse de los depredadores en base a otros factores que reducen la tasa de depredación, como son la mejora de la tasa de vigilancia en grupo con respecto al individuo solo, el aumento del efecto de disolución, el efecto de confusión (Senar, en Carranza, 1994). Un grupo de animales cuenta con una mayor tasa de vigilancia, con lo cual, cada individuo tiene un

mayor tiempo para dedicar a la alimentación (Lima & Dill, 1990). Por otra parte, la probabilidad de ser atacado disminuye por el efecto de dilución (Hamilton, 1971; Krebs & Davies, 1987). Otro beneficio de vivir agrupados es el "efecto confusión", que se traduce en la dificultad en seguir a un objeto en movimiento entre un grupo de objetos que también se están moviendo, por parte de las especies depredadoras (Krebs y Davies, 1987; Pulliam & Caraco, 1984).

Por otro lado el mantenerse unidos a la hora de construir los nidos puede ser negativo. Se han realizado diversos estudios en Córvidos y Lárvidos, que frecuentemente crían y se mantienen en colonias, y se ha comparado la depredación de nidos agrupados frente a nidos aislados, corroborándose que los nidos agrupados sufren una mayor tasa de depredación (Timbergen et al., 1967). La correlación positiva entre la densidad de nidos y la depredación, también la detectaron Krebs (1971) y Dunn (1977). Según esto, la depredación parece favorecer la dispersión de las presas (Taylor, 1976), y por consiguiente una distribución espaciada de los nidos.

El rabilargo es una especie que habitualmente se encuentra en bandos y cría colonialmente encontrándose desde colonias con más de un nido por árbol, como en el Valle del Tiétar (Muñoz-Pulido et al., 1990), hasta otras con nidos separados 40 a 100 m (Goodwin, 1986). Redondo et al. (1989) encontraron una densidad de 3.8 parejas por Km², aunque como decimos la densidad de las colonias es bastante variable.

En el rabilargo se da una defensa colonial de la depredación, (Hosono, 1975). Ocasionalmente los rabilargos pueden criar en nidos aislados y se ha visto en estos casos una presión de depredación significativamente mayor que en los nidos de la colonia cercana (Nechaev, 1974)

En este trabajo estimamos la tasa defensiva en el rabilargo con respecto a la edad de los pollos defendidos. Analizando si ésta aumenta de una forma directamente proporcional al riesgo de depredación, o si el valor reproductivo de la progenie, que sufre un gran aumento justo después de abandonar el nido, desencadena las mayores tasas de defensa.

Se ha visto en capítulos precedentes, que el rabilargo presenta una estrategia de cebas que le permite homogeneizar los pesos dentro de la nidada, evitando la reducción de nidada. Este mecanismo favorece que de cada nidada se incorporen varios individuos al bando de invierno y se ha visto que en la siguiente estación reproductora sobreviven normalmente más de un hermano de cada nido (de la Cruz comunicación personal). Este hecho contrasta con lo que ocurre en otras especies con reducción de nidada típica y estrategias de cebas con preferencia al pollo más grande (Ej. Urraca, Redondo & Castro 1992). En estos casos suele sobrevivir exclusivamente el pollo más grande.

Se ha comprobado que en el rabilargo se da una alta cooperación entre los miembros de la familia (Hosono, 1982). Un aspecto de esta cooperación es la defensa comunal, de ahí que un estudio detallado de los mecanismos que rigen esta cooperación entre los individuos de la colonia pueda llevar a comprender mejor los resultados obtenidos en los capítulos anteriores.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

El trabajo se realizó en dos colonias en Sierra Morena Central. La primera en una zona de olivar en Montoro (Córdoba) y la segunda en una dehesa (Las Viñas de Peñallana, Andújar) distantes entre sí 40 Km. Por lo que según Hosono (1982) puede considerarse que existe intercambio genético entre ellas.

Una vez localizados los nidos (16 y 28 respectivamente) se realizaron experimentos con tres modelos disecados: Búho real (*Bubo bubo*), como predador aéreo, jineta (*Genetta genetta*), como predador terrestre y perdiz (*Alectoris rufa*), como control.

Los experimentos consistieron en colocar los modelos en el suelo a una distancia máxima de 2 metros de la vertical del nido, tras esperar la vuelta de los adultos se registró la respuesta durante diez minutos. Se hicieron tres réplicas por experimento, realizadas en las primeras 3 horas de la mañana o últimas de la tarde y separadas no más de 12 horas entre sí. Se realizó un solo experimento por nido, registrando la respuesta con una

grabadora. Los nidos, a la hora de la realización del experimento, fueron elegidos en función del número de huevos y/o pollos que contenían y la fase en que se encontraban.

Se analizaron las siguientes variables: número de huevos/pollos, edad de los pollos, número de individuos que llegan a defender el nido, número total de gritos (ver sonograma en la figura 1) emitidos por ellos y número de ataques que lanzaron, entendiéndose como ataque un picado sobre el modelo llegando a tocar a éste o pasando muy cerca. También se estandarizó el número de gritos por individuo dividiendo el número total de gritos entre el total de individuos que llegaban a defender.

Para el análisis estadístico de los datos se realizó un Manova al conjunto de las variables, con el que se aprecia entre qué pares existen diferencias significativas, así como la validez del modelo para realizar los siguientes Anovas, con los que se detectarán diferencias por pares de variables. Por último con un Test de Tukey se verá dentro de las variables con diferencias estadísticas, en que pares se dan estas.

Para los análisis estadísticos, el periodo reproductor se dividió en tres partes de igual duración considerándose desde la puesta del primer huevo hasta que los últimos pollos salieron del nido.

3. RESULTADOS

Para determinar si existen o no diferencias entre las colonias se realizó un Manova, y no se obtuvieron diferencias significativas $F=3.41$ $P=0.188$, $n=61$ por lo que para el resto de los análisis los datos se consideraron en conjunto, tampoco se encuentran diferencias entre las réplicas ($F=0.05$, $P=0.99$).

Mediante Anovas se fueron comparando cada una de las variables dependientes. Entre los dos lugares no se encuentran diferencias en ninguna de las variables medidas: número de individuos ($F=3.31$, $P=0.07$, $n=61$), número de gritos ($F=0.77$, $P=0.38$, $n=61$), número de ataques ($F=2.88$, $P=0.092$, $n=61$), número de gritos/individuo ($F=0.37$, $P=0.34$, $n=61$)

Para ver si existe defensa diferencial ante los distintos modelos se realizó un Anova obteniéndose diferencias significativas en las 4 variables dependientes: número de individuos, número de gritos, número de ataques, número de gritos/individuo.

Mediante el Test de Tukey apreciamos que no existen diferencias entre las respuestas ante los dos depredadores, búho real (aéreo) y jineta (terrestre) y ambos reciben una respuesta alta de defensa frente a la perdiz (control) que nunca recibe respuesta.

Analizando la defensa conforme avanza el periodo reproductor no encontramos ninguna diferencia en el número de individuos ($P \leq 0.05$), ni en el número de ataques ($P \leq 0.05$), mientras que con el número de gritos ($F=6.04$, $P \leq 0.01$) y el número de gritos por individuo ($P \leq 0.01$) si encontramos diferencias siendo mayor la repuesta defensiva en el centro del periodo reproductor.

Con respecto al tamaño de la puesta del nido sólo encontramos diferencias en el número de ataques $P \leq 0.01$, $F=3.29$, de forma que se producen más ataques en los nidos en que se puso un número mayor de huevos.

Con la edad de los pollos encontramos diferencias con todas las variables de defensa medidas siendo la respuesta defensiva mayor cuanto mayor es la edad de los pollos.

Número de individuos	F = 4.54 (P ≤ 0.01)
Número de gritos	F = 3.09 (P ≤ 0.05)
Número de ataques	F = 6.45 (P ≤ 0.01)
Número de gritos por individuo	F = 3.89 (P ≤ 0.01)

Número de individuos, gritos y ataques en logaritmos en respuesta a los diferentes modelos.

4. DISCUSIÓN

Con el rabilargo apoyamos la hipótesis del valor reproductivo, ya que los pollos volantones reciben los esfuerzos de defensa mayores. Por lo tanto son los pollos con una mayor probabilidad de reclutamiento los más valiosos para los padres.

Uno de los pocos trabajos que tratan sobre posibles diferencias en las estrategias defensivas frente a diferentes tipos de depredadores es el de Röel y Bossema (1982) realizado con urraca. Ellos no encuentran diferencias entre la defensa ante humanos y un cuervo enjaulado, en este trabajo hemos probado un depredador aéreo como es el Búho real (*Bubo bubo*) y uno terrestre, la jineta (*Genetta genetta*). No encontramos diferencia en la defensa ante depredador terrestre y aéreo. De lo que se podría explicar como una similar presión de depredación por parte de unos y otros.

En cuanto al tamaño de nidada, con los datos disponibles no podemos decir que haya diferente respuesta de defensa en nidos con distinto número de huevos o pollos, ya que sólo hay diferencias en el número de ataques y no se dan en los tamaños de puesta más raros (3 y 4 huevos).

La intensidad de la defensa para cada una de las variables es distinta, de tal forma las variables medidas por nosotros podrían ser encuadradas en diferentes categorías que a continuación se relacionan.

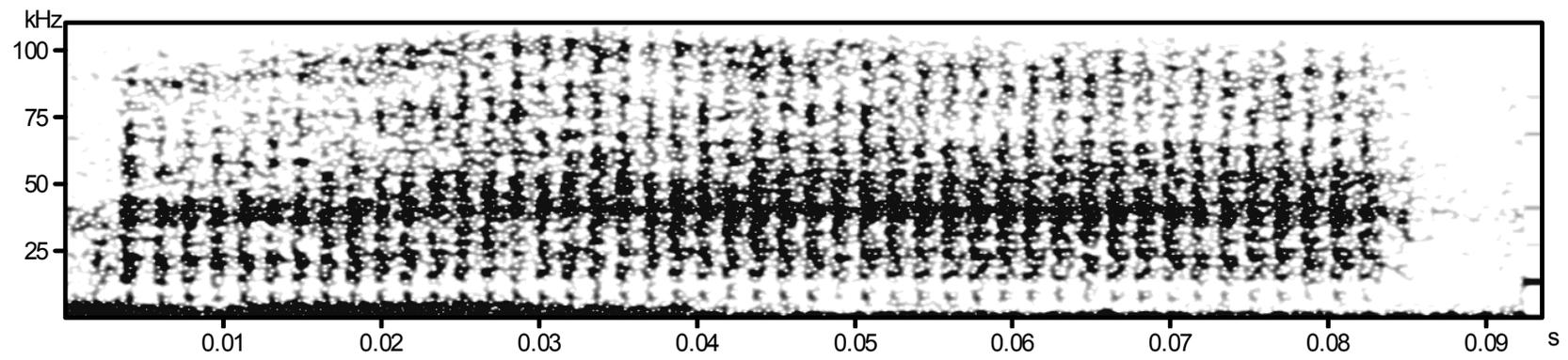
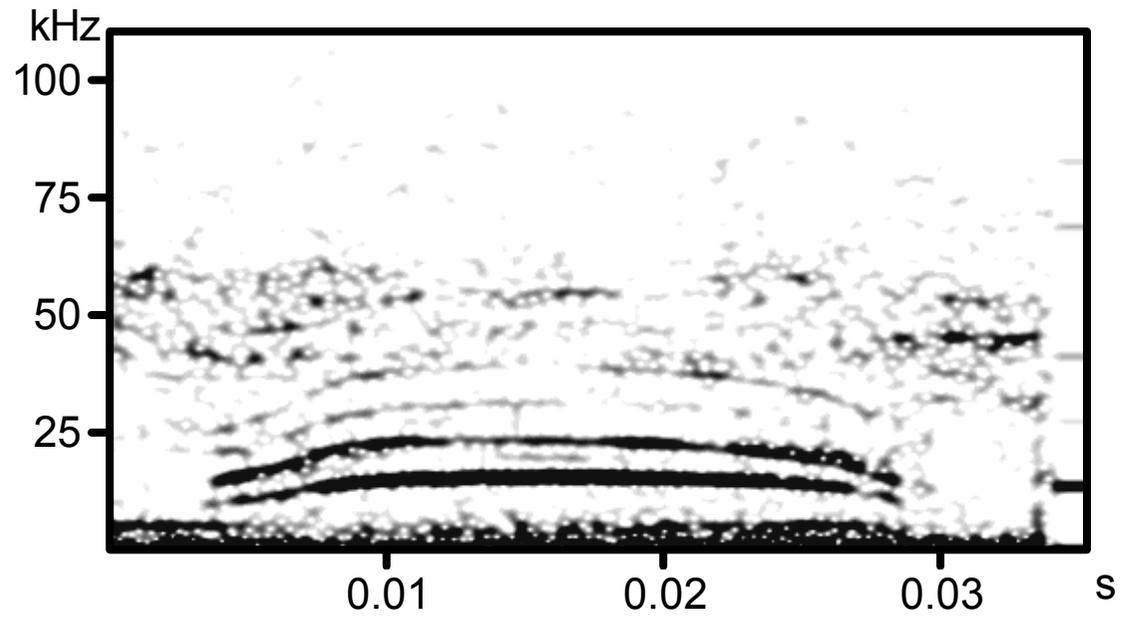
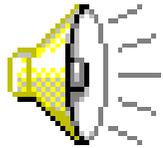
Nº de individuos. Es la que menos expresa la defensa, ya que detecta menos diferencias.

Nº de ataques. El mayor riesgo que conlleva el ataque directo al depredador por medio de picotazos, a pesar de tener un efecto disuasor más efectivo, no suele ser frecuente, por acarrear un alto riesgo para los defensores (Kruuk, 1964), es por esto que dicho comportamiento sólo se observa en ciertos casos, cuando el riesgo para la cría es muy grande o cuando el valor reproductivo de los pollos alcanza sus máximos valores, por esto sólo nos detecta niveles muy altos de defensa, siendo más difícil encontrar valores distintos de cero en otras condiciones. El mayor valor de defensa se da cuando el valor reproductivo de los pollos es el mayor, por lo que claramente se está apoyando la hipótesis del valor reproductivo.

El número de gritos y el número de gritos por individuo son las que más diferencias nos detectan frente a diferentes condiciones, ya que las señales de alarma son menos costosas y sobre todo probablemente debido a que la unión de los distintos individuos de la colonia, produce un efecto disuasor bastante importante, además debido a

la comunicación interespecífica a la que se ya llegado por evolución convergente y adquisición de llamadas de alarma de elevadas frecuencias (Wilson, 1975), los gritos de los rabilargos desencadenan respuestas defensivas multiespecíficas (datos propios) contra los posibles depredadores.





DISCUSIÓN GENERAL

En el capítulo 1, donde se analiza la tipología de la puesta, se pone de manifiesto una tendencia a reducir el tamaño de los huevos con la secuencia de puesta, que aún no alcanzando la significación, apoyaría en principio una estrategia de reducción de nidada. Pero según se vio en el capítulo 3 en el rabilargo no parece existir reducción de nidada. Por lo tanto, cabría esperar que en la secuencia de puestas, los últimos huevos tuvieran un mayor tamaño (Slagsvold et al., 1984; Bollinger, 1994; Simmons, 1994). De esta forma, las menores asimetrías de tamaño entre los pollos tras la eclosión facilitarían la supervivencia de los pollos menores.

Por otro lado, tal como se ve en el capítulo 2, en el rabilargo comienza la incubación antes de concluir la secuencia de puesta, lo que produce una eclosión asincrónica de los pollos. Después de analizar las diferentes hipótesis propuestas para la asincronía de eclosión en otras especies de aves, ninguna parece explicar este comportamiento en el rabilargo. Es posible que la jerarquización que se establece tras este tipo de eclosión, en el tamaño de los pollos y que hace posible un ahorro energético en su alimentación (Wiebe & Bortolotti, 1994) apoye el mantenimiento de esta estrategia de incubación.

Es especialmente significativo el hecho de que en el rabilargo no parece, a la vista de nuestros datos, que se pueda hablar de una reducción de nidada, al menos según los mecanismos propuestos hasta ahora y que pasan siempre por dejar de alimentar a los pollos menores, que van perdiendo peso hasta su muerte por inanición o de forma activa por padres o hermanos (Lack, 1947; Ricklefs, 1965; Godfray, 1991; Mock, 1994; Murphy, 1994; Reynolds, 1996; Mock & Parker, 1997). Este hecho contrasta con la estrategia de cría del resto de los córvidos de su misma área de distribución (Redondo & Castro 1992, Castro, 1993; Soler, 1996, Soler, comunicación personal)

La clave que determina la diametral diferencia del comportamiento de la especie que nos ocupa con respecto a otras especies de la misma familia radica en las reglas parentales de cebas, que en el caso del Rabilargo difieren claramente de las descritas en otras especies (por ejemplo Rydén & Bengtsson, 1980; Bengtsson & Rydén, 1981; Drummond et al., 1986; Redondo & Castro, 1992). Mientras que lo normal, cuando existe reducción de nidada, es que los padres elijan preferentemente a los pollos en mejores condiciones competitivas, en el rabilargo hemos demostrado que ocurre justamente lo contrario, los padres ceban preferentemente a los pollos más pequeños de forma que tienden a igualar los pesos a lo largo del desarrollo. Esto además, es consistente con el hecho de que no se detecten grandes diferencias de tamaño entre los distintos huevos.

Las reglas de cebas aquí demostradas, parecen tener importantes implicaciones, tanto en la explicación del propio mecanismo de reducción o no de nidada, como en la evolución de las señales de petición de alimento por parte de las crías, proponiéndose otro posible mecanismo de control de la sinceridad de las señales de petición, al margen de las explicaciones de Zahavi, (1981) según el Principio del Handicap y de McCarty (1997) por la competencia entre hermanos, que consiste en la elección de los pollos más pequeños por parte de los padres.

El análisis de las grabaciones de vídeo realizadas en los nidos, ha puesto de manifiesto un mecanismo de apoyo a esta estrategia de cebas preferentes a los pollos menores, no descrito antes, que contribuye al mayor reparto del alimento aportado al nido. Esta distribución de alimento se basa en el uso de una frecuencia de llamadas paternas para el reparto de las cebas mayor que el tiempo empleado en tragar por parte de los pollos, evitando que un pollo pueda acaparar la totalidad del alimento que lleva en una vez el progenitor.

Por último, el estudio de la defensa del nido realizado en el capítulo 5, pone de manifiesto la importancia del valor reproductivo de los pollos volantones para los padres, que determina las mayores tasas defensivas. Esto está probablemente relacionado con el hecho de que en el rabilargo se produce un reclutamiento mayor que en otras especies relacionadas (De la Cruz, comunicación personal), como es el caso de la urraca (Redondo y Castro, 1992) y podría ser la clave para explicar la estrategia de no reducción de nidada y de cebas a los pollos menores, ya que en este caso no parece ser tan importante alcanzar un peso

determinado por parte de los volantones para asegurar su supervivencia, hecho éste que podría explicarse por la cohesión entre los miembros en los bandos de invierno y la cooperación entre ellos en aspectos como la alimentación, el uso de zonas de defensa, así como la defensa.

BIBLIOGRAFÍA

- ALEXANDER, R. D. (1974) The evolution of social behavior. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 325-383.
- ALVAREZ, F.(1974). Nidificación de *Cyanopica cyana* en Doñana, *Acta Vertebrata*, 1(2): 67-75.
- AMAT, J. A. (1996). Nest defense by chinstrap-penguins *Pygoscelis antarctica* in relation to offspring number and age. *J. Avian Biol.* 27:177-179
- AMUNDSEN, T & SLAGSVOLD, T. (1991a) Hatching asynchrony: facilitating adaptive or maladaptive brood reduction. *Acta XX Congr. Int. Ornithol. III:* 1707-1719.
- AMUNDSEN, T. & SLAGSVOLD, T. (1991B). Hatching asynchrony: facilitating adaptive or maladaptive brood reduction? *Acta XX Cong. Inter. Ornith.* 3:1707-1719.
- ANDERSON, M. (1976) Population ecology of the long-tailed skua (*Stercorarius longicaudatus*) *J. Anim. Ecol.* 45:537-559.
- ANDERSON, D. J. (1990) Evolution of obligate siblicide in boobies: A test of the insurance egg hypothesis. *American Naturalist* 135: 334-350.
- ANDERSSON, M.; WINKLUND, C.G. & RUNDGREN, H.(1980). Parental defence of offspring : a model and example . *Anim. Behav.* 28:536-542.
- ARAUJO, J. (1975). Estudios sobre el rabilargo (*Cyanopica cyana*) en una colonia de cría en Ávila. *Ardeola*, 21:469-485.
- ARNOLD, T. W. (1993) Factors affecting egg viability and incubation time in Prairie dabbling ducks. *Canadian Journal of zoology*, 71: 1146-1152.
- ARNOLD, T. W., ROHWER, F. C. & ARMSTRONG, T. (1987) Egg viability, nest predation, and the adaptive significance of clutch size in Prairie ducks. *American Naturalist*, 130: 643-653.
- BACHMAN & CHAPPELL, (1998) The energetic cost of begging behaviour in nestling House Wrens. *Animal Behaviour* 55:1607-1618.
- BALTHAZART, J. (1983). Hormonal correlates of behaviour. *Avian Biology* 7:221-365.

- BALL, G. F. (1991). Endocrine mechanisms and the evolution of avian parental care. *Acta XX Congr. Inter. Ornithol.*: 984-991.
- BANCROFT, G. T.(1984) Growth and sexual dimorphism of the boat-tailed grackle. *Condor* 86: 423-432.
- BANCROFT, G. T. (1985).The influence of total nest failure and partial losses on the evolution of asynchronous hatching. *Am. Nat.* 126:495-504.
- BARASH, P. D. (1975) Evolutionary aspects of parental behavior: distraction behavior of the Alpine Accentor. *Wilson Bull.* 87:367-373.
- BEISSINGER, S. R. & WALTMAN, J. R. (1991). Extraordinary clutch size and hatching asynchrony of a Neotropical parrot. *Auk*,108:863-871.
- BENGTSSON, H & RYDÉN, O. (1981) Development of parent young interactions in asynchronously-hatched broods of altricial birds. *Z.Tierpsychol* 56: 255-272.
- BENGTSSON, H. & RYDEN, 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.
- BENT, A. C. (1961). *Life Histories of North American birds of Prey*, Dover Publications, New York
- BEST, H. (1977) Nestling biology of the Field Sparrow. *AUK* 94:308-319.
- BIRKHEAD, T. R. & NETTLESHIP, D. N. (1982) The adaptive significance of egg size and laying date in the thick-billed murre, *Uria lomvia*. *Ecology* 63: 300-306.
- BLANCO, G. & TELLA, J, L. (1997) Protective association and breeding advantages of choughs nesting in lesser kestrel colonies. *Animal Behaviour* 54:335-342.
- BOLLINGER, P. B. (1994). Relative effects of hatching order, egg-size variation, and parental quality on chick survival in common Terns. *Auk* 3:263-273-
- BOLLINGER, P. B.; BOLLINGER, E. K. AND MALECKI, R. A. (1990).Test of three hypotheses of hatching asynchrony in the Common Tern. *Auk* 107: 696-706.
- BORTOLOTTI, G. R. & WIEBE, K. L. (1993) Incubation behaviour and hatching pattern in the American kestrel (*Falco sparverius*). *Ornis Scandinavica* 24: 41-47.
- BRYANT, D. M. (1978) Establishment of weight hierarchies in the broods of house martins (*Delichon urbica*). *Ibis* 117:180-216

- BREITWISCH, R. (1989). Mortality patterns, sex ratios, and parental investment in monogamous birds. *Current Ornithology* 6: 1-50.
- BROOKS, D. R. & MCLENNAN, D. A. (1991). Phylogeny, ecology and behaviour
- CANNON, M E.; CARPENTER, R. E. AND ACKERMAN, R. A. (1986). Synchronuous hatching and oxygen consumption of Darwin's Rhea eggs (*Pterocnemia pennata*). *Physiol. Zool.* 59:95-108.
- CARRANZA, J. (1994) Etología. Introducción a la ciencia del Comportamiento. Ed. UNEX. Cáceres.
- CASH, K. & EVANS, R. M. (1986) Brood reduction in the American white pelican (*Pelecanus erythorhynchos*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 18: 413-418.
- CASTRO, F (1993) Evolución de sistemas comunicativos fiables en las relaciones paternofiliales de aves altriciales. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba.
- CLARK, A. B. & WILSON, D. S. (1981) Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *Quarterly Review of Biology* 56: 253-277.
- CLARK, A. B & WILSON, D. S. (1985) The onset of incubation in birds. *American Naturalist* 125: 603-611.
- CLOTFELTER & YASUKAWA (1999) The function of early-onset of nocturnal incubation in Red-Winged Blackbird. *AUK* 116:417-426.
- CLUTTON-BROCK, T. H. (1986) Sex ratio variation in birds. *Ibis*: 128: 317-329.
- CLUTTON-BROCK, T. H. (1991) The evolution of parental care. Princeton University Press. Princeton . New Jersey.
- CURIO, E. (1976). The ethology of predation. Springer-Verlag, Berlín.
- CURIO, E.; REGELMANN, K. & ZIMMERMAN, U. (1984). The defence of first and second broods by great tit (*Parus major*) parents: a test of predictive sociobiology. *Z. Tierpsychol* 66:101-127.
- DALE, S. AND SLAGSVOLD, T. (1996). Plumage coloration and conspicuousness in birds. Experiments with the Pied Flycatcher. *Auk* 113:849-857.
- DAWKINS, R. (1976) The selfish gene. Oxford University Press. London.
- DAWKINS, M .S. AND GUILFORD, T. (1991). The corruption of honest signalling. *Animal Behaviour*, 41:865-873.

- DE LA CRUZ, J. C. (1990). Contribución al conocimiento de la Biología Reproductora de Rabilargo (*Cyanopica cyanus*)
- DE STEVEN, D. (1980). Clutch size, breeding success, and parental survival in the Tree Swallow (*Iridoprocne bicolor*). *Evolution* 34:278-291.
- DEEMING, D. C. & FERGUSON, M. W. J. (1992). Physiological effects of incubation temperature on embryonic development in Birds and Reptiles. Cambridge University Press, Cambridge. pp147_173.
- DELIBES, M. (1982). Notas sobre la distribución pasada y actual del meloncillo *Herpestes ichneumon* (L.) en la Península Ibérica. Doñana, *Acta Vertebrata*, 9:341-352.
- DEMENTIEV, G. P. (1966) Birds of the Soviet Union. Translation LTD. Jerusalén.
- DOS SANTOS, J. R. (1965). A colónia da Pega Azul, *Cyanopica cyana cooki bonap.*, na Barca D'Alva (Alto Douro). *An. Fac. Cienc. Porto*, 48(3/4):265-292.
- DOS SANTOS, J. R. (1968) The colony of Azure-winged Magpies in the Barca d'Alava region, *Cyanopica* I:1-28
- DRENT, R. H. (1970). Funcional aspects of incubation in the Herring Gull. *Behav. (Suppl)*. 17:1-125.
- DRENT, R. H. (1973). The natural history of incubation. *Breeding Biology of Birds*. National Academy of Science, Washington D. C. 262-322.
- DRENT, R. H. (1975). Incubation. *Avian Biology Academy Prees*, New York 5:333-420.
- DRENT, R. H. & DAAN, S. (1980) The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.
- DRUMMOND, H. & GARCÍA-CHAVELAS, C. (1989). Food shortage influences sibling agresion in the blue footed booby. *Animal Behaviour* 37: 806-819.
- DRUMMOND, H., GONZALEZ, E. & OSORNO, J. L. (1986) Parent-offspring cooperation in the blue footed booby, *Sula nebouxii*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 19: 365-392.
- DUNLOP, E. (1910). On incubation. *Brithish Birds* 4:137-145.
- DUNN, E. H. (1975). The timing of endothermy in the development of altricial birds. *Condor* 77:288-293.
- EMLEN, S. T. & ORING, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197 (4300):215-223.

- ENEMAR, A. & ARHEIMER, O. (1989). Developmental asynchrony and onset of incubation among passerine birds in a mountain birch forest of Swedish Lapland. *Ornis Fenn.* 66:32-40.
- EPPLE, A & STETSON, M. H. (1980). *Avian Endocrinology*. Academic Press, New York.
- EVANS, R. M. (1988). Embryonic vocalizations as care-soliciting signals, with particular reference to the American white pelican. *Proc. Int. Ornithol.* 19:1467-1475.
- EVANS, R. M. (1990) The relationship between parental input and investment. *Animal Behaviour* 39:797-813.
- FERGUSON, R. S. & SEALY, S. G. (1983). Breeding ecology of the Horned Grebe (*Podiceps auritus*), in southwest Manitoba. *Can. Field. Nat.* 97:401-408.
- FORBES, L. S. & YDENBERG, R. C. (1992). Sibling rivalry in a variable environment. *Theor. Popul. Biol.* 41:335-360
- FORBES, M. R. L. & ANKNEY, C. D. (1987). Hatching asynchrony and food allocation within broods of pied-billed grebes *Podilymbus podiceps*. *Can. J. Zool.* 65: 2872-2877.
- FORBES, L. S. (1990). Insurance offspring and the evolution of avian clutch size. *J. Theor. Biol.* 147:345-359.
- FRIEDMAN, H. (1964). Evolutionary trends in the avian genus *Clamator jacobinus*. *J. Animal. Ecol.* 45:331-345.
- GALBRAITH, H. (1988) Effects of egg size and composition on the size quality and survival in the Whimbrel *Numenius phaeopus*. *Ibis* 133:127-133.
- GIBB, J. (1950). The breeding biology of Great and Blue Titmice. *Ibis* 92:507-539
- GILBERT, A. B. (1971). Transport of the egg through the oviduct and oviposition. *Physiology and Biochemistry of the Domestic Fowl*. Academic Press. 3:1345-1352.
- GOCHFELD, M. (1979) Begging by nestling shiny cowbirds: adaptive or maladaptive. *Living Bird* 63: 41-50.
- GODFRAY, H. C. J. (1991) Signalling of need between parents and offspring. *Nature*, 352:328-330
- GODFRAY, H. C. J. (1995). Signaling of need between parents and young: parent-offspring conflict and sibling rivalry. *The American Naturalist*, 146:1

- GODFRAY, H. C. J. & PARKER, G. A. (1991). Clutch size, fecundity and parents-offspring conflict. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 332:67-79.
- GODFRAY, H. C. J. & PARKER, G. A. (1992). Sibling competition, parent-offspring conflict and clutch size. *Animal Behaviour*, 43:473-490.
- GOLDSMITH, A. R. & WILLIAMS, D. M. (1980) Incubations in Mallards (*Anas platyrhynchos*): changes in plasma levels of prolactin and luteinizing hormone. *J. Endocrinol* 86:371-379.
- GOLDSMITH, A. R. (1983). Prolactin in avian reproductive cycles. *Hormones and Behavior in Higher Vertebrates*. pp375-387.
- GONZÁLEZ PÉREZ, B. (1996). Comportamiento reproductivo del rabilargo (*Cyanopica cyanus*). Estación Biológica de Doñana, C. S. I. C.
- GOODWIN, D. (1976). *Crows of the world*. New York: Cornell Univ. Press.
- GOODWIN, D. (1975). Studies of less familiar birds Azure-Winged Magpie. *British Birds*, 68:484-488.
- GOODWIN, D. (1986) *Crows of the world*. Comstock publishing associates, Ithaca, New York.
- GREIG-SMITH, P. W. (1980). Parental investment in nest defence by Stonechats. *Animal Behaviour*, 28:604-619.
- GREIG-SMITH, P. (1985). Weight differences, brood reduction, and sibling competition among nestling stonechats, *Saxicola torquata* (Aves: Turdidae). *J. Zool., London*, 205:453-465.
- GROVES, S. (1984). Chick growth, sibling rivalry, and chick production in American black oystercatchers. *Auk* 101:525-531
- HAARTMAN, L. VON (1953). Was reizt den Trauerfliegenschnäpper (*Muscicapa hypoleuca*) zu füttern?. *Vogelwarte*, 16:157-164.
- HAFTORN, S. (1981). Incubation during the egg-laying period in relation to clutch size and other aspects of reproduction in the Great Tit (*Parus major*). *Ornis Scand.* 12:169-185.
- HAHN, D. C. (1981). Asynchronous hatching in the laughing Gull: cutting losses and reducing rivalry. *Animal Behaviour*, 29:421-427.

- HAIG, D. (1990) Brood reduction and optimal parental investment when offspring differ in quality. *American Naturalist*, 136:550-556.
- HALUPKA, K. (1998) Vocal begging by nestlings and vulnerability to nest predation in Meadow pipits *Anthus pratensis*; to what extent do predation costs of begging exist?. *Ibis* 140: 144-149.
- HALL, M. R. & GOLDSMITH, A. R. (1983). Factors affecting prolactin secretion during breeding and incubation in the domestic duck (*Anas platyrhynchos*). *Gen. Comp. Endocr.* 49: 270-276.
- HAMILTON, W. D. (1964) The evolution of social behaviour. I,II *Journal of Theoretical Biology*, 7:1-16,17-52.
- HAMILTON, W. D. (1971) Geometry for the selfish herd. *J. Theor. Biol.* 31:295-311.
- HARPER, A. B. (1986) The evolution of begging: sibling competition and parent-offspring conflict. *American Naturalist*, 128:99-114.
- HARPER, A. B. (1986). The evolution of begging: sibling competition and parent-offspring conflict. *American Naturalist* 128:99-114.
- HARPER R. G., JULIANO, S. A. & THOMSON, C. F. (1992) Hatching asynchrony in the House Wren, *Troglodytes aedon*: a test of the brood reduction hypothesis, *Behav. Ecol.* 3:76-83.
- HARRIS, M. P. (1983). Parent- young communication in the puffin *Fratercula arctica*. *Ibis*, 125:109-114.
- HASKELL, D. (1994). Experimental evidence that nestling begging behaviour incurs a cost due to nest predation. *Proceedings of the royal Society of London B, Biological Sciences* 257:161-164.
- HASKELL, D. G. (1999) The effect of predation on begging-call evolution in nestling wood warblers. *Animal Behaviour* 57: 893-901.
- HÉBERT, P. N. & BARCLAY, R. M. R. (1986). Asynchronous and synchronous hatching: effect on early growth and survivorship of herring gull, *Larus argentatus*, chicks. *Canadian Journal of Zoology* 64:2357-2362
- HÉBERT, P. N. (1993a) A experimental study of brood reduction and hatching asynchrony in Yellow Warblers, *Condor* 95:362-371.
- HÉBERT, P. N & SEALY, S. G. (1992) Onset of incubation in Yellow Warblers: a test of the hormonal hypothesis. *Ornis Scand.* 24:10-14
- HILLSTROM, L. & OLSSON, K. H. (1994). Advantages of Hatching Asynchrony in the Pied Flycatcher (*Ficedula hipoleuca*). *J. Avian. Biol.* 25:205-214.

- HOSONO, T. (1969). A study of the life history of Blue Magpie (6). Distribution and movements in Nagano area I. Misc. Rev. Yamashina Inst. Ornithol., 12:91.
- HOSONO, T. (1975). A study of the life history of Blue Magpie (10). Its response against other birds. Misc. Rev. Yamashina Inst. Ornithol., 7(5):533-549.
- HOSONO, T. (1982). A study of the life history of Blue Magpie (11). Breeding helpers and nest parasitism by Cuckoo (*Cuculus canorus*). Misc. Rev. Yamashina Inst. Ornithol., 3(5):354-649.
- HOSONO, T. (1983). A study of the life history of Blue Magpie (11). Breeding helpers and nest parasitism by Cuckoo (*Cuculus canorus*). Misc. Rev. Yamashina Inst. Ornithol., 15(1):63-71.
- HOWARD, D. R. & MOORE, A. (1980) A complete checklist of the birds of the world. Oxford University Press.
- HOWE, H. F. (1976). Egg size, hatching asynchrony, sex and brood reduction in the Common Grackle. Ecology 57:1159-1207.
- HOWE, H. F. (1978) Initial investment, clutch size and brood reduction in the common grackle
- HOYT, D. F. (1979). Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. Auk 73:42-65.
- HUSBY, M. (1986) On the adaptative value of brood reduction in birds: experiment with the magpie (*Pica pica*). Journal of Animal Ecology 55: 75-83.
- HUSSELL, D. J. T. (1972). Factors affecting clutch size in arctic passerines. Ecol. Monogr. 42:317-364.
- JAKSON, W. M. (1993) Causes of conspecific nest parasitism in the northern masked weaver. Behav. Ecol. Sociobiol. 32:119-126.
- KENDRA, P. E. , ROTH R. R. & TALLAMY, D. W. (1988) Conspecific brood parasitism in House sparrow, Willson Bull. 100:80-90.
- KENNAMER, R. A., HARVEY, W. F. & HEPP, G. R. (1990) Embryonic development and nest attentiveness of Wood Ducks during egg laying. Condor 92:587-592.
- KILHAN (1977) Nesting behaviour of Yellow Bellied Sapsuckers. Will. Bull. 89:310-324.

- KLOMP, H. (1970). The determination of clutch-size in birds. A review. *Ardea* 58:1-224.
- KREBS, N. R. & DAWKINS, R. (1984). Animal signals: mind-reading and manipulation. *Behavioural Ecology* (second ed.), 380-402.
- KREBS, N. R. AND DAVIES, N. B. (1987). The evolution of cooperative breeding in birds. *Behavioural Ecology and Evolutionary Approach*. Krebs N. R. and Davies N. R. Sunderland Mass: Sinauer: Associates Inc.
- KRUUK, H. (1964) Predators and anti-predator behaviour of the black-headed gull (*Larus ridibundus*) *Behaviour Supl.* 11, 1-129
- KUITUNEN, M. & ALEKNONIS, A. (1992) Nest predation and breeding success in Common Treecreepers nesting in boxes and natural cavities. *Ornis Fenn.* 69:7-12.
- LACK, D. (1947). The significance of clutch-size. Parts 1 and 2. *Ibis* 89: 302-352.
- LACK, D. (1954). The natural regulation of animal numbers. Oxford, Clarendon Press.
- LACK, D. (1966). Population studies in birds. Clarendon Press, London.
- LACK, D. (1968). Ecological adaptations for breeding in birds. Lack, D. London. Methuen.
- LEBLANC, Y. (1987) Intraclutch variation in egg size of Canada Geese. *Canad. Journ. of Zool.* 65:3044-3047.
- LEECH, S. M. & LEONARD, M. L. (1996). Is there an energetic cost to begging in nestling tree swallows (*Tachycineta bicolor*)?. *Pro. R. Soc. Lond.*, 263:983-987.
- LESSELLS, C. M. & AVERY, M. I. (1989). Hatching asynchrony in European bee-eaters (*Merops apiaster*). *Journal of Animal Ecology* 58: 815-835.
- LIGON, J. D. (1968) Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, n° 136. The Biology of the Elf Owl, *Mycrathene whitneyi*. The University of Michigan, Ann Arbor.
- LOMBARDO, M. P., POWER, H. W., STOUFER, P. C. ROMAGNANO, L. C. & HOFFENBERG, A. S. (1989) Egg removal and intraspecific brood parasitism in the European Starling (*Sturnus vulgaris*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24:214-223.
- LORENZ, K. (1935). Der kumpan in der umwelt des volges. *J. F. Ornithol* 83:137-213, 289-413.
- LLOYD, D. G. (1987) Selection of offspring size at independence another size-versus-number strategies. *American Naturalist* 129: 800-817.

- MAGRATH, R. D. (1988) Hatching asynchrony in altricial birds: nest failure and adult survival. *Am. Nat.* 131:893-900
- MAGRATH, R. D. (1989). Hatch asynchrony and reproductive success in the blackbird. *Nature* 339: 536-538.
- MAGRATH, R. D. (1990). Hatching asynchrony in altricial birds. *Biol. Rev.* 95: 587-622.
- MARTIN, T. E. (1987). Food as a limit on breeding birds: a life history perspective. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18:453-457.
- MARTIN, T. E. (1992). Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. *In Power, D. M. (ed.) Current Ornithology*, 9:163-197. New York & London: Plenum Press.
- MCCARTY JHON P. (1996). *The energetic cost of begging in nestling passerines*. *The auk*, 113(1): 178-188.
- MCCARTY, J. P. (1997) The role of energetic costs in the evolution of begging behaviour of nestling passerines. *AUK* 114:135-137.
- MEAD, P. & MORTON, M. (1985). Hatching asynchrony in the mountain white crowne sparrow (*Zonotrichia leucophry oriantha*): A selected or incidental trait?. *Auk* 102: 781-792.
- MILINSKI, M. (1978). Kin selection and reproductive value. *Z. Tierpsychol* 47: 328-329.
- MOCK, D. W. & PARKER, G. A. (1986). Advanage and disadvantage of ardeid brood reduction. *Evolutiion* 40: 459-470.
- MOCK, D. W. & PARKER, G. A. (1997) The evolution of sibling rivalry. Oxford University Press.
- MOCK, D. W. (1994). Brood reduction: broad sense, narrow sense. *Journal of Avian Biology* 25: 3-7.
- MOCK, D. W. & SCHWAGMEYER, P. L. (1990). The peak load reduction hypothesis for avian hatching asynchrony. *Evol. Ecol.* 4: 249-260.
- MOCK, D. W. (1984a). Infanticide, siblicide, and avian nestlin mortality. In *Infanticide: comparative and evolutionare perspective*. Ed. G. Hausfater and S. B. Hrdy) pp 3-30. Aldine Publishing Co., New York.
- MOLLER, A. P. (1989) Parasites, predators and nest boxes: facts and artefacts in nest box studies of birds? *Oikos* 56:421-423.

- MONTGOMERIE, R. D. & WEATHERHEAD, P. J. (1988). Risks and rewards of nest defence by parent birds. *Q. Rev. Biol.* 63:167-187.
- MORENO, J. (1987) Nestling growth and brood reduction in the weatear *Oenanthe oenanthe*. *Ornis. Scand.* 18:291-301.
- MORENO, J., BUSTAMANTE, J. & VIÑUELA, J. (1995) Nest maintenance and Stomach Theft in the Chistrap Penguin (*Pygoscelis antarctica*) 1. Sex-roles and effects on fitness. *Polar Biology* 15:533-540.
- MORENO, J. (1989a) Energetic constraints on uniparental incubation in the Weatear (*Oenanthe oenanthe*) *Ardea* 77: 107-115.
- MUÑOZ PULIDO, R. BAUTISTA, L. M. & ALONSO, J. C. (1990) Breeding success of Azure-winged Marpies *Cyanopica cyana* in Central Spain. *Bird Study* 37: 111-114.
- MURPHY, N. T. (1994) Briding pattern of eastern phoebes in Kansas: adaptative strategies of physiological constraint?. *Auk* 111: 617-633.
- MURRAY, B. G. (1985) Evolution of clutch size in tropical species of birds. *Ornith. Monogr.* 36:505-519.
- NECHAEV, V. A. (1974) On the biology of *Cuculus canorus* in Primorge territory. *Trudy biol. Pochievum Inst. Vladivostok* 17:130-135.
- NELSON, J. B. (1964) Factors influencing clutch size and chick growth in the North Atlantic Gannet *Sula bassana*. *Ibis* 106: 63-77.
- NEUCHTERLIEN, G. L. & JOHNSON, A. (1981). The downy young of the Hooded Grebe. *Living Bird* 19:69-71.
- NEWTON, I. & MARQUISS, M. (1984) Seasonal trends in the breeding performance of sparrowhawks. *J. Anim. Ecol.* 53:809-829.
- NEWTON, I. (1964) The breeding biology of the Chaffinch. *Bird Study* II:47-68.
- NILSSON, S. (1986). Evolution of hole-nesting in birds: on balancing selection pressures. *Auk* 103:432-435.
- O'BRIEN, P. H. & DOW, D. D. (1979) Vocalizations of nestlings noisy miners *Manorina melanocephala*. *Emu* 79:63-70.
- O'CONNOR, R. (1978) Growth strategies in nestling passerines. *Living Bird* 16: 209-238.

- O'CONNOR, R. (1979) Egg weights and brood reduction in the European Swift (*Apus apus*). *Condor* 81: 133-145.
- O'CONNOR, R. (1884). The growth and development of birds. J. Wiley & Sons, Chichester.
- OJANEN, M. ORELL, M. & VÄISÄNEN, R. A. (1981) Egg size variation within passerine clutches: effects of ambient temperature and laying sequence. *Ornis Fennica* 58: 93-108.
- ORING, L. (1982) Avian mating systems, in: *Avian Biology* Vol. 6. Academic Press, New York. Pp. 1-92.
- PACHECO, F., ALBA, F. J. GARCÍA, E & PEREZ, V. (1975) Estudio sobre la biología de la reproducción del rabilargo *Cyanopica cyanus* (Pallas). *Ardeola* 22: 55-73.
- PARSONS, J (1970). Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Nature* 228: 1221-1222.
- PARSONS, J (1976). Factors determining the number and size of eggs laid by the Herring Gull. *Condor* 78: 481-492.
- PERRINS, C. M. & MCCLEERY, R. H. (1989) Laying dates and clutch size in Great Tit. *Willson Bull.* 101: 236-253.
- PERRINS, C. M. (1965). Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus Major*. *L. J. Anim. Ecol.*,34: 601-647.
- PINKOWSKI, B. C. (1975) Growth and development of eastern bluebirds. *Bird-Banding* 46: 273-289.
- PLOGER, B. J. (1992). Proximate and ultimate causes of brood reduction in brown pelicans (*Pelecanus occidentalis*). University of Florida.
- PRESTON, F. W. (1974) The volume of an egg. *Auk* 91:132-138.
- PRICE, K & YDENBERG, R. (1995). Begging and provisioning in brood of asynchronously-hatched yellow headed blackbird nestlings. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 201-208.
- PULLIAM, H. R. & CARACO, T. (1984). Living in groups: is there an optimal group size?. *Behavioural Ecology: an evolutionary approach.* (J. R. Krebs & N. B. Davies, Eds.) pp. 122-148. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- REDONDO, T. (1989) El sistema de comunicación acústica de las crías de urraca. Tesis. Universidad de Córdoba.

- REDONDO, T., HIDALGO DE TRUCIOS, S. J. & MEDINA, R.(1989). Nest placement by Azure Winged magpies (*Cyanopica cyana*). *Etologia*,1:19-31.
- REDONDO, T. & ARIAS DE REYNA, L. (1988). Locatability of begging calls in nestling altricial birds. *Animal Behaviour*, 36:653-661.
- REDONDO, T. & ARIAS DE REYNA, L (1989). High breeding success in experimentally parasitized broods of Azure Winged magpies. *Le Gerfaut*,79:149-152.
- REDONDO, T. & CARRANZA, J. (1989) Offspring reproductive value and nest defence in the magpie *Pica pica* *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25:369-378.
- REDONDO, T. & CASTRO, F (1992). Signalling of nutritional need by magpie nestling. *Ethology* 92:193-204.
- REYNOLDS, P. S. (1996). Brood reduction and siblicide in Black-Billed Magpies (*Pica pica*). *Auk* 113:189-199.
- RICKLEFS, R. E. & HUSSELL, D. J. (1984) Changes in adult mass associated with the nesting cycle in the European Starling. *Ornis Scand.* 15:155-161.
- RICKLEFS, R. E. (1965) Brood reduction in the Curve billed Thrasher. *Condor* 67: 505-510.
- RICKLEFS, R. E. (1969). Preliminary models for growth rates in altricial birds. *Ecology*, 50(6): 1031-1039.
- RICKLEFS, R. E. (1993). Sibling competition, hatching asynchrony, incubation period and lifespan in altricial birds. In *Curr. Ornithol.* (Ed. D. M. Power) pp 199-276. Plenum Press. New York.
- RICKLEFS, R. E. (1983) Avian Postnatal Development. *Avian Biology*. Vol 7 (D. S. Farner & J. R. King, eds.), pp. 1-83. Academic Press. New York.
- RICHTER, W. (1984). Nestling survival and growth in the Yellow-headed Blackbird (*Xanthocephalus xanthocephalus*), in relation to need. *Animal Behaviour* 51:421-435.
- ROBERTSON, R. J. & RENDELL, W. B. (1990) A comparison of the breeding ecology of a secondary cavity nest bird, the Tree swallow (*Trachineta bicolor*), in nest boxes and natural cavities. *Can J. Zool.* 68:1046-1052.
- ROFSTAD, G & SANDVIK, J. (1985) Variation in egg size of the hooded crow *Corvus corone cornix*. *Ornis Scandinavica* 16:38-44.
- ROLNIK, V. V. (1970) *Bird Embryology*. Israeli Program for Scientific Translations, Jerusalem.

- ROMAGNANO, L., HOFFENBERG, A. S. & POWER, H. W. (1990) Intraspecific brood parasitism in the European Stirling. *Wilson Bull.* 102:279-291.
- ROMANOFF, A. L. & ROMANOFF, A. J. (1972) Pathogenesis of the Avian Embryo. J. Wiley and Sons. New York.
- RYDÉN, O. (1978) Egg weight in relation to laying sequence in a South Swedish urban population of the Blackbird (*Turdus merula*). *Ornis Scandinavica* 9: 172-177.
- RYDÉN, O. & BENGTSSON, H. (1980). Differential begging and locomotory behavior by early and late hatched nestlings affecting distribution of food in asynchronously hatched broods of altricial birds. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 53:209-224.
- RYTKONEN, S., ORELL, M. & KOIVULA, K. (1995). Pseudo Concorde fallacy in the willow tit?. *Anim. Behav.* 49(4): 1017-1028.
- SCHWAGMEYER, P. L., MOCK, D. W., LAMEY, T. C., LAMEY, C. S. & BEECHER, M. D. (1991) Effects of sibling contact on hatch timing in an asynchronously hatching bird. *Anim. Behav.* 41:887-894.
- SILVER, R., ANDREWS, H., & BALL, G. F. (1985) Parental care in an ecological perspective: a quantitative analysis of avian subfamilies. *Amer zool.* 25:823-840.
- SIMMONS, R. (1994). Conservation lessons from one Africa's richest raptor reserves. *Gabar* 9:2-13.
- SJOBERG, G. (1994). Factors Affecting Nest Defense in Female Canada Greese (*Branta canadensis*). *Ibis* 136:129-135.
- SKAGEN, S. K. (1987) Hatching asynchrony in American Goldfinches: an experimental study. *Ecology* 68:1747-1759.
- SKAGEN, S. K. (1988). Asynchronous hatching and food limitation: a test of Lack's Hypothesis. *Auk* 105:78-88
- SKUTCH, A. F. (1976). Patterns of incubation In: Parent Birds and Their Young. Skutch A. F. Austin and London: University of Texas Press.
- SKUTCH, A. F. (1985). Clutch size, nesting success, and predation on nest of Neotropical birds. *Ornithol. Monogr.* 36:575-594.
- SLAGSVOLD, T. (1982). Clutch size, nest size, and hatching asynchrony in birds: experiments with the Fieldfare (*Turdus pilaris*). *Ecology* 63: 1389-1399.

- SLAGSVOLD, T. (1986). Asynchronous versus synchronous hatching in birds: experiments with the pied flycatcher. *Journal of Animal Ecology*, 55:1115-1134.
- SLAGSVOLD, T. (1990). Fisher's sex-ratio theory may explain hatching patterns in birds. *Evolution* 44: 1009-1017.
- SLAGSVOLD, T. & AMUNDSEN, T. (1992). Do Great Tits adjust hatching spread, egg size and offspring sex ratio to changes in clutch size?. *J. Anim. Ecol.* 61: 249-258.
- SLAGSVOLD, T & LIFJELD, J. T. (1989) Constraints on hatching asynchrony and egg size in Pied flycatchers. *Journal of Animal Ecology* 58: 837-849.
- SLAGSVOLD, T., SANDVIK, J., ROFSTAD, G. LORENTSEN, Ö & HUSBY M. (1984) On the adaptive value of intraclutch egg-size variation in birds. *The Auk* 101: 685-697.
- SLAGSVOLD, T.; ROSKAF, E.; AND ENGEN, S. (1986). Sex ratio, differential cost of rearing young, and differential mortality between the sexes during the period of parental care: Fisher's theory applied to birds. *Ornis. Scand.* 17:117-125.
- SMITH, H. G. & MONTGOMERIE, R. (1991). Nestling American robins compete with siblings by begging. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29:307-312.
- SOLER, M. & SOLER, J. J. (1996) Effects of experimental food provisioning on reproduction in the Jackdaw (*Corvus monedula*) a semi-colonial species. *Ibis* 138:377-383.
- STACEY, P. B. & KOENIG, W. D. (1990). *Cooperative Breeding in Birds*. Cambridge: Cambridge University Press.
- STAMPS, J. A., METCALF, R. A. & KRISHNAN, V. V. (1978). A genetic analysis of parent-offspring conflict. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3:369-392.
- STAMPS, J. A., CLARK, A., ARROWOOD, P., & KUS, B. (1985). Parent-offspring conflict in budgerigars. *Behaviour*, 94:1-40.
- STANBACK, M. T. & KOENIG, W. D. (1992). Cannibalism in birds. In *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa*. Ed. M. A. Elgar & B. J. Crespi. Pp 277-298. Oxford University Press, Oxford.
- STCLAIR (1996) Multiple mechanisms of reversed hatching asynchrony in Rockhopper Penguins. *Journal of Animal Ecology* 65:485-494.
- STINSON, C.H. (1979). On the selective advantage of fratricide in raptors. *Evolution* 33: 1219-1225.

- STOKLAND, J. N. & AMUNDSEN, T. (1988) Initial size hierarchy in broods of the shag: relations significance of egg size and hatching asynchrony. *Auk* 105: 308-315.
- STOLESON, H. S. & BEISSINGER, R. S. (1995). Hatching asynchrony and the onset of incubation in birds, revisited: When is the critical period?. *Curr. Ornithol.* 12: 191-270
- STOUFFER, P. C. & POWER, H. W. (1991). An experimental test of the brood reduction hypothesis in European Starlings. *Auk* 108:519-531.
- STURKIE, P. D. & MUELLER, W. J. (1976). Reproduction in the female and egg production. *Avian Physiology* 3^a ed. 302-330.
- SWANBERG, P. O. (1950). On the concept of "incubation period". *Var Fagalvärd* 9:63-77.
- TIMBERGEN, N., IMPEKOVEN, M. & FRANCK, D. (1967) An experiment on spacing out as a defence against predators. *Behaviour* 28:307-321.
- TOMPSON, R. C. & RAVELING, D. G. (1987). Incubation behaviour of Emperor Geese compared with other geese: interactions of predation, body size, and energetics. *Auk* 104:707-716.
- TRIVERS, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In *sexual selection and the descent of man. 1871-1971* (ed. B Campbell), pp136-179. Aldine Atherton, Chicago.
- TRIVERS, R. L. (1974). Parent-offspring conflict. *American Zoologist* 14:249-264.
- VÄISÄNEN, A., HILDÉN, O., SOIKKELI, M. & VOULANTO, S. (1972) Egg dimension variation in five wader species: the role of heredity. *Ornis Fennica* 49: 25-44.
- VALVERDE, J. A. (1953). Contribution a la biologie du Coucou-geai, *Clamator glandarius*. Notes sur le Coucou-geai en Castille. *L'Oiseau R. F. O.* 23:288-296.
- VEIGA, J.P. (1992) Hatching asynchrony in the house sparrow: a test of the egg viability hypothesis. *American Naturalist* 139: 669-675.
- VINCE, M. A. (1964). Social facilitation of hatching in the Bobwhite Quail. *Anim. Behav.* 12:531-534.
- VINCE, M. A. (1968). Retardation as a factor in the synchronization of hatching. *Anim. Behav.* 16:332-335.

- VIÑUELA, J. (1991) Ecología reproductiva del Milano negro (*Milvus migrans*) en el Parque Nacional de Doñana. PhD. Thesis. Universidad Complutense de Madrid.
- VIÑUELA, J. (1997) Adaptation vs. Constraint: intraclutch egg mass variation in birds. *Journal of Animal Ecology* 66: 781-792.
- VIÑUELA, J.; AMAT, J. A. & FERRER, M. (1995). Nest defense of nesting chinstrap penguins (*Pygoscelis antarctica*) against intruders. *Ethology* 99:323-331.
- VLECK, C. M. (1981). Energetics cost of incubation in the Zebra Finch. *Condor* 83:229-237.
- WALSBERG, G. E. & KING, J. R. (1978). The energetics consequences of incubation for two passerine species. *Auk* 95: 644-655.
- WEATHERS, W. W., HODUM, P. J. & ANDERSON, D. J. (1977) Is the Energy Cost of Begging by Nestling Passerines Surprisingly low? *The Auk* 114(1):133-134.
- WEATHERS, W. W. & SULLIVAN, K. A. (1989). Juvenile foraging proficiency, parental effort and avian reproductive success. *Ecological Monographs*, 59:223-246.
- WEBB, D. R. (1987). Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor* 89: 874-898-
- WERSCHKUL, D. F. (1979). Nestling mortality and the adaptive significance of early locomotion in the Little Blue Heron. *Auk* 96:116-130.
- WESTERTEP, K. R. & BRYANT, D. M. (1984). Energetics of free existence in swallows and martins (Hirundinidae) during breeding: a comparative study using doubly-labelled water. *Oecologia*. 62:376-381.
- WHITE, F. N. & KINNEY, J. L. (1974). Avian incubation. *Science* 186:107-115.
- WIEBE, K. & BORTOLOTTI, G. R. (1994). Food supply and hatching spans of birds: energy constraint or facultative manipulations?. *Ecology* 75:813-823.
- WIEBE, K. & BORTOLOTTI, G. R. (1996) The proximate effects of food supply on intraclutch egg size variation in American Kestrels. *Canadian Journal of Zoology* 74: 118-124.
- WILEY, R. H. & WILEY, M. S. (1980). Spacing and timing in the nestling ecology of a tropical blackbird: comparison of populations in different environments. *Ecol. Monogr.* 50: 153-178.
- WILSON, E. O. (1980). *Sociobiología*. Madrid: Omega.

- WILSON, R. T.; WILSON, M. P. AND DURKIN, J. W., (1986). Breeding biology of the Barn Owl *Tyto alba* in central Mali
- WILLIAMS, T. D. (1994) Intraspecific variations in egg size and egg composition in birds: effects of offsprings fitness. *Biological reviews* 68: 35-59.
- WILLIAMS, T., LANK, D. B. & COOKE, F. (1993) Is intraclutch egg size variation adaptative in the Lesser snow goose?. *Oikos* 67: 250-256.
- YOUNG, E. C. (1963). The breeding behaviour of the South Polar skua, *Catharacta maccormicki*. *Ibis* 105: 203-233.
- ZACH, R. (1982) Hatching asynchrony, egg size, growth, and fledging in Tree Swallows. *Auk* 99: 695-700.
- ZAHAVI, A. (1975). Mate selection: a selection for a handicap. *Journal Theoretical Biology* 53:205-214
- ZAHAVI, A. (1977). the cost of honesty (futher remarks on the handicap principle). *Journal of theoretical biology*.67:146-151.
- ZAHAVI, A. (1981) Natural selection, sexual selection and the selection of the signals. *En Evolution Today* (E. Scuder & J. L. Reveals, eds.) Proc. 2nd Int. Congr. Syst. Evol. Biol. Pittsburgh, Pennsylvania: Hunt Inst. Bot. Docum.
- ZISWILER, V. (1980) *Rev. Suisse Zool.* 86:823-831.

CONCLUSIONES

Se recogen a continuación un extracto de las conclusiones expuestas en los resultados de esta tesis:

- No se han encontrado diferencias significativas en el tamaño de los huevos, con respecto a la secuencia de puesta, detectándose sólo una tendencia significativa a la disminución de la longitud del huevo.
- Esta especie presenta asincronía de eclosión, basada en un comienzo de la incubación antes de acabar la puesta.
- Ninguna de las hipótesis propuestas para explicar la asincronía de eclosión, parecen explicar su existencia en el rabilargo.
- Los índices de eclosión (pollos nacidos con respecto al número de huevos puestos), de supervivencia (pollos que vuelan con respecto a número de pollos nacidos) y de productividad (pollos que vuelan con respecto a número de huevos puestos) son del 46%, 34% y 16% respectivamente, sin embargo en los nidos en que llegan a volar pollos, suelen hacerlo la totalidad de los que nacieron.
- El rabilargo no se comporta como una especie reductora de nidada, ya que nunca hemos observado pérdida de peso de los pollos, ni mortalidad por inanición.
- La estrategia de cebas en el rabilargo consiste en un reparto del alimento, con tendencia a igualar los pesos de los pollos del nido, compensando las diferencias ocasionadas por la asincronía de eclosión.
- El mecanismo de reparto de alimento a los pollos, está determinado por la utilización de llamadas más frecuentes que el tiempo que tarda un pollo en tragar.
- La defensa de la nidada es mayor en el centro del periodo reproductor, en nidos con mayor número de huevos y en nidos con pollos volantones.

AGRADECIMIENTOS

Me resulta tremendamente difícil escribir este apartado, porque sé que no voy a poder hacer justicia a tantas personas que me han ayudado en el largo camino que esta tesis ha supuesto para mí.

En primer lugar tengo que citar a mis padres que me han animado, o mejor dicho “achuchado” durante todo este tiempo, sin su ánimo no creo que hubiera sido capaz de terminarla, además nadie como mi madre podría haber pintado el rabilargo que ilustra la primera página.

A Luís, mi director, tengo que agradecerle, y no olvidaré nunca, su confianza y apoyo cuando con la carrera recién terminada, llegué a su despacho y le comenté mis ganas de trabajar en el comportamiento de las aves, desde entonces hasta hoy siempre he encontrado comprensión, ayuda, dedicación y lo mejor de todo, un amigo.

Pilar Recuerda, ha sido para mí, desde que empecé a trabajar en este tema, un referente en cuanto a método, orden y saber hacer, aparte de subir a no pocos árboles ayudándome en la toma de datos y ser siempre la persona en la que he encontrado aquello que hacía falta y parecía imposible encontrar.

Mi más profundo agradecimiento también a Juan Carranza, que al abrirme las puertas de su departamento, y compartir conmigo su valioso tiempo, me ha hecho posible terminar esta tesis, y conocer un equipo de gente que son un ejemplo envidiable de compañerismo y ambiente de trabajo. Juliana, con la que he compartido experiencias sobre nuestros mohinos, Concha que me orientó en el tema de la comunicación y las señales, Sebastián, y como no, Cristina, que gracias a ella pasé este tiempo en Cáceres, nunca le agradeceré bastante su optimismo y apoyo.

A Pepe Trujillo le estoy tremendamente agradecido por su apoyo con el análisis de los datos, a Tomás Redondo y a Francisco Sánchez por discutir conmigo en tantas ocasiones.

A mis compañeros en el Departamento, Raquel y Javi, que tantos días han pasado conmigo en el campo ayudándome en la toma de datos, a María y a Nuria a la que nunca podré agradecer las horas que ha dedicado a ayudarme, organizarme y sobre todo a darme su apoyo.

Por último, quiero recordar a la persona que de niño me enseñó a amar el campo, y los animales, mi abuelo Pepe; yo sé que está orgulloso en algún sitio, porque he conseguido terminar este trabajo que él vio empezar.

ANEXO I

A. J. REDONDO

Description of a method for filming nests.

It is described a kind of base for filming nests placed on trees which lets set the camera at the distance you wish from nests.

Key words: Video, recording nests.

Alberto José Redondo Villa. Animal Biology Department. Faculty of Science. University of Córdoba. 14071 Córdoba.

Nowadays video appears as an essential tool in order to study animal behavior. In the latest works in birds conduct, specifically in those which deal with reproduction aspects, more and more authors record their data in video recordings which they can analyze in detail later (Hofstetter & Ritchison 1998, Krebs et al. 1999). Even a software programme is marketed to take out this sort of facts (the Observer Video-Pro-System)

Video recordings have been frequently used for studying captive birds (Hirose & Balsam 1995, Mondloch, 1995), however researchers increasingly begin using them in their field works, being the parental care one of the issues in which this method is more and more applied.

The main problem we meet when we try to make a nest recording is to put the camera in such a position that the inside part of the nest can be seen with the minimum interference in occupants' behaviour.

Our proposal is based on the case of nests placed on trees in which the use of a telephoto lens, setting the camera at a distance, would require to alter, in most cases, the structure of the tree which hides the nest with the resulting risk of predation.

Then it is described a model of holder to seize the camera to the tree, this model allows to place the camera at the position you wish without altering the branches which surround the nest in a safe and discrete way.

It is a holder like a jack with a soldered iron plate of 1.5 cm x 0.3 cm x 40 cm joined by a screw to a second plate with the same dimensions, at the end of this one it is set a ball-

and-socket joint with a screw which holds the camera. The kind of plates described bear cameras up to 2 Kg. Its thickness can be fitted for larger and smallest cameras. As we can observe in the picture the extremes of the jack wear solded a piece of knee of 10 cm which prevents that the weight of the camera moves the bracket of the branches.

Enviado a Journal of Field Ornithology. Noviembre 1999

ANEXO II

Descripción de un soporte para fotografiar huevos de aves.

A. J. REDONDO

It is described a kind of holder to photograph egg birds. This one allows to profit from the taking of data with regard to the speed in the field and the accuracy in the later analysis of them.

Key words: Fotografía de huevos, egg size, photograph egg.

Alberto José Redondo Villa. Departamento de Biología Animal. Facultad de Ciencias Universidad de Córdoba. 14071 Córdoba.

Una buena parte de los estudios sobre reproducción de aves consideran el tamaño de los huevos como un dato fundamental para extraer sus resultados. El peso de los huevos varía a lo largo de la incubación, de forma que para poder comparar, sería necesario tomar el peso fresco de todos los huevos de la nidada es decir pesarlos el mismo día de la puesta. Esto supone un elevado riesgo para el éxito reproductor de esa nidada aparte de un arduo trabajo, para solucionar este problema se encuentran en la bibliografía fórmulas que permiten calcular el peso fresco de los huevos a partir de las dimensiones, en concreto diámetro mayor y diámetro menor.

Para tomar estas medidas se puede utilizar un calibre pero el riesgo de rotura de los huevos y el tiempo empleado son elevados. Se propone aquí un sistema para tomar diapositivas de la puestade forma rápida y homogenea.

Este sistema consiste en un soporte plano, con unos pequeños huecos donde se alojan los huevos a partir del cual sale un astil de 45 cm (mínima distancia focal de la mayoría de la cámaras reflex).al final del cual se coloca un tornillo donde se puede sujetar una cámara.

Se pueden tomar de esta manera diapositivas de los planos longitudinales y transversales de los huevos, colocando alguna medida de referencia de forma que una vez proyectadas el error en las medidas es mínimo y al tener todas las diapositivas exactamente la misma escala se facilita la extracción de los datos ya sea de forma manual o por medio del análisis de imágenes por ordenador.

Se describe un tipo de soporte para fotografiar huevos de aves que permite optimizar la toma de datos en cuanto a la rapidez en el campo y la exactitud en el análisis posterior de los mismos.

Enviado a “*Bulletí del Grup Catalá D’Anellament*”. Noviembre 1999.