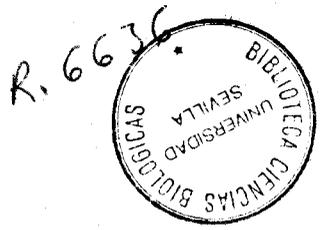


TD  
605



COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE LA  
ESPATULA, Platalea leucorodia

UNIVERSIDAD DE SEVILLA  
SECRETARÍA GENERAL

Queda registrada este Tesis Doctoral  
al folio 2 número 25 del libro  
correspondiente.

Sevilla, 7 MAR. 1988

El jefe del Registro de Tesis,

Eduardo Aguilera Prieto

Unidad de Etología  
Estación Biológica de Doñana  
C.S.I.C. Sevilla

TS  
605

A la memoria de Javier Sañudo

UNIVERSIDAD DE SEVILLA  
FACULTAD DE BIOLOGIA

COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE LA  
ESPATULA, Platalea leucorodia

Memoria para optar al título de Doctor en Biología  
presentada por el Lic. Eduardo Aguilera Prieto



Fdo. Eduardo Aguilera Prieto



Dr. Francisco García Novo  
Catedrático ponente



Dr. Fernando Alvarez Gonzalez  
Director de la Tesis

## AGRADECIMIENTOS

FONDENA (ADENA-WWF) generosamente financió parte del estudio y me ofreció en todo momento su apoyo. La Junta de Andalucía, a través de una beca de F.P.I., hizo también posible su realización .

El Dr. Fernando Alvarez, director de esta tesis, sacó siempre tiempo para responder a mis numerosas consultas. El Dr. Javier Castroviejo mostró gran interés por el estudio de la Espátula en Doñana, ayudándome a conseguir el apoyo financiero necesario para el estudio y facilitándome los recursos de la Estación Biológica de Doñana.

El Dr. Francisco García Novo aceptó ser el ponente de la tesis, siendo su apoyo decisivo para que ésta viera su fin.

Enrique Collado me introdujo en el Datatrieve (Base de Datos), ayudándome en el análisis de datos y resolviendo mis numerosos problemas con el ordenador. En esta faceta del trabajo, la ayuda de Juan Paco fue también considerable.

Los doctores Francisco Braza y Juan A. Amat revisaron algunos capítulos de la tesis aportando valiosas ideas en ellos.

Joaquín López Rojas realizó los dibujos y Fernando Campos las gráficas, poniendo ambos todo su empeño en ello. Indudablemente, la presentación de la tesis ha ganado en calidad con

sus contribuciones.

Fernando Campos y Carolina Carazo pasaron al ordenador con admirable paciencia y eficacia los más de 36.000 registros de comportamiento en los que se basa el capítulo quinto de la tesis.

Con Javier Sañudo, entrañable amigo, me inicié en el estudio de la colonia y compartí, a lo largo de todo el trabajo de campo, muchas de las maratónicas sesiones de observación. Su compañía me hizo mucho más agradable este trabajo y mucha de las ideas que aparecen en éste son fruto de nuestras conversaciones en el "hide".

Mis compañeros de Departamento, Cristina, Juan Enrique, Carolina, Fernando Alvarez, Curro, Fernando Campos, Tica, Paloma e Iván me ofrecieron siempre su apoyo y amistad, creando un ambiente idóneo de trabajo.

El Dr. Juan Calderón, Luis García y Rafa Laffitte mostraron un interés por las espátulas que va más allá de sus obligaciones profesionales, facilitándome con ello todo el trabajo de campo y descargándome de muchas de las tareas del estudio a que estaba comprometido.

Isabel Fernandez, mi esposa, compartió, directa o indirectamente, todo lo referente a esta tesis. Su estímulo y apoyo incondicional fueron decisivos en todo el trabajo.

A todas estas personas e instituciones y, en general a todo el personal de la E.B.D., mis agradecimientos.

## INDICE

I.	INTRODUCCION.....	1
II.	METODOS.....	6
	Descripción de la colonia.....	6
	Registro y análisis de datos.....	16
III.	PAUTAS DE COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO.....	27
	Introducción.....	27
	Resultados.....	28
	Resumen y conclusiones.....	77
IV.	SISTEMA DE EMPAREJAMIENTO.....	81
	Introducción.....	81
	Las cópulas extramaritales como mecanismo de fertilización. Una revisión.....	83
	Intereses de los sexos y estrategia reproductiva mixta.....	86
	Resultados.....	91
	Comportamiento copulatorio de la pareja.....	91
	Intentos de cópulas extramaritales (ICEs).....	95
	Distancia entre los nidos y su relación con los ICEs.....	98
	Estados reproductivos e ICEs.....	98
	Frecuencia de ICEs, éxito y fertilidad de las hembras.....	103
	Latencia entre cópulas maritales y efecto de los ICEs.....	107
	Otras tácticas de defensa de la paternidad.....	116

Confianza de paternidad.....	118
Ritmo diario de las cópulas.....	118
Comparación anual.....	126
Discusión.....	129
Fertilización por cópulas extramaritales.....	129
¿Qué sexo controla las cópulas extramaritales?.....	131
La estrategia reproductiva mixta en los machos.....	132
Tácticas de defensa de la paternidad.....	135
Coste y beneficios de la estrategia reproductiva mixta para las hembras.....	146
V.    INVERSION PARENTAL.....	149
Introducción.....	149
Resultados.....	153
Construcción del nido.....	153
Contribución relativa de machos y hembras a los aportes de materiales al nido.....	154
Estados reproductivos y frecuencias de aportes de materiales al nido.....	154
Procedencia del material aportado al nido.....	155
Distancia al nido del lugar de recogida de materiales.....	160
Ritmo diario de aportes de materiales al nido.....	163
Atención al nido.....	165
Diferencias sexuales en el período diurno.....	165
Ritmo diurno de atención al nido.....	171
Atención al nido durante la noche.....	184

Duraciones de las ausencias del nido (DAN).....	189
Diferencias sexuales en las DAN.....	198
DAN en la noche.....	200
Atención al nido y éxito reproductor.....	200
Comparación anual.....	206
Incubación.....	208
Contribución relativa de machos y hembras a la incubación.....	208
Ritmo diario de incubación.....	212
Presencia en el nido y tiempo de incubación.....	215
Incubación y éxito reproductor.....	215
Comparación anual.....	217
Alimentación a los pollos.....	219
Contribución relativa de cada sexo a la alimentación de los pollos.....	219
Ritmo diario de alimentación a los pollos.....	221
Edad de los pollos y frecuencia de alimentación.....	224
Exito reproductivo y frecuencia de alimentación....	227
Comparación anual.....	234
Discusión.....	239
Contribución relativa de machos y hembras al cuidado parental.....	240
Exito reproductivo y cuidado parental.....	246
Patrones diarios de actividades parentales.....	248
VI. CONCLUSIONES.....	252
VII. BIBLIOGRAFIA.....	256

## **I. INTRODUCCION**

A principios de la década de los setenta aparecieron dos trabajos que dan un nuevo giro al estudio de las estrategias reproductivas.

El primero de ellos (PARKER 1970) introduce el concepto de competencia espermática como una forma de selección sexual, revisando sus implicaciones en la biología de los insectos. La originalidad de ese trabajo reside en enfocar la atención sobre la competencia que se establece entre dos o más eyaculaciones en el tracto reproductivo de una hembra cuando es inseminada por dos o más machos antes de producirse la fecundación de sus óvulos.

Gracias al marco conceptual ofrecido en ese trabajo, toda una serie de características anatómicas y fisiológicas, así como diversos tipos de comportamiento, podían ser entendidos evolutivamente como un conjunto de adaptaciones a las dos fuerzas operantes en la competencia espermática: por un lado, la selección favorecería mecanismos que confirieran prioridad en la fertilización de la hembra al esperma eyaculado, tales como desplazamiento de anteriores espermias almacenados en el tracto reproductivo de las hembras, aumento del volumen de la eyaculación, o múltiples

eyaculaciones, para asegurar la dominancia numérica del propio esperma y así su probabilidad de fecundar los óvulos. Por otro lado, existiría una contra-adaptación que favorecería aquellos mecanismos que redujeran la eficiencia de eyaculaciones posteriores en la fertilización de las hembras. Entre estos mecanismos se encuentran los "tapones" segregados por los machos, que son inoculados a la hembra al mismo tiempo que el semen, y cuya función es el bloqueo al paso de eyaculaciones posteriores (insectos, PARKER 1970; arañas, AUSTAD 1984; ofidios, DEVINE 1984 y mamíferos, MARTAN y SHEPHERD 1976, FENTON 1984). Esta función tendría también las cópulas prolongadas y la vigilancia postcopulatoria del macho a la hembra (PARKER 1984).

En la última década ha aparecido un gran número de publicaciones sobre el tema de competencia espermática, que dan una idea de la importancia y amplitud de esta forma de selección sexual y de su influencia sobre los sistemas de emparejamiento (ver SMITH 1984, para revisiones en diferentes taxones de insectos y de vertebrados).

El otro trabajo de gran impacto (TRIVERS 1972) relaciona la inversión parental con la selección sexual en una teoría general que predice que los individuos del sexo que invierte menos en la descendencia muestran una mayor variación en el éxito reproductivo, compiten entre ellos por acceso al sexo opuesto y están sujetos a una mayor selección durante el emparejamiento por individuos del otro sexo. Trivers, además, pone de relieve que aunque los intereses de machos y hembras durante la reproducción pueden ser los

mismos, las estrategias reproductivas de ambos sexos raramente son idénticas, siendo incluso, con frecuencia, contrapuestas.

Los dos capítulos que constituyen el núcleo de esta tesis (capítulos IV y V) están implícita o explícitamente impregnados de esas ideas.

Para abordar estos temas elegimos la Espátula (Platalea leucorodia), especie que reúne una serie de condiciones que hacen de ella un sujeto casi ideal en este tipo de estudios: los individuos son de gran tamaño, lo que facilita su observación a larga distancia; los sexos son dimórficos en tamaño corporal, permitiendo así su rápida determinación en el campo y presentan una mancha terminal en el extremo del pico, con un grado de variación en su diseño que posibilita al observador la identificación de cada individuo en muy poco tiempo, sin necesidad de capturarlos y marcarlos. Además, anida formando colonias en nidos descubiertos y muy próximos entre sí, lo que permite el registro simultáneo del comportamiento de varias parejas y el estudio, a nivel individual, de las interacciones sociales. Otro punto a su favor en nuestro caso fue que una de las principales colonias de cría de esta especie se ubicara en el Parque Nacional de Doñana, lo que ofrece una serie de condiciones logísticas para la realización del trabajo de campo raramente alcanzables.

Los efectivos numéricos de esta especie han ido disminuyendo en los últimos siglos, desapareciendo de un gran número de países europeos (ver CRAMP y SIMMONS 1977 para revisión de este y otros

aspectos de su biología). En la actualidad, su área de distribución en Europa Occidental ha quedado reducida a las colonias de cría de Holanda (unas 400 parejas, E. OSIECK com. pers.) y del sur de España (unas 700 parejas, obs. pers.). Que tengamos conocimiento, no se han publicado estudios que traten el comportamiento reproductivo de la especie, por lo que, dada su precaria situación, al interés teórico de los temas de estudio, se le suma el interés derivado del conocimiento de estos aspectos de su biología para el planteamiento de un programa coherente de conservación.

El capítulo III de este estudio trata de ser una contribución al conocimiento de las señales sociales empleadas por la Espátula durante su período reproductivo.

El capítulo IV entra de lleno en el estudio de competencia espermática en aves y sus implicaciones en el sistema de emparejamiento. Comienza por una revisión de la evidencia disponible hasta la fecha sobre la función del comportamiento copulatorio extramarital en la fertilización de las hembras de aves, examina después las diferencias de intereses de machos y hembras en una estrategia de emparejamiento mixta monogamia-promiscuidad, para evaluar seguidamente, con los resultados obtenidos de la observación del comportamiento copulatorio de la Espátula, la importancia real del comportamiento promiscuo de esta especie en la fecundación de las hembras, el papel de las hembras en el éxito de esta estrategia reproductiva, los mecanismos de comportamiento de los machos que optimizan su éxito reproductivo en un sistema de emparejamiento mixto, así como las tácticas que emplean éstos para defender su

confianza de paternidad y, por último, los costes y beneficios que suponen para las hembras la estrategia de emparejamiento mixta.

El capítulo V examina la inversión parental, poniendo especial énfasis en la comparación entre machos y hembras de sus papeles en cuatro aspectos que resumen en gran medida la inversión de cada sexo en el desarrollo y supervivencia de la cría: construcción del nido, atención al nido, incubación y alimentación a los pollos. Apareciendo de nuevo, en la discusión de ese capítulo, el fenómeno de competencia espermática como explicación evolutiva de ciertas diferencias en el cuidado parental de machos y hembras.

## **I I. METODOS**

## DESCRIPCION DE LA COLONIA

El estudio se llevó a cabo en la colonia mixta de Ciconiformes del Parque Nacional de Doñana, localizada actualmente entre los Caños de Fuente del Duque y el Chorrito (37° 00' latitud N y 6° 27' longitud O; figura 1). En 1985 y 1986, años en que realizamos las observaciones, la colonia estaba compuesta por individuos de Garza Real (Ardea cinerea), Garcilla Bueyera (Bubulcus ibis), Garceta (Egretta garzetta), Martinete (Nycticorax nycticorax) y Cigüeña Común (Ciconia ciconia), además de Espátulas (Platalea leucorodia).

La mayoría de los nidos de Espátulas estaban situados sobre los grandes Alcornos (Quercus suber), de la Vera (figura 2), zona de ecotono entre la Marisma y el Matorral (para descripción de las comunidades de vertebrados y ecosistemas del Parque ver VALVERDE 1958, 1967; ALLIER et al. 1974; GARCIA NOVO et al. 1979; AMAT et al. 1979).

Las primeras referencias escritas que se tienen de la "Pajarera", nombre con el que localmente se conoce a la colonia, datan del siglo XVIII, estando por esa época localizada en la Laguna de Santa Olalla, Arroyos de Soto Grande y Soto Chico y en Coto del

Figura 1. Localización de la colonia en el Parque Nacional de Doñana durante 1.985 y 1.986

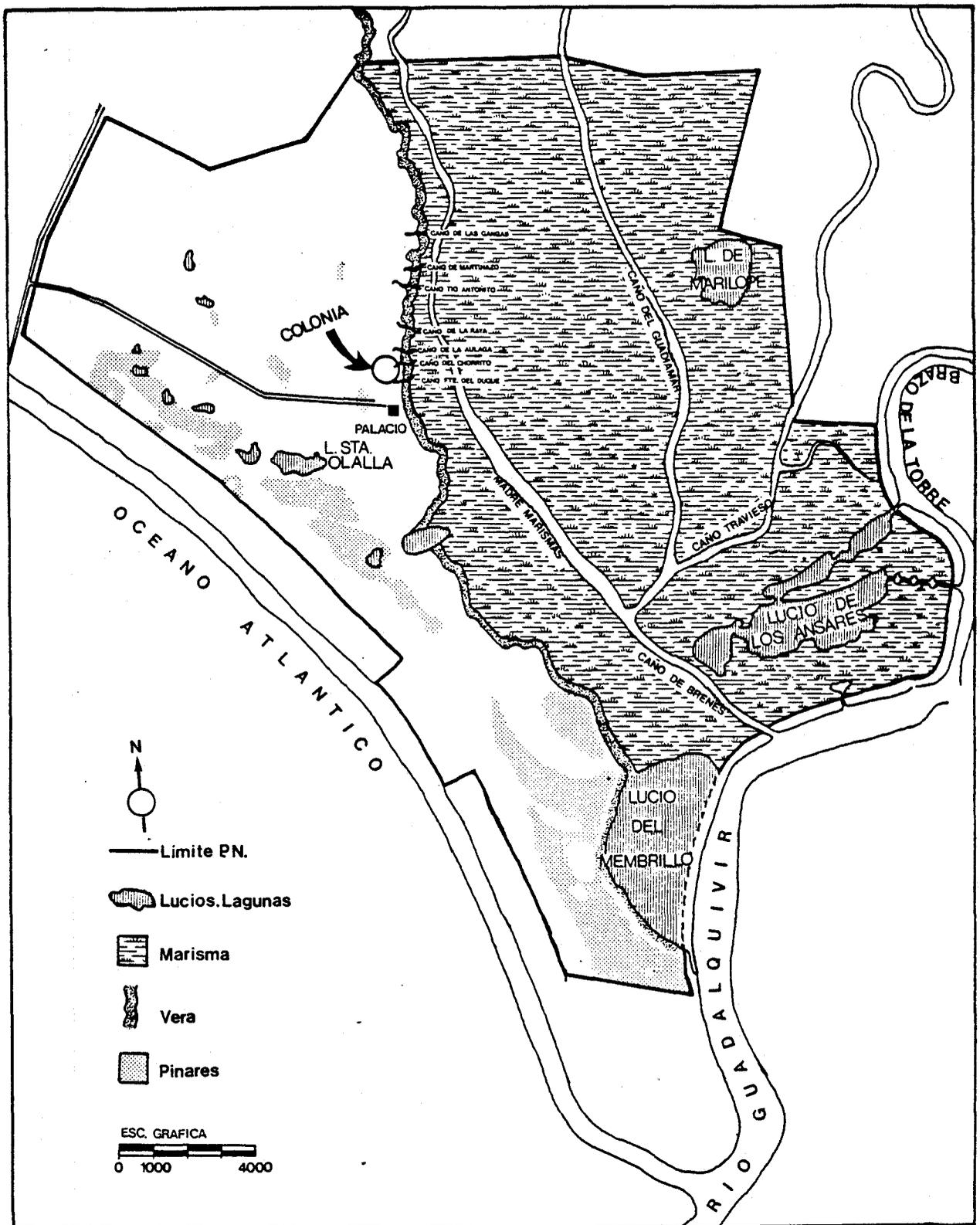
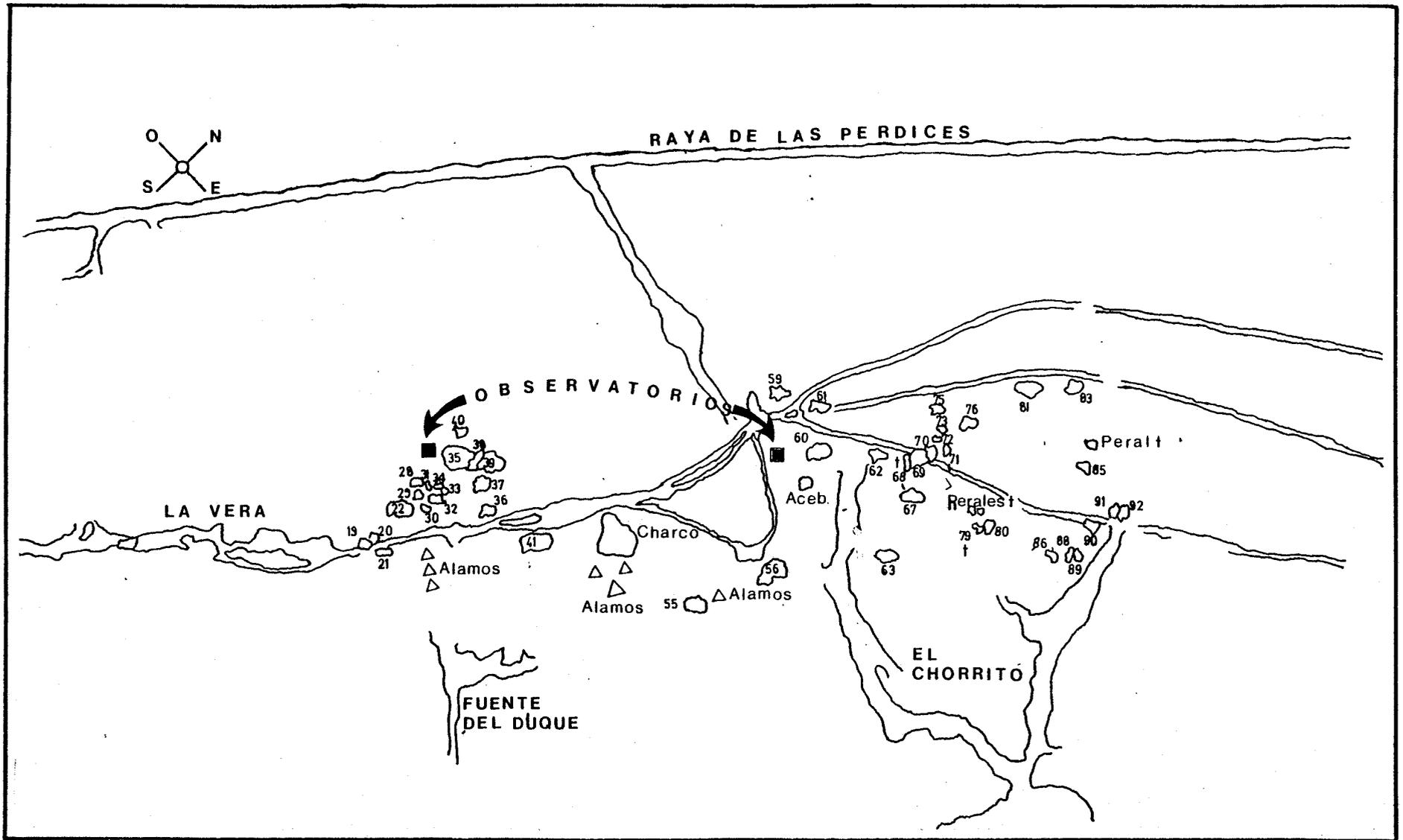


Figura 2. Distribución de los alcornoques ocupados por la colonia en los dos años de estudio. Se muestra también la localización de las dos torres de observación.



Rey, y presentando una composición de especies similar a la actual, con la diferencia de que entonces anidaban también Morito (Plegadis falcinellus) y Cigüeña Negra (Ciconia nigra), desaparecidas ahora del área como nidificantes (GRANADOS 1987). Desde finales del siglo pasado hasta 1920 la pajarera estuvo emplazada en la Laguna del Taraje, próxima a la de Santa Olalla, pasando de ahí a ocupar los alcornoques de Fuente del Duque y en 1945-47 la Algaida, al norte del Parque, (BERNIS y VALVERDE 1952). En esta última localidad permaneció hasta 1966, aunque ya desde 1963 algunos núcleos se desplazaron hacia Martinazo y La Aulaga. Desde 1965 hasta 1985 la mayor parte de los nidos se concentran en los alcornoques de la Vera, entre los caños de la Aulaga y el Chorrito, ocupando también algunos años los álamos (Populus alba) de Fuente del Duque. En 1985 alrededor de la tercera parte de la colonia se desplazó unos 800 m al sur ocupando los alcornoques de Fuente del Duque y en 1986 más de la mitad de la colonia ocupaba esos alcornoques.

En las proximidades del Parque, coexisten algunos años otros núcleos de cría que llegan a veces a superar en número de aves nidificantes a la Pajarera de Doñana (AGUILERA Y SANUDO 1986).

Durante el desarrollo del presente trabajo se hicieron censos periódicos de la colonia y se tomaron datos sobre fenología reproductiva, éxito reproductor y predadores de las especies nidificantes en ella. La información resultante en esos aspectos no será tratada en detalle en el presente estudio. Creemos, no obstante, interesante presentar en este apartado un resumen de esta información.

Como se observa en la tabla 1, la población nidificante de Espátulas descendió de 374 parejas en 1985 a 237 parejas en 1986, este descenso, que en mayor o menor medida fue observado también en el resto de las especies nidificantes en la colonia (tabla 1), muy probablemente pudo estar motivado por la diferencia en la pluviosidad registrada en esos años, reflejada tanto en valores absolutos (638,6 mm en 1985 y 518,7 mm en 1986) como en el patrón estacional de las precipitaciones (figura 3). Posiblemente se deba también a esa causa el menor éxito reproductor observado en 1986 respecto a 1985 (tabla 2) y los cambios en la fenología reproductiva, caracterizados por el retraso y acortamiento del ciclo reproductivo en 1986 (tabla 3).

En la colonia se observaron anidando Grajillas, Corvus monedula; Urracas, Pica pica, y Milanos Negros, Milvus migrans, especies que fueron observadas predando sobre huevos y/o pollos de las Espátulas y Ardeidas (tabla 4). En 1986 se observó un individuo marcado de Aguila Calzada, Hieraetus pennatus, procedente del Centro de Recuperación de Rapaces de la EBD, que durante casi un mes estuvo haciendo incursiones diarias a la colonia, observándosele capturar dos pollos y un adulto de Espátula y un pollo de Garceta, además de comer dos huevos de Garceta en un nido. El Aguila Calzada es una especie que anida habitualmente en el Parque, aunque nunca fue vista, a excepción de este individuo, acercarse a la colonia, por lo que difícilmente podría ser considerada como un predador de las especies que anidan en ella. Posiblemente el individuo observado presentaba un comportamiento anómalo, consecuencia de la cautividad

Figura 3. Precipitación mensual acumulada en Doñana durante los dos años de estudio. Los datos proceden del observatorio metereológico de la R.B.D.

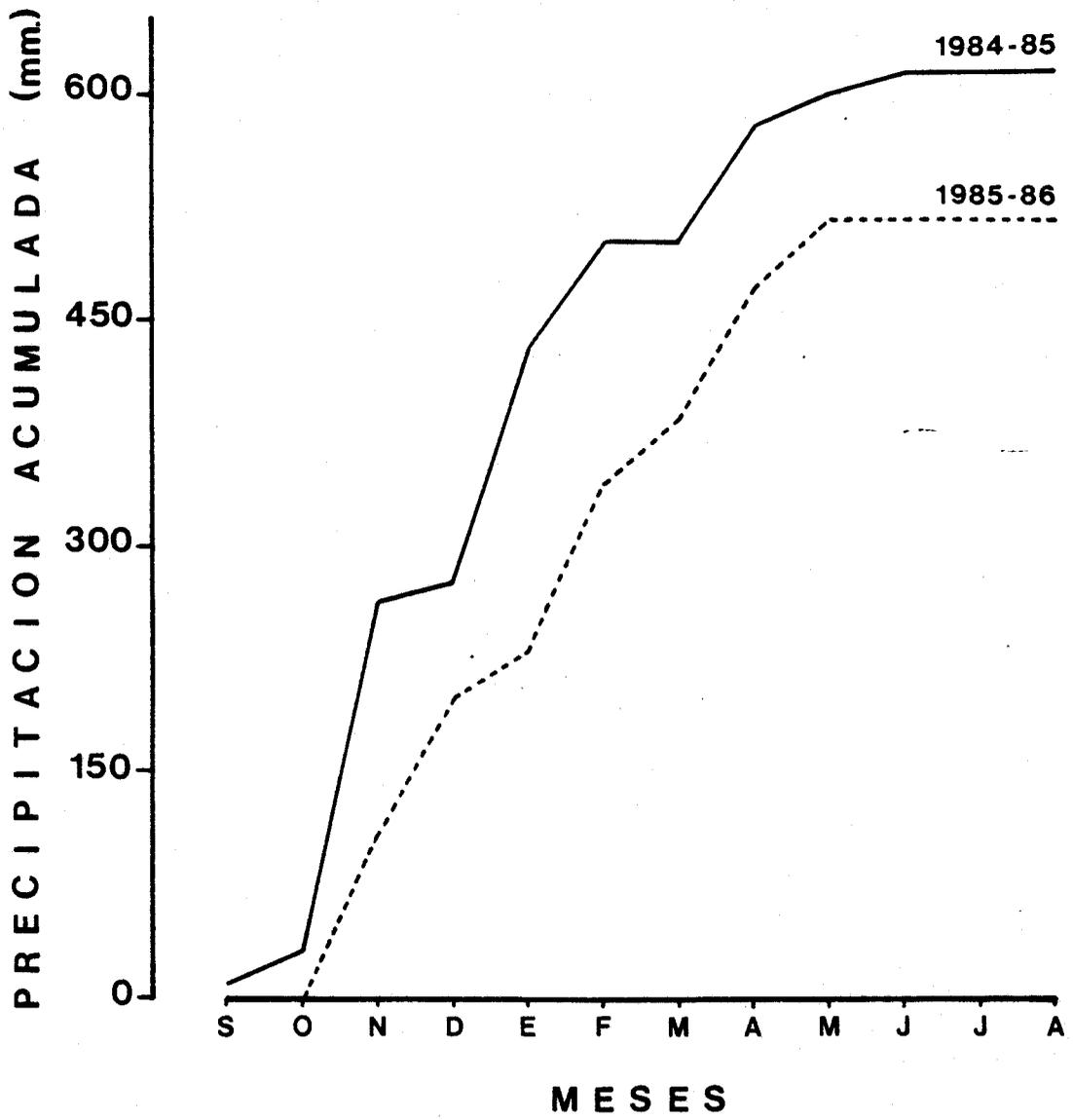


Tabla 1.- Evolución del número de parejas nidificantes en la Pajarera de Doñana.  
(Cuando se posee información de nidificación pero ésta no ha sido contabilizada se señala con +, al no nidificar alguna especie cierto año se indica con -).

ANO REFERENCIA	1952 (1)	1953 (2)	1954 (3)	1955 (3)	1956 (3)	1957-58 (4)	1959 (4)	1960 (5)	1961 (6)	1962 (7)	1963 (8)	1964 (8)	1975 (9)	1980 (10)	1984 (11)	1985 (12)	1986 (12)
Espátulas (P. leucorodia)	-	-	-	-	-	-	2	5	15	100	286	224	280	224	346	374	237
Garza Real (A. cinerea)	6	13	15	15	5	-	90	+	200	+	335	211	130	102	197	200	182
Garcilla Bueyera (B. ibis)	1200	2250	1700	2400	3200	+	+	+	+	+	2300	1900	1400	1216	531	596	220
Garceta (E. garceta)	6750	2060	1500	3000	3000	-	+	+	+	+	1400	1540	400	367	414	401	378
Garcilla cangrejera (A. ralloides)	-	61	60	85	70	-	+	+	+	+	45	11	2	2	-	-	-
Martinete (N. nycticorax)	225	550	350	700	340	-	+	+	+	+	17	1	15	44	32	38	22
Cigüeña común (C. ciconia)	25	26	12	12	10	+	+	+	16	+	22	18	1	-	-	1	1

Referencias: (1) Bernis y Valverde 1952. (2) Bernis y Valverde 1954. (3) Valverde 1956.  
(4) Valverde 1960. (5) Weickert 1960. (6) Bernis 1961. (7) Weickert 1963.  
(8) Vaucher 1967. (9) Kowalski 1975 "Diarios de Campo de la E.B.D. (10)  
García L. "Diarios de Campo de la E.B.D. (11) Aguilera E. Datos inéditos  
(12) Aguilera E.y Sañudo J. Datos inéditos.

Tabla 2.- Exito reproductor de la Espátula en la colonia de Doñana en los dos años de estudio. Entre paréntesis porcentajes.

Año	Nidos controlados	Nidos fracasados	Nidos con éxito	Nidos exitosos *			
				1 Pul.	2 Pul.	3 Pul.	4 Pul.
1985	64	8 (12,5)	56 (87,5)	9 (16,1)	22 (39,3)	20 (35,7)	5 (8,9)
1986	102	29 (28,4)	73 (71,6)	22 (30,1)	37 (50,7)	13 (17,8)	1 (1,4)

\* Los porcentajes se refieren al número de nidos con éxito.

Tabla 3.- Algunos datos sobre fenología reproductiva de la Espátula en la colonia de Doñana durante 1985 y 1986.

Observaciones	1985	1986
Inicio ocupación de nidos	8 Febrero	7 Marzo
Comienzo de la puesta	2 Marzo	20 Marzo
Máximo número de nidos ocupados	1 Mayo	8 Junio
Ultimos nidos ocupados	25 Agosto	24 Julio

a que estuvo sometido.

Junto a estos predadores aéreos, un número variable de Jabalíes, Sus scrofa, merodeaban frecuentemente por debajo de los alcornoques, capturando los pollos pequeños y volantones que caían a veces de los nidos (tabla 4).

Otros potenciales predadores de las especies nidificantes en la colonia, que no fueron observados directamente predaar sobre ellas pero fueron vistos alguna vez en ella son: Milano Real, Milvus milvus; Ratonero Común, Buteo buteo; Aguila Imperial, Aquila heliaca; Zorro, Vulpes vulpes; Lince, Linx pardina; y Meloncillo, Herpestes ichneumon.

Tabla 4.- Número de observaciones directas sobre predación de huevos (H) y pollos (P) en la colonia de Doñana. Datos combinados 1985-86.

Predadores	Garceta		Garcilla bueyera		Garcilla/Garceta		Garza real		Espátula		Total	
	H	P	H	P	H	P	H	P	H	P	H	P
Grajillas	5	0	3	0	0	0	0	0	0	0	8	0
Urraca	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	5	0
Milano negro	0	8	2	16	3	34	0	0	0	2	5	60
A. Calzada*	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2	2	3
Jabalí	0	6	0	1	0	3	0	1	0	1	0	12

\* Todos los casos realizados por el mismo individuo, procedente de cautividad (ver texto).

## REGISTRO Y ANALISIS DE DATOS

Las observaciones de comportamiento se hicieron desde dos casetas (1,8 m x 1 m x 1,8 m) colocadas sobre torres de 6,5 m y de 4,5 m de altura que se situaron a unos 60 m de los grupos de Espátulas que iban a ser controlados. Las torres y las casetas se montaron antes de que las aves iniciaran la construcción de los nidos, no comenzándose a entrar en las casetas hasta que el árbol más próximo a éstas había sido ocupado por las Espátulas.

Dos grupos de parejas fueron observados en las estaciones reproductivas de 1985 y 1986. En la figura 2 se muestra la localización de los dos observatorios y de los alcornoques ocupados por la colonia.

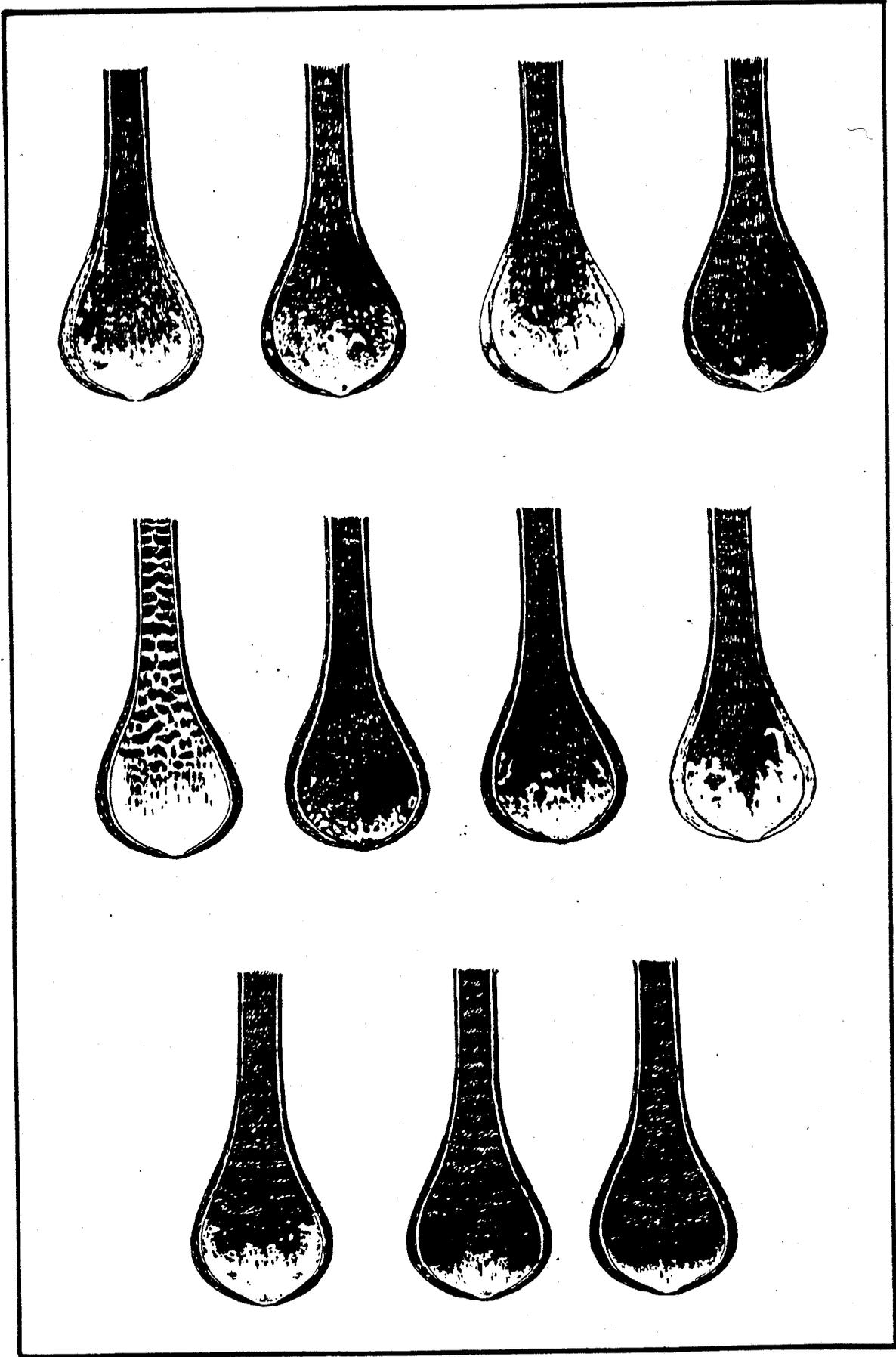
Las parejas de cada grupo ocupaban nidos contiguos situados todos en el mismo alcornoque y con buena visibilidad desde los observatorios. Las observaciones se hacían con la ayuda de prismáticos de 10 x 40 y con telescopio de 20-60 aumentos.

Los nidos fueron observados continuamente durante las horas de luz (12 a 15 horas) tres o cuatro días a la semana, generalmente desde que se formaba la pareja y ocupaba el sitio del nido hasta que los pollos tenían cinco o seis semanas de edad. Dos o tres días a

la semana se dedicaban a cuantificar sistemáticamente las diferentes actividades de comportamiento copulatorio y de inversión parental, el resto del tiempo se dedicaba a la descripción y, en algunos casos, la cuantificación de las señales comunicativas, así como al control de la fenología reproductiva y éxito reproductor de un número variable de parejas repartidas por toda la colonia. El éxito reproductor de una pareja fue medido como el número de pollos que alcanzaban la cuarta semana de vida, a partir de esa edad los pollos se desplazaban ya por las ramas próximas al nido, lo que dificultaba su asignación a las parejas controladas.

Los individuos de las parejas controladas pudieron ser reconocidos a partir de diferencias en características del plumaje, tales como la extensión del collar ocre del cuello, desarrollo de las plumas de la cresta o manchas en cualquier parte del cuerpo. Todas estas características podían cambiar con el tiempo, por lo que se hacía necesario revisarlas periódicamente en cada individuo. Hubo, en cambio, una característica individual que permaneció inmutable, al menos durante el tiempo que duraba una estación de cría: la mancha clara en el extremo del pico negro que las Espátulas presentan después de su segundo año de vida. La forma y extensión de esta mancha, que va del amarillo pálido al naranja brillante, nunca fueron iguales para dos individuos (figura 4), por lo que, en combinación con el color, resultó extremadamente útil para el reconocimiento de los individuos observados.

Figura 4. Diferentes diseños de la mancha terminal del pico de la Espátula. Los dibujos están tomados de especímenes pertenecientes a la colección de la E.B.D.

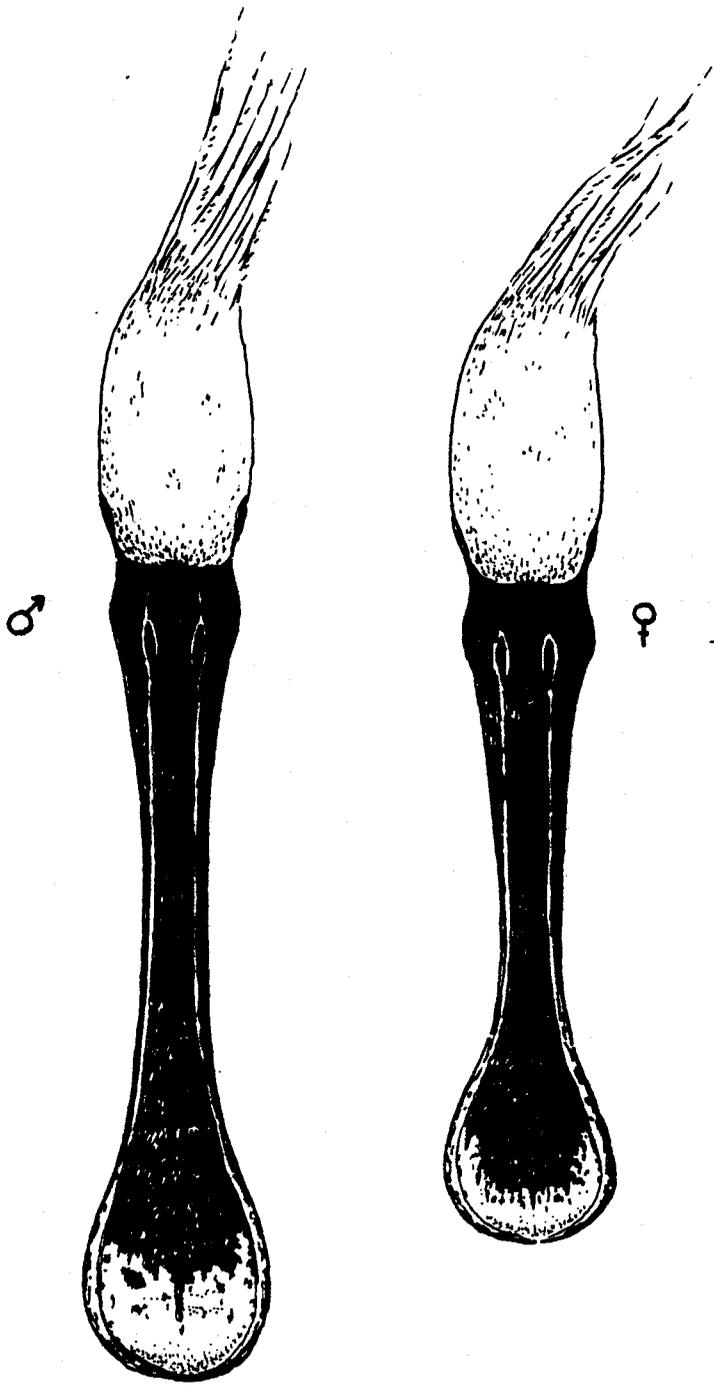


Una vez que se decidía incluir una pareja en nuestro grupo de estudio se dibujaba la mancha terminal del pico sobre unas plantillas previamente preparadas, anotando su color, así como las características del plumaje que podían ser usadas para una identificación rápida. Los sexos podían ser fácilmente determinados por el tamaño corporal, y especialmente por el tamaño del pico, ya que los machos son mayores que las hembras (figura 5), comprobándose siempre el sexo adjudicado por la posición durante las cópulas. El emplazamiento de los nidos se representaba sobre un dibujo esquemático del alcornoque, permitiendo así su rápida localización e identificación al inicio de los muestreos.

El ciclo reproductivo de cada pareja fue dividido en cuatro períodos: (1) prepuesta, desde el momento que se forma la pareja hasta el día antes del inicio de la puesta; (2) puesta, desde el día que ponen el primer huevo (día 0) hasta el día que ponen el último (día +6 para una puesta de cuatro huevos); (3) incubación, desde el día +7 hasta el día anterior a la eclosión del primer huevo; (4) pollos, desde el día que nace el primer pollo hasta el día que abandonan el nido.

Debido a la alta densidad de predadores en la colonia, decidimos no entrar en ella para controlar el contenido de los nidos, por lo tanto, no pudimos tomar datos precisos sobre tamaño y fecha de la puesta, hora a la que ponían los huevos o éxito de eclosión.

Figura 5. Dimorfismo sexual en el tamaño del pico de la Espátula.  
Escala 1:2



En la mayor parte de los nidos pertenecientes a las parejas controladas pudimos ver su contenido con la ayuda de un telescopio, sobre todo en los primeros días de la puesta, cuando aún consistían en una precaria plataforma de ramitas, pudiéndose en esos casos determinar con precisión la fecha de ésta. En los nidos que no pudimos determinar por observación directa la fecha de la puesta, ésta fue inferida a partir de la fecha de eclosión, restándole los 25 días que dura la incubación (DEMENTIEV y GLADKOV, 1951).

En este estudio consideramos fértiles a las hembras de Espátulas (de especial importancia en el capítulo IV) desde que las veíamos emparejadas por primera vez, ocupando ya el emplazamiento del nido, hasta el día que ponían el penúltimo huevo.

Este criterio es relativamente arbitrario puesto que no se dispone de ningún estudio que trate el tema en esta especie y ni tan siquiera en ninguna otra de Ciconiforme. En aves domésticas se ha demostrado que la fertilización de un huevo ocurre entre los 15 y 30 minutos siguientes a la ovulación, no obstante, el intervalo mínimo entre una cópula y la puesta de un huevo fértil es de 19,5 horas, produciéndose el máximo de fertilidad dos o tres días después de la inseminación (STURKIE y OPEL, 1976). El periodo fértil de las hembras de aves, definido como el máximo intervalo de tiempo transcurrido entre una cópula y la puesta de un huevo fértil, oscila entre siete días en la Tórtola Doméstica (Streptopelia sp., ZENONE et al. 1979) y probablemente 60 días en una especie de Petrel (Pterodroma macroptera, IMBER 1976). Si tenemos en cuenta que en las parejas de Espátulas por nosotros estudiadas el tiempo promedio

transcurrido entre la ocupación del sitio del nido y el inicio de la puesta fue de 6,7 días (N=9, se eliminaron dos casos extremos, uno con 19 días y otro con 3 días), queda este periodo dentro del rango conocido para los periodos fértiles de otros grupos de aves.

La descripción de las señales comunicativas está basada en observaciones tomados directamente en el campo, complementados con fotografías y unas 20 horas de grabación en vídeo del comportamiento reproductivo.

Para la toma de datos sobre Sistema de Emparejamiento e Inversión Parental se observaban simultáneamente 8 a 12 parejas, registrándose cada 15 minutos, mediante muestreos instantáneos (scann samples, ALTMANN 1974), la presencia o ausencia de cada individuo y en los casos en que estaban presentes la actividad en la que estaban ocupados en el momento del primer contacto visual. Para acortar la duración de cada muestreo, las actividades fueron clasificadas en categorías amplias, tales como incubación, de pie en el nido, acicalamiento, alimentando a los pollos, etc.. En los intervalos entre cada muestreo se anotaban todas las actividades de breve duración que ocurrían más esporádicamente, con independencia de que pudieran ser detectadas también en los muestreos instantáneos (por ejemplo, agresiones, cópulas, acarreo de materiales al nido, etc.).

En total, se obtuvieron y analizaron 36.086 registros instantáneos de comportamiento de 56 individuos (28 parejas). Según el estado reproductor de las parejas, estos registros se repartieron como sigue: 5.384 en prepuesta, 3.534 en puesta, 13.614 en

incubación y 13.554 atendiendo a los pollos.

Cuando observábamos un intento de cópula, se registraba la identidad de los individuos implicados, la hora en la que se producía y el resultado del intento. El resultado podía ser una de las siguientes categorías mutuamente excluyentes: (1) con éxito (el contacto cloacal parecía haberse producido), (2) interrumpido por el compañero de la hembra (en casos de intentos de cópulas extramaritales), (3) fracasado como resultado del comportamiento de la hembra (bien sea agrediendo al macho o no elevando la cola para que pueda producirse el contacto cloacal) y (4) fracasado por otras razones (macho resbala, aproximación de un Milano, etc.).

Cuando hablamos en este trabajo de intento de cópula extramarital nos referimos a cualquier intento de cópula que se producía entre un macho o una hembra emparejado y otro individuo que no era su pareja, para diferenciarlo de aquellos intentos que se producían entre individuos de una pareja, denominados aquí intentos de cópulas maritales. Considerábamos un intento de cópula extramarital cuando un macho se aproximaba hacia una hembra intentando montarla. En los intentos de cópulas maritales la monta iba generalmente precedida del comportamiento Frotar Dorso (ver descripción en capítulo 3). Ya que a veces este comportamiento podía finalizar sin que se produjera la monta, debido a veces a causas ajenas a la propia pareja (por ejemplo, aproximación de un Milano o de Garzas o congéneres), incluimos en el análisis de datos sólo aquellos intentos en los que el macho montaba a la hembra.

El término "paternidad" es empleado en este trabajo, según la definición que WERREN et al. (1.980) hacen de él: la proporción de zigotos en una puesta que fueron fertilizados por el macho que le dedica cuidado parental.

Cuatro aspectos de la inversión parental fueron considerados en este trabajo: construcción del nido, atención al nido, incubación y alimentación a los pollos.

En la construcción del nido le damos especial énfasis al transporte de materiales, puesto que esta actividad es la más costosa en términos energéticos. Cada vez que veíamos un transporte de material se registraba la identidad del individuo, hora y, cuando era posible, procedencia y distancia al nido del sitio donde recogían el material. En el análisis de datos los transportes fueron asignados, según la fecha y la identidad de la pareja, a uno de los cuatro estados reproductivos considerados.

El tiempo de atención al nido fue medido en cada individuo como el porcentaje de muestreos instantáneos en los que estaba presente en el nido. La presencia en el nido fue considerada tanto si el ave estaba posado en él o en sus inmediaciones como si estaba colectando materiales en las proximidades del alcornoque donde se ubicaba el nido.

Al igual que para la atención al nido, el tiempo que cada individuo dedica a la incubación (o al cubrimiento de los pollos) fue medido como el porcentaje del número total de muestreos instantáneos que un individuo estaba implicado en esa actividad.

La alimentación a los pollos se midió como el número de veces que un individuo ceba a los pollos. Cada vez que observábamos algún individuo alimentar a los pollos se registraba la hora a la que ocurría y la identidad del individuo. Cuando los pollos eran pequeños podían ser alimentados periódicamente por un adulto durante cuatro o cinco horas, sin que este individuo se ausentara del nido para buscar alimento. Estos casos fueron considerados como una sola ceba y la hora registrada en el análisis la correspondiente a la primera vez que lo veíamos alimentar.

Como la eclosión es asincrónica, las categorías de edades de los pollos fueron establecidas en relación con la fecha de nacimiento del primer pollo en la nidada, así, cuando decimos, por ejemplo, que los pollos de determinado nido estaban en su tercera semana de edad nos estamos refiriendo a que el primer pollo que nació tenía esa edad, aunque sus hermanos podían ser más jóvenes.

Para el análisis estadístico de los datos hemos empleado preferentemente tests no paramétricos puesto que los datos de comportamiento frecuentemente no reúnen los requisitos requeridos por los tests paramétricos. Para la elección de estos tests hemos seguido los criterios establecidos en SIEGEL (1959).

En los casos que hemos creído oportuno la aplicación de un test paramétrico, porque éste aportara más información que su equivalente no paramétrico (por ejemplo, ANOVA respecto al test de Kruskal-Wallis), los datos fueron transformados antes de aplicar el test (transformación arcoseno para porcentajes o transformación

logarítmica para tasas o frecuencias; SOKAL y ROHLF 1979).

Con cierta frecuencia hemos aplicado el análisis de varianza (ANOVA) para examinar la influencia de una o dos variables sobre cierta actividad (por ejemplo, sexo y/o estado reproductivo sobre tiempo de atención al nido). En estos casos hemos empleado el programa P7D del paquete estadístico BMDP (DIXON 1973). Entre las salidas de este programa están el test de Levene para examinar si las varianzas de los grupos son iguales y las transformaciones de Welch y de Brown-Forsythe aplicadas a la F cuando los datos no reúnen esa condición. Hemos empleado la transformación de Welch, cuando las varianzas no eran iguales, y la probabilidad asociada a ella, especificándose estos casos en el texto (F(Welch)).

### **III. PAUTAS DE COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO**

## INTRODUCCION

En las siguientes páginas se tratarán las señales sociales de la Espátula que tienen lugar en la colonia durante el período de la reproducción.

Se trata por separado cada señal, siguiendo un esquema similar al de MOCK 1976 y RODGERS 1980, con el siguiente formato: nombre, descripción, variaciones y discusión. Para la denominación de las señales se ha tratado de seguir la terminología al uso en Ciconiformes (PALMER 1962, MEYERRIECKS 1960, MOCK 1976, KAHL 1983), adaptándola al castellano. Cuando no se ha encontrado en la bibliografía consultada una señal similar a la observada durante este estudio, se le ha dado un nombre intentado que haga referencia a la característica más destacable de su ejecución. Más raramente, el nombre puede hacer referencia al contexto donde se produce la señal. En el apartado descripción se ofrece la forma que adopta la señal en su ejecución más típica. En variaciones se hace referencia a las diferentes formas que puede tomar la señal durante su ejecución. En el apartado de discusión se describen los contextos en los que se produce la señal, sexo que la ejecuta, señales asociadas, homologías con las señales descritas en otras especies de Threskiornithidae y mensaje de la señal (SMITH 1969) derivado a partir del contexto en que se produce.

## RESULTADOS

### SACUDIRSE

#### Descripción (figura 6) :

El cuerpo del ave se mantiene en posición horizontal con las patas ligeramente flexionadas, el cuello arqueado y el pico entreabierto apuntando ligeramente hacia abajo. La cresta y la cola están desplegadas. En esta posición, separando las alas entreabiertas del cuerpo, las bate alternativamente con gran intensidad, produciendo, al frotar las plumas con estos movimientos, un ruido audible a gran distancia.

#### Variaciones:

Esta señal es una de las más estereotipadas en su ejecución. Las variaciones que hemos notado se refieren a la posición de la cabeza al inicio de la señal, más o menos baja respecto al eje horizontal del cuerpo, a la posición de éste, que a veces puede estar ligeramente inclinado hacia delante y abajo, y a la dirección del pico, que en ocasiones puede apuntar ligeramente hacia arriba.

### Discusión:

Lo realizan las hembras con frecuencia durante la fase de formación de la pareja, cuando aún no han sido aceptadas definitivamente por los machos. En estas circunstancias, al ejecutarlo la hembra contagia inmediatamente al macho, inhibiendo así la agresión de éste al menos durante unos minutos.

También lo suelen ejecutar el macho y la hembra casi al unísono en parejas ya establecidas después que se ha producido una agresión hacia un intruso en el nido. En ocasiones puede ser ejecutado espontáneamente por los dos miembros de la pareja sin que, al parecer, existan causas que lo desencadenen.

Casi invariablemente va seguido del comportamiento Acicalarse Ala.

Este comportamiento es homólogo al "Display Shake", descrito por KAHL (1983) en la Espátula Africana (Platalea alba) y ocurre en los mismos contextos citados para esa especie. Sin embargo, es ejecutado por nuestra Espátula de forma diferente a aquélla. Así, mientras que la Espátula Africana se mantiene en posición casi erecta al ejecutarlo, la Espátula se mantiene con el cuerpo casi horizontal. Se ha observado también realizado por las hembras del Ibis Escarlata (Eudocimus ruber) al aproximarse al macho durante la formación de pareja. En esta especie, el cuerpo y el cuello se mantienen horizontales al ejecutarlo (Sacudirse plumaje, RAMO y BUSTO 1985). Una señal similar a ésta en la forma (Ruffle Display) ha sido descrita en la Zamurita (Phimosus infuscatus), por LUTHIN

(1983). En esta especie forma parte de las señales de ostentación del macho, durante la formación de la pareja, y es ejecutada también por éstos en situaciones de conflicto durante la petición de cópula.

Sacudirse parece tener al menos dos significados en la vida social de la Espátula. Por una parte puede funcionar como inhibidor de la agresión del macho hacia la hembra durante el período de la formación de pareja, aprovechándose la hembra en estas ocasiones de su carácter altamente contagioso para frenar la agresión del macho. Por otro lado, es también ejecutado por los dos miembros de la pareja tras un episodio agresivo hacia terceros, puede significar una vuelta a la "normalidad" después de situaciones de gran tensión. En este último contexto y en el señalado al ser ejecutado espontáneamente por los dos miembros de la pareja al unísono, podría caber dentro del grupo de actos exclusivos de la pareja.

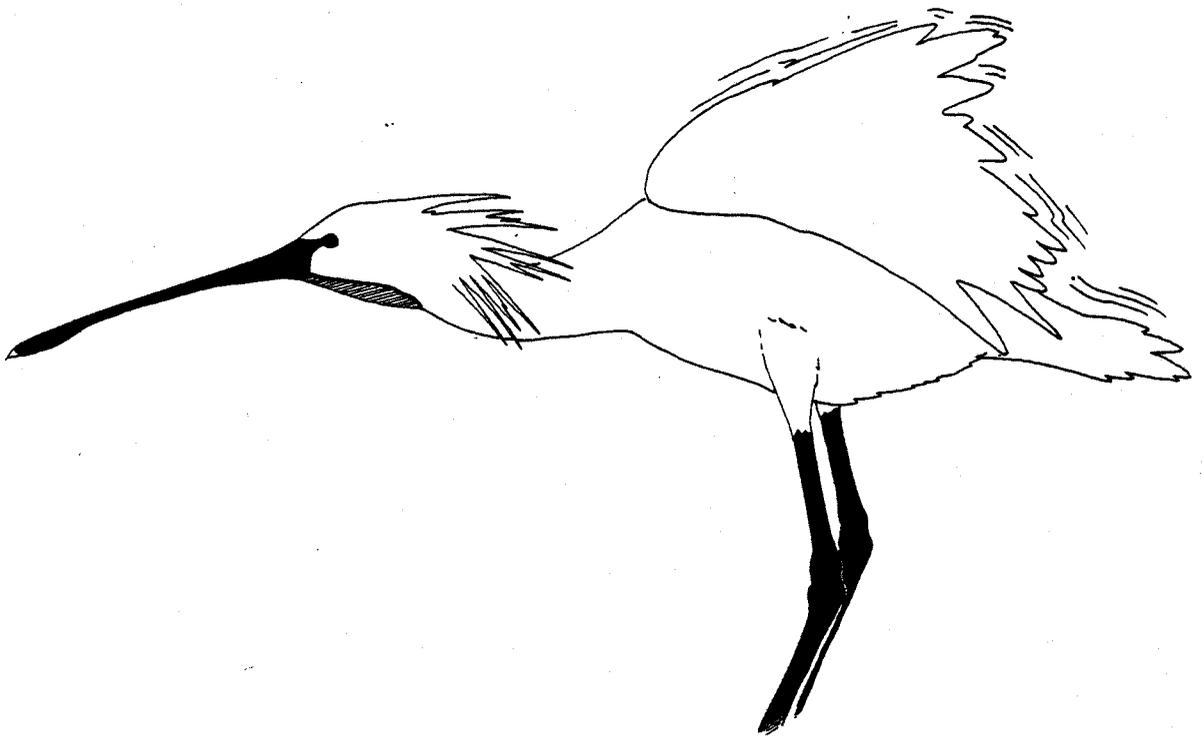


Figura 6. SACUDIRSE

## ACICALARSE ALA.

### Descripción (figura 7) :

El ave, con el tronco formando un ángulo de 45 grados con la horizontal, separa ligeramente del cuerpo una de las alas, manteniéndola plegada, y se pasa varias veces el pico entreabierto por el borde del álula y de las primarias. Generalmente mantienen las plumas de la cresta desplegadas mientras ejecutan la señal. La ejecución completa de la señal no llega a durar más de cinco segundos.

### Variaciones:

Esta pauta presenta algunas variaciones en la ejecución, refiriéndose principalmente al número de veces que pasa el pico por el ala, entre una y cuatro veces, a la parte del ala por donde pasa el pico, que puede ser desde el hombro al extremo del ala, pasándolo por todo el borde o, con más frecuencia, empezar desde la mitad del ala para finalizar el movimiento en los extremos de las primarias. A veces, en vez de pasar el pico por el borde del ala, lo pasa por la cara inferior de las primarias y secundarias.

### Discusión:

Este comportamiento lo realiza el ave inmediatamente después de haber ejecutado Sacudirse y, por tanto, surge en todas aquellas circunstancias que apuntábamos para esa señal.

De otro lado, puede formar parte también del comportamiento postcopulatorio. En 43 casos en que registramos el comportamiento siguiente a la cópula, el macho realizó Acicalarse Ala en ocho ocasiones (18,6%), siete de ellas precedido por Abrir Pico y una inmediatamente después de desmontarse de la hembra. Esta, a su vez, lo ejecutó 28 veces (65,1%), 27 precedido por Abrir Pico, y una al bajarse el macho.

Al igual que Sacudirse, el presente comportamiento tiene una clara raíz en las actividades normales del aseo y, sin duda, es una ritualización de una parte de éste. Como apunta KAHL (1983), al describir un comportamiento homólogo a éste (Preen Display) en la Espátula Africana, no parece tener ningún significado funcional en la limpieza del plumaje, pues no llega a cerrar el pico sobre las plumas que toca.

Esta señal no ha sido citada para ningún Ibis, al menos ejecutada en la forma descrita, sin embargo, LUTHIN (1983) describe el acicalamiento del ala como parte del acicalamiento ritualizado de los machos de Zamurita. En esta especie, el pico lo pasan por los extremos de las primarias con la cabeza situada por encima de la espalda. Un comportamiento igual en la forma a Acicalarse Ala se presenta en varias especies de garzas, asociado principalmente al comportamiento de exhibición de los machos aún no emparejados (Wing Touch, BLAKER 1969; Lissage des Plumes, VOISIN 1970; Wing Preen, MOCK 1976, 1978).

Una característica de este display que lo diferencia claramente del aseo es que durante su ejecución los animales mantienen las plumas del cuerpo muy apretadas mientras que cuando el animal se acicala las mantiene entreabiertas.

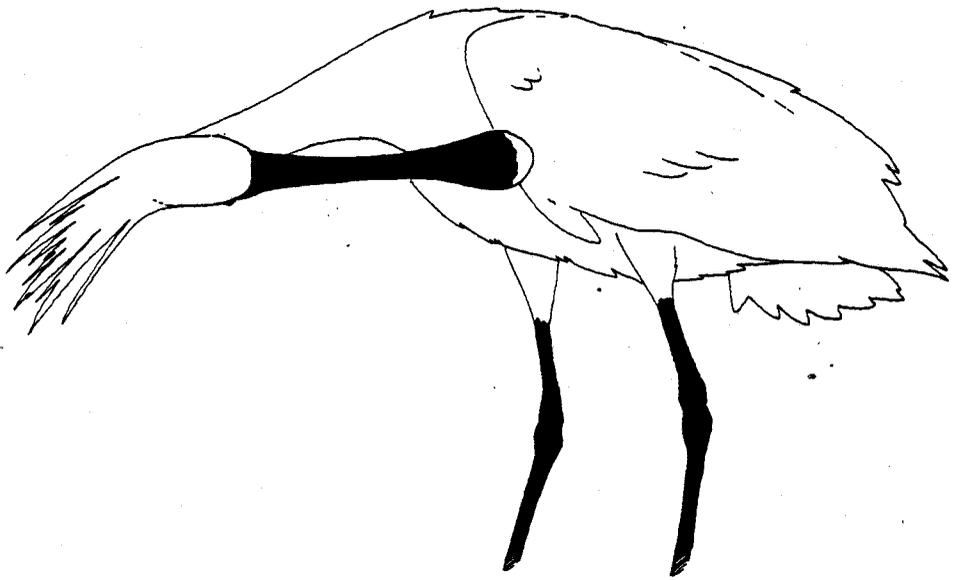


Figura 7. ACICALARSE ALA

## SACUDIR CABEZA.

### Descripción (figura 8) :

El ave, con el cuello replegado y el pico cerrado y mantenido en posición vertical, apuntando hacia abajo, sacude varias veces la cabeza a izquierda y derecha del eje central del cuerpo, describiendo con el extremo del pico un arco de unos 70 grados.

### Variaciones:

Casi todos los componentes de este comportamiento pueden variar. La cabeza puede mantenerse a ras de los hombros o el ejecutante puede bajarla al tiempo que realiza la pauta. Si la pareja se encuentra algo distanciada y si va precedido por Tocar Pico, el ave lo realiza con el cuello extendido en la dirección de la cabeza de su compañero, siendo entonces la sacudida de la cabeza muy ligera y el arco descrito muy pequeño.

### Discusión:

Lo suelen ejecutar tanto el macho como la hembra cuando coinciden los dos en el sitio del nido. Frecuentemente lo inicia la hembra y es respondido de la misma forma por el macho.

Es quizá la pauta de comportamiento que ejecutan con mayor frecuencia los dos miembros de una pareja en el período de prepuerta y, al ser ejecutado por un macho al aproximarse una hembra durante la formación de pareja, puede ser una evidencia de su aceptación, al menos momentánea.

En cuatro ocasiones hemos observado este acto realizado por hembras al mismo tiempo que dirigían una amenaza a un macho extraño, y en dos ocasiones cuando la amenaza iba dirigida hacia un Milano Negro (Milvus migrans).

En la literatura sobre comportamiento de Ibises no hemos encontrado ningún display similar a éste, en cambio se ha descrito un comportamiento idéntico en la Espátula Africana (Head Shaking, Kahl 1983).

En su contexto más habitual podría ser incluido en el grupo de comportamientos que refuerzan los vínculos de la pareja.

En las ocasiones en que se observó este acto como componente de la amenaza (no descrito para "Head Shaking"), fue siempre ejecutado por hembras solas en los nidos. Cuando los receptores de la amenaza eran otras Espátulas, éstas fueron siempre machos vecinos ejecutando el Vaivén de Cabeza mirando hacia ella. En dos de estas ocasiones el macho saltó sobre la hembra y copuló con ella. En los otros dos casos, el compañero de la hembra, que se encontraba próximo al nido, acudió rápidamente junto a ella interrumpiendo con su presencia los movimientos del otro macho. En estas circunstancias, el empleo de una pauta típicamente amistosa como componente de una agresiva, presenta un significado ambiguo. Por una parte, la hembra podría estar intentando atraer al nido a su pareja, siendo quizá también este el caso cuando el receptor de la pauta era un Milano y, por otra parte, podría expresar una situación conflictiva entre rechazo y aceptación al otro macho.

Los movimientos que componen esta pauta recuerdan en cierta medida a aquellos que realizan las Espátulas durante la construcción del nido al intentar encajar ramitas, aunque a diferencia de esta actividad el ave no mantiene ninguna rama en el pico, siendo además el ángulo descrito más amplio. Probablemente proceda de la ritualización de estos movimientos.

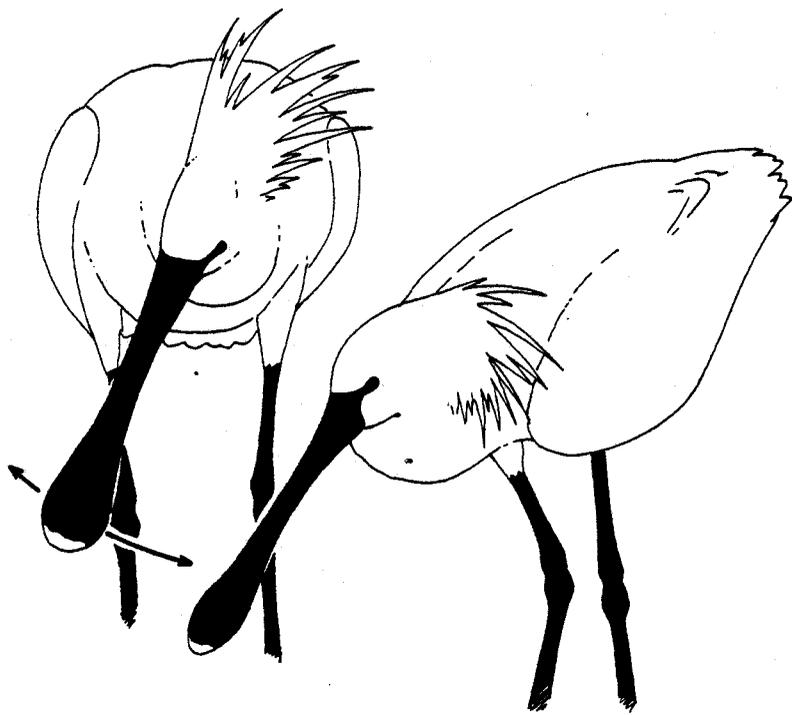


Figura 8. SACUDIR CABEZA

## SALUTACION

Descripción (figura 9) :

El ave abre el pico, apuntándolo ligeramente hacia arriba; despliega la cresta e hincha el saco gular, emitiendo una llamada monosilábica múltiple (gaag-gaag-gaag.....) repetida de 8 a 15 veces. Al mismo tiempo separa ligeramente las alas del cuerpo, entreabriéndolas y subiendo y bajando sus extremos y la cola desplegada al mismo ritmo que emite la llamada. Lentamente va bajando la cabeza hasta llegar en ocasiones a tocar con el pico los palitos del nido.

Variaciones:

Este comportamiento puede realizarse tanto de pie en el nido como echado, en el caso de que el ave esté incubando o cubriendo a los pollos al llegar su pareja. En este último caso el ave puede levantarse lentamente al tiempo que lo realiza o bien puede permanecer echada en el nido, volviendo otra vez a adoptar la postura normal de incubación.

Discusión:

Se ha observado siempre en las mismas circunstancias: realizado por el individuo que está en el nido al llegar su pareja después de una ausencia larga. Con alguna frecuencia a este comportamiento puede seguirle Sacudir Ramitas y, en ocasiones, puede sucederle la serie Sacudirse-Acicalarse Ala.

Este comportamiento es muy similar en la forma al "Greeting" de la Espátula Africana (KAHL 1983) y, sin duda, es homólogo de éste, sin embargo este autor no menciona los movimientos de bajar y subir la cola y los extremos de las alas. Las Espátulas Rosadas, (Ajaia ajaja), reciben también a su pareja en los relevos durante la incubación con una llamada emitida con el pico abierto (ALLEN 1942, fig. 29, p. 87).

El comportamiento de saludo de los Ibises, realizado durante los relevos en la incubación, tiene en común con el de las Espátulas el ir acompañado de un sonido y el apuntar también el pico abierto hacia arriba (LUTHIN 1983, URBAN 1974, CRAMP y SIMMONS 1977).

La Salutación tiene un claro significado amistoso, al realizarse siempre entre los dos miembros de la pareja. No obstante incluye elementos que intervienen también en la amenaza (desplegar cresta y abrir el pico), lo que parece indicar una reacción primaria agresiva, provocada por la llegada al nido de un congénere. Estos componentes parecen ser contrarrestados por los movimientos estereotipados de las alas y la cola y por la llamada característica que emite conjuntamente en la señal.

En algunas ocasiones, cuando lo realiza una espátula que estaba incubando o cubriendo los pollos dormida al posarse su pareja en el nido, sin que por tanto haya podido ser vista al llegar, puede apreciarse con claridad la transición de este componente agresivo primario a la forma completa de la señal: la primera reacción del ave incubante es desplegar la cresta y dirigirle el pico abierto al

recién llegado, pasando rápidamente, al reconocer a su pareja, a reorientar el pico y ejecutar el resto de los componentes de la señal.

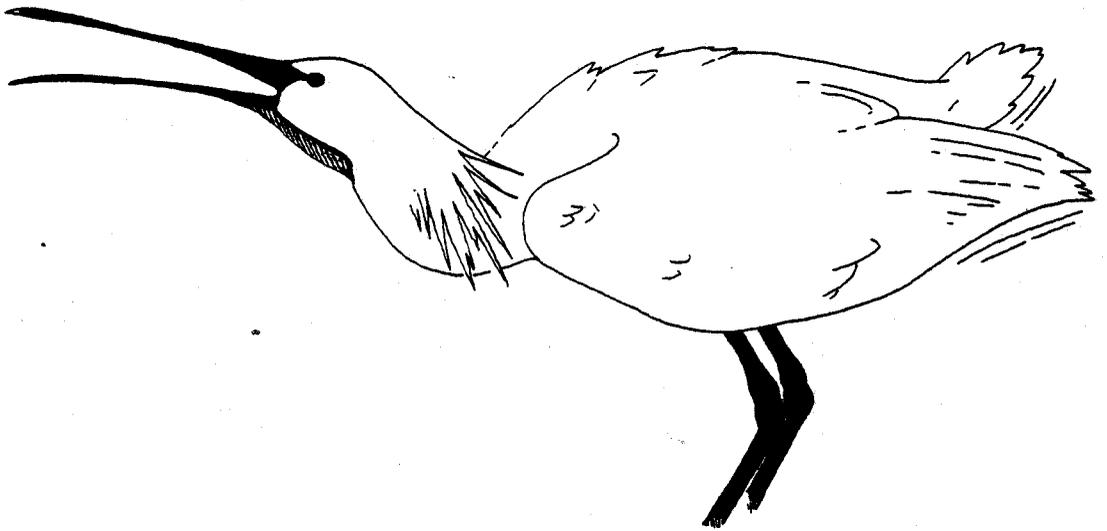


Figura 9. SALUTACION

## FROTAR DORSO

### Descripción (figura 10) :

El macho, posado paralelo a la hembra en el nido, le pasa el cuello por encima de la espalda frotándole con la mandíbula inferior el ala del lado opuesto y la parte anterior de la espalda.

### Variaciones:

Los movimientos de frotación del macho se hacen generalmente de arriba a abajo, aunque en ocasiones pueden hacerlos de lado a lado o describiendo una trayectoria oblicua. La duración de esta pauta es muy variable, dependiendo de la receptividad de la hembra, estando comprendida en un rango que va de menos de un minuto a más de 10.

### Discusión:

Se realiza siempre precediendo a la cópula en parejas ya establecidas. Si la hembra no es receptiva da algunos pasos por el nido, ocupándose en la construcción o reparación de éste, evitando así que el macho la monte. En estos casos el macho insiste durante algún tiempo en la ejecución de la pauta, intentando siempre mantenerse paralelo a la hembra. Cuando la hembra es receptiva, permanece inmóvil con el cuello recogido, pasando entonces el macho a montarla.

Frotar Dorso presenta un inequívoco mensaje de petición de cópula del macho a la hembra.

En su estudio sobre la Espátula Africana KAHL no describe este display como tal, aunque menciona que antes que el macho monte a la hembra le toca con el pico la espalda y los hombros y pone el pico vertical apuntando hacia abajo sobre el lado más alejado de ella, como alcanzando palos del nido.

En los Ibises para los que han sido descrito el comportamiento anterior a la cópula, éste consiste en mantener el macho su cabeza sobre el cuello de la hembra, seguido por el display Sacudir Ramas, que realizan simultáneamente los dos miembros de la pareja (Zamurita, LUTHIN 1983, Ibis Escarlata, RAMO y BUSTO 1985) y seguido -(solo en el caso de Zamurita) por un balanceo de la cabeza hacia delante y atrás, por parte del macho, golpeando con su pico al de la hembra. En el Ibis Calvo (Geronticus eremita), el macho acicala la cabeza y otras partes del cuerpo de la hembra antes de montarla (CRAMP y SIMMONS 1977).



Figura 10. FROTAR DORSO

## COPULA (figura 11).

Inmediatamente después de haber ejecutado el comportamiento Frotar Dorso a su pareja, si ésta se muestra receptiva, el macho da uno o dos pasos hacia atrás y apoya una pata sobre la espalda de la hembra. Esta, a su vez, flexiona las patas, agachándose ligeramente y separando los codos del cuerpo. Inmediatamente que el macho logra subirse sobre la hembra y, a veces sin que aún haya apoyado las dos patas, la agarra por el pico a la mitad de éste y lo sacude sobre el de ella, batiendo las alas para mantener el equilibrio. La hembra eleva y gira ligeramente la cola al tiempo que el macho baja lateralmente la parte posterior del cuerpo hasta producirse el contacto cloacal.

La duración media de las cópulas, desde que el macho posa su pie en la espalda de la hembra hasta que se baja de ella, fue de 9,7 segundos (DT=2,3; Rango=6,5-15,4; n=18)

Las cópulas promiscuas que hemos observado no se diferencian en nada de las cópulas en la pareja, aunque en ningún caso van precedidas del comportamiento Frotar Dorso, saltando el macho directamente sobre la hembra.

Un componente peculiar que ocurre durante la cópula de las Espátulas es la sujeción por parte del macho del pico de la hembra y la sacudida de su pico sobre el de ella. No conocemos de ninguna otra familia de aves donde ocurra este comportamiento acompañando a la cópula, aunque parece estar muy extendido entre la familia de las Espátulas e Ibises. Así, el agarrar y sacudir el pico ha sido

descrito en la Espátula Rosada (ALLEN 1942), en la Espátula Africana (KAHL 1983), en el Ibis Calvo, (CRAMP y SIMMONS 1977); en el Ibis Sagrado, Threskiornis aethiops, (URBAN 1974), en la Zamurita, (LUTHIN 1983) y en el Corocoró de Monte, Mesembrinibis cayennensis, (LUTHIN 1983). En cambio, parece que no se produce en el Ibis Blanco, Eudocimus albus, (PALMER 1962) ni en su próximo pariente el Ibis Escarlata, (RAMO y BUSTO 1985). En esta última especie es la hembra la que a veces agarra el pico del macho y lo sacude al final de la cópula.

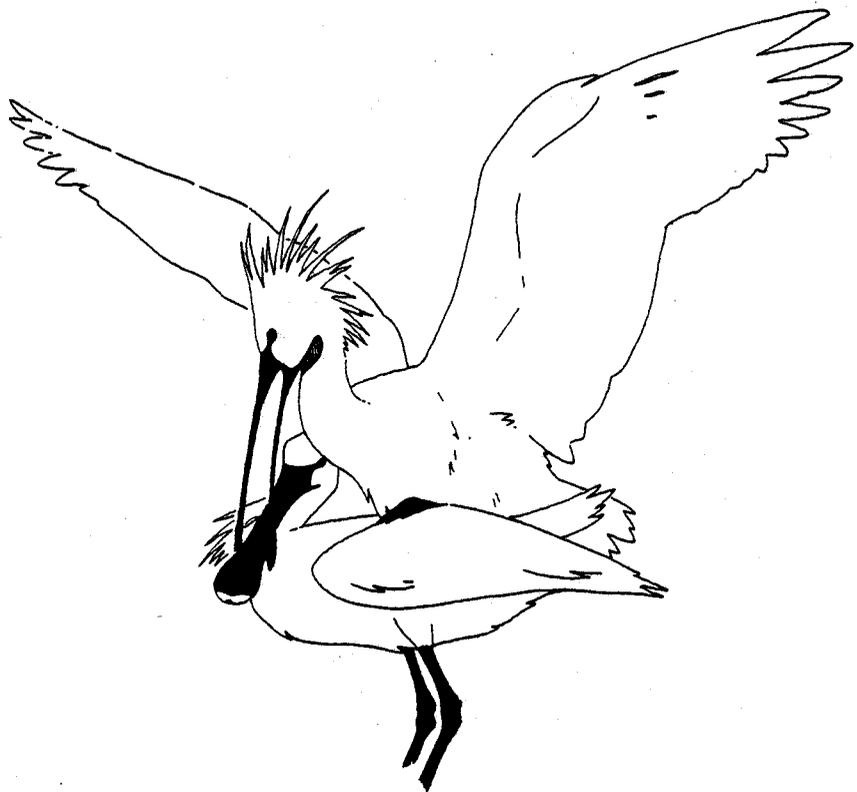


Figura 11. COPULA

## ABRIR PICO

### Descripción (figura 12) :

El ave, con la cresta desplegada, abre ampliamente el pico y lo apunta hacia el frente y ligeramente hacia abajo, manteniéndose por unos instantes en esa posición.

### Variaciones:

Cuando es ejecutado por el macho inmediatamente después de la cópula, y sin que aún haya descendido de la hembra, lo suele ejecutar con las alas abiertas para mantener el equilibrio.

### Discusión:

Esta pauta ocurre inmediatamente después de la cópula. De 43 cópulas en las que registramos el comportamiento postcopulatorio, en 24 (55,8%) el macho ejecutó este display, mientras que la hembra lo realizó en 40 (93%) ocasiones.

Esta señal, que no ha sido descrita con anterioridad en las Espátulas, presenta los dos componentes típicos de la amenaza: cresta desplegada y pico abierto, aunque a diferencia de esta última el pico nunca apunta al otro individuo. Los dos componentes citados son también comunes a la Salutación y en cierto modo podría ser considerado una Salutación incompleta, ya que en ningún caso se observaron los movimientos de alas y cola descritos para ese comportamiento. Es también muy similar a Posarse, diferenciándose de éste en que el ave no mantiene el cuello recto y las alas

habitualmente no están extendidas.

Probablemente este acto va acompañado por una llamada, aunque no podemos asegurarlo con certeza debido a la distancia desde la que se realizaban las observaciones.

Para los Ibis hemos hallado descripción de comportamiento ritualizado sucediéndole a la cópula en muy pocas especies. En el Ibis Calvo, después de que el macho baja de la hembra, los dos miembros de la pareja pueden adoptar una postura erecta, con las cabezas extendidas y los picos mantenidos en posición vertical (Triumph Ceremony). Este ritual es realizado más a menudo sólo por el macho (OLIVER et al. 1979). En la Zamurita, alrededor de la mitad de las cópulas durante la fase de prepuesta fueron seguidas por algún tipo de comportamiento ritualizado por uno o por ambos individuos. Estos fueron Sacudir Cola (solo la hembra), Sacudirse, por uno o ambos individuos, y Acicalarse (LUTHIN 1983). Para el Ibis Sagrado y el Ibis Blanco sólo ha sido descrito Acicalamiento después de la cópula (URBAN 1974, PALMER 1962, respectivamente), aunque no se especifica si el acto es ya una señal ritualizada o bien es todavía funcional.



Figura 12. ABRIR PICO

## POSARSE

### Descripción (figura 13) :

El ave al posarse lo hace con la cresta desplegada, el pico abierto, el cuello extendido hacia abajo en un ángulo de 45 grados con la horizontal y las alas desplegadas hacia arriba. Se mantiene durante unos segundos en esta posición al tiempo que emite un grito grave y largo (graaaaag).

### Variaciones:

Este comportamiento es muy poco variable en la forma y en el tiempo de ejecución, el único componente que varía a veces es el ángulo de inclinación del cuello, aunque siempre se mantiene por debajo de la horizontal.

### Discusión:

Suele ser realizado con frecuencia por el macho tras haber sido relevado en las tareas del nido por su pareja. En estas ocasiones el macho suele posarse en una rama próxima, haciéndolo de la forma descrita. Ha sido visto también realizado tanto por el macho como por la hembra al posarse en el nido donde estaba ya su pareja. En estos casos es respondido por una Salutación por el otro miembro. También lo hemos visto ejecutado por las hembras al posarse junto a los machos al inicio de la formación de las parejas.

Según todos los contextos donde ocurre este comportamiento, parece siempre presentar el mismo mensaje: una exhibición de la propiedad del territorio.

El único Threskiornítido que ha sido citado realizando un comportamiento similar a éste (Postura de Posarse, RAMO y BUSTO 1985) es el Ibis Escarlata. En esta especie es ejecutado por el ave saliente de un relevo durante la incubación al posarse en una rama próxima al nido.

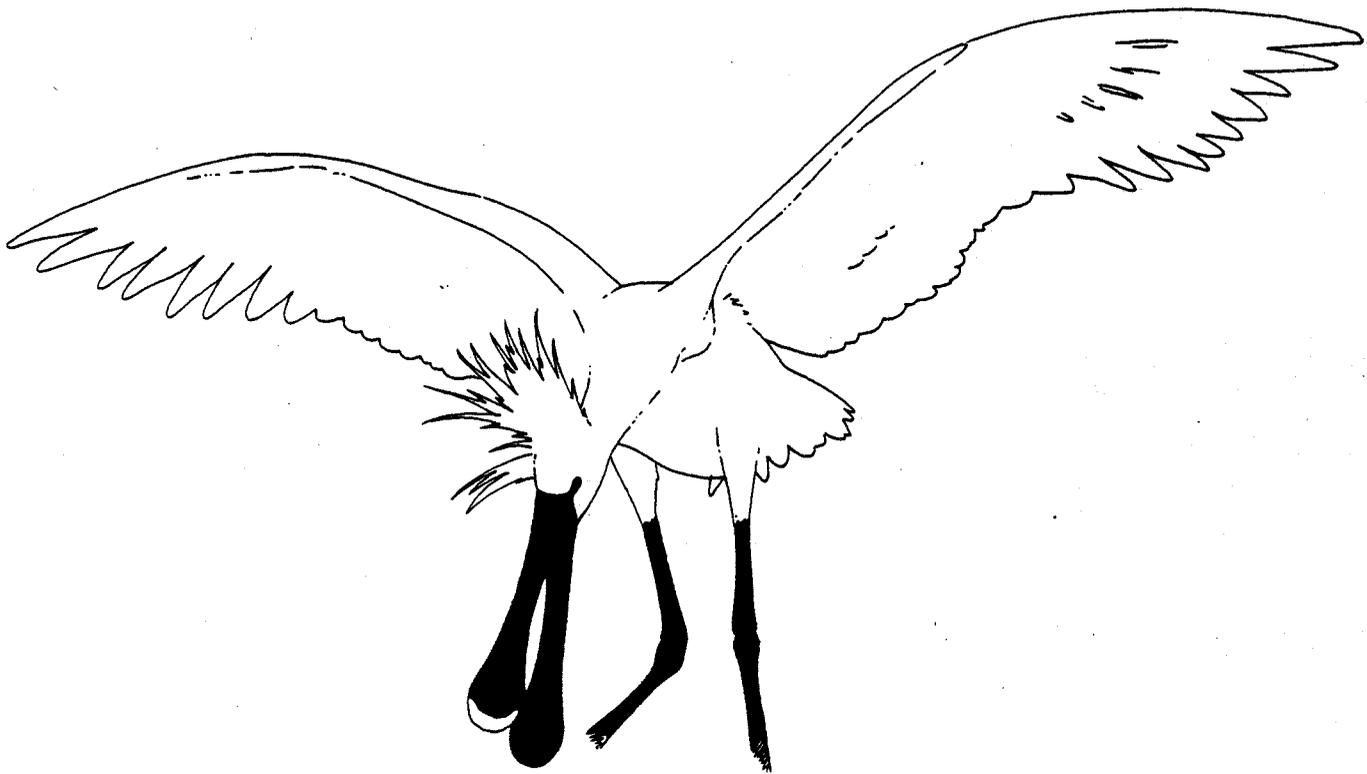


Figura 13. POSARSE

## SACUDIR RAMITAS

### Descripción (figura 14) :

El ave sujeta con el pico un palito encajado en el nido o una rama adyacente a éste y sin intentar arrancarla da tres o cuatro sacudidas rápidas con la cabeza.

### Variaciones:

Apenas ocurren variaciones en esta pauta de comportamiento. Los animales generalmente lo ejecutan sujetando material del nido, por lo que la cabeza se mantiene más baja que el eje horizontal del cuerpo, también pueden sujetar una ramita más alta que el nido, variando entonces la posición de la cabeza.

### Discusión:

Ocurre frecuentemente justo después de ejecutar la Salutación y, en algunos casos, después de haber ejecutado Sacudir Cabeza.

Es una señal muy similar en la forma al "Stick Shaking" descrito por KAHL (1983) en la Espátula Africana. A diferencia de éste no suele ser ejecutado simultáneamente por los dos miembros de la pareja y casi siempre lo hemos visto precedido de la señal de Salutación en vez de por Sacudir Cabeza, más frecuente en esa especie.

Sacudir Ramitas es un comportamiento ritualizado que ha sido descrito para la mayoría de las especies de Ibises y de Espátulas. Dependiendo de las especies puede ser empleado en distintos contextos y, a menudo, una misma especie puede emplearlo en situaciones bien diferentes. Los contextos en los que ha sido citado son los siguientes: en la formación de pareja, formando parte de los comportamientos de ostentación del macho (Ibis Blanco e Ibis Escarlata, PALMER 1962 y RAMO y BUSTO 1985, respectivamente) o bien, empleado por la hembra al aproximarse al macho (Zamurita, LUTHIN 1983; Ibis Blanco, PALMER 1962; e Ibis Escarlata, RAMO y BUSTO 1985). Puede ser ejecutado también por ambos miembros de una pareja tras producirse situaciones de conflicto con terceros (Zamurita e Ibis Calvo, LUTHIN 1983, OLIVER et al. 1979, respectivamente) o espontáneamente por uno o por los dos miembros, sobre todo en la fase de prepuesta (Corocoro de Monte, LUTHIN 1983; y Espátula Africana, KAHL 1983). Por último, puede formar parte del comportamiento precopulatorio realizado por ambos sexos (Zamurita, Ibis Blanco, Ibis Escarlata e Ibis Calvo. ops. cites.).

En el Ibis Calvo es descrito como una presentación de material del nido (Fiddle-sticks) del macho a la hembra, produciéndose sacudidas de la ramita sólo en algunas ocasiones al tomarla la hembra (OLIVER et al. 1979).

En el único Ibis donde expresamente se ha citado que no ocurre esta pauta de comportamiento es en el Ibis Sagrado (URBAN 1974).

En nuestra Espátula, en los dos contextos donde ocurre presenta un mensaje similar, englobado en el conjunto de los comportamientos exclusivos entre los dos miembros de la pareja.

Su origen estaría en los movimientos de encajar palos en el nido durante la construcción de éste y, podría representar un paso intermedio en la ritualización del comportamiento Sacudir Cabeza.

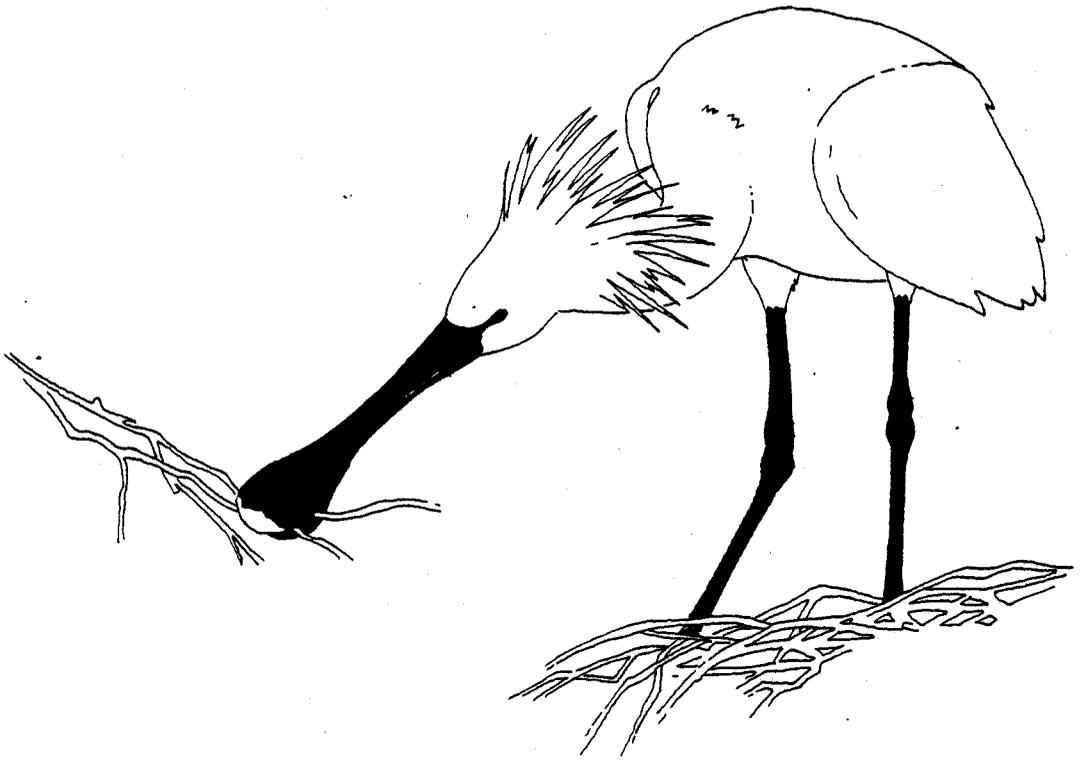


Figura 14. SACUDIR RAMITAS

## BAJAR CABEZA

Descripción (figura 15) :

El ave, con la cresta plegada, el pico cerrado y el cuerpo horizontal, baja la cabeza y mantiene el pico vertical apuntando hacia abajo.

Variaciones:

Esta pauta, que suele ser ejecutada por hembras "satélites" durante la formación de pareja al posarse junto al macho, aparece más exagerada en su ejecución (bajando la cabeza al máximo con el cuello extendido) cuando la hembra al posarse lo hace frente al macho y menos marcada cuando la aproximación se hace lateralmente. Cuando el macho reacciona agresivamente al acercamiento de la hembra, ésta mantiene la cabeza baja, tratando de darle la espalda, abriendo entonces en ocasiones el pico y posiblemente emitiendo algún sonido, sin responder agresivamente en ningún caso al ataque del macho.

Discusión:

Esta pauta es muy frecuente en el período de formación de pareja cuando las hembras tratan de mantenerse próximas a un macho. Es homóloga al "Appeasement display" de la Espátula Africana (KAHL 1983) y, al igual que en esta especie, puede estar sirviendo como inhibidor de la agresión del macho.

También la hemos visto ejecutada por pollos posados en nidos ajenos cuando son agredidos por un adulto propietario del nido. En estos casos, el pollo atacado emite al mismo tiempo un sonido agudo repetido insistentemente que suena como un "chirr-chirr-chirr...", tratando de dar la espalda al atacante y, a veces, llega a echarse en el nido.

En los dos contextos tiene un claro mensaje de sumisión con un significado de inhibición de la agresión para el atacante.

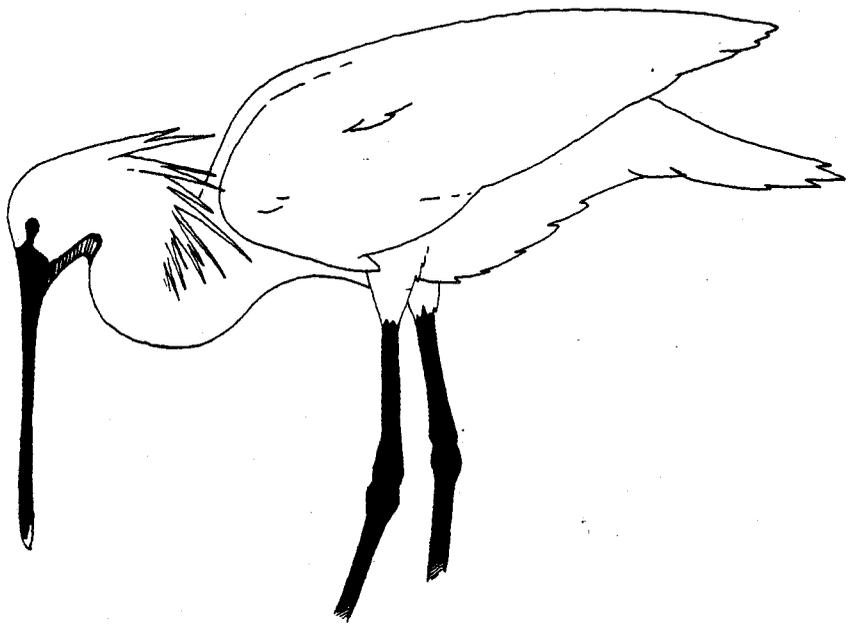


Figura 15. BAJAR CABEZA

## VAIVEN DE CABEZA

### Descripción (figura 16) :

El ave, posada en una rama o en el nido con las patas flexionadas, sube y baja la cabeza tres o cuatro veces seguidas, mirando hacia el receptor. Generalmente interrumpe por unos instantes los movimientos y vuelve a ejecutarlos una o más veces antes de saltar.

### Variaciones:

La única variación que hemos observado se refiere a la duración de la pauta, comprendida en un rango de cinco segundos a dos minutos.

### Discusión:

Generalmente hemos visto este comportamiento ejecutado por machos emparejados que se disponían a saltar sobre una hembra vecina para intentar una cópula promiscua con ella.

Aunque los movimientos del cuello pueden cumplir el objetivo de dar impulso al ave para el salto, la reacción observada entre los receptores del acto nos lleva a incluirlos como una señal comunicativa.

La hembra receptora de la señal reacciona generalmente con una amenaza y a veces puede ejecutar también el display de Sacudir Cabeza.

En varias ocasiones hemos visto que si su compañero está próximo puede acudir al nido, junto a ella, con lo que el macho ejecutante de la señal interrumpe estos movimientos.

No hemos encontrado ninguna pauta de conducta similar a ésta en la literatura sobre Treskiornítidos.

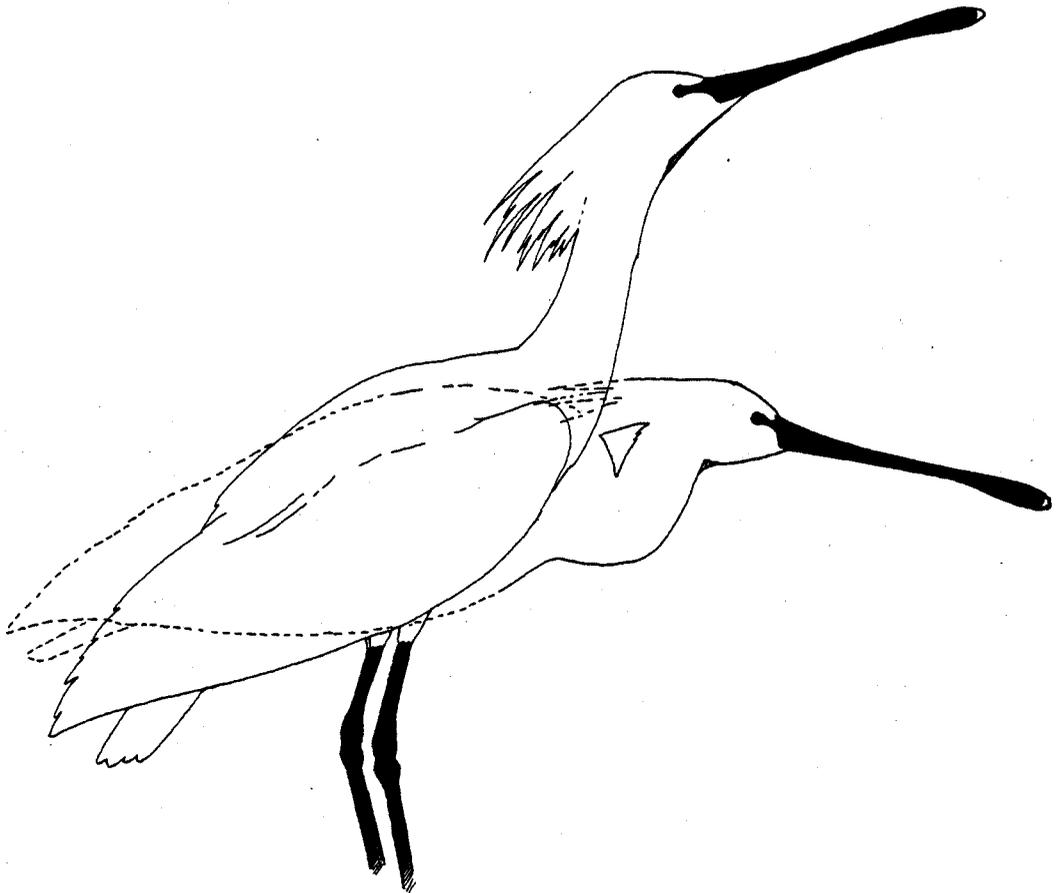


Figura 16. VAIVEN DE CABEZA

## TOCAR PICO

Descripción (figura 17) :

El ave, en postura normal de descanso, dirige la cabeza hacia su pareja tocándose por unos instantes los extremos de los dos picos y adoptando enseguida la misma postura del inicio de la pauta.

Variaciones:

Es una pauta de muy corta duración, que puede pasar desapercibida. A veces no llega a producirse el contacto de los picos, apreciándose sólo el movimiento direccional de la cabeza.

Discusión:

Suele ejecutarla con más frecuencia la hembra en parejas de reciente formación, interrumpiendo por unos instantes los largos períodos que pasa la pareja en el nido en postura de descanso. Con frecuencia la pauta precede a un breve Sacudir Cabeza. No se ha encontrado descrita en la literatura sobre treskiornítidos una pauta similar a esta.

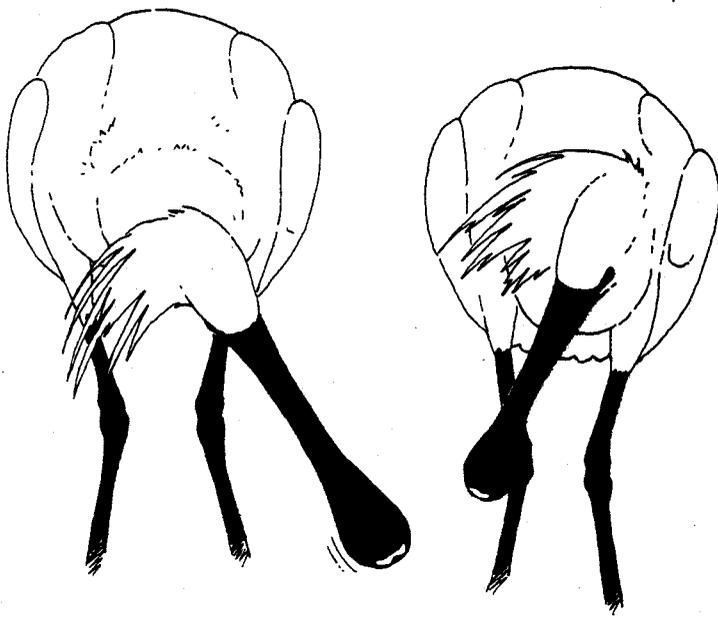


Figura 17. TOCAR PICO

## CUBRIR NIDO

### Descripción (figura 18) :

El ave separa ligeramente las alas del cuerpo, desplegándolas y dejándolas caer hasta tocar con las primarias los bordes del nido. Con el cuello replegado y la cabeza al mismo nivel de los hombros despliega la cresta, pudiendo, cuando el receptor está muy próximo, apuntar el pico abierto hacia él y ejecutar el acto Lanzar el Pico. También levantan las plumas del dorso, lo que le confiere una apariencia de tamaño mayor de la que habitualmente presenta.

### Variaciones:

Esta pauta de comportamiento es muy variable, dependiendo sobre todo de la intensidad con la que sea ejecutada. Prácticamente la totalidad de sus componentes pueden variar dentro de un gradiente, llegando apenas a ser perceptibles o, de hecho, no presentarse algunos de ellos cuando se ejecuta a baja intensidad. Este es el caso del erizamiento de las plumas del dorso o de la cresta. En ocasiones, los animales abren completamente las alas, separándolas del cuerpo y cubriendo con ellas todo el nido.

### Discusión:

Esta conducta, como el resto del comportamiento agonístico, es inequívocamente direccional. Se ha registrado dirigida principalmente a Milano Negro y, más raramente, a congéneres.

Cubrir Nido es, en general, un comportamiento de amenaza que cumple además la función de proteger a los huevos o a los pollitos pequeños de los predadores aéreos.

Se ha descrito este comportamiento en esta misma especie dirigido hacia humanos (Nest-coverin display, CRAMP y SIMMONS 1977).

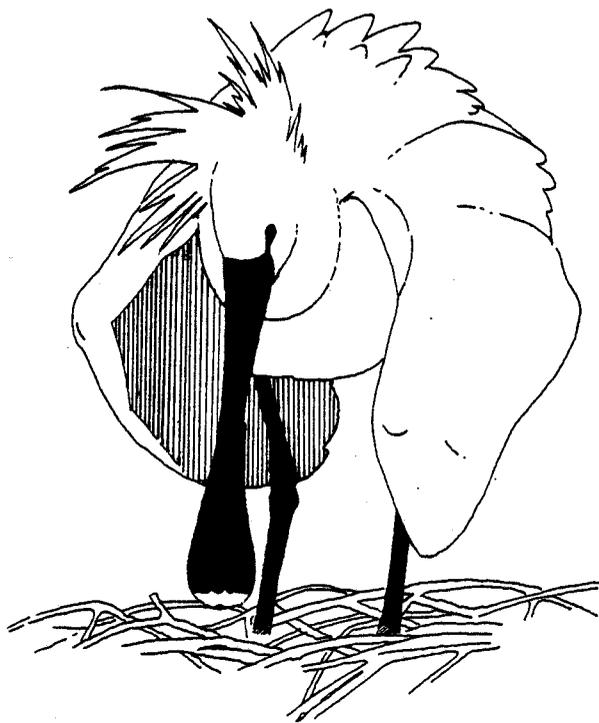


Figura 18. CUBRIR NIDO

## LANZAR EL PICO.

### Descripción (figura 19) :

El ave, en postura de Amenaza o de Cubrir Nido, inclina el cuello hacia atrás, hasta tocar con la cabeza las plumas de la espalda, extendiéndole a continuación con un movimiento rápido hacia el receptor, cerrando el pico en el momento que el estiramiento del cuello es máximo. Al cerrarse las mandíbulas se produce un chasquido que, a veces, puede ser oído a gran distancia.

### Variaciones:

Ninguna.

### Discusión:

Lanzar el pico podría ser considerado como un componente más de la amenaza, aunque, al ser ejecutado en situaciones más concretas de proximidad al receptor, hemos decidido separarlo de ésta y describirlo aisladamente como una señal. En cierta forma podría ser considerado como una amenaza de alta intensidad, señalándole al receptor un alto grado de agresividad y provocándole generalmente la huida sin que llegue a producirse contacto físico.

Se ha descrito este comportamiento en el Ibis Escarlata (Picotazo, RAMO y BUSTO 1985), en el Ibis Blanco (Forward Threat, PALMER 1962), en el Ibis Sagrado (Forward Threat, URBAN 1974) y en la Espátula Africana (como componente del Sparring, KAHL 1983)



Figura 19. LANZAR PICO

## SUPLANTAR

### Descripción (figura 20) :

El ave, con el cuello estirado, el pico abierto y la cresta semidesplegada, vuela directamente hacia el receptor emitiendo un grito grave. Generalmente el receptor huye antes que llegue el atacante que suele posarse en el mismo sitio donde estaba el receptor, sin perseguirlo.

### Variaciones:

Unicamente hemos notado variaciones en el grado de erizamiento de las plumas de la cresta.

### Discusión:

Ocurre frecuentemente a lo largo de todo el ciclo reproductivo, ejecutado principalmente por machos hacia coespecíficos que se posan próximos al nido. Es una señal muy común en muchas especies de Ardeidos (Supplanting, Mock 1976) con un mensaje obvio de ataque. Si el receptor no huye, puede entablarse una lucha. También se ha descrito en el Ibis Blanco (Supplanting, PALMER 1962) y en el Ibis Sagrado (Supplanting attacks, URBAN 1975).

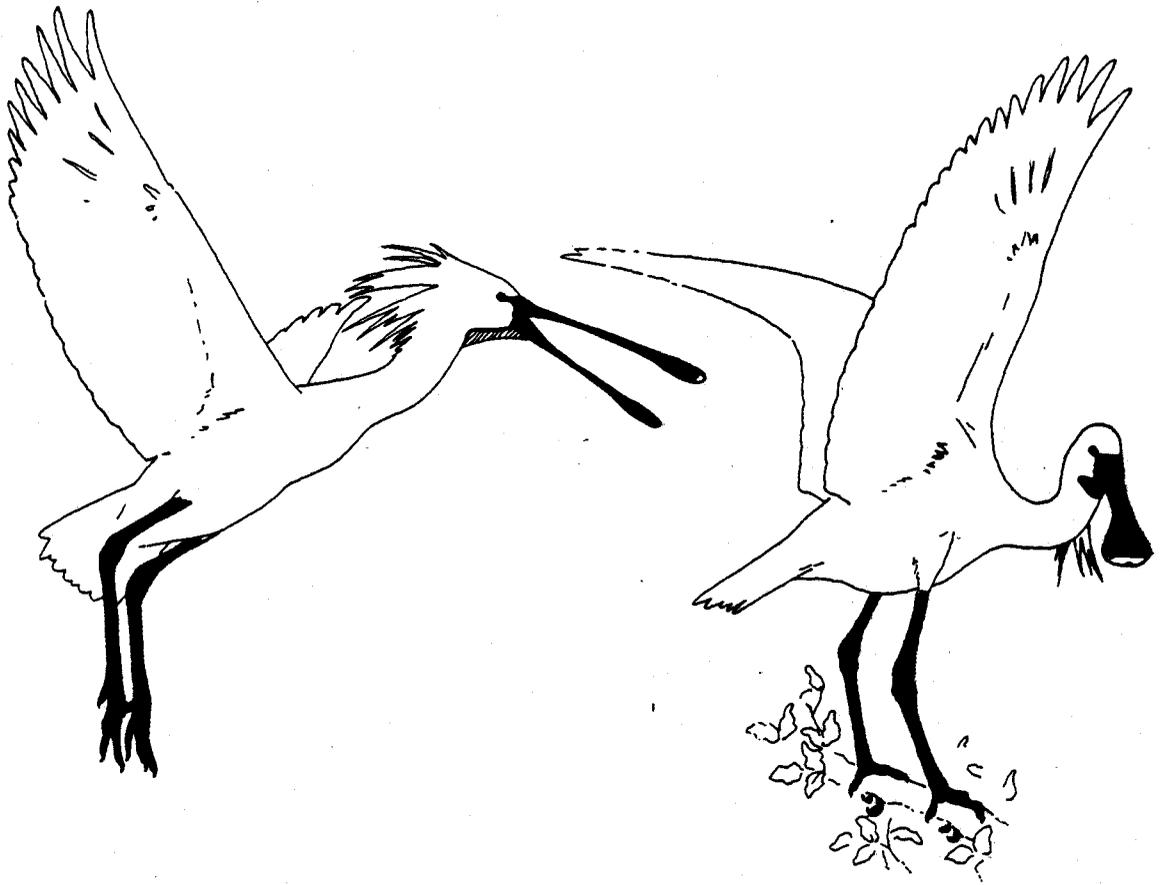


Figura 20. SUPLANTAR

## AMENAZA

### Descripción (figura 21) :

El ave, con la cresta desplegada, abre el pico apuntándolo hacia el receptor. Generalmente eleva las alas y las mantiene desplegadas.

### Variaciones:

Sólo hemos notado variaciones en el grado de extensión de las alas. A veces puede dar dos o tres pasos hacia el receptor mientras se mantiene en la postura descrita.

### Discusión:

Es una de las posturas agresivas empleada con más frecuencia por los machos durante la formación de pareja, principalmente al rechazar a las hembras que se posan próximas a él. También puede ser ejecutada por éstas cuando, estando cerca del macho, se posa otra hembra a su lado. La hemos visto también dirigidas hacia Garcetas (Egretta garzetta) y a Garcillas Bueyeras (Bubulcus ibis). Cuando las aves están ya incubando, sustituyen este comportamiento por Cubrir Nido. Ha sido descrita formando parte del "Forward Threat" en el Ibis Blanco (PALMER 1962) y en el Ibis Sagrado (URBAN 1974). KAHL (1983) describe una pauta similar a ésta formando parte del "Sparring" en la Espátula Africana y RAMO y BUSTO (1985) la incluyen en "Picotazo" al describir el comportamiento agonístico del Ibis Escarlata.

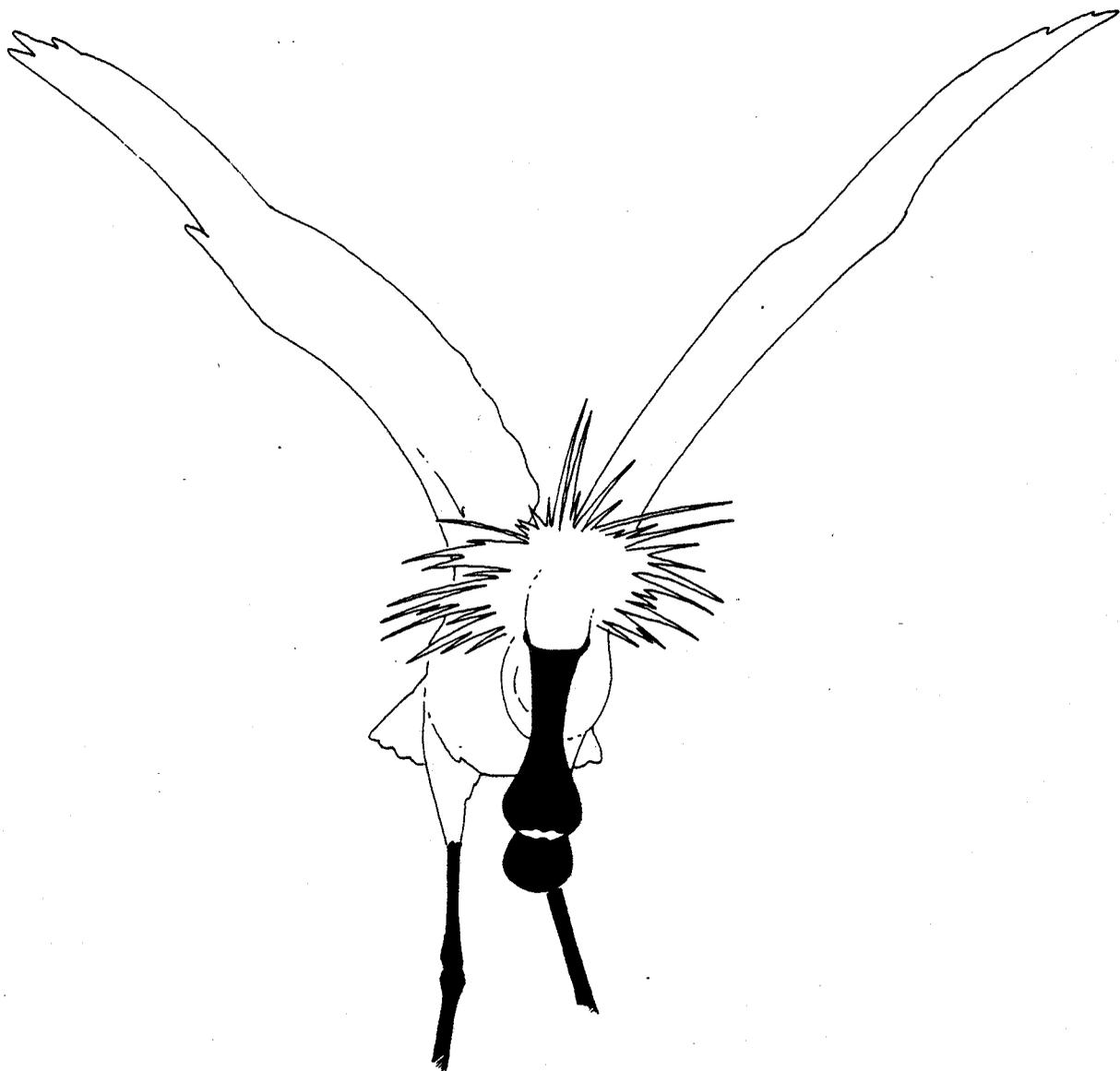


Figura 21. AMENAZA

## RESUMEN Y CONCLUSIONES

En la tabla 5 se presenta un resumen de los diferentes contextos y canales sensoriales asociados con las señales sociales descritas en este capítulo.

Todas las señales, a excepción de Posarse, requieren la presencia cercana del receptor de la señal; son, por lo tanto, señales a corta distancia en las que el canal visual o táctil adquieren la mayor importancia.

De las 15 señales descritas 13 son, principalmente visuales (cuatro tienen exclusivamente este modo sensorial) y dos son principalmente táctiles. El canal auditivo interviene en cuatro señales (posiblemente en cuatro más), aunque siempre como refuerzo de la señal.

Las plumas de la cresta, muy probablemente han surgido para aumentar el efecto óptico de muchas de las señales aquí descritas, al igual que el color amarillo y naranja de la piel desnuda de la garganta. Es interesante que, a medida que avanza el ciclo reproductivo, las espátulas van perdiendo las plumas de la cresta y el color de la garganta se torna naranja pálido. También, el color amarillo ocre que presenta las plumas de la base del cuello al

Tabla 5.- Contextos y canales sensoriales de las señales sociales de la Espátula.

	Sacudirse	Acicalarse ala	Sacudir cabeza	Salutación	Frotar dorso	Abrir pico	Posarse	Sacudir ramitas	Bajar cabeza	Vaivén de cabeza	Tocar pico	Cubrir nido	Lanzar el pico	Suplantar	Amenaza	
<b>CONTEXTOS</b>																
exhibición del territorio							x									
Defensa del nido			x									x	x	x	x	
Apaciguamiento	x	x		x					x							
Pareja	x	x	x	x		x	x	x			x					
Cópulas		x			x	x										
Encuentros interespecíficos			x									x	x	x	x	
Encuentros coespecíficos			x									x	x	x	x	
Locomoción										x						
<b>CANALES SENSORIALES *</b>																
Visual	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1
Auditivo	2	-	-	2	-	?	?	-	2	-	-	-	2	?	?	
Táctil	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-

\* 1 = más importante, 2 = segundo en importancia, - = inexistente, ? = sospechado.

principio de la cría va desapareciendo con el transcurso de la reproducción. Todas estas características pueden estar cumpliendo la misma función al señalar el estado reproductivo en el que se encuentra cada individuo.

Existe muy poca información sobre el comportamiento reproductivo y señales sociales de las especies que componen la familia Threskiornithidae. Esto contrasta con la abundante información disponible para otras familias de Ciconiformes (MEYERRIECS 1960, 1962; MOCK 1976, 1978; RODGERS 1981, KAHL 1966, 1971, 1972a y b). En la tabla 6 se presenta la presencia en diferentes especies de Threskiornithidae de las 15 señales descritas en este capítulo. Cuatro de ellas (Frotar dorso, Abrir pico, Vaivén de cabeza y Tocar pico) no habían sido descritas con anterioridad en especies de esta familia. Otras en cambio están presentes en la mayoría de las especies revisadas (Lanzar el pico, Amenaza, Salutación, Sacudir ramitas). No obstante, como se comenta en cada caso, algunas de las señales más comunes presentan importantes variaciones interespecíficas en la forma de ser ejecutadas y en los contextos donde se producen.

Tabla 6.- Presencia de las señales descritas en este estudio en otras especies de Threskiornithidae.

	Sacudirse	Acicalarse ala	Sacudir cabeza	Salutación	Frotar dorso	Abrir pico	Posarse	Sacudir ramitas	Bajar cabeza	Vaivén de cabeza	Tocar pico	Cubrir nido	Lanzar el pico	Suplantar	Amenaza
<i>Platalea leucorodia</i> *				x								x			x
<i>P. alba</i>	x	x	x	x				x	x				x		x
<i>Ajaia ajaja</i>				x											
<i>Eudocimus ruber</i>	x						x	x					x		x
<i>E. albus</i>								x					x	x	x
<i>Phimosus infuscatus</i>	x	x		x				x							
<i>Mesembrinibis cayennensis</i>				x				x							
<i>Threskiornis aethiops</i>				x									x	x	x
<i>Geronticus calvus</i>								x							

\* Cramp y Simmons 1977.

## **IV. SISTEMA DE EMPAREJAMIENTO**

## INTRODUCCION

TRIVERS (1972) sugirió que en aquellas especies monógamas en que los machos contribuyen considerablemente al cuidado de las crías, la estrategia que optimizaría el éxito reproductor de éstos sería una estrategia mixta, consistente en emparejarse con una hembra, con la que compartiría los cuidados de la descendencia, sin perder oportunidad de aparearse con otras a las que luego no ayudarían.

Un corolario de esta hipótesis es que al tiempo que la selección natural favoreciera una Estrategia Reproductiva Mixta (ERM) entre los machos de una población, potenciaría también una contraadaptación en esos machos encaminada a defender su propia paternidad.

Un segundo aspecto, que consideramos crucial en la evolución de la ERM en aves, es el papel de las hembras como elemento participante y, como explicaremos más adelante, decisivo en algunas especies para el éxito y fijación de este modo reproductivo.

Las condiciones que deberían darse para poder corroborar la hipótesis de la ERM serían: (1) La existencia de cópulas fuera del contexto de la pareja, (2) que de resulta de esas cópulas pudieran fertilizarse las hembras participantes y (3) que la descendencia derivada de esas cópulas fuera viable.

En una revisión de este tema en aves, MCKINNEY et al. (1984) encuentran referencias bibliográficas de cópulas extramaritales para 104 especies de aves monógamas (1ª condición) pertenecientes a 26 familias diferentes. Esto hace pensar en un uso muy extendido de la ERM en la clase Aves. No obstante, debido en parte a la dificultad de detectar la fecundación de la hembra tras la observación de una cópula y en parte a que la mayoría de las referencias se reducen a observaciones ocasionales de cópulas o intentos de cópulas, sin aportar más información sobre el estado de emparejamiento de los individuos, fase del ciclo reproductivo donde ocurre este comportamiento o grado de incidencia entre los miembros de la población, difícilmente podría ser concluido para todos esos casos que nos encontramos ante ejemplos de Estrategia Reproductiva Mixta.

En el presente capítulo haremos primero una revisión de la evidencia existente hasta el momento sobre la función de las cópulas extramaritales como mecanismo de fertilización en aves, condición necesaria, como ya mencionamos, para poder hablar de ERM. Seguidamente pasaremos a examinar los posibles costes y beneficios que acompañarían a esta estrategia en ambos sexos, así como los mecanismos de comportamiento que irían asociados a ella, para

analizar después, con datos cuantitativos, la importancia de esta estrategia de emparejamiento en la Espátula.

Las cópulas extramaritales como mecanismo de fertilización: Una revisión.

La evidencia disponible sobre la función de las cópulas fuera del contexto de la pareja como mecanismo real de fertilización en aves es aun muy escasa. Según el modo de tratar el problema podemos dividirla en dos grupos:

1. Pruebas directas de que se produce descendencia derivada de las cópulas promiscuas.

BRAY et al.(1975) comprobaron en un estudio de campo sobre el Tordo Capitán, Agelaius phoeniceus, que las hembras emparejadas con machos previamente vasectomizados podían producir huevos fértiles y que el porcentaje de hembras con huevos fértiles fué mayor en los territorios de aquellos machos vasectomizados que tenían machos fértiles vecinos que en aquellos en los que los machos vecinos habían sido esterilizados también, concluyendo que la fecundación de esas hembras se debía a su promiscuidad con machos fértiles. En este estudio queda bien de manifiesto la función de las cópulas extramaritales en la fecundación. Sin embargo, al estar basado en una especie polígama en la que los machos defienden territorios donde anidan varias hembras, sus resultados deberían ser extrapolados con cautela a las especies monógamas.

Otro estudio que aborda este problema fue realizado por BURNS et al.(1980) con Patos Reales, Anas platyrhynchos, mantenidos en cautividad. Estos autores, basándose en características del plumaje que luego eran transmitidas a la descendencia, comprobaron que el 8% de las crías producidas por las hembras procedían de cópulas con machos distintos a su pareja. Ha de considerarse, no obstante, que este porcentaje puede diferir mucho del que presentaría una población viviendo en condiciones naturales, pues el hacinamiento al que se vieron sometidas las aves podría haber favorecido la promiscuidad. En todo caso, en este estudio se demuestra la función de las cópulas promiscuas en la fecundación.

Por otra parte, la aplicación de técnicas electroforéticas de análisis de proteínas para determinar el grado de parentesco entre los presuntos padres que cuidan a una nidada y los pollos a los que atienden, demostró en una población de Sialia sialis que, al menos, 5% de los machos y 15% de las hembras estaban cuidando algún pollo que no era suyo (GOWATY y KARLIN 1984). Estos resultados parecen apuntar más a la existencia de un parasitismo de huevos en la población estudiada que al efecto de cópulas extramaritales, aunque esta última posibilidad queda también abierta.

Otros casos de paternidad múltiple en una puesta han sido descritos para Melanerpes formicivorus por JOSTE et al.(1985) empleando también técnicas electroforéticas. Esta especie presenta un sistema de cría cooperativa en el que varios machos atienden a una misma puesta, por lo que los resultados no tienen mucha relevancia para la cuestión que estamos aquí tratando.

Dos estudios basados en técnicas electroforéticas demuestran la múltiple paternidad (y no múltiple maternidad) en una puesta. Uno, realizado por GAVIN y BOLLINGER (1985) sobre una población de Dolichonyx oryzivorus, comprobó que en dos de las 12 familias de las que obtuvieron y analizaron muestras de sangre de todos sus miembros existían al menos dos machos responsables de la fecundación de cada una de las dos hembras, observando también que los pollos de cada una de las dos nidadas eran alimentados por un único macho. En el otro estudio se demuestra que 14,4% de 257 pollos de Passerina cyanea examinados presentaban genotipos que descartaban la posibilidad de paternidad por parte del macho que defendía el territorio, resultando también que 24,5% de 98 nidadas contenían al menos un pollo que no era hijo del macho que las atendía (WESTNEAT 1987b). Es interesante que en un estudio paralelo sobre el comportamiento de esta especie llevado a cabo por el mismo autor, sólo 1,6% de todas las cópulas exitosas observadas fueron extramaritales (WESTNEAT 1987a).

Asumiendo que no había diferencias en la heredabilidad de la longitud del tarso entre machos y hembras, ALATALO et al. (1984) estimaron la incidencia de múltiple paternidad en las puestas de Ficedula hypoleuca y F. albicollis en un 24%, cifra equivalente al porcentaje de la diferencia observada entre machos y hembras para ese carácter. Empleando el mismo método, MOLLER (1987b) estima en 26% la proporción de pollos de una población de Hirundo rustica derivados de cópulas extramaritales

2. Pruebas que durante una cópula promiscua puede haber transferencia de espermatozoides.

El primer caso citado sobre este particular fue para el Avión Zapador, Riparia riparia, especie en la que HOOGLAND y SHERMAN (1976) detectaron la presencia de semen en la cloaca de una hembra muerta que acababa de ser perseguida y forzada por varios machos. Por otra parte, AFTON (1985), tras sacrificar a una hembra de Aythya affinis que acababa de ser objeto de una cópula extramarital, comprobó que tenía alrededor de 0,1 ml de semen en su cloaca y vagina.

#### Intereses de los sexos y Estrategia Reproductiva Mixta.

Si asumimos que las cópulas extramaritales están funcionando como un mecanismo de fecundación, entra en juego ahora un segundo nivel de cuestiones referentes al valor adaptativo de la Estrategia Reproductiva Mixta en cada uno de los sexos y los mecanismos de comportamiento asociados a ella.

Es evidente que un macho con éxito practicando una estrategia mixta de monogamia-promiscuidad obtendría ventaja selectiva respecto a otros que fueran exclusivamente monógamos, ya que además de obtener la descendencia en la que invierte su cuidado parental, al igual que los machos monógamos exclusivos, podría aumentar ésta mediante cópulas con otras hembras, no invirtiendo nada en el cuidado de las crías que de ellas resultaran.

Si los costes asociados a esta estrategia no fuesen elevados podríamos esperar entonces que la mayoría de los machos de una población la adoptasen y se convirtiera así en una Estrategia Evolutivamente Estable (MAYNARD-SMITH y PRICE 1973).

Por otra parte, al presentarse el riesgo para los machos de perder paternidad vía cópulas extramaritales de su hembra con otros machos, sería de esperar que, paralelamente a la estrategia mixta, surgiesen comportamientos que evitaran en la medida de lo posible el ser "engañados" por su pareja.

Entre los comportamientos de "defensa de la paternidad" descritos en aves, el más extendido es sin duda el de "guardar a la pareja" (mate guarding), que se manifiesta en cambios del comportamiento del macho asociados al período de fertilidad de su hembra y que van encaminados a evitar que ésta copule con otros machos. Estos cambios consisten principalmente en un incremento de la proximidad espacial con su hembra, un aumento en la frecuencia de seguimiento a la hembra en cada desplazamiento iniciado por ésta y en un aumento en la agresividad del macho contra otros machos que intenten aproximarse a su hembra (BEECHER y BEECHER 1979; BIRKHEAD 1979, 1982; BJORKLUND y WESTMAN 1983, 1986; BUITRON 1983; CARLSON et al. 1985; MOLLER 1985).

Otros comportamientos observados en los machos y que muy probablemente están dirigidos a la defensa de su paternidad son: retrasar el comienzo de la incubación hasta después del período fértil de su hembra, con lo que evitarían dejarla desatendida en los

períodos que él estaría incubando (descrito en el Estornino Pinto, Sturnus vulgaris, por POWER et al. 1981). Agredir a las hembras que han estado previamente expuestas a otros machos, provocando de esta manera en la hembra agredida un retraso en la ovulación, lo que a su vez reduciría el riesgo de competencia espermática con otros machos que pudieran haber copulado con estas hembras antes de su emparejamiento (descrito en la Tórtola Doméstica, Streptopelia sp. por HUTCHISON y LOVARI 1976) y, quizá el más llamativo en aves, el descrito para los machos de Acentor Común, Prunela modularis, que pican en la cloaca de las hembras antes de copular con ellas, lo que a menudo resulta en la expulsión por parte de éstas del esperma de cópulas anteriores (DAVIES 1983)

La ausencia de pene en los machos de la mayoría de las especies de aves (ver para excepciones KING 1981) hace que la colaboración de la hembra en un intento de cópula sea casi siempre necesaria para que pueda producirse la inseminación y fertilización de los huevos (TIENHOVEN 1983). Sería de esperar por lo tanto que, para que una ERM tuviera éxito entre los machos de una especie, las hembras salieran también beneficiadas o, al menos, no les supusiera costes tan elevados que las condicionara al punto de rechazar esta modalidad reproductiva (LUMPKIN 1981).

Ha de considerarse además que los costes y beneficios asociados a una ERM en hembras de aves no son tan evidentes como en los machos. El coste más importante de la ERM propuesto para las hembras es la pérdida de la inversión paterna y de su propia inversión reproductiva acumulada en el caso que fuesen abandonadas

por su pareja al sorprenderlas apareándose con otros machos (TRIVERS 1972, GLADSTONE 1979). Esta posibilidad podría darse teóricamente cuando fuera más ventajoso para el macho intentar un nuevo emparejamiento que seguir invirtiendo en una descendencia en la que su confianza de paternidad fuera baja (TRIVERS 1972). En especies en que las parejas se mantienen de una estación reproductiva a otra este coste podría verse aumentado (DAWKINS 1976). Otros costes podrían consistir en el aumento en la competencia entre los pollos, al disminuir su grado de parentesco (HAMILTON 1964), en la agresión por parte de su compañero (BARASH 1977) o en el robo de material del nido y agresión por parte del macho que intenta la cópula (FREDERICK 1987), agresión que en algunas especies pueden llegar a producir la muerte de la hembra (MCKINNEY et al. 1983, AMAT 1987).

De otro lado, considerando las presiones selectivas a favor de la ERM en hembras, vemos que si bien en los machos la ventaja de la ERM va dirigida hacia un aumento de la descendencia respecto a la monogamia estricta, no es éste el caso para la hembra, ya que es el sexo limitante en la producción de gametos. Los posibles beneficios que han sido propuestos para las hembras que practicasen la ERM son:

(1) Evitar el infanticidio o la agresión por parte de los machos (HRDY 1979, CROOK y SHIELDS 1985). (2) Beneficios materiales que pudieran aportar esos machos, tales como alimento, material para el nido, etc. (THORNHILL 1984). (3) Cuidado parental extra para sus hijos (DAVIES 1985). (4) Beneficios genéticos en la descendencia, que pueden consistir en una mejora en la calidad genética de los hijos al aparearse con un macho "mejor" que su

pareja (GLADSTONE 1979) o en la transmisión a los hijos machos de la tendencia a la ERM (MOLLER 1985). (5) Aumento de la variabilidad genética de la prole (GLADSTONE 1979). (6) Procurarse la protección de su pareja, con lo que reducirían gastos energéticos derivados durante las persecuciones de otros machos (LUMPKIN 1983). (7) Provocar la competencia entre machos a nivel de esperma (KNOWLTON y GREENWELL 1984), lo cual sería ventajoso para la hembra si existieran diferencias genéticas, a nivel individual, de la capacidad de fertilización del esperma de los machos. (8) Asegurarse la fertilización de los huevos (MACKINNEY et al. 1984).

## RESULTADOS

### Comportamiento copulatorio de la pareja.

Las cópulas en la pareja fueron precedidas en todos los casos (N= 362) del comportamiento precopulatorio "Frotar Dorso", descrito en el capítulo anterior, y seguidas en menor frecuencia por el comportamiento postcopulatorio también previamente descrito.

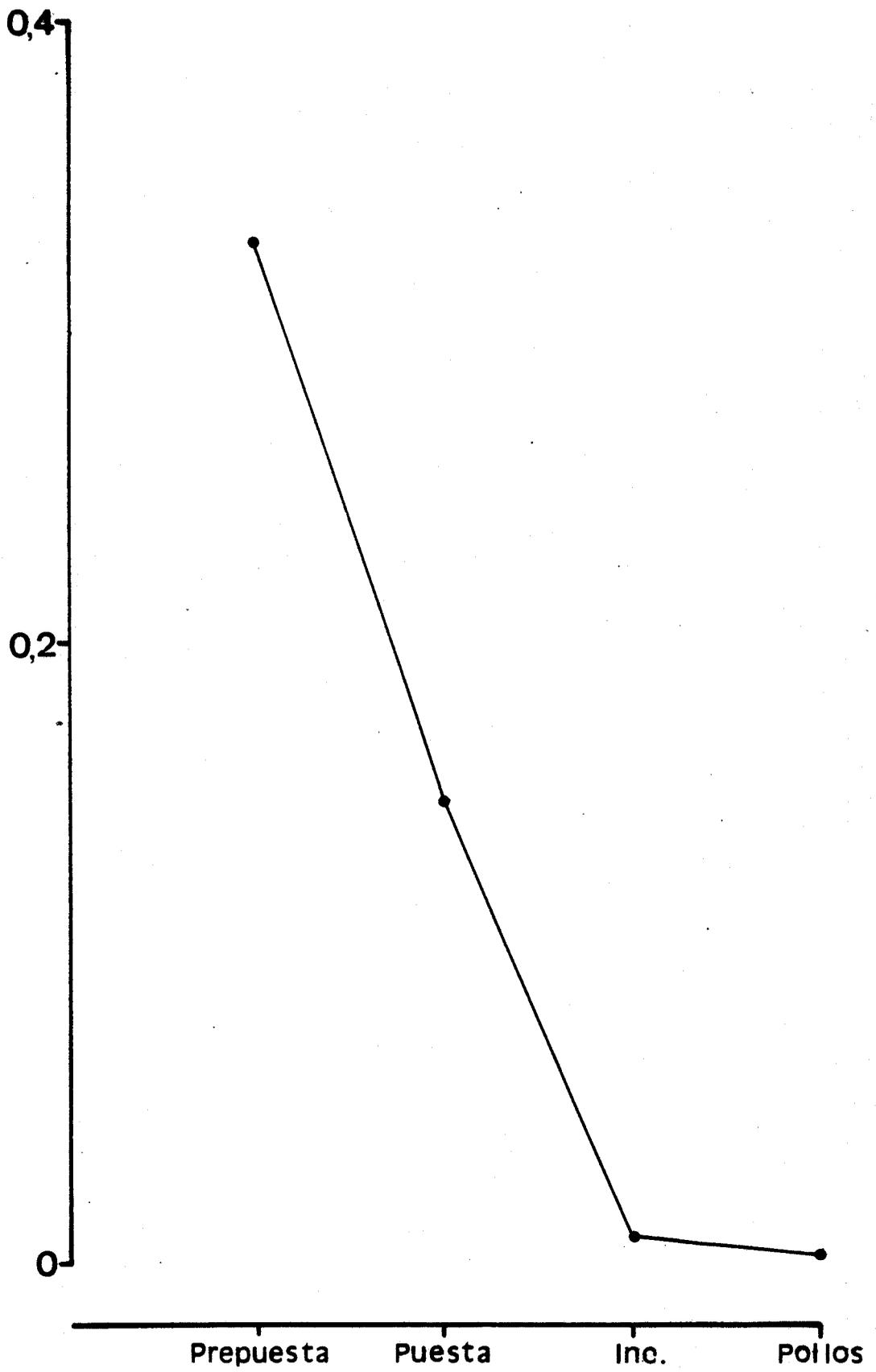
Todas las cópulas o intentos de cópulas fueron observadas en el propio nido de la pareja o en el sitio elegido para construirlo, no observándose nunca fuera de la colonia o en los lugares donde las aves recogían material para el nido.

La frecuencia de cópulas en la pareja disminuyó a medida que avanzaba el ciclo reproductivo (figura 22), descendiendo también gradualmente el número de parejas que vimos copular.

El período con mayor frecuencia de cópulas transcurre entre la ocupación del sitio del nido y la puesta del primer huevo, con una frecuencia media de 0,33 cópulas por hora (ET = 0,02; Rango = 0,16-0,52) y con una representación del 100% de las 22 parejas observadas en esta fase. Durante el período de la puesta la frecuencia de cópulas bajó a menos de la mitad de lo observado en la

Figura 22. Frecuencia media de cópulas maritales (cópulas por hora) en diferentes fases reproductivas.

C M P O R H O R A



etapa anterior ( $\bar{X} = 0,14$ ;  $ET = 0,02$ , Rango = 0-0,29), y tres de las 21 parejas controladas no fueron vistas copular. Durante la incubación la frecuencia de cópulas disminuyó notablemente ( $\bar{X} = 0,007$ ;  $ET = 0,003$ ; Rango = 0-0,05), registrándose sólo cópulas en seis de las 27 parejas observadas en este estado. Esta tendencia a decrecer se mantuvo durante la crianza de los pollos ( $\bar{X} = 0,003$ ;  $ET = 0,002$ , Rango = 0-0,005) período en el que únicamente observamos cópulas en dos de las 21 parejas controladas.

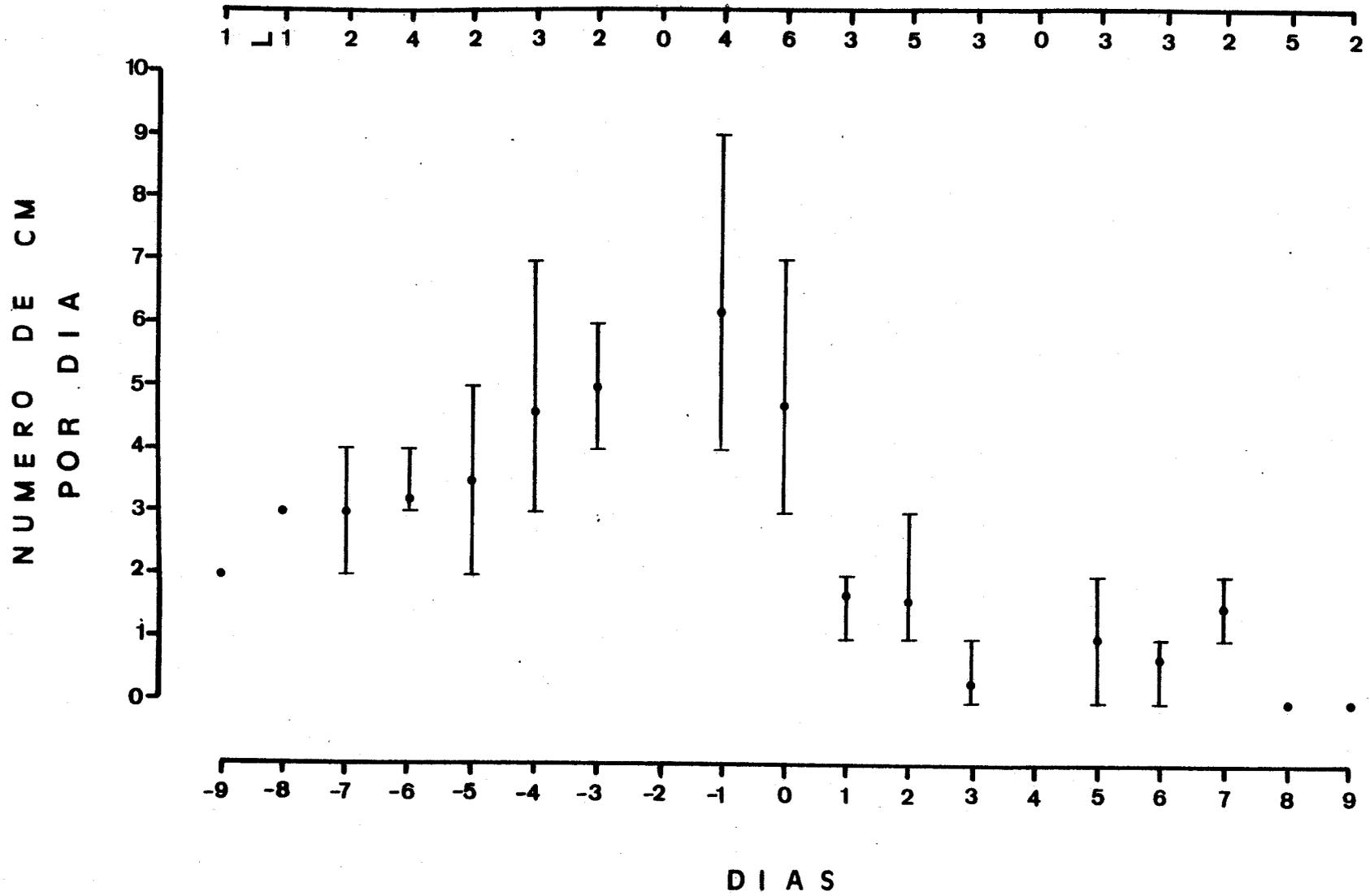
Asignándole al período fértil de las hembras un intervalo de 12 días (7 de prepuesta y 5 hasta que ponen el penúltimo huevo. Ver métodos) y un período de 14 horas de luz a cada día, podemos estimar a partir de las anteriores frecuencias de cópula que una hembra es inseminada como media 42 veces por su compañero durante ese período, lo que sitúa a la Espátula en uno de los primeros lugares, en cuanto a frecuencia de cópulas, de la lista de especies revisada por BIRKHEAD et al. (1987).

Si examinamos día a día el número de cópulas de una pareja, desde que ocupa por primera vez el sitio del nido hasta después de finalizar la puesta, puede observarse un progresivo aumento de aquél, hasta alcanzar un máximo el día anterior a la puesta del primer huevo, manteniéndose todavía alto en ese día, para disminuir bruscamente a partir de entonces (figura 23).

El éxito de las cópulas, medido como la proporción de montas en las que se produjeron contacto cloacal y, presumiblemente, transferencia de espermatozoides, fue de 94,7%.

Figura 23. Frecuencia de cópulas maritales (cópulas por día) respecto al día que la hembra pone el primer huevo (día 0). Los círculos representan medias y las barras verticales rangos de variación.

# NUMERO DE PAREJAS



### Intentos de cópulas extramaritales.

A diferencia de los intentos de cópula en la pareja, en ningún caso de intento de cópula extramarital (ICE) observamos el comportamiento precopulatorio del macho. En el intento de cópula extramarital el macho montaba directamente a la hembra intentando inmediatamente sujetar con su pico el de ésta y, una vez que lo lograba, pasaba a ejecutar las características sacudidas de pico sobre el de la hembra, mientras bajaba la cola para intentar el contacto cloacal. Los ICEs con hembras emparejadas ocurrieron siempre en el nido de la hembra, mientras que en los pocos casos en que vimos a un macho emparejado dirigir un ICE a una hembra no emparejada ocurrieron a veces en el nido del macho y, en otras ocasiones, en el lugar donde estaba posada la hembra (ver más adelante). Inmediatamente después de un intento de cópula el macho volvía a su propio nido (machos emparejados) o se posaba en algún lugar del mismo alcornoque que no podíamos ver desde nuestro observatorio (algunos machos no controlados).

En total se observaron 85 ICEs protagonizados por algún miembro de las 25 parejas controladas. Esta cifra representa un 19% del total de intentos de cópulas observados en esos individuos (maritales y extramaritales).

De las 25 hembras emparejadas que vimos copular con su propio macho, 19 de ellas (76%) fueron objeto de al menos un intento de cópula extramarital. Otra hembra, a la que comenzamos a controlar cuando estaba ya incubando, fue también objeto de un ICE.

En total observamos 75 ICEs dirigidos a estas hembras, lo que supone 17,2% de los intentos de cópulas en los que participaron esas hembras. De ellos, en 66 casos (88%) tuvimos la certeza de que fueron realizados por machos emparejados (63 por machos sometidos a observación focal), mientras que en los nueve casos restantes no pudimos saber el estado de emparejamiento de los machos, pues se posaron en alguna parte del árbol oculta a nuestra vista. A juzgar por el comportamiento de estos machos, lo más probable es que estuvieran también emparejados, puesto que los machos sin pareja o en fase de formarla solían posarse en las ramas más altas de los alcornoques, donde pasaban largos períodos de tiempo.

De los 25 machos controlados que observamos copular con su pareja, 15 de ellos (60%) participaron en ICEs, además de otros tres a los que comenzamos a observarles cuando incubaban o tenían pollos. Estos 18 machos protagonizaron un total de 74 ICEs, 17% del total de ICs observados; de los que 68 (91,9%) fueron dirigidos a hembras emparejadas (64 a hembras focales), dos fueron realizados por el macho 10 a una hembra, presuntamente desemparejada, posada en un nido vacío de Garceta (Egretta garzetta) situado a 1,5 m del nido de este macho. Otros tres fueron realizados por dos machos distintos (56 y 62) a una misma hembra, presuntamente también desemparejada, posada en un nido desocupado de Garza Real (Ardea cinerea) y otro, realizado por el macho 13, fue dirigido hacia una hembra que se posó en su nido. Esta hembra fue duramente agredida por el macho al posarse, pasando a los pocos minutos a copular con ella, después agredirla y finalmente expulsarla del nido.

Además de estos ICEs dirigidos a hembras, en 1986 observamos cuatro intentos de cópulas dirigidos a un mismo macho (macho 56), tres de ellos fueron realizados por el macho 63 y uno por el macho 62. En ninguno de estos casos llegó a haber monta, pues el macho 56 agredió fuertemente a los otros machos, impidiendo así que le montaran. No creo que hubiera confusión por nuestra parte sobre el sexo de este individuo, pues fue visto copular con su pareja en 11 ocasiones (sin darse ningún caso de cópula invertida) y tenía, como la mayoría de nuestros individuos focales, un diseño de la mancha del pico característico que le hacía claramente identificable. No obstante, su pico era más pequeño que el de la mayoría de los machos que observamos, rayando en tamaño con el de las hembras.

En ningún caso observamos ICEs en los que intervinieran varios machos al mismo tiempo, como ha sido descrito, por ejemplo, en Garcillas Bueyeras (Bubulcus ibis), Avion Zapador (Riparia riparia), Golondrina común (Hirundo rustica), Abejaruco Frontiblanco (Merops bullockoides), Arao Común (Uria aalge), Ibis Blanco (Eudocimus albus), o en varias especies de patos (FUJIOKA y YAMAGISHI 1981; BEECHER y BEECHER 1979; MOLLER 1985, EMLLEN y WREGG 1986; BIRKHEAD et al. 1985; FREDERIK 1987 y MCKINNEY et al. 1983, respectivamente).

### Distancia entre los nidos y su relación con los ICEs.

La distancia media entre los nidos de machos y hembras que participan en ICEs fue menor que la distancia media entre los nidos controlados en los dos años de estudio.

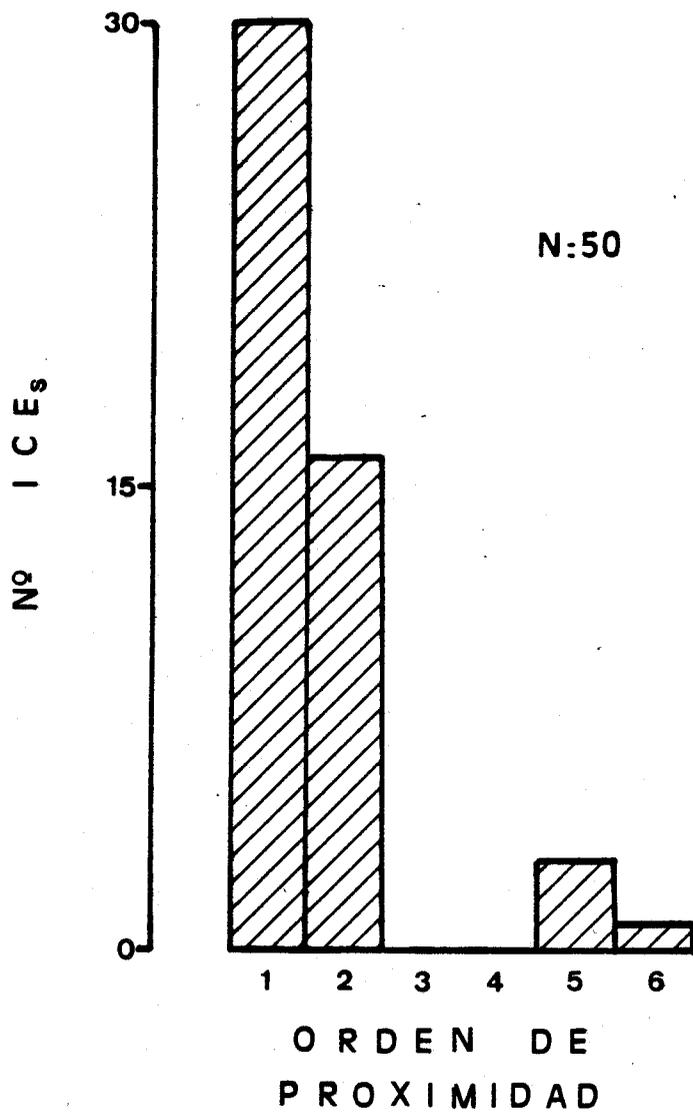
Así, entre los 13 nidos observados en 1985 la distancia media fue de 4,86 m (Rango = 0,4-11 m; DT = 3,7 m; N = 78) mientras que la distancia media entre el nido del macho que intentó una cópula y el de la hembra receptora del ICE fue de 1,3 m (Rango = 0,4-3 m; DT = 0,72 m; N = 16), siendo esta diferencia significativamente más corta ( $t = 3,98$   $p < 0,01$ ). En 1986 la distancia media entre los nidos sometidos a observación focal fue de 5,2 m (Rango = 0,5-14 m; DT = 2,8 m; N = 98) mientras que la distancia media entre los nidos con ICEs fue de 2,75 m (Rango = 1,5-5 m; DT = 1,2 m; N = 10;  $t = 2,74$ ,  $p < 0,01$ ).

Los machos dirigieron los ICEs principalmente a la hembra del nido vecino más próximo (60%) o a la hembra que ocupaba el segundo orden de proximidad (32%), (figura 24).

### Estados reproductivos e ICEs.

Examinaremos dos parámetros que pueden ofrecer una visión complementaria de la importancia del estado reproductivo en que se encuentra un individuo en su tendencia al comportamiento promiscuo.

Figura 24. Proximidad entre los nidos de machos y hembras participantes en ICEs.



Primeramente consideraremos la proporción de machos y de hembras participantes en ICEs en cada estado reproductivo. Esta medida estaría directamente relacionada con el esfuerzo de muestreo, que no fue el mismo para todas las parejas que controlamos, y también, indirectamente, con la diferente duración de cada estado reproductivo (teóricamente, a mayor duración de un estado, habría más probabilidad de participar en un ICE). A pesar de estos sesgos, presentamos esta medida por ser válida en la comparación entre ambos sexos, puesto que la duración de cada estado reproductivo y nuestro tiempo de muestreo en cada estado fueron iguales para machos que para hembras, y nos da cierta idea de la extensión de este comportamiento en los miembros de la población en cada estado reproductivo.

En la figura 25 se puede apreciar una tendencia diferente en el número de machos y de hembras que participan en ICEs en los tres primeros estados reproductivos. La proporción de hembras que intervienen en ICEs desciende gradualmente desde el período de prepuesta hasta el de crianza de los pollos, mientras que la participación de los machos en ICEs es más alta en el período en el que sus compañeras están poniendo los huevos, se mantiene en un nivel medio durante la prepuesta y la incubación y desciende al mínimo durante la crianza de los pollos.

La siguiente medida que hemos empleado, que evita el posible sesgo producido por los dos factores señalados anteriormente (duración de cada estado y tiempo de muestreo), es la frecuencia media de ICEs por hora de observación en cada estado reproductivo

Figura 25. Participación de machos y hembras en intentos de cópulas extramaritales en diferentes fases reproductivas.

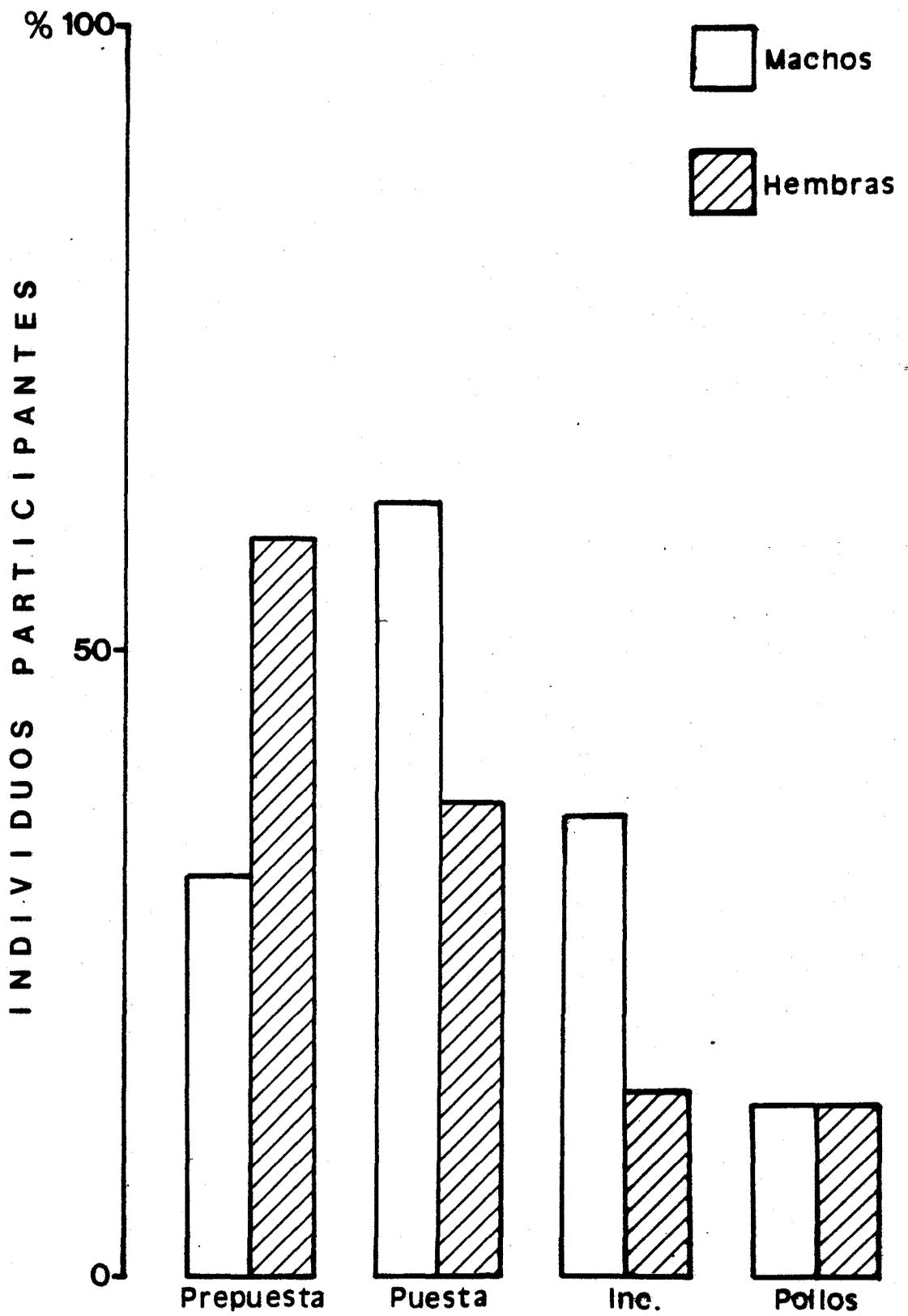
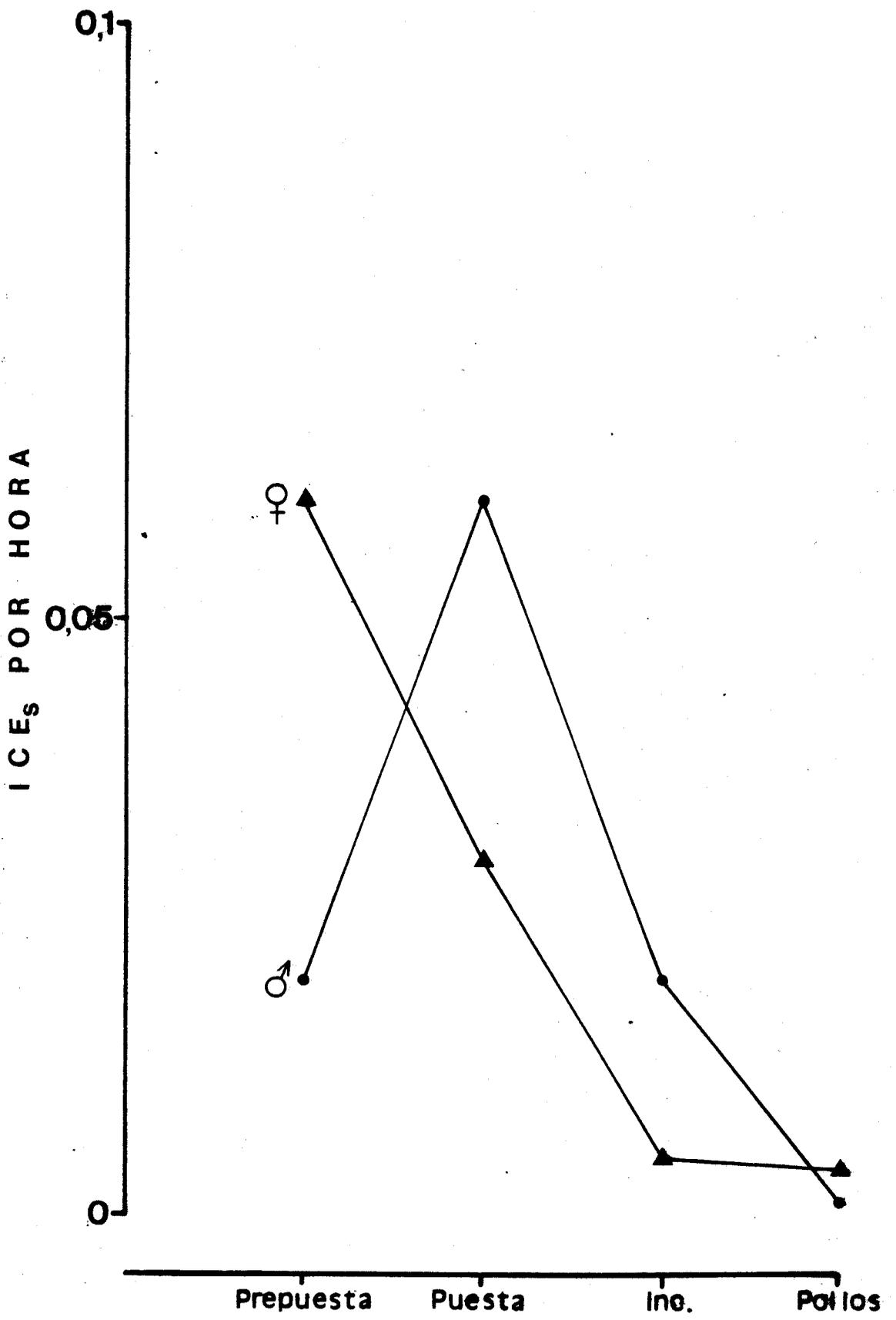


Figura 26. Frecuencia de intentos de cópulas extramaritales en diferentes estados reproductivos.



(figura 26). La tendencia que se observa en esta gráfica es muy similar a la que apuntábamos para el grado de participación de los sexos. Para las hembras la máxima frecuencia de ICEs ocurre en el período de prepuesta, disminuye a la mitad durante el período de puesta y desciende a niveles mínimos durante los períodos de incubación y crianza de los pollos (nótese que este patrón es casi idéntico al que presenta la frecuencia de cópulas en la pareja, figura 22). Los machos en cambio presentan una frecuencia de ICEs moderada durante los períodos de prepuesta e incubación (0,02 ICEs por hora), una frecuencia tres veces superior a esta cifra durante la puesta (0,06 ICEs por hora) y, por último, una frecuencia mínima durante el período de crianza de los pollos (0,001 ICEs por hora).

#### Frecuencia de ICEs, éxito y fertilidad de las hembras.

En la tabla 7 puede verse como la frecuencia de ICEs en las hembras es casi ocho veces mayor durante el período fértil que durante el período infértil (para criterio seguido en la determinación de éstos ver capítulo de métodos), lo que indica que los machos intentan copular preferentemente con las hembras cuando pueden ser fertilizadas.

Nuestros resultados muestran también cómo el éxito de los ICEs (ICEs en los que se producen contacto cloacal entre el macho y la hembra, referidos al total de ICEs), es significativamente mayor durante el período fértil de la hembra (tabla 8).

Tabla 7.- Frecuencia de intentos de cópulas extramaritales y fertilidad de las hembras.

Estado de las hembras	Número de hembras	Horas-hembras observadas	Número de ICEs	ICEs por horas-hembras
Fértil	26	1.179,3	55	0,047
Infértil	28	3.521,6	20	0,006

Tabla 8.- Exito de los ICEs y fertilidad de las hembras. (1)

Estado de las hembras	Número de ICEs con éxito	Número de ICEs fracasados	Porcentaje de éxito
Fértil	26	29	47,3
Infértil	3	17	15,0

(1)  $\chi^2 = 5,15$ ,  $p < 0,005$ .

Todos los ICEs con éxito se produjeron mientras la hembra estaba sola en el nido, en 22 casos, de los 29 ICEs con éxito, el macho emparejado se encontraba entre tanto colectando material para la construcción del nido y en los siete casos restantes el macho en cuestión estaba ausente de la colonia, presumiblemente alimentándose. En tres de estos últimos casos la hembra se encontraba incubando (no fértil), en otros tres se hallaba en período de puesta, y sólo un caso ocurrió durante el período de prepuesta.

Los ICEs podían fracasar bien porque el macho consorte interfiriera en el intento antes de que se consumara la cópula o bien porque la hembra no colaborara con el macho (activa o pasivamente) permitiendo que se produjera el contacto cloacal. Durante el período fértil, la causa principal de fracaso de los ICEs fue la interferencia del macho consorte, que solía encontrarse recogiendo ramas para llevar al nido cuando se producía el intento de cópula y llegaba cuando aún no se había producido el contacto cloacal. En estos casos el compañero de la hembra agredió y expulsó al macho intruso, que nunca intentó hacerle frente. En cambio, durante el período infértil de la hembra la causa principal de fracaso de los ICEs se debió al comportamiento evasivo de ésta (tabla 9).

Para evitar que se produjera el contacto cloacal durante un intento de cópula, la hembra podía agredir al macho, impidiendo así que la montara (6 casos), o bien podía no elevar la cola durante la monta (10 casos). El primer comportamiento fue empleado con mayor

Tabla 9.- Causas de fracaso de los ICEs y fertilidad de las hembras. (1)

Estado de las hembras	Macho consorte interrumpe	Hembra lo evita	Porcentaje evitado por las hembras
Fértil	24	5	17,2
Infértil	6	11	64,7

(1)  $\chi^2 = 8,65$ ;  $p < 0,01$ .

Tabla 10.- Fertilidad y comportamiento de rechazo de las hembras a los intentos de cópulas extramaritales. (1)

Estado de las hembras	Agrede al macho	No eleva la cola
Fértil	5	0
Infértil	1	10

(1)  $p = 0,0014$ ; Test de probabilidad exacta de Fisher.

frecuencia por las hembras cuando podían ser fertilizadas que cuando eran ya infértiles, período en el que al tener ya huevos pudiera ser peligroso para éstos una lucha en el nido (tabla 10).

El grado de colaboración de la hembra varió según su estado reproductivo. Así, considerando únicamente aquellos ICEs que no fueron interrumpidos por la llegada del macho consorte, vemos como la hembra rechaza más efectivamente los ICEs durante el período no fértil que durante el tiempo en que puede ser fertilizada (tabla 11).

#### Latencia entre cópulas maritales y efecto de las ICEs.

Una posible táctica de los machos para evitar pérdida de paternidad sobre la cría que atiende sería copular con su hembra inmediatamente después que ésta hubiera copulado con otro macho (ver BIRKHEAD et al. 1987 para revisión de las especies que presentan este comportamiento). De esta forma se diluiría el esperma del otro macho con el suyo, lo que a su vez disminuiría la probabilidad de fecundación de ese macho. No obstante, la capacidad eyaculatoria de los machos, en general, no es ilimitada (DEWSBURY 1982), por lo que esta táctica podría estar condicionada por el tiempo transcurrido entre la anterior eyaculación del macho y el momento en el que se produce la cópula extramarital de la hembra. Por otra parte, factores tales como el estado reproductor en el que se encuentra la pareja o diferencias individuales en la capacidad eyaculatoria podrían también estar condicionando la respuesta de los machos.

Tabla 11.- Exito de los ICEs no interrumpidos por el macho consorte y fertilidad de las hembras. (1)

Estado de las hembras	Número de ICEs con éxito	Número de ICEs fracasados	Porcentaje de éxito
Fértil	26	5	83,9
Infértil	3	11	21,4

(1)  $\chi^2 = 13,8$ ;  $p < 0,001$ .

Con objeto de ver si efectivamente los machos de Espátula emplean esa táctica, haremos primero un análisis de las latencias entre cópulas maritales (definidas aquí como el tiempo transcurrido entre dos cópulas consecutivas en una pareja, CM1 y CM2), examinando los efectos que el estado reproductor de la pareja y la variación individual tienen sobre éstas.

Hemos creído oportuno para este análisis reclasificar el ciclo reproductivo en los siguientes períodos: (1) principios de prepuesta, comprendido entre el momento en que se forma la pareja y se producen las primeras cópulas y el día 6 antes de la puesta del primer huevo (día 0); (2) finales de prepuesta, entre el día -5 y el día 0; (3) puesta, entre el día 1 y el día 5 (penúltimo día para una puesta de 4 huevos y aún fértil la hembra); y (4) período postfértil, después del quinto día.

Con esta nueva clasificación hemos pretendido principalmente reflejar el patrón temporal seguido por la frecuencia de cópulas de la pareja (figura 23), que a su vez puede indicar diferencias reales en la probabilidad de fecundación de las cópulas. Si efectivamente esto último es cierto, el segundo período (finales de la prepuesta) se correspondería con el de máxima probabilidad de fertilidad de las cópulas, mientras que el primero (principios de prepuesta) y el tercero (puesta) se corresponderían con períodos de reducida probabilidad de fertilidad.

En la tabla 12 puede apreciarse como las latencias entre cópulas maritales fueron diferentes en los distintos estados reproductivos considerados ( $H = 9,16$   $p = 0,027$ , test de Kruskal-Walis de dos colas) coincidiendo las latencias más cortas con el período de supuesta máxima fertilidad.

El examen de la variación entre parejas de las latencias entre cópulas lo llevamos a cabo en el período de finales de prepueta, único estado reproductivo para el que disponíamos de una muestra lo suficientemente grande como para permitir el análisis estadístico. Dentro de este período no hubo diferencias significativas entre las 9 parejas consideradas ( $H = 19,7$ ,  $p = 0,29$ , test de Kruskal-Walis de dos colas).

El siguiente paso fue determinar si efectivamente los machos necesitan de un período de "recuperación" entre dos cópulas. Como no podíamos manipular experimentalmente a nuestros animales, el método empleado consistió en comparar las latencias entre cópulas maritales en las que el macho había a su vez copulado con otra hembra (tres cópulas consecutivas del macho) con aquellas en las que no se habían producido ninguna cópula extramarital del macho (dos cópulas consecutivas del macho). En el primer grupo, la latencia media fue de 3,95 h ( $N = 7$ ,  $ET = 0,81$ ), mientras que la latencia media entre dos cópulas maritales sin cópula extramarital en medio fue de 2,36 h ( $N = 92$ ,  $ET = 0,22$ ), siendo estas diferencias estadísticamente significativas ( $U = 136$ ,  $p = 0,011$ , test de Mann-Whitney de dos colas).

Tabla 12.- Latencia entre cópulas maritales, expresada en horas, en relación al día del inicio de la puesta (día 0). (1)

	Antes del día -5	Entre día -5 y día 0	Entre día 1 y día 5	Después del día 5
$\bar{X}$	2,9	2,5	4,1	3,3
ET	0,29	0,19	0,68	0,83
N	42	99	17	11

(1)  $H = 9,16$ ;  $p = 0,027$ .

Comprobado ya que la latencia entre cópulas maritales depende del período reproductor en el que se encuentra la pareja, que no existen variaciones significativas entre las parejas y que los machos necesitan de un período de recuperación entre dos cópulas, examinaremos seguidamente si la estrategia propuesta para los machos se cumple de hecho entre nuestros individuos.

La comparación más inmediata sería entre las latencias de cópulas maritales en las que se produjera alguna cópula extramarital de la hembra intercaladas con aquellas en las que no hubiera cópula extramarital. La latencia media del primer grupo (analizado en el período de máxima fertilidad) fue menor ( $\bar{X} = 1,79$ ,  $N = 9$ ,  $ET = 0,17$ ; se eliminaron dos casos en los que a su vez el macho había copulado con otra hembra) que en los casos en los que no hubo cópula extramarital intercalada ( $\bar{X} = 2,54$  h,  $ET = 0,22$ ,  $N = 88$ ), aunque esta diferencia no resultó significativa ( $U = 433,5$ ,  $p = 0,64$ , test de Mann-Whitney de dos colas).

Un segundo tipo de evidencia lo buscamos comparando los casos en los que el macho de la pareja había llegado al nido cuando aún el macho intruso se encontraba copulando con su hembra, con aquellos casos en los que cuando el macho de la pareja llegaba ya el macho intruso se había alejado. Para esta comparación, dado que el tamaño de la muestra en un único período era muy pequeño, consideramos todos los casos observados (12 en el primer grupo y 12 en el segundo).

Comparar directamente las latencias provenientes de una muestra tan heterogénea como ésta no tendría mucho sentido. Además, como la cópula extramarital podía producirse en cualquier momento después de una cópula marital y, como demostramos, los machos necesitan de un período de recuperación entre una cópula y otra, tampoco el tiempo transcurrido entre una cópula extramarital y la cópula marital siguiente sería una buena medida de comparación. La forma de detectar entonces posibles diferencias entre el comportamiento del macho en los dos casos fue correlacionar el tiempo transcurrido entre CM1 y la cópula extramarital con la latencia entre las dos cópulas maritales (CM1 y CM2) en cada uno de los dos grupos.

Sería de esperar que si un macho no ve la cópula extramarital de su hembra y no tiene otra forma de detectarla (por ejemplo, a través del comportamiento de la hembra), no alteraría su tiempo normal de latencia entre una cópula y otra, y, por lo tanto, ni el tiempo anterior ni el posterior a la cópula extramarital (sin sentido para el macho en este caso puesto que no ha detectado la cópula extramarital) se correlacionarían con la latencia. En cambio, en aquellos casos en los que el macho sí alterara su tiempo normal de latencia, sería de esperar el encontrar una relación positiva entre el tiempo antes de la cópula extramarital y el tiempo de latencia entre las dos cópulas maritales, ya que a períodos cortos antes de la cópula le corresponderían también períodos cortos de latencia y a períodos largos anterior a la cópula extramarital el período de latencia sería forzosamente largo (aunque el macho

intentase acortarlo copulando inmediatamente).

Efectivamente, en los casos en los que el macho no presenci6 la c6pula extramarital de su hembra, no hubo correlaci6n significativa entre la latencia y el tiempo anterior a la c6pula extramarital (correlaci6n de Spearman,  $r = 0,18$ ,  $p > 0,05$ ), mientras que hubo una alta correlaci6n positiva entre estas dos variables en los casos en los que el macho lleg6 al nido cuando a6n estaba produci6ndose la c6pula extramarital (correlaci6n de Spearman,  $r = 0,81$ ,  $p < 0,01$ ; tabla 13).

Otra relaci6n resultante de comparar estos dos grupos de casos fue la alta correlaci6n negativa observada entre el tiempo antes y despu6s de la c6pula extramarital para los casos en los que el macho no presenci6 la c6pula. Este resultado ser6a de esperar si la c6pula extramarital no condicionara la latencia entre las dos c6pulas maritales, ya que, dado cualquier intervalo, si se divide en dos partes, cuanto mayor sea una de ellas, ser6a menor la otra. En cambio, cuando la c6pula extramarital s6a est6a condicionando la latencia entre las dos c6pulas maritales, no ser6a de esperar que se manifestara esta relaci6n, como ocurri6 en los casos en los que el macho la presenci6 (ver tabla 13).

Tabla 13.- Correlaciones de Spearman de los tiempos transcurridos entre:

- (1) un intento de cópula extramarital (ICE) y la cópula marital de la hembra (CM1) anterior a éste.
- (2) el ICE y la cópula marital posterior a éste (CM2).
- (3) las dos cópulas maritales que incluyen un intento de cópula extramarital intercalado (CM1 y CM2).

Las correlaciones están calculadas independientemente para los casos en los que el macho consorte presencia la cópula extramarital de su hembra (Casillas inferiores a la diagonal principal, N = 12) y para aquellos que no la presencia (Casillas superiores a la diagonal principal, N = 12).

Tiempo entre	ICE y CM1	Tiempo entre ICE y CM2	CM1 y CM2
ICE y CM1	1	-0,93 *	0,18
ICE y CM2	-0,27	1	-0,02
CM1 y CM2	0,81 *	0,3	1

\*  $p < 0,01$ .

### Otras tácticas de defensa de la paternidad.

Como ya comentamos, uno de los comportamientos más extendidos en aves encaminado a la defensa de la paternidad es el de guardar a su compañera durante el período fertilizable de ésta. En aves coloniales, la necesidad de proteger el nido frente a la usurpación o robo de materiales ha llevado también a que sea necesaria la permanencia casi constante de uno de los miembros de la pareja en él, por lo que, tanto si esta tarea recae sobre el macho como si no, se hace casi imposible para éstos guardar a sus compañeras al mismo tiempo que guardar el nido o alimentarse. En la mayoría de estas especies las cópulas ocurren casi exclusivamente en el nido o sus inmediaciones, por lo que el macho podría limitar su tiempo de vigilancia de la hembra al período en que ésta permanece en el nido.

En este estudio, los machos dejaron solas en el nido a sus compañeras un promedio de 1,2% del período diurno (ET = 1,8, Rango = 0%-6,8%, N = 19) durante el período de prepuesta y 3,3% (ET = 10,1, Rango = 0%-46,9%, N = 21) durante la puesta, períodos en que podían ser fertilizadas las hembras, no siendo significativas estas diferencias ( $z = 36$ ,  $p > 0,8$ , test de Wilcoxon). Este ligero incremento durante la puesta fue debido a que uno de los machos observados en este período estuvo ausente 46,9% del tiempo. Si eliminamos a este macho de la muestra, la media se igualaría a la del período anterior ( $\bar{X} = 1,1\%$ , ET = 0,4, Rango = 0%-3%, N = 20). Durante el período de incubación (hembras infértiles), las hembras permanecieron solas en el nido 6,9% del período diurno (ET = 1,

Rango = 0,4%-20,4%, N = 21), proporción significativamente superior a la de los dos períodos anteriores ( $z = 3,0$ ,  $p < 0,001$ ;  $z = 19,0$ ,  $p < 0,01$ , comparado con prepuesta y puesta, respectivamente).

Tal como se comentó en el apartado de métodos, consideramos la ausencia del macho de una pareja en los casos en que abandonaba la colonia, pero no cuando se encontraba colectando material para el nido en las proximidades a éste. Si, tal como se vio anteriormente, la mayoría de las cópulas extramaritales se produjeron mientras los machos colectaban material para el nido, sería de esperar que los machos redujeran de alguna forma el riesgo de pérdida de su paternidad cuando se dedican a esta tarea.

Aunque el comportamiento de construcción del nido será tratado con detalle en el próximo capítulo, comentaremos aquí dos aspectos que pueden estar directamente relacionados con los mecanismos de defensa de la paternidad. Por una parte, los machos colectaron el material para el nido de lugares más próximos a éste que las hembras (tabla 21, capítulo siguiente) y por otra, durante el período fértil de sus compañeras, los machos obtienen el material del propio árbol donde se emplaza el nido en mayor proporción que durante el período infértil (78,9% de 260 registros y 68,3% de 183 registros, respectivamente;  $\chi^2 = 6,26$ ,  $g.l. = 1$ ,  $p < 0,02$ ), lo que le permitiría a un macho ver e interrumpir un ICE hacia su hembra con mayor probabilidad.

### Confianza de paternidad.

MARTIN et al. (1974) demostraron, experimentando con gallinas, que cuando dos machos se aparean con una hembra, la paternidad está directamente relacionada con la proporción de cópulas que cada uno realiza.

Si asumimos que este hallazgo se cumple también en las Espátulas, podremos calcular la "confianza de paternidad" (ALEXANDER 1974) de los machos como la proporción de cópulas maritales respecto al número total de cópulas (maritales y extramaritales) de sus hembras en el período fértil de éstas.

La confianza de paternidad, calculada de esta forma, entre los machos de nuestra población varió entre 1 (confianza absoluta de paternidad) y 0,71, con una media de 0,94 (n=25). Este hecho apunta a una diferencia en la aptitud de los machos para defender su paternidad y, al mismo tiempo, muestra el resultado de una competencia entre éstos por aumentar su descendencia copulando con otras hembras.

### Ritmo diario de las cópulas.

Tanto las cópulas maritales como las extramaritales ocurrieron durante todo el período diurno. Aunque nuestras observaciones por la noche fueron escasas (cuatro noches en 1986), nunca observamos actividad copulatoria en ese tiempo.

Las frecuencias de intentos de cópula y de cópulas maritales presentaron un máximo a primera hora de la mañana, entre las 6,00h y las 7,00h, descendiendo en las horas centrales del día y volviendo a aumentar al final de la tarde (figura 27).

Examinando por separado los ritmos diurnos de la frecuencia de cópulas en la pareja en los períodos de prepuesta y de puesta, se observa un patrón similar al descrito anteriormente (figura 28), aunque durante la puesta se produce un tercer máximo de actividad copulatoria al mediodía, entre las 12.00h y las 13.00h.

Ninguno de los ritmos diurnos de cópulas maritales se diferencia significativamente del que sería de esperar bajo la hipótesis nula de igualdad de frecuencia copulatoria en el transcurso del día (tabla 14). Aunque conviene resaltar que, a excepción del período de prepuesta, las cópulas maritales ocurrieron en el día antes de los valores esperados (figura 29).

La frecuencia de intentos de cópulas extramaritales, en cambio, presentó un ritmo diurno que se aparta significativamente de la hipótesis anterior (tabla 14, ver también figura 29), presentando un máximo a media mañana, entre las 8,00h y las 9,00h, y otro más pronunciado a finales de la tarde, entre las 18,00h y las 19,00h, (figura 30). Este patrón es también diferente del que presentaron las cópulas maritales (tabla 15).

Figura 27. Fluctuación del número de intentos de cópulas maritales y del número de intentos de cópulas maritales en el transcurso del día.

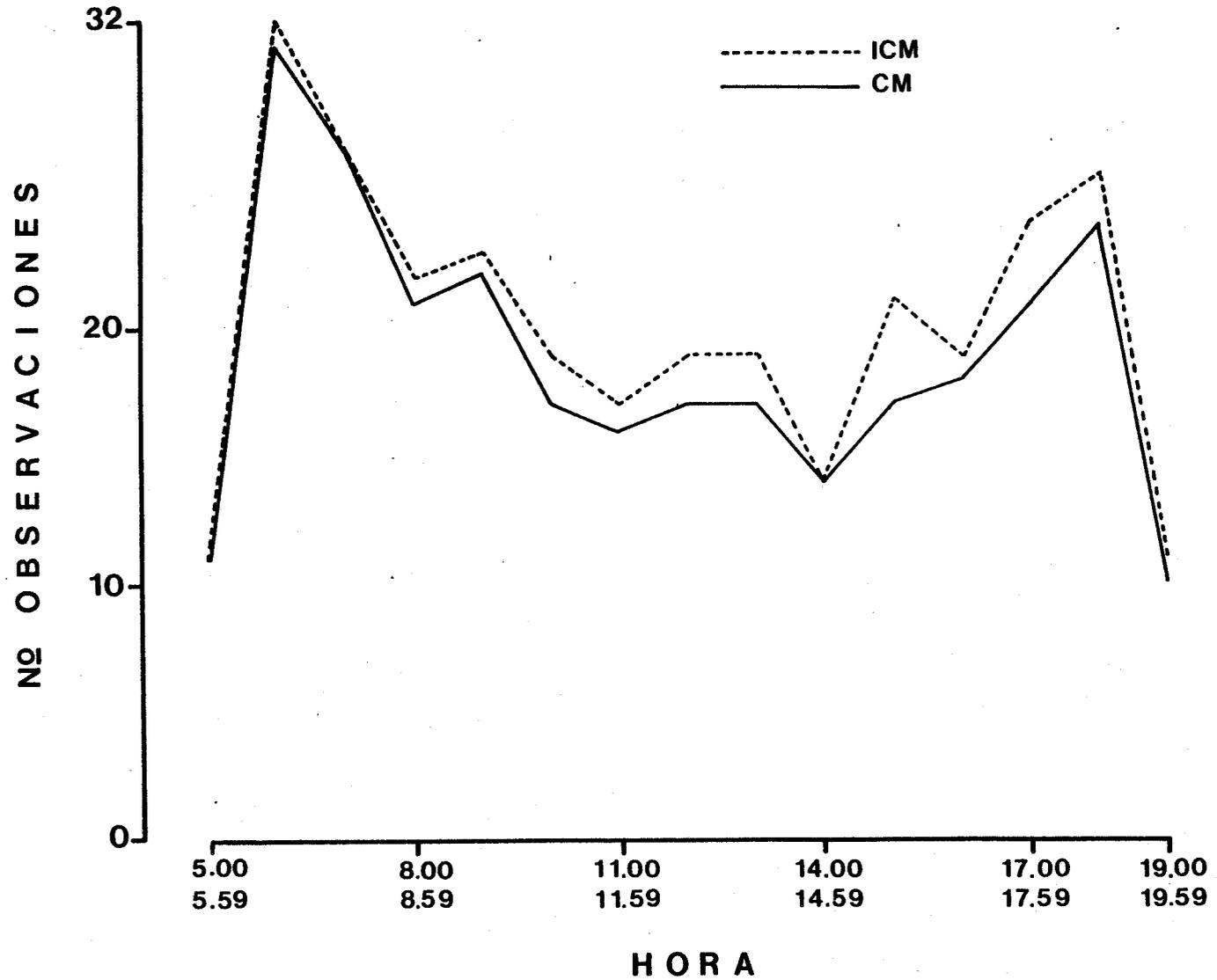


Figura 28. Fluctuación del número de cópulas maritales en el transcurso del día durante los periodos de prepuesta y de puesta.

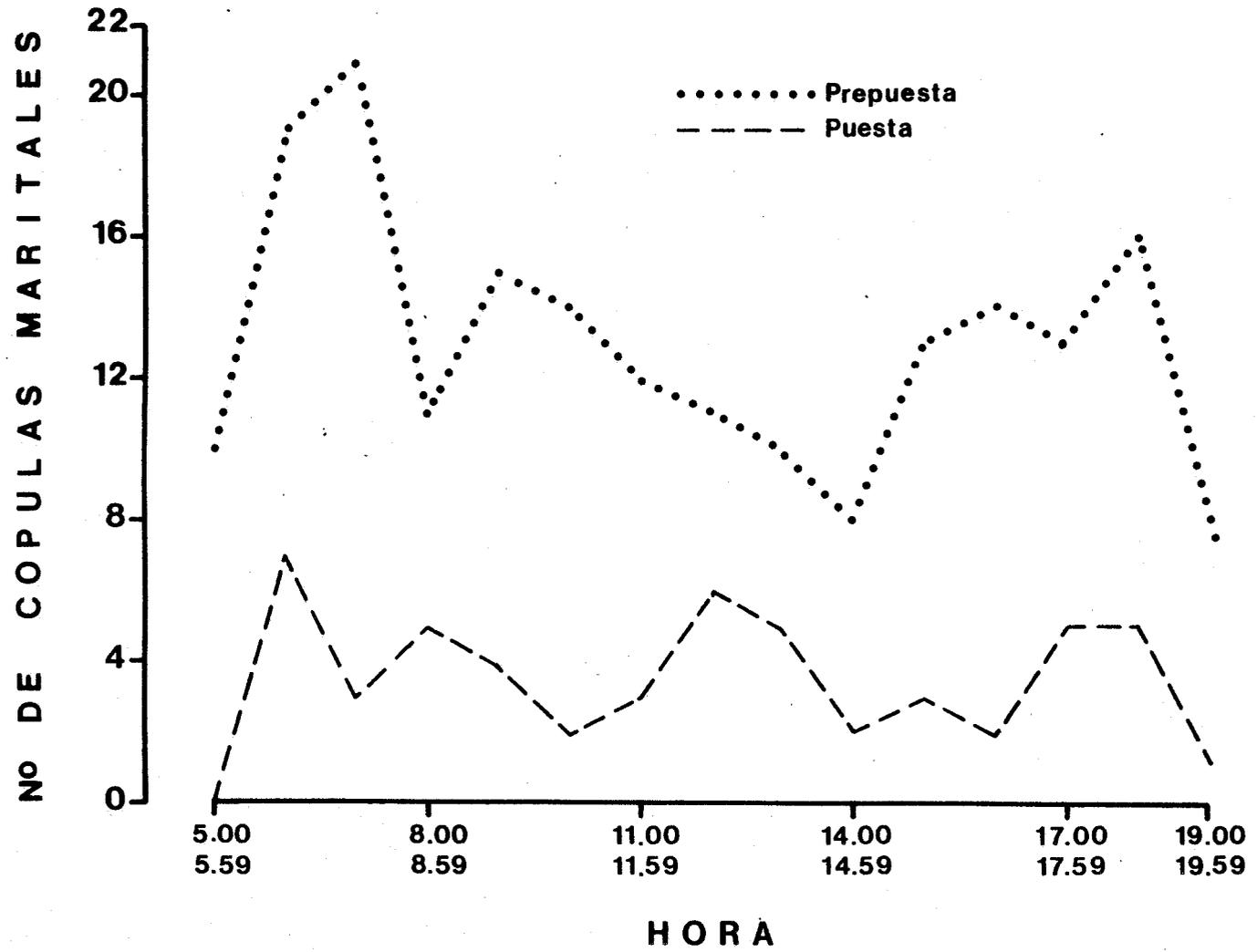


Tabla 14.- Diferencias entre las distribuciones acumulativas diarias observadas y las esperadas ( $H_0$ : igualdad de las frecuencias de cópula durante el día), de diferentes comportamientos de cópulas de acuerdo al test de Kolmogorov-Smirnov de una muestra.

	D % <sup>(1)</sup>	N	Significación	Comentarios <sup>(2)</sup>
ICM <sup>3</sup>	4,4	304	N.S.	ICM > ICM esperado
CM <sup>4</sup>	6,3	283	N.S.	CM > CM esperado
CM1 <sup>5</sup>	6,1	195	N.S.	CM1 > CM1 esperado
CM2 <sup>6</sup>	6,7	53	N.S.	CM2 esperado > CM2
ICES <sup>7</sup>	19	70	$P < 0,05$	ICE esperado > ICE
CE <sup>8</sup>	13,5	30	N.S.	CE esperado > CE

(1) D % = Diferencia máxima entre frecuencia observada y esperada (en porcentaje).

(2)  $X > Y$  indica que la actividad X precede en el tiempo a la actividad Y.

(3) Intentos de cópulas maritales.

(4) Cópulas maritales en todas las fases reproductivas.

(5) Cópulas maritales durante la prepuerta.

(6) Cópulas maritales durante la puerta.

(7) Intentos de cópulas extramaritales.

(8) Cópulas extramaritales.

Figura 29. Frecuencia acumulada de diferentes comportamientos copulatorios en el transcurso del día.



Figura 30. Fluctuación del número de intentos de cópulas extramaritales y del número de cópulas extramaritales en el transcurso del día.

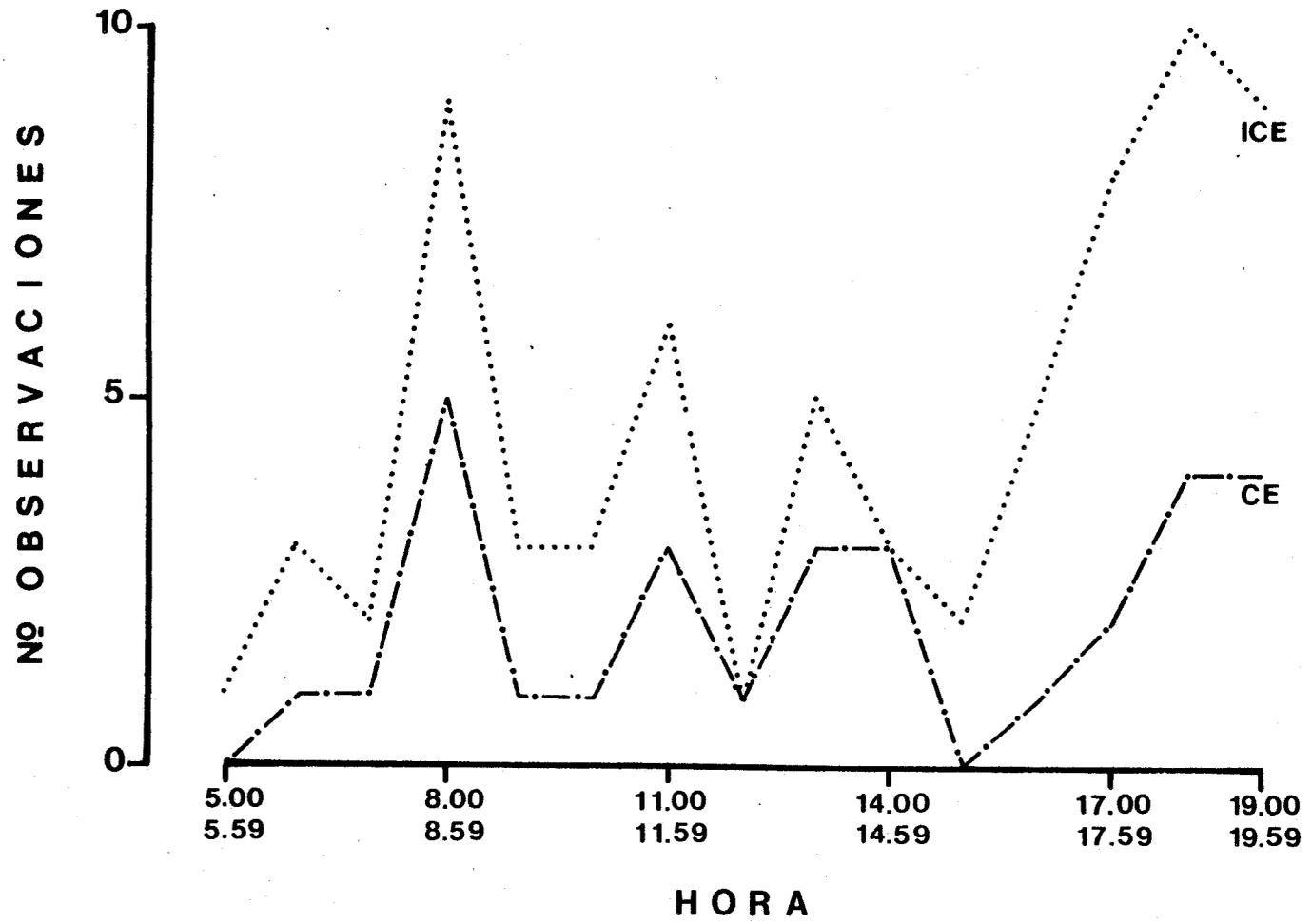


Tabla 15.- Diferencias entre las distribuciones acumulativas diarias de diferentes actividades de cópulas de acuerdo al test de Kolmogorov-Smirnov de dos muestras. (1)

Comparación	D %	n1	n2	Significación	Comentarios
ICM-CM	1,7	304	283	N.S.	CM < ICM
CM1-CM2	6,7	195	55	N.S.	CM1 < CM2
ICM-ICE	19,4	304	70	$p < 0,05$	ICM < ICE
CM-ICE	19,9	283	70	$p < 0,05$	CM < ICE
ICE-CE	11,8	70	30	N.S.	CE < ICE
CE-ICM	16,3	30	304	N.S.	ICM < CE
CE-CM	15,8	30	195	N.S.	CM < CE

(1) Abreviaciones como en tabla 14.

### Comparación anual.

En la tabla 16 se muestran las frecuencias medias de cópulas maritales en los diferentes estados reproductivos de las parejas observadas en 1985 y 1986. En ningún estado reproductivo hubo diferencias significativas entre las frecuencias observadas en los dos años. Tampoco hubo diferencias significativas en cuanto a la frecuencia de ICEs de las hembras en esos años (tabla 17). En los machos la única diferencia significativa observada fue durante el período de incubación, en el que los individuos observados en 1985 presentaron una frecuencia media de ICEs superior a la que presentaron los individuos observados en 1986 (tabla 17).

Tabla 16.- Frecuencia de cópulas maritales en los diferentes estados reproductivos durante los dos años de estudio. N representa el número de parejas observadas.

Año	Prepuesta			Puesta			Incubación			Pollos		
	N	$\bar{X}$	ET	N	$\bar{X}$	ET	N	$\bar{X}$	ET	N	$\bar{X}$	ET
1.985	11	0,33	0,04	13	0,15	0,03	13	0,009	0,003	11	0,005	0,03
(1)	U=57 p=0,89			U=57 p=0,89			U=105 p=0,35			U=60 p=0,34		
1.986	11	0,32	0,03	8	0,13	0,04	13	0,005	0,003	10	0	-

(1) Test de Mann-Whitney de dos colas.

Tabla 17.- Frecuencia de intentos de cópulas extramaritales para machos y hembras en diferentes estados reproductivos durante los dos años de estudio.

Año	Prepuesta			Puesta			Incubación			Pollos		
	N	$\bar{X}$	ET	N	$\bar{X}$	ET	N	$\bar{X}$	ET	N	$\bar{X}$	ET
Machos												
1985	11	0,03	0,01	13	0,06	0,02	13	0,02	0,005	11	0,002	0,0009
(1)	U=74 p=0,28			U=51 p=0,94			U=127 p=0,01			U=70 p=0,08		
1986	11	0,01	0,009	8	0,06	0,01	13	0,005	0,005	10	0	-
Hembras												
1985	11	0,08	0,03	13	0,05	0,02	13	0,008	0,005	11	0,008	0,006
(1)	U=79,5 p=0,2			U=72,5 p=0,09			U=106 p=0,24			U=80 p=0,11		
1986	11	0,04	0,02	8	0,009	0,007	13	0,001	0,001	10	0	-

(1) Test de Mann-Whitney de dos colas.

## DISCUSION

### Fertilización por cópulas extramaritales.

La metodología empleada en este estudio nos impide aportar pruebas directas de que mediante cópulas extramaritales los machos puedan fecundar algún huevo de las hembras. No obstante, disponemos de una serie de pruebas circunstanciales en apoyo de esta hipótesis: las cópulas extramaritales que observamos fueron iguales en la forma a las que se producían normalmente entre machos y hembras que formaban parejas. Una vez que el macho montaba a la hembra durante una cópula extramarital, pasaba a ejecutar las sacudidas de pico que caracterizaban las cópulas maritales (capítulo 3), al tiempo que bajaba lateralmente la cola buscando el contacto cloacal. A diferencia de las cópulas maritales, en ningún ICE se produjo el comportamiento precopulatorio de petición de cópula de los machos. La mayoría de las cópulas extramaritales exitosas se produjeron cuando las hembras eran dejadas solas en los nidos mientras los machos colectaban material para su construcción, actividad que duraba normalmente entre 2 y 4 minutos cada vez. Por lo tanto, la ausencia de comportamiento precopulatorio de los machos en la cópula extramarital puede ser interpretada como una forma de acortar el tiempo de permanencia en el nido de la hembra, disminuyendo así el

riesgo de que sea interrumpida por la vuelta de su compañero.

El comportamiento de machos y hembras ante los intentos de cópulas extramaritales nos induce también a pensar en su efectividad produciendo fecundaciones, ya que, los machos intentaban cópulas extramaritales con hembras que podían ser fertilizadas con una frecuencia casi ocho veces superior a la que lo intentaron con hembras infértiles. Esta preferencia de los machos ha sido demostrada también en Aythya affinis (AFTON 1985), Bubulcus ibis (FUJIOKA y YAMAGISHI 1981), Riparia riparia (BEECHER y BEECHER 1979) y Florida coerulea (WERSCHKUL 1982), en cambio, los machos de Anser coerulescens no son selectivos sobre la fertilidad de las hembras a las que dirigen los ICEs (MINEAU y COOKE 1979).

Por otra parte, las hembras de Espátulas son dejadas solas en el nido por sus compañeros menos tiempo cuando pueden ser fertilizadas que cuando son ya infértiles y los machos, cuando tienen oportunidad, interrumpen los intentos de cópulas hacia sus hembras.

Además, las hembras aceptaron los intentos de cópulas de algunos machos mientras que rechazaban los de otros, colaborando más en la cópula cuando los ICEs se producían en su período fértil que cuando ya no podían ser fertilizadas. Estos hechos sugieren que las hembras puedan estar interesadas en fertilizaciones extramaritales, siendo selectivas a este nivel respecto a los machos que pudieran fertilizar sus huevos.

¿Qué sexo controla las cópulas extramaritales?

Las protestas de las hembras ante los ICEs han sido interpretadas generalmente como un indicativo de su oposición a las fertilizaciones extramaritales (McKINNEY et al. 1984), no obstante, en la mayoría de las especies estudiadas se producen las cópulas a pesar de estas protestas (FUGIOKA y YAMAGISHI 1981, WERSCHUL 1982, ROSKAFT 1983, MINEAU y COOKE 1979, FREDERICK 1987, BIRKHEAD et al. 1985).

En nuestro estudio, las hembras respondieron casi siempre agresivamente hacia los machos que intentaban copular con ellas aunque, en muchas ocasiones, después de esta respuesta agresiva elevaban la cola, lo que facilitaba el contacto cloacal.

El comportamiento inicial de rechazo de las hembras ha sido interpretado también como un modo de llamar la atención de otros machos vecinos y la de su propio compañero, intensificando así la competencia entre machos, con el resultado de que el vencedor obtendría acceso a la hembra y copularía con ella (COX y Le BOEUF 1979). En el presente estudio nunca se observó que acudieran machos vecinos durante los intentos de cópulas extramaritales, aunque algunas veces sí acudió el compañero de la hembra si estaba próximo al nido, interrumpiendo el ICE y expulsando al macho intruso.

Es difícil entonces decidir, a partir del comportamiento de las hembras ante los ICEs, si éstas tienen o no el control sobre su resultado. Excepto un estudio sobre Larus argentatus, en que las hembras emparejadas rechazaban efectivamente todos los intentos de

cópulas extramaritales (FITCH y SHUGART 1984), la evidencia disponible es ambigua, y mientras algunos estudios apoyan el control de las cópulas por las hembras (LUMPKIN 1983; FITCH y SHUGART 1984, FREDERICK 1987) en otros queda de manifiesto que los machos son capaces de forzar las cópulas (McKINNEY et al. 1983, 1984; BIRKHEAD et al. 1985). Por lo que hemos podido observar en la Espátulas, las hembras de esta especie pueden tener capacidad para controlar el resultado de un intento de cópula extramarital, como sugiere el hecho de que a veces elevaran la cola para facilitar el contacto cloacal y otras veces no lo hicieran.

#### La estrategia reproductiva mixta en los machos.

Una de las predicciones de la hipótesis de estrategia reproductiva mixta es que los intentos de cópulas extramaritales estarían protagonizados principalmente por machos emparejados. Este es precisamente uno de los resultados observados en este estudio, en el que la mayoría de los ICEs dirigidos a las hembras focales provenían de machos emparejados, en lugar de proceder de machos que no hubieran sido capaces de encontrar pareja o bien de tratarse de especialistas en esta táctica. Esta situación es la que generalmente se ha encontrado en las especies de aves que presentan cópulas extramaritales (MINEAU y COOKE 1979, FUJIOKA y YAMAGISHI 1981, WERSCHKUL 1982, ROSKAFT 1983, MOLLER 1985, BIRKHEAD et al. 1985, FREDERICK 1987, HATCH 1987).

De los machos emparejados que fueron controlados en este estudio, 60% fueron observados al menos una vez intentar cópulas extramaritales. Si se tiene en cuenta que el tiempo que fueron seguidos esos machos no cubre el período completo de la cría, esta cifra probablemente subestime la verdadera extensión de este comportamiento entre los machos de la población. De todas formas, este resultado muestra que la tendencia a las cópulas extramaritales no se reduce a un pequeño grupo de machos.

La segunda predicción de la ERM se cumple también en la Espátula. Los machos intentaron copular con hembras ya emparejadas, agrediendo frecuentemente a las hembras desemparejadas que intentaban aproximarse a sus nidos. No está claro por qué los machos rechazan copular con hembras desemparejadas. Una explicación a este rechazo derivaría de la posibilidad de que si la producción espermática es limitada (DEWSBURY 1982) los machos tenderían a optimizar su uso copulando con su propia hembra para asegurarse su paternidad (ver más adelante), o bien con hembras que tuvieran una mayor probabilidad de llevar adelante la descendencia que pudiera producirse de esas cópulas. Una explicación alternativa es que los machos estarían tratando de evitar el riesgo de parasitismo de huevos por hembras que pudieran estar a punto de poner o el riesgo de que estas hembras pudiesen destruir los huevos que contuviera el nido, como fue observado en cuatro ocasiones durante este estudio.

Los machos dirigieron intentos de cópulas extramaritales preferentemente a hembras en estado fértil. Este resultado indica que los machos son capaces de detectar el estado reproductivo de hembras que no son su pareja. Para que esta capacidad haya llegado a fijarse en los machos, deben existir presiones selectivas que favorezcan a los machos discriminadores contra los no discriminadores. Una de estas presiones puede consistir en que los machos que optimicen su producción espermática a base de reservarla para su propia hembra o para hembras a las que tengan cierta probabilidad de fecundar, dejen más descendencia que machos que no siguen esta táctica. Otra presión a favor de este comportamiento discriminatorio de los machos puede consistir en reducir el riesgo derivado de dejar el nido o su hembra desatendidos solamente a aquellos casos en los que su probabilidad de "ganancia" genética sea una contrapartida elevada, es decir, dedicando sus ICEs a hembras ya emparejadas y fértiles.

La forma en que los machos de aves logran averiguar el estado reproductivo de las hembras es pobremente conocida. JONES (1986) demostró que los machos de Riparia riparia detectan a las hembras fértiles por su vuelo más lento, consecuencia del aumento de peso experimentado durante los períodos de prepuesta y de puesta. FUJIOKA y YAMAGISHI (1981) sugirieron que los machos de Bubulcus ibis podrían detectar el período fértil de las hembras por la coloración más brillante que presentan durante esta época en el pico y la piel facial. Para la Espátula se desconoce las características que intervienen en esta selección, aunque sugiero que, al situarse

los nidos muy próximos y estar los vecinos en contacto visual casi continuo, los machos podrían detectar el estado de fertilidad de las hembras vecinas por la frecuencia de cópulas con su pareja, el tiempo de permanencia en el nido o el tiempo relativo que están incubando, características todas que varían según el estado reproductor en que se encuentran las hembras. Esto se vería apoyado en este estudio por la probabilidad de que una hembra se vea sometida a ICEs en relación a la distancia a que se sitúa los nidos de los machos que dirigen esos ICEs.

#### Tácticas de defensa de la paternidad.

Una serie de comportamientos observados en este estudio podrían ser interpretados como mecanismo presentes en los machos que defienden su paternidad.

BIRKHEAD et al. (1987) mostraron que la frecuencia de cópulas de una especie puede estar determinada por el riesgo de competencia espermática.

Una frecuencia alta de cópulas se presta a dos tipos de explicaciones, la primera es que puede servir para ocultar el período fértil de las hembras (BIRKHEAD 1979). Si ésta fuera la explicación correcta se podría predecir que la frecuencia de cópulas sería constante o impredecible a través de un período prolongado de tiempo que, en todo caso, incluiría el período fértil de la hembra. Nuestros resultados no apoyan esta hipótesis puesto que (1) cuando comienza a copular la pareja muy probablemente es ya fértil la

hembra y (2) el patrón diario que presentó la frecuencia de cópulas no fué constante, sino que va aumentando progresivamente hasta el inicio de la puesta (figura 23), por lo que más que ocultar señalaría el estado de fertilidad de las hembras a otros machos. La segunda explicación hace referencia a la devaluación o desplazamiento del esperma de posibles competidores (McKINNEY et al. 1983, 1984), esto es, si como se ha demostrado en aves domésticas la probabilidad de fertilización está relacionada directamente con el número de inseminaciones (MARTIN et al. 1974), deberíamos esperar que en aquellas especies en las que exista cierto riesgo de competencia espermática para los machos emparejados, podrían éstos disminuirlo en gran medida a base de copular el mayor número posible de veces con sus compañeras durante el período fértil de éstas. La evidencia presentada por BIRKHEAD et al. (1987) cuando compararon las frecuencias de cópulas de géneros con distinto riesgo de competencia espermática apoya en gran medida esta hipótesis.

De nuestro estudio de la Espátula pueden ser extraídas dos pruebas en favor de la hipótesis de devaluación espermática: (1) la frecuencia de cópulas de la pareja fue aumentando progresivamente hasta el inicio de la puesta y (2) los machos realizaron ICEs menos frecuentemente durante el período de prepuesta que durante los de puesta e incubación. Esta segunda observación puede indicar dos cosas, una es que los machos dedican toda su producción espermática a sus compañeras en el período cuando el riesgo de competencia espermática es más alto (las hembras experimentaron una mayor frecuencia de ICEs durante el período de prepuesta) y la otra es que

durante el período de puesta la probabilidad de fecundación de una cópula es baja, por lo que los machos podrían aumentar su éxito reproductor si durante este período dedicaran parte de su producción espermática a otras hembras.

No está claro por qué la tasa de cópulas es más alta durante la prepuesta que durante la puesta, pero lo cierto es que esta característica es compartida por muchas especies de aves, pertenecientes a diferentes familias. Existe todavía muy poca información detallada sobre el patrón diario de cópulas en aves. En la revisión de BIRKHEAD et al. se presentan datos sobre este aspecto provenientes de 20 especies, si exceptuamos las cinco especies marinas en las que la actividad copulatoria cesa varios días antes de la puesta del único huevo y a Rupicola rupicola, una especie que forma "leks" en los que las hembras son inseminadas por lo general una sola vez (TRAIL, P. en BIRKHEAD et al 1987), de las 14 especies restantes, 10 presentaron mayor frecuencia de cópulas durante la prepuesta (Ficedula hipoleuca, Calidris temminckii, Carpodacus erytrinus, Accipiter gentilis, Larus fuscus, Eudocimus albus, Hirundo rustica, Sturnus vulgaris, Passer hispaniolensis y Parus major) y las otras 4 (Tachycineta bicolor, Passer domesticus, Gallinula chloropus y Serinus serinus) presentaron frecuencias similares durante la prepuesta y la puesta.

La presencia de glándulas reservorios de esperma (glándulas uterovaginales, HATCH 1983) en el oviducto de las hembras de aves puede ser un factor clave para entender el patrón estacional de cópulas; desafortunadamente, se sabe aún muy poco sobre el

funcionamiento de esas glándulas. COMPTON et al. (1978), usando técnicas de inseminación artificial con gallinas, comprobaron que cuando una hembra es inseminada al mismo tiempo con iguales cantidades de semen proveniente de dos machos, la probabilidad de fertilización de cada uno de ellos era la misma, no obstante, cuando las inseminaciones se producen con 4 horas de diferencia, casi un 80% de la descendencia provenía de la segunda inseminación. Resultados similares fueron obtenidos por CHENG et al. (1983), esta vez experimentando con patos domésticos. Estos autores comprobaron que si dos inseminaciones (provenientes de razas distintas) eran efectuadas simultáneamente o separadas tanto 1 hora como 3 horas, no había diferencias significativas en la proporción de progenie derivada de ellas, en cambio, cuando las inseminaciones se efectuaban con 6 horas de diferencia el 70% de la descendencia provenía de la segunda inseminación. Los autores de estos dos experimentos propusieron que el esperma de inseminaciones sucesivas iba llenando las glándulas uterovaginales formando estratos que no llegaban a mezclarse, con el resultado de que el esperma más reciente ocuparía el estrato superior y sería usado primero para fertilizar los óvulos.

Este mecanismo se adecúa bien a los resultados obtenidos en esos experimentos, pero las condiciones en que fueron efectuados se alejan bastante de lo que ocurre en libertad, al menos en especies similares a la Espátula. La diferencia esencial entre estos experimentos y lo observado por nosotros es que en ellos se efectuaban únicamente dos inseminaciones (de 0,1 ml cada una) sobre

hembras que no habían sido inseminadas previamente y, por lo tanto, tenían las glándulas vacías. Muy probablemente, con la primera inseminación no se llenarían las glándulas, quedando espacio aun para el esperma procedente de una segunda inseminación. Pero ¿qué ocurre cuando se produce un gran número de inseminaciones antes de la primera ovulación, como sucede en la Espátula?. Probablemente hay un momento a partir del cual las glándulas se colmatan con el esperma de esas inseminaciones, por lo que no quedaría hueco para más esperma. A no ser que ese esperma fuera capaz de desplazar al que ya está en las glándulas, probablemente pierda viabilidad en poco tiempo en el oviducto de la hembra o pueda ser expulsado con el paso de un huevo (BASK 1981), por lo que la prioridad de la inseminación más reciente no tendría efecto en esta situación e incluso estaría en desventaja con inseminaciones anteriores.

La colmatación de las glándulas uterovaginales propuesta y su efecto negativo sobre la capacidad de fertilización del esperma inseminado posteriormente a esta colmatación podría explicar el patrón diario de cópulas observado en la Espátula y las otras especies citadas anteriormente, además de la diferente dedicación que los machos hacen de su producción espermática durante los períodos de preputa y de puta, ya que, una vez colmatadas las glándulas, una frecuencia mínima de cópulas permitiría reponer el esperma utilizado en la fecundación de cada huevo.

Se ha propuesto también que los machos aumentarían su éxito en la fertilización de los huevos copulando con las hembras en las horas en que la probabilidad de fertilización fuera máxima (CHENG et al. 1982, AFTON 1985, MOLLER 1987b). CHENG et al. (1983) demostraron para Anas platyrhynchos que existe un corto período de tiempo después de la ovoposición en el que una inseminación puede dar lugar a la fertilización del siguiente huevo (fertilization window). Sería de esperar entonces que si los machos estuvieran optimizando temporalmente su producción espermática, copularían con mayor frecuencia en los momentos siguientes a la puesta de un huevo. Nosotros observamos a las hembras poner un huevo solamente en dos ocasiones (a las 17,05 h y a las 18,25 h), lo que, teniendo en cuenta el elevado número de horas que pasamos observando durante el período de puesta y el comportamiento característico de las dos hembras observado al poner, resulta ser un número de registros muy bajo. La explicación más probable para esto es que las hembras pusieran durante la noche, período en que nuestras observaciones fueron muy escasas.

La frecuencia de cópulas en la pareja no se aparta significativamente del patrón esperado bajo la hipótesis nula de igualdad de frecuencias de cópulas a lo largo del día, por lo que no es probable que los machos estén intentando maximizar su éxito en la fertilización de los óvulos de sus hembras adecuando temporalmente sus frecuencias de cópulas. Los ICEs, en cambio, ocurrieron con mayor frecuencia al final de la tarde, apartándose significativamente el ritmo observado del esperado bajo la anterior

hipótesis. Este máximo al final de la tarde se aproximaría al momento en que fueron vistas las dos hembras poner, aunque el número de estas observaciones fue demasiado bajo como para proponer una optimización temporal de los ICEs.

"Guardar a la hembra" (mate guarding) durante el período fértil es uno de los comportamientos de defensa de la paternidad más extendidos entre los machos emparejados de especies no coloniales (CARLSON et al. 1985; BIRKHEAD 1979, 1982; POWER et al. 1981; BJORKLUND y WESTMAN 1986). En especies coloniales, la aplicación de este término lleva con frecuencia a confusiones, dado que en muchas de estas especies la necesidad de proteger el nido contra la usurpación o robo de materiales por otros congéneres imposibilita a los machos simultanear esta tarea con un seguimiento continuo a la hembra. Si nos atenemos a la definición dada por BIRKHEAD et al. (1987) de este comportamiento (continuo seguimiento del macho a la hembra en cada desplazamiento que esta inicia), la mayoría de las especies coloniales se clasificarían en la categoría de especies "no-guardadoras" (para excepciones en Hirundinidae ver BEECHER y BEECHER 1979; MOLLER 1985, 1987a), puesto que las hembras pasan una gran parte del tiempo fuera de la colonia sin la compañía de su pareja. No obstante, en la mayoría de estas especies las cópulas (tanto maritales como extramaritales) ocurren en el nido o en sus proximidades, por lo que, si el término guardar a la hembra es interpretado en su sentido funcional, debería limitarse la referencia de proximidad espacial entre macho y hembra de una pareja al lugar donde regularmente se producen las cópulas. Por ejemplo,

WERSCHKUL (1982a, b) observa que los machos de Florida coerulea permanecen sin abandonar el nido para alimentarse durante todo el tiempo que dura el período fértil de sus hembras, aunque éstas pasan buena parte del día fuera de la colonia, y que la frecuencia de cópulas extramaritales de las hembras depende de la presencia o ausencia de sus compañeros en el nido. La relación entre el tiempo que los machos permanecen en el nido y la vulnerabilidad de sus hembras ante los ICEs ha sido señalada también en Uria aalge, BIRKHEAD et al. (1985); Bubulcus ibis, FUGIOKA y YAMAGISHI (1981); Eudocimus albus, FREDERICK (1987) y en Fulmarus glacialis, HATCH (1987). En cambio, no parece ser importante en Larus argentatus (FITCH y SHUGART 1984).

En nuestro estudio, las cópulas extramaritales ocurrieron en los nidos de las hembras y siempre cuando sus compañeros estaban ausentes. La proporción de tiempo que las hembras pasan en el nido solas fue menor durante los períodos de prepuesta y de puesta que durante el período de incubación, lo que sugiere un papel importante del comportamiento de guardar a la hembra en los machos de esta especie.

Otros dos comportamientos observados en este estudio pueden ser interpretados, en el mismo contexto de guardar a la hembra, como un esfuerzo de los machos por mantener la proximidad espacial con sus hembras cuando están en los nidos durante el período fértil. Por una parte, los machos no se alejaron en general de sus nidos en sus intentos de cópulas extramaritales, dedicándose principalmente a las hembras vecinas, que ocupaban nidos próximos a los suyos (ver

también FREDERICK 1987 y WERSCHKUL 1982b) y, por otra, los machos colectaron el material del nido de lugares más próximos que las hembras y, durante el período fértil de éstas, la proporción de material que toman del propio árbol donde está emplazado el nido fue mayor que cuando ya sus hembras no podían ser fertilizadas.

En algunas especies se ha observado que tras un intento de cópula extramarital hacia su hembra, los machos pueden copular con sus compañeras, llegando a veces a forzar la cópula (Anas crecca, MCKINNEY y STOLEN 1982; Aythya affinis, AFTON 1985; Passer domesticus, MOLLER 1897c; Hirundo rustica, MOLLER 1985, 1987b). Se ha sugerido que, mediante este comportamiento, los machos mezclarían su esperma con el del macho anterior, evitando el posible orden de prioridad de la última inseminación y devaluando el potencial fertilizador de ésta. En mi opinión, se ha sobreestimado la importancia de esta táctica en el sistema de defensa de la paternidad empleado por los machos, por los siguientes motivos: en primer lugar, la capacidad de eyaculación de los machos, como señala DEWSBURY (1982), no es ilimitada, por lo que una respuesta inmediata de este tipo estará condicionada por el tiempo que haya transcurrido entre la anterior cópula del macho y el momento cuando se produce el ICE hacia su hembra.

En segundo lugar, el volumen y la densidad de espermatozoides de una eyaculación están influidos por la anterior frecuencia de cópulas del macho (STURKIE y OPEL 1976). Este hecho, combinado a que la probabilidad de dejar descendencia para dos machos copulando sucesivamente con una misma hembra está en función

de la cantidad total de semen que cada uno de ellos aporta (MARTIN et al. 1974), añade mucha más complejidad a los resultados esperados tras la simple observación de dos cópulas seguidas con una misma hembra.

En tercer lugar, se desconoce actualmente si especies de aves no domésticas presentan un efecto de prioridad en la fertilización relacionado con el orden temporal en que ocurren las inseminaciones. Comentamos ya que los experimentos realizados para comprobar este efecto se hicieron bajo condiciones que distan mucho de ser las observadas en la naturaleza, por lo que habría que tener cierta cautela al extrapolar sus resultados en otras especies. Por otra parte, en los mamíferos en que se ha estudiado el efecto de orden de las cópulas (DEWUSBURY 1984) se ha demostrado una variación intraespecífica, incluso dentro de una misma familia, que debería ser tomada en cuenta también en aves.

Por último, se ha comprobado que para que llegue a producirse una mezcla completa del esperma de dos machos en el oviducto de la hembra, anulando así el posible efecto de orden, no es necesario que el intervalo entre las dos inseminaciones sea muy corto, puesto que con tres horas de diferencia la proporción de descendencia es de 1:1 (CHENG et al. 1983). Quizá, cuando únicamente podría ser efectiva una estrategia de este tipo sería en el corto intervalo que transcurre entre la ovoposición y la fecundación del siguiente huevo. Pero, incluso en este caso, la probabilidad de fertilización del siguiente huevo es bastante baja (20% de fertilidad de las cópulas anteriores a una hora siguiendo a

la ovoposición y 0% después de este intervalo. Hay que tener en cuenta además que los experimentos fueron realizados en ausencia de competencia con esperma de inseminaciones anteriores, CHENG et al. 1983).

En nuestro estudio hemos aportado evidencia de que existe un tiempo mínimo entre dos cópulas sucesivas de un macho, como sugiere el mayor intervalo transcurrido entre dos cópulas maritales cuando hubo una cópula extramarital del macho intercalada que cuando no la hubo. Se ha demostrado también que los machos, cuando observan un ICE hacia sus hembras, acortan el intervalo de tiempo de su siguiente cópula extramarital, pero la medida de este acortamiento está en función del tiempo transcurrido entre la cópula anterior del macho y el momento en que ocurre el ICE.

En resumen, la alta frecuencia de cópulas con sus compañeras, el patrón estacional de estas cópulas, así como la elevada proporción de tiempo que los machos pasan juntos a sus hembras cuando están en los nido durante el período fértil y, en menor medida, el acortamiento de la latencia normal entre cópulas como respuesta a los intentos de cópula extramaritales dirigidos hacia sus hembras, componen el repertorio de tácticas que los machos de Espátula emplean para defender su paternidad sobre una cría en la que luego invertirán su cuidado parental.

### Costes y beneficios de las cópulas extramaritales para las hembras.

Muchos de los costes propuestos para las hembras derivados de las cópulas extramaritales son de poca importancia o nulos para las Espátulas. Nunca observamos abandono del compañero de la hembra como consecuencia de las CE, ni ataques o daño físico a ésta como respuesta a los ICEs. Tampoco los machos robaron material del nido ni agredieron a las hembras durante los ICEs, como ha sido observado en Eudocimus albus (FREDERICK 1987). El aumento de competencia entre los pollos al disminuir el grado de parentesco entre ellos es también un coste poco probable, puesto que la agresividad entre pollos de un nido, e incluso entre pollos de nidos vecinos, es apenas considerable.

De algunas de las hipótesis sobre los beneficios de las cópulas extramaritales para las hembras podrían derivarse predicciones susceptibles de ser evaluadas con datos procedentes de observaciones de campo como los nuestros. Otras, en cambio, necesitarían de estudios con un enfoque muy diferente.

Una posible estrategia de los machos para aumentar su éxito reproductor podría consistir en el infanticidio selectivo hacia la descendencia de hembras con las que no tengan ninguna probabilidad de compartir hijos. Mediante este comportamiento los machos podrían provocar en esas hembras el inicio de una puesta de reemplazo, aumentando así sus oportunidades de tener descendencia con ellas. Esta estrategia es común en algunas especies de mamíferos (HRDY 1979) y recientemente ha sido observada también en aves (CROOK y

SHIELDS 1985).

Las hembras, a su vez, podrían defenderse de esta táctica de los machos aceptando copular con ellos, con lo que les darían cierta probabilidad de paternidad, así como, también, "enmascarando" su estado de fertilidad, mostrándose receptivas en cualquier momento de su ciclo reproductivo.

El comportamiento observado en las espátulas no apoya la segunda hipótesis, puesto que las hembras no siempre aceptaban las cópulas de machos vecinos, dependiendo más bien su grado de colaboración del estado reproductivo en que se encontraban, contrariamente a lo que deberíamos esperar si fuera éste el beneficio perseguido por las hembras.

Tampoco observamos que las hembras obtuvieran ningún beneficio material de los machos al permitirles copular con ellas ni ayuda extra en el cuidado de los huevos o pollos. Lo único que obtuvieron esas hembras fue el semen de los machos, y esto podría beneficiarlas, indirectamente a través de su descendencia, si los machos con los que copulaban fueran de una "calidad" genética superior a la de su propio compañero o transmitieran a los hijos machos la tendencia a la ERM.

Este último beneficio podría ser descartado, a juzgar por nuestras observaciones, puesto que las hembras aceptaron cópulas de unos machos y rechazaron las de otros, contrariamente a la predicción más importante de esta hipótesis: colaboración con cualquier macho emparejado que intentara copular con ellas.

La ganancia en calidad genética para su descendencia al copular con machos "mejores" que su pareja encuentra cierto apoyo en nuestros resultados, puesto que las hembras fueron selectivas sobre con quién aparearse. No disponemos de suficientes datos cuantitativos para poder evaluar qué rasgos particulares de los machos influyeron en la elección por parte de las hembras. En términos generales, los machos que intentaban cópulas extramaritales se encontraban en un estado reproductivo más avanzado que el propio compañero de la hembra, por lo que si un adelanto temporal en la reproducción refleja mejores aptitudes en esos machos, las hembras se beneficiarían de tener descendencia compartida con ellos.

LUMPKIN (1983) sugirió que las hembras podrían beneficiarse directamente del comportamiento extramarital si, al ser permisivas con otros machos, forzaban así a sus compañeros a una vigilancia casi constante, evitando así gastos energéticos derivados de las persecuciones por otros machos y, consiguiendo adicionalmente, vigilancia antipredatoria por parte de sus compañeros. Algo de esto puede ocurrir también en la Espátula, puesto que los machos se ven obligados a permanecer casi continuamente en los nidos durante el período fértil de las hembras, con lo cual éstas pueden permanecer más tiempo alimentándose. Al mismo tiempo, las hembras podrían evaluar durante un período de tiempo prolongado la calidad genética de sus compañeros, ya que la permanencia casi constante en los nidos requerida a los machos, iría asociada a una alta habilidad en la obtención de alimento (FREDERICK 1987).

## **V. INVERSION PARENTAL**

## INTRODUCCION

Alrededor del 90% de las especies de aves son monógamas (LACK 1968). La monogamia está estrechamente asociada con el cuidado biparental de la descendencia, por lo que una de las hipótesis propuestas para explicar la evolución de este sistema de emparejamiento es que la ayuda del macho es esencial para criar con éxito a los jóvenes (LACK 1968, WITTEMBERG y TILSON 1980, ORING 1982).

TRIVERS (1972) definió la inversión parental como cualquier inversión por el padre o madre en un hijo que aumente su probabilidad de supervivencia (y, por lo tanto, el éxito reproductor) al coste de la posibilidad por parte de los progenitores en invertir en otro hijo. De acuerdo a esta definición, la inversión parental debería ser medida en términos de reducción de la posibilidad parental para criar más hijos. No obstante, la dificultad práctica que conlleva esta medición hace que generalmente la inversión sea expresada como tiempo o frecuencia de actos que puedan afectar la supervivencia de los hijos (por ejemplo, tiempo que dedican a la incubación, frecuencia de alimentación a los pollos, etc.).

Tiempo, energía, y riesgo son las tres unidades con que puede ser cuantificada la inversión parental. Como señala KNAPTON (1984), estas unidades, por su propia naturaleza, no son aditivas, lo que dificulta la medición exacta de la inversión parental y su comparación entre ambos sexos.

En especies de aves monógamas se ha asumido que al comienzo de la incubación las hembras han invertido más energía que los machos (TRIVERS 1972, ALEXANDER 1974). TRIVERS (1972) postuló que cualquier individuo cuya inversión acumulada fuera menor que la de su pareja, teóricamente, estaría tentado a desertar, especialmente si la disparidad fuera grande. El abandono de la pareja se daría porque el desertor perdería menos que su compañero si fracasara en la cría de algún hijo y el compañero se vería entonces más fuertemente presionado a seguir cuidando la cría. Este argumento ha recibido posteriormente críticas (DAWKINS y CARLISLE 1976, BOUCHER 1977, MAYNARD-SMITH 1977) basadas en que la selección natural actúa sobre los beneficios futuros (en términos de número de descendencia), no siendo de esperar entonces que la inversión pasada influyera en las decisiones de los individuos en el presente.

En aves monógamas, la mayor inversión parental inicial de la hembra, sugerida por TRIVERS (1972), en base a su costosa contribución gamética, comparada con la contribución de los machos, debería ser matizada, ya que en muchas especies, actividades que están directa o indirectamente relacionadas con la supervivencia de los hijos, tales como la defensa del territorio de cría, construcción del nido, alimentación de cortejo, etc. pueden suponer

un coste para los machos que iguale, e incluso supere, al de la producción de huevos por parte de las hembras (GLADSTONE 1979, BURGER 1981, WERSCHKUL 1982a).

En especies con cuidado biparental, machos y hembras pueden estar en conflicto sobre cuanto invertir (TRIVERS 1972), sobre todo si esta inversión está negativamente correlacionada con la propia supervivencia del individuo, relación aun poco documentada (ver REZNICK 1985 para revisión), por lo que KREBS y DAVIES (1981) sugirieron que sería de esperar que cada sexo tratara de explotar al otro reduciendo su propia inversión.

Hay todavía muy pocos trabajos sobre especies de aves con cuidado biparental donde se cuantifique la contribución relativa de machos y hembras a la supervivencia de la cría, por lo que, hasta que no se disponga de una base de datos adecuada, no podrán ser evaluadas las diferentes teorías sobre la inversión parental.

En este capítulo examinaremos algunos aspectos de la inversión parental de la Espátula, desde que se forma la pareja hasta que los pollos abandonan el nido, haciendo especial hincapié en la comparación entre los dos sexos. En particular, trataremos el comportamiento de incubación y la atención o presencia en el nido, medidos como el tiempo relativo que dedican a estas actividades; además de la construcción del nido y la alimentación de los pollos, medidos como frecuencia temporal de los aportes de materiales al nido y cebas, respectivamente.

Como se ha comentado previamente, el tiempo o frecuencias de actividades parentales es sólo una medida parcial de la inversión parental, necesitando ser complementadas con estimas en términos energéticos y de riesgos de supervivencia parental de esas actividades para obtener un cuadro completo de la inversión parental.

Las cuestiones que trataremos seguidamente son:

- (1) ¿Contribuyen del mismo modo los sexos a la inversión parental?
- (2) ¿Cómo varían durante el ciclo reproductivo estas actividades?
- (3) ¿Cómo afecta a cada sexo esta variación?
- (4) ¿Existen diferencias sexuales en los ritmos circadianos de estas actividades?
- (5) ¿Cómo afecta al éxito reproductivo la variación en la contribución de cada sexo al cuidado parental?

## RESULTADOS

### CONSTRUCCION DEL NIDO

Las espátulas en Doñana anidan sobre alcornoques, construyendo el nido cada año o, más raramente, ocupando nidos que quedan en la colonia de años anteriores o aquellos abandonados más recientemente por sus ocupantes. En general, la recogida de materiales para el nido corre a cargo principalmente del macho, mientras las hembras se encargan de su construcción.

En los próximos apartados examinaremos cuantitativamente algunos aspectos de la recogida de materiales para el nido, actividad mucho más costosa energéticamente que las otras actividades de construcción y mantenimiento del nido. Los resultados siguientes provienen de las observaciones realizadas en 1.985 sobre 12 parejas a lo largo de todo el ciclo reproductivo.

### Contribución relativa de machos y hembras al aporte de materiales al nido.

Se registraron 1.328 aportes de materiales al nido realizados por 12 parejas, que fueron observadas durante un total de 3.355 horas. De aquel total, los machos realizaron el 75,5% de los aportes y las hembras el 24,5%. En todas las parejas los machos aportaron más material al nido que sus compañeras ( $z = 0$ ,  $p < 0,001$ , test de Wilcoxon).

La contribución relativa de cada sexo al aporte de materiales al nido varió entre las parejas estudiadas en un rango que, para los machos, está comprendido entre 54,8% en la pareja 13 y 94,3% en la pareja 14.

Sería de esperar que cuando uno de los miembros de la pareja aportara mucho material al nido, el otro aportaría menos cantidad. En efecto, la correlación resultante de comparar machos con hembras pertenecientes a la misma pareja fue negativa, aunque débil y no significativa ( $r_s = -0,13$ ,  $n = 12$ , N.S.).

### Estados reproductivos y frecuencia de aportes de materiales al nido.

El estado reproductivo afectó la frecuencia de aportes de materiales al nido tanto para el caso de los machos ( $F(\text{Welch}) = 3,04$ , gl. = 3, 21,  $p = 0,05$ ) como de las hembras ( $F(\text{Welch}) = 0,89$ , gl. = 3, 18,  $p < 0,001$ ), no encontrándose interacción significativa

entre sexo y estado reproductivo (tabla 18).

En todos los estados reproductivos los machos aportaron más materiales al nido que las hembras (tabla 19), aunque la diferencia observada durante la incubación no fue significativa. La frecuencia con la que los machos acarrearón materiales al nido fue más alta en el período de puesta ( $\bar{X} = 0,74$  aportes/hora) y en el de prepuesta ( $\bar{X} = 0,58$  aportes/hora), disminuyendo después durante la incubación y atención a los pollos ( $\bar{X} = 0,26$  aportes/hora y  $\bar{X} = 0,23$  aportes/hora, respectivamente).

Las hembras aportaron materiales al nido casi exclusivamente durante los períodos de puesta e incubación ( $\bar{X} = 0,24$  aportes/hora,  $\bar{X} = 0,21$  aportes/hora, respectivamente). Durante el período de prepuesta, aunque algunas hembras transportan materiales al nido (6 de 10 hembras observadas en este período), la frecuencia media de aportes fue muy baja (0,07 aportes/hora), al igual que ocurrió cuando atendían a los pollos ( $\bar{X} = 0,02$  aportes/hora, 4 de las 11 hembras controladas en este período no fueron registradas nunca acarreamo material para el nido).

#### Procedencia del material aportado al nido.

El material aportado al nido se clasificó, según su procedencia, en cuatro categorías: Arrancado de los alcornoques, recogido bajo los alcornoques, robado de otros nidos y recogido de la zona de marisma.

Tabla 18.- Frecuencia de aporte de materiales al nido: Análisis de la varianza de dos vías entre sexo y estado reproductivo. El análisis se realizó sobre los datos transformados ( $\log X + 1$ ).

	Suma de cuadrados	Gl.	Media de cuadrados	F	p
Sexo	0,196	1	0,196	24,14	0,0000
Estado reprod.	0,114	3	0,038	4,66	0,0047
Interacción	0,059	3	0,019	2,43	0,07
Error	0,666	82	0,008		

Tabla 19.- Frecuencia de aporte de materiales al nido por machos y hembras en diferentes estados reproductivos. La frecuencia se expresa como número de aportes de materiales por hora de observación durante el periodo diurno.

Estado Reproductivo	N	Machos			Hembras			t*	Significación
		$\bar{X}$	ET	Rango	$\bar{X}$	ET	Rango		
Prepuesta	10	0,58	0,16	0,07 -1,37	0,07	0,03	0 -0,28	3,4	p = 0,003
Puesta	12	0,74	0,2	0,07 -1,84	0,24	0,1	0 -1,22	2,2	p = 0,036
Incubación	12	0,26	0,04	0,02 -0,54	0,21	0,04	0 -0,45	0,8	p = 0,416
Pollos	11	0,23	0,03	0,06 -0,39	0,02	0,01	0 -0,06	6,9	p = 0,000

\* la t de Student fué calculada después de transformar los datos originales ( $\log(x+1)$ ).

No siempre que se observó un aporte de material al nido fue posible determinar su procedencia, pues el propio método de registro de datos impedía dedicar demasiada atención a un mismo individuo una vez que partía del nido para recoger material. Pudimos, no obstante, registrar la procedencia del material en 527 casos (440 para machos y 87 para hembras), lo que supone casi un 40% del total de acarreos al nido observados.

Más de la mitad de este material procedía del suelo de los alcornoques, donde se acumulaban las ramas caídas de los nidos de garzas y de las propias espátulas que allí anidaban. El resto del material procedía casi a partes iguales de la marisma, de robos a otros nidos o arrancados de los alcornoques (tabla 20).

Machos y hembras difirieron significativamente en cuanto a la procedencia del material que aportaron al nido (Tabla 20). La mayoría de los materiales aportados, tanto por los machos como por las hembras, procedían del suelo de los alcornoques. Mientras que 15,7% de los materiales aportados por los machos procedían de robos a otros nidos, no registramos ni un solo caso en que el material aportado al nido por las hembras procediera de esta fuente. Una diferencia similar entre machos y hembras ocurrió cuando el material aportado al nido procedía de los alcornoques (ramas y hojas arrancadas de éstos por los propios individuos). Sólo un registro (1,2%) de las hembras procedía de esta fuente, mientras que los machos fueron observados llevando ramas arrancadas de los alcornoques en 68 ocasiones (15,7%).

Tabla 20.- Procedencia del material aportado al nido. Las cifras representan porcentajes del número total de aportes en cada clase (N). Las diferencias entre machos y hembras fueron significativas ( $\chi^2 = 41$ , gl. = 3,  $p < 0,001$ ; calculada sobre datos originales).

	N	Arrancado de alcornoques	Suelo de alcornoques	Robo de nidos	Marisma
Machos	440	15,4	58,2	15,7	10,7
Hembras	87	1,2	72,4	0	26,4
Total	527	13,1	60,5	13,1	13,3

Los machos generalmente robaron materiales de otros nidos cuando éstos se encontraban desatendidos por sus ocupantes. Las especies a las que pertenecían estos nidos fueron, por orden de importancia, Espátula (36 registros), Garza Real (14 registros), Garceta (18 registros), y Garcilla Bueyera (1 registro).

#### Distancia al nido del lugar de recogida de materiales.

Al igual que ya apuntamos anteriormente, el registro simultáneo de las actividades en varias parejas impedía la concentración de la observación sobre un individuo concreto para poder precisar la distancia al nido de los sitios de donde provenía el material recogido.

Para facilitar la recogida de datos sobre este aspecto en particular, se registraron las distancias de recogida respecto al árbol donde estaba ubicado el nido, en vez de al propio nido. Se establecieron seis categorías de distancias: la categoría cero comprende todos los aportes procedentes del árbol donde estaba el nido (ya sea del propio árbol o del suelo de éste). Las siguientes cuatro categorías están escalonadas de 20 en 20 metros respecto a la periferia de la copa del árbol y la categoría seis incluye todos los aportes distanciados más de 80 metros de la periferia del árbol del nido.

En la tabla 21 se presenta el número de aportes de materiales al nido por machos y hembras clasificados de acuerdo a las anteriores categorías. Machos y hembras difirieron significativamente en las distancias a las que se recogía el material para el nido. Los machos tomaron el material principalmente del propio árbol donde se emplazaba el nido (74,5% de todos los registros), mientras que para las hembras los registros están más repartidos entre las seis categorías consideradas.

Como vimos cuando estudiamos el sistema de emparejamiento de la Espátula, la mayoría de las cópulas extramaritales se produjeron mientras los machos recogían material para el nido. Sería de esperar entonces que el macho tratara de minimizar este importante coste en su inversión reproductiva acortando las distancias entre el nido y el lugar donde recogía el material para contruirle, con lo que reduciría el tiempo que su hembra se queda sola, teniendo así mayor oportunidad de ver e interrumpir un posible intento de cópula hacia su hembra.

Ya vimos que los machos toman el material para la construcción del nido de lugares más próximos que las hembras, lo que está en la dirección propuesta por la anterior hipótesis. Sería de esperar también que durante el período fértil de sus compañeras los machos tomaran el material del nido de lugares más próximos a éste que cuando sus hembras no pueden ser ya fertilizadas. En efecto, cuando comparamos los registros provenientes de los períodos de prepuesta y de puesta (hembras fértiles) con los de los períodos de incubación y atención a los pollos (hembras infértiles), se

Tabla 21.- Distribución del número de aportes de materiales al nido según la distancia entre donde eran colectados y la periferia del árbol donde se ubicaba éste. Entre paréntesis porcentajes. (1)

	Distancia al árbol donde se encontraba el nido (metros)					
	0	1-20	21-40	41-60	61-80	80
Machos	330 (74,5)	38 (8,6)	19 (4,3)	2 (0,5)	2 (0,5)	52 (11,7)
Hembras	30 (35,3)	5 (5,9)	26 (30,6)	9 (10,6)	1 (1,8)	14 (16,5)

(1)  $\chi^2 = 111,7$ , gl = 10,  $p < 0,001$

observa que los machos obtuvieron los materiales para el nido del propio árbol donde se ubicaba éste 78,9% de los 260 registros durante el período fértil de su hembra, mientras que en el período infértil esta proporción fue menor (68,3% de 183 registros), siendo la diferencia significativa ( $\chi^2 = 6,26$ , gl. = 1,  $p < 0,02$ ).

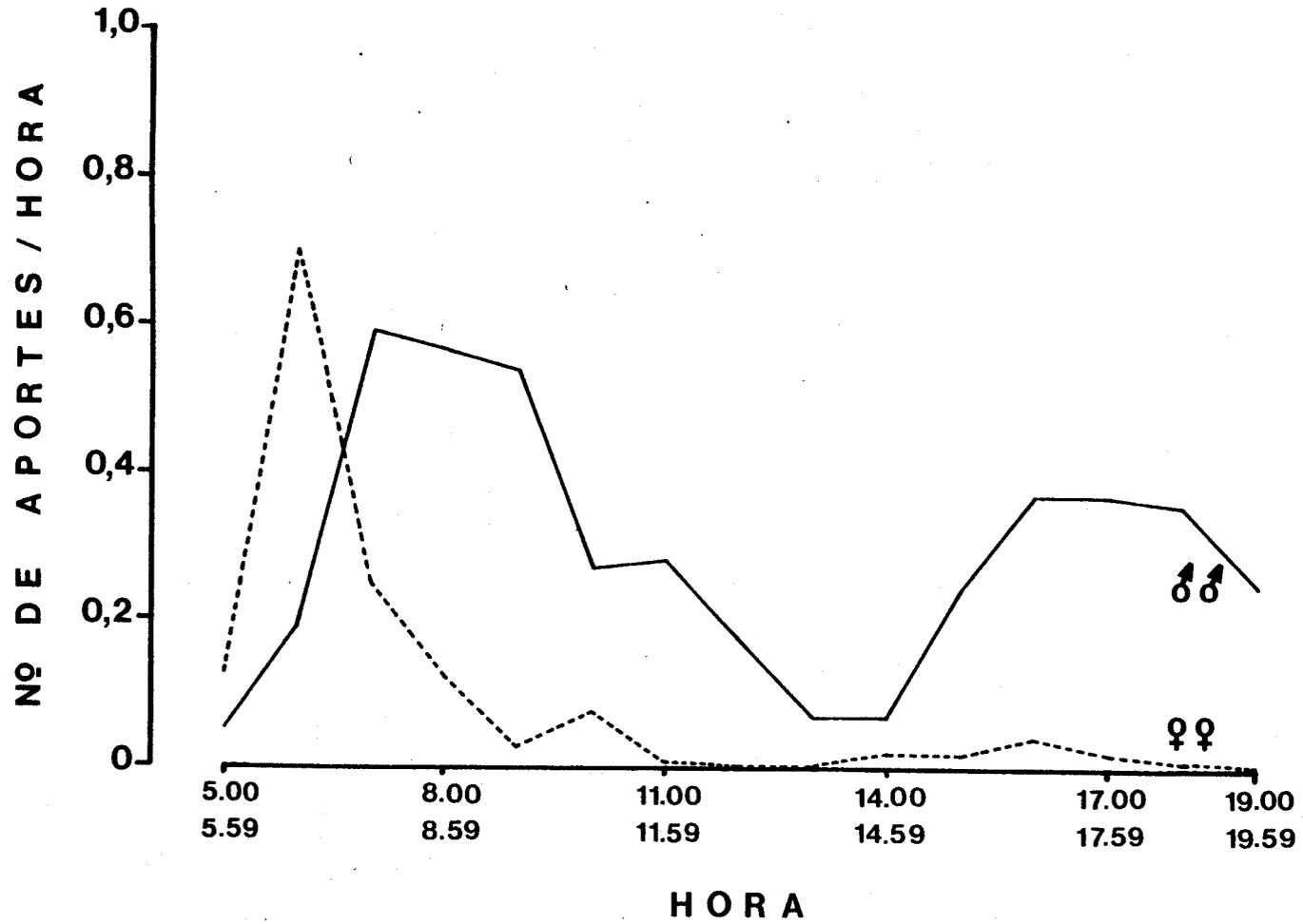
#### Ritmo diario de aportes de material al nido.

En la figura 31 se representan las frecuencias de aportes al nido de machos y hembras en cada hora del período diurno.

Los machos presentaron un ritmo marcadamente bimodal, con un máximo en la mañana, entre las 7,00h y las 10,00h, y otro en la tarde, entre las 16,00h y las 19,00h. Las hembras, en cambio, concentraron su actividad de acarreo de material al nido en un corto período de tiempo al inicio de la mañana, entre las 6,00h y las 7,00h, sin que apenas presenten muestras de esta actividad el resto del día.

La diferencia entre los ritmos de machos y hembras fue significativa ( $\chi^2 = 501,9$ , gl. = 14,  $p < 0,001$ , calculado sobre datos en bruto).

Figura 31. Frecuencia de aportes de materiales al nido en el transcurso del día.



## ATENCION AL NIDO

### Diferencias sexuales en el período diurno.

En la tabla 22 se presentan los tiempos relativos de atención al nido de machos y hembras durante el período diurno.

Los machos atendieron al nido en proporciones de tiempo muy similares durante las fases de prepuesta, puesta e incubación (más del 90% del día en cada uno de los estadios), pasando menos tiempo en éste a partir del nacimiento de los pollos (76% del día, todas las edades combinadas). En esta última fase los machos estuvieron presentes en el nido entre 74% y 82% del día en las cinco primeras semanas de edad de los pollos. En la sexta semana el tiempo de atención disminuyó a 62% y a 13% en la séptima semana.

Los niveles de significación de estas diferencias se muestran en la tabla 23.

Las hembras están presentes en el nido durante el día menos tiempo que los machos en todas las fases del ciclo reproductivo (tabla 22). El tiempo que aquéllas permanecen en el nido decrece progresivamente a medida que avanza la reproducción (tabla 22). Los niveles de significación de las diferencias se presentan en la tabla

Tabla 22.- Porcentajes de tiempo de atención al nido, durante el periodo diurno, por machos y hembras en diferentes estados reproductivos.

Estado reproductivo	N	Machos		Hembras		p <sup>(*)</sup>
		$\bar{X}$	ET	$\bar{X}$	ET	
Prepuesta	22	94,3	1,9	74,4	4,2	0,0003
Puesta	21	96,5	2,2	63,8	5,0	0,0006
Incubación	26	93,7	1,0	51,3	2,2	0,0001
Pollos	21	76,2	2,2	41,9	2,5	0,0001
1ª semana	20	81,7	1,7	45,2	3,3	0,0001
2ª semana	16	76,5	2,5	40,7	2,2	0,0004
3ª semana	14	78,4	2,5	38,9	3,5	0,001
4ª semana	12	79,6	3,9	40,5	5,8	0,003
5ª semana	10	73,7	3,4	29,7	6,8	0,005
6ª semana	5	61,7	9,9	13,1	6,7	0,004
7ª semana	2	13,2	4,4	4,4	4,3	---

(\*) Probabilidad de acuerdo al test de Wilcoxon de dos muestras emparejadas.

Tabla 23 .- Resultado de las comparaciones entre los diferentes estados reproductivos de la proporción de tiempo presente en el nido durante el período diurno por machos y hembras de acuerdo al test de Wilcoxon de dos muestras emparejadas.

Comparación	N	Machos		Hembras			
		Suma	Min. Rangos	p	Suma	Min. Rangos	p
Prep.-Puesta	17	15		0,06	37		0,06
Prep.-Inc.	17	44		0,12	10		0,002
Prep.-Pollos	14	0		0,001	3		0,002
Puesta- Inc.	19	21		0,003	22		0,003
Puesta-Pollos	15	10		0,004	10		0,004
Inc.- Pollos	20	0		0,0001	59		0,09

23).

Examinando la relación entre el tiempo que dedican ambos miembros de una pareja a la atención al nido sólo encontramos una correlación significativa (de signo positivo) durante el estado de prepuesta (tabla 24). En esa fase, y sobre todo al inicio, cuando aún apenas hay materiales en el nido, la pareja puede ausentarse de él durante algunas horas al día, de ahí la correlación resultante. En cambio, cuando la construcción del nido está ya avanzada y hasta que los pollos alcanzan un mes de edad, siempre permanece vigilado por uno o ambos miembros de la pareja.

En la figura 32 puede apreciarse el patrón de atención al nido por cada sexo a lo largo del ciclo reproductivo (un miembro de la pareja solo o ambos juntos). Durante la prepuesta el nido está sin ningún adulto, en promedio, 5% del día (rango: 0%-32%, 12 de 22 nidos estuvieron atendidos todo el tiempo). Desde el período de puesta hasta que los pollos tienen cuatro semanas de edad, el nido está constantemente atendido por algún adulto. Cuando el nido contiene pollos en la quinta semana de edad, permanece desatendido 8% del tiempo (rango: 0%-30%), descendiendo a 32% (rango: 3,5%-56,1%) en la sexta semana y a 85% (rango: 82,5%-87,7%) en la séptima semana, edad a la que los pollos comienzan a seguir a los padres, ausentándose ya de la colonia por períodos prolongados.

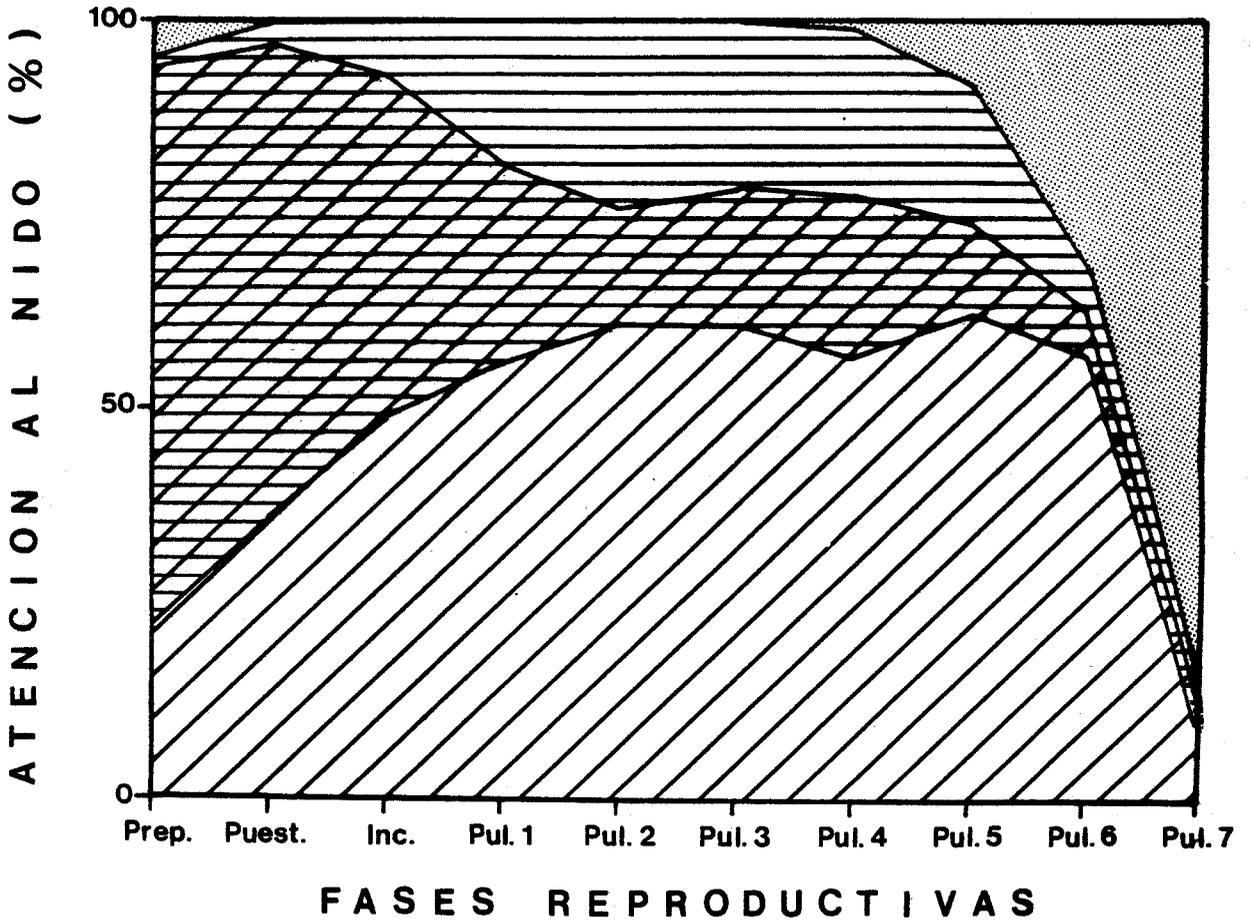
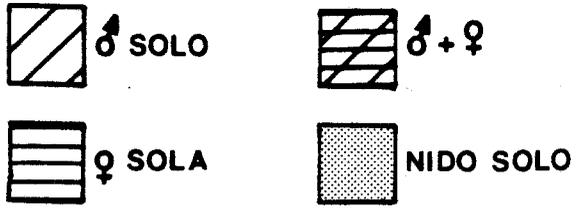
Resulta notable la alta proporción de tiempo que machos y hembras pasan juntos en el nido (figura 32) hasta el período de incubación (Prepuesta:  $\bar{X}$  = 72,5%; rango = 34,1%-100%. Puesta:  $\bar{X}$  =

Tabla 24.- Correlaciones entre proporciones de tiempo de atención al nido de macho y hembra pertenecientes a la misma pareja.

Estado reproductivo	N	$r_s^*$	Significación
Prepuesta	22	0,6	$p < 0,01$
Puesta	21	-0,26	N.S.
Incubación	26	0,21	N.S.
Pollos	21	0,23	N.S.

\*  $r_s$  = coeficiente de correlación de Spearman

Figura 32. Atención al nido en diferentes fases reproductivas. Pre = Prepuesta, Puest = Puesta, Inc = Incubación, Pul n = Atendiendo a pollos en la n semana de edad.



60,8%; rango = 25,5%-96,4%. Incubación:  $\bar{X}$  = 43,8%; rango = 3,7%-64,8%). Una vez que nacen los pollos y hasta que éstos alcanzan las cinco semanas de edad, los porcentajes de tiempo que la pareja pasa junta en el nido se mantienen entre 15,2 y 25,7. Con pollos en la sexta semana de edad este porcentaje es ya de 5,9 y en la séptima de 2,6.

Durante todo el tiempo que dura la reproducción, los machos permanecen solos en los nidos más tiempo que las hembras durante el día (figura 32). Al reducirse el tiempo que la pareja pasa junta en el nido a medida que avanza el ciclo reproductivo, el tiempo que cada sexo permanece solo en él aumenta.

#### Ritmo diurno de atención al nido.

Durante el período de prepuesta la probabilidad de encontrar un macho en el nido fue superior a 0,8 a cualquier hora del día. Las hembras, en cambio, abandonaban el nido en las horas centrales, aunque aún a la hora en la que había menor número de éstas en los nidos (aproximadamente a las 12.00h), la proporción de hembras presentes fue superior al 50% (figura 33).

En el período de puesta los machos mantienen un ritmo diurno de atención al nido casi idéntico al período anterior. En las hembras es aún más marcado el patrón de ausencia de la colonia al mediodía. Comienzan a abandonar los nidos a las 8.00h y desde las 10,30h hasta las 15,30h menos del 50% de las hembras permanecen en el nido. A partir de este momento comienzan las hembras a regresar

Figura 33. Fluctuaciones horarias de los porcentajes de machos y hembras atendiendo a los nidos durante el período reproductivo de Prepuesta.

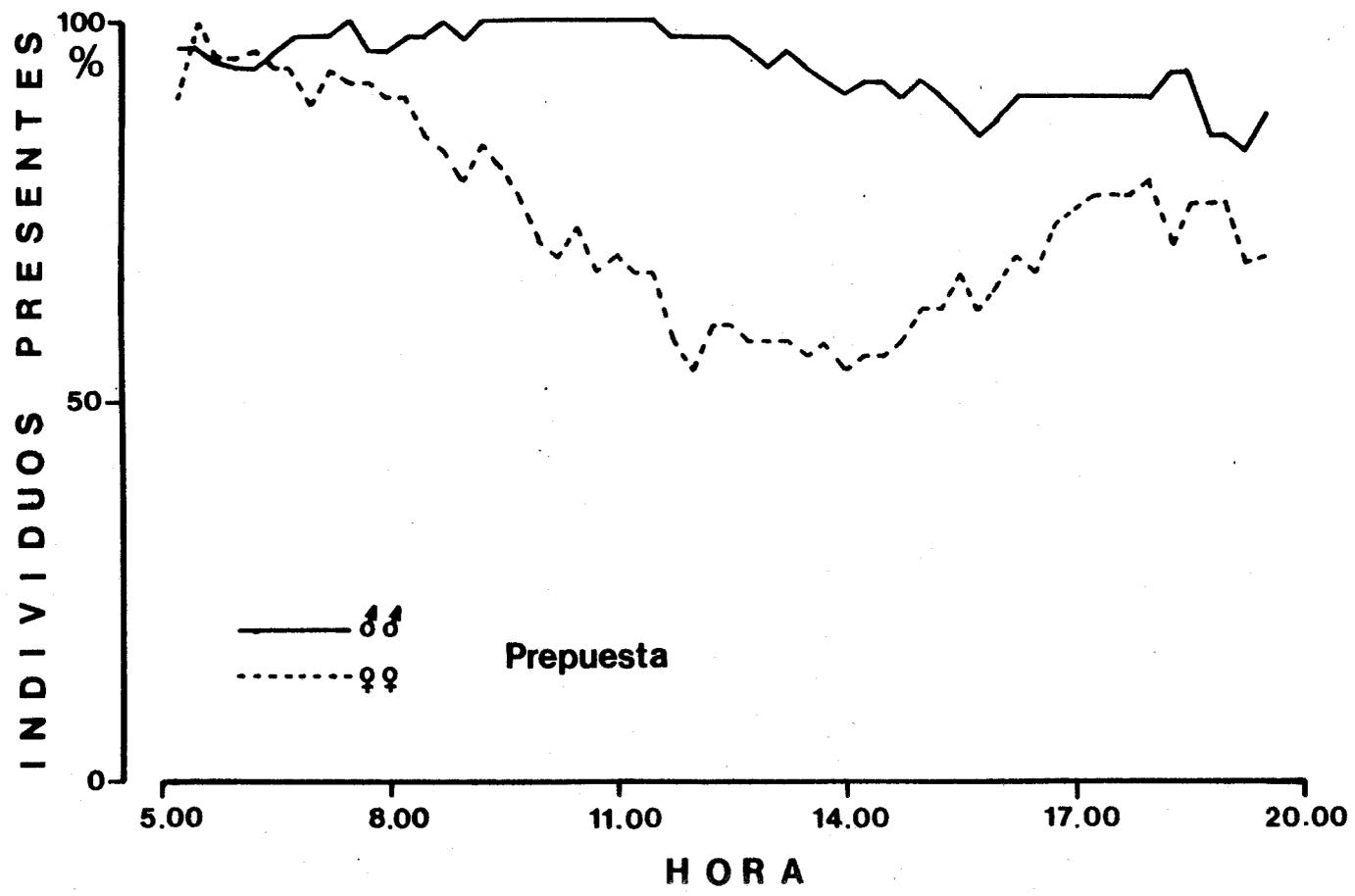


Figura 34. Fluctuaciones horarias de los porcentajes de machos y hembras atendiendo a los nidos durante el período reproductivo de Puesta.

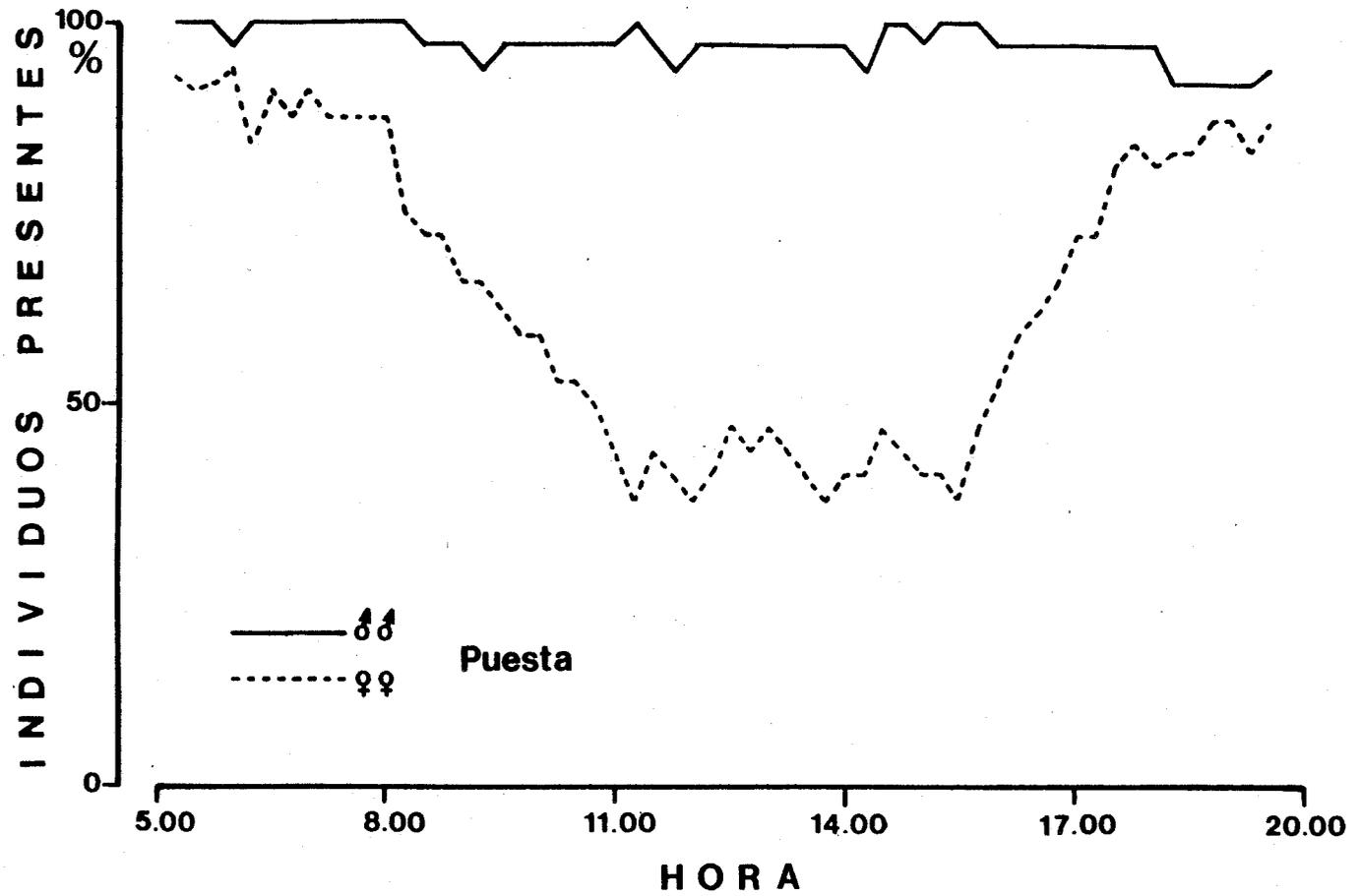


Figura 35. Fluctuaciones horarias de los porcentajes de machos y hembras atendiendo a los nidos durante el período reproductivo de Incubación.

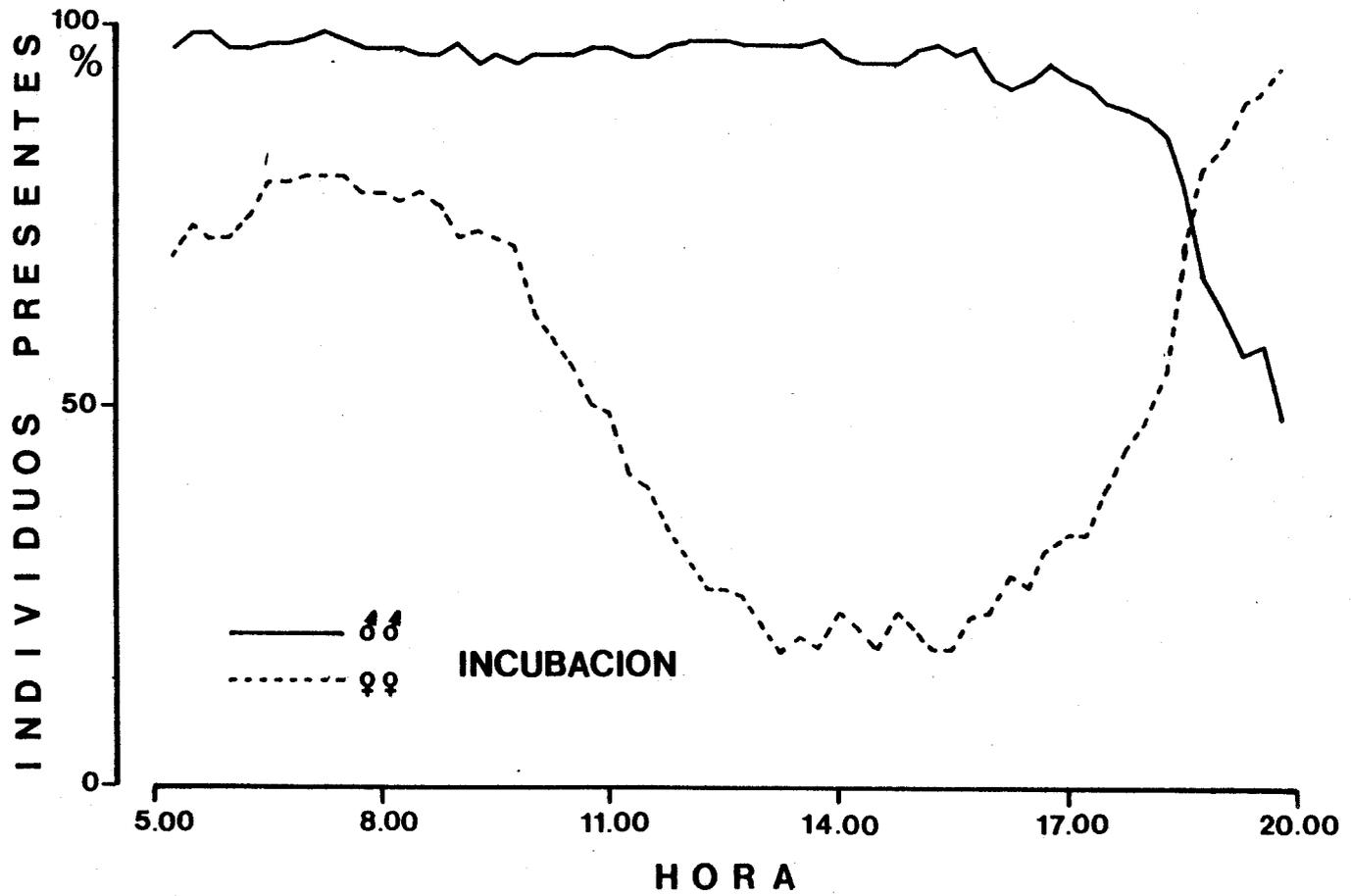


Figura 36. Fluctuaciones horarias de los porcentajes de machos y hembras atendiendo a los nidos durante el período reproductivo de Pollos en la primera semana de edad.

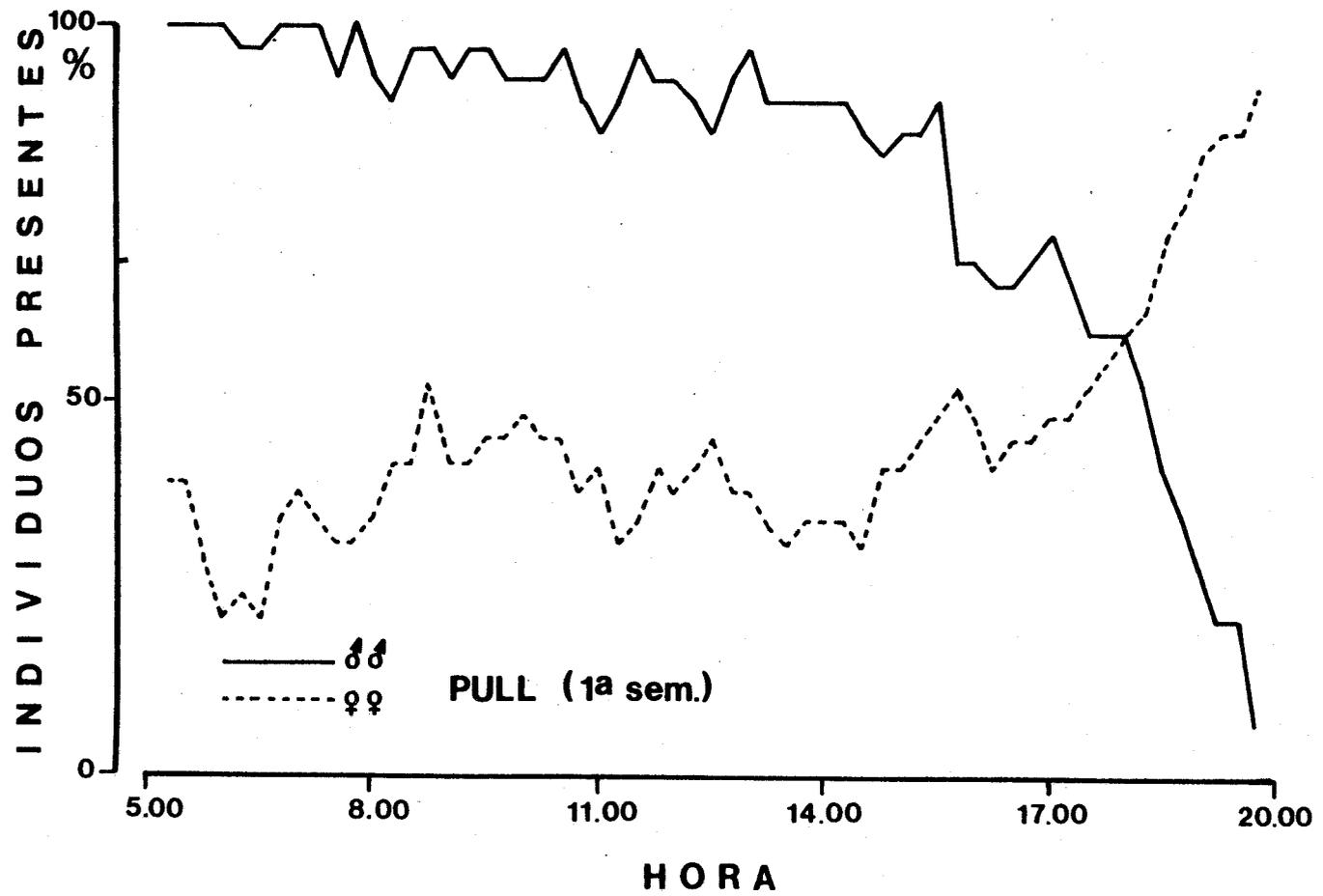


Figura 37. Fluctuaciones horarias de los porcentajes de machos y hembras atendiendo a los nidos durante el período reproductivo de Pollos en la segunda semana de edad.

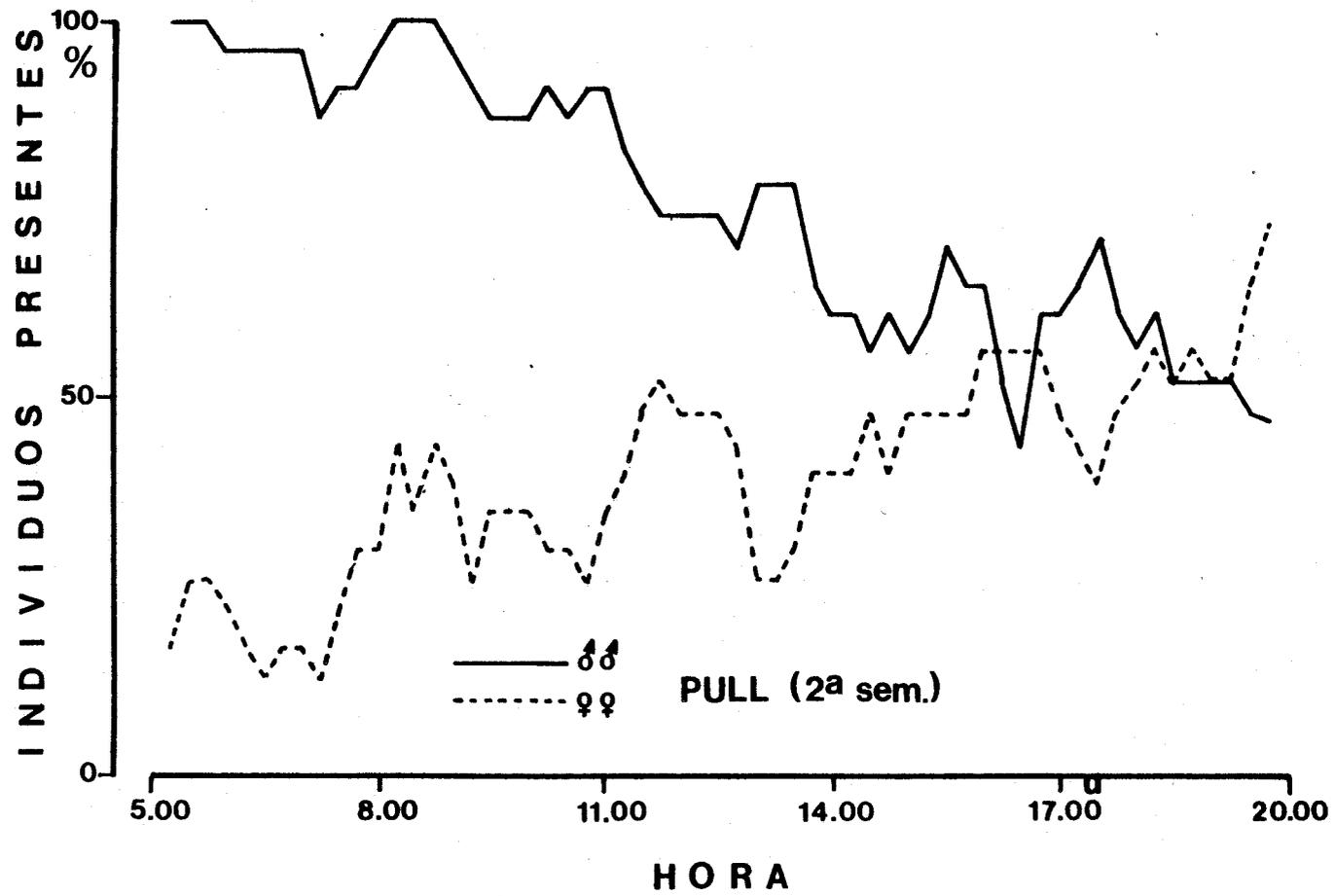


Figura 38. Fluctuaciones horarias de los porcentajes de machos y hembras atendiendo a los nidos durante el período reproductivo de Pollos en el tercera semana de edad.

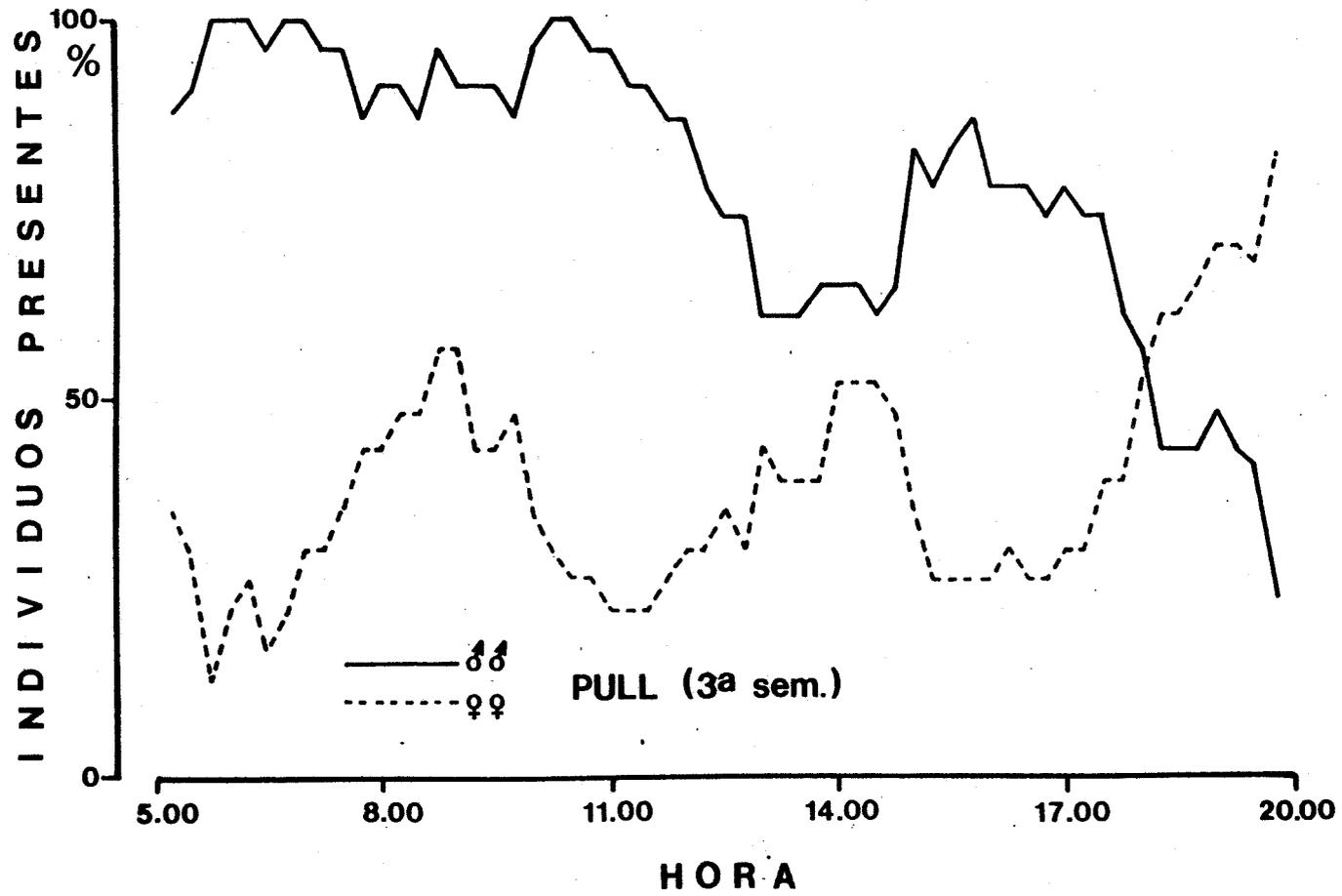


Figura 39. Fluctuaciones horarias de los porcentajes de machos y hembras atendiendo a los nidos durante el período reproductivo de Pollos en la cuarta semana de edad.

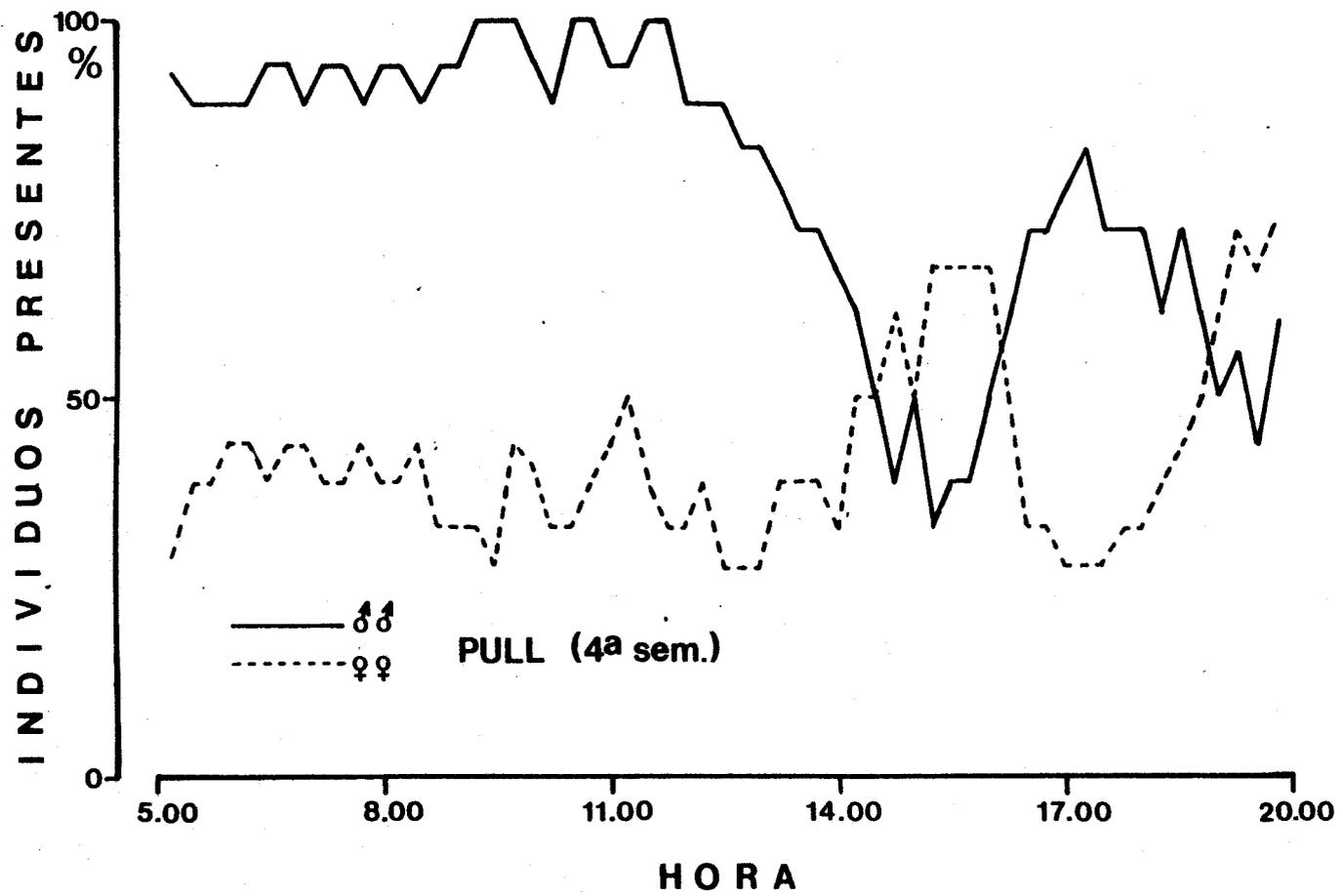


Figura 40. Fluctuaciones horarias de los porcentajes de machos y hembras atendiendo a los nidos durante el período reproductivo de Pollos en la quinta semana de edad.

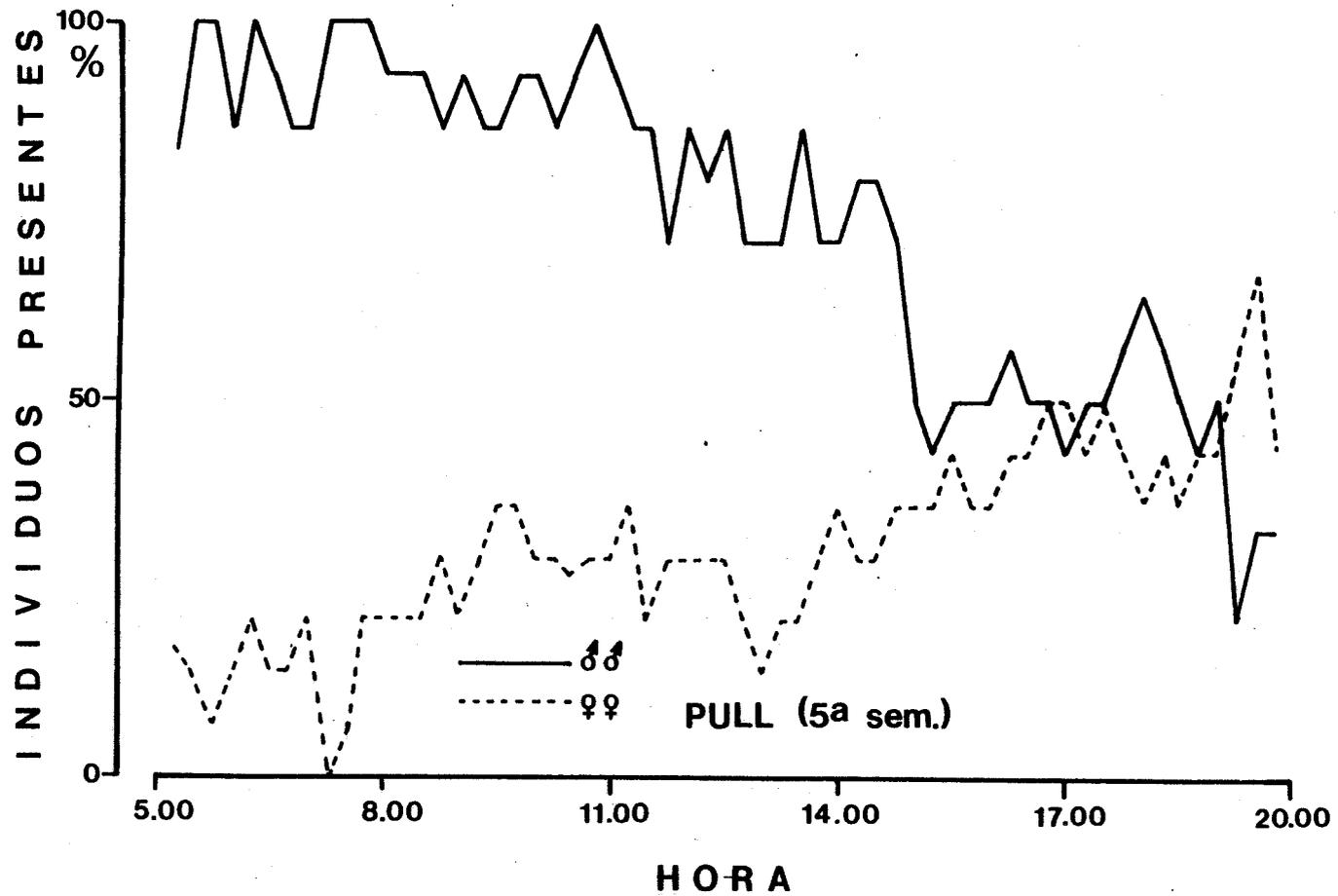


Figura 41. Fluctuaciones horarias de los porcentajes de machos y hembras atendiendo a los nidos durante el período reproductivo de Pollos en la sexta semana de edad.

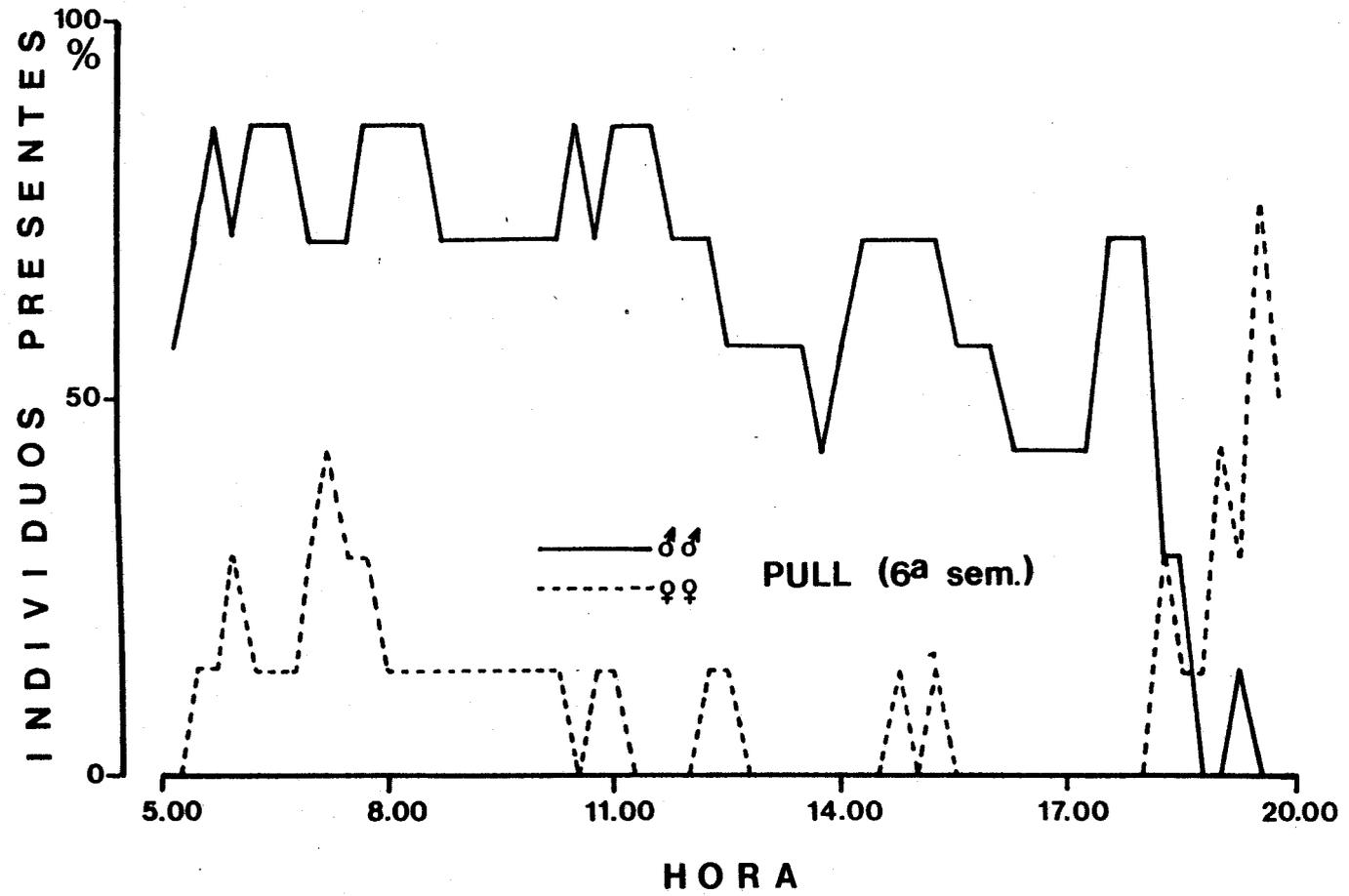
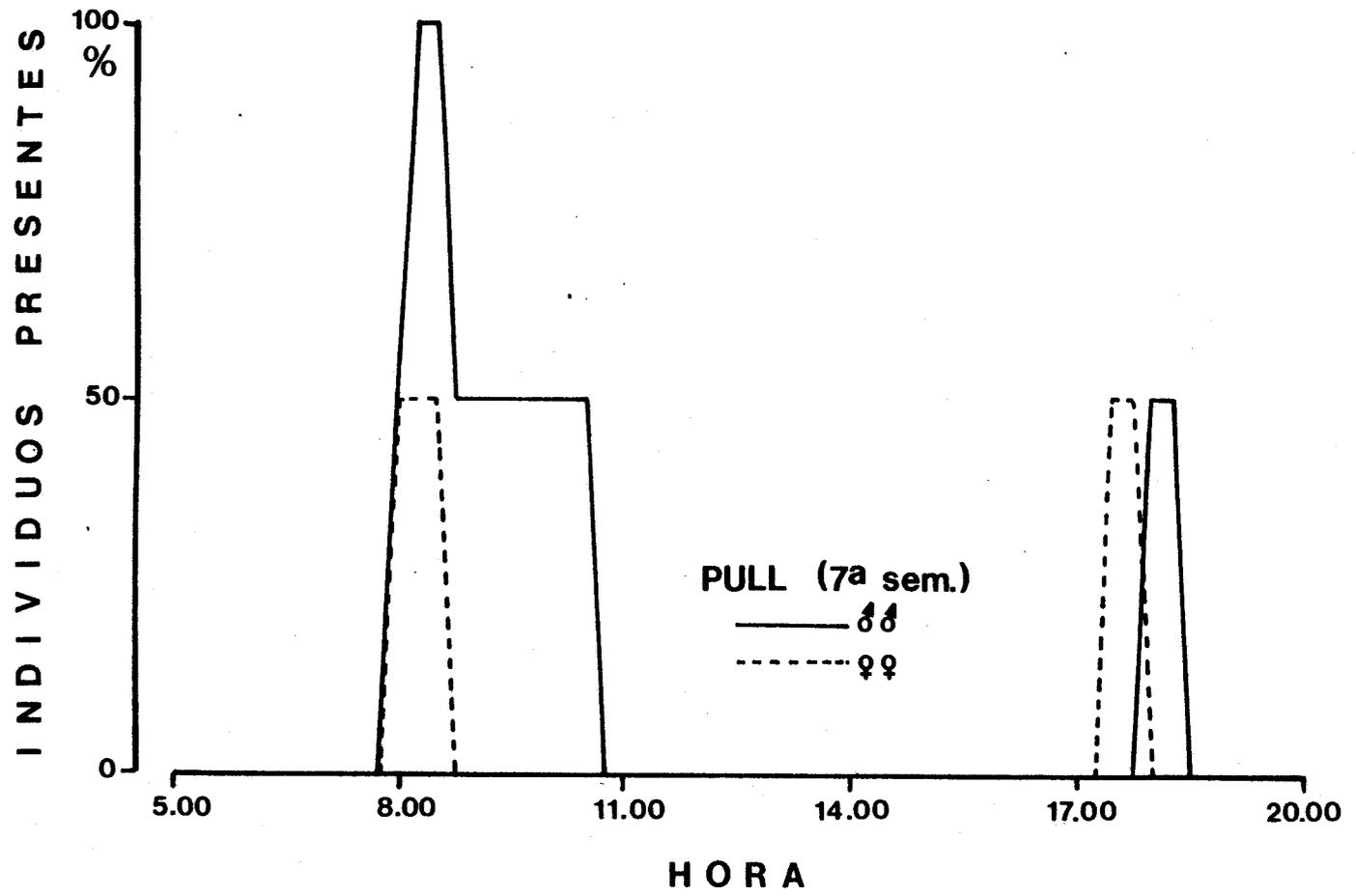


Figura 42. Fluctuaciones horarias de los porcentajes de machos y hembras atendiendo a los nidos durante el período reproductivo de Pollos en la séptima semana de edad.



a la colonia y a las 17,30 más del 80% de ellas están ya en los nidos (figura 34).

Durante la incubación entre el 90% y el 100% de los machos permanecen en sus nidos desde el amanecer hasta las 17,30h. A partir de esta hora comienzan a dejar la colonia, quedando ya a las 19,45h menos de 50% de ellas en los nidos. Entre 70% y 80% de las hembras durante esta fase se encuentran en los nidos desde el amanecer hasta las 10,00h. Después de las 10,00h se produce un rápido abandono de la colonia por las hembras, quedando entre las 12,00h y las 17,00h menos del 30% en los nidos. A las 18,00h están ya en la colonia el 50% y a las 19,45h el 95% de ellas (figura 35).

Con el nacimiento de los pollos se producen cambios importantes en los ritmos de atención al nido de ambos sexos. Estos cambios se van acentuando a medida que se desarrollan los pollos.

En la primera semana de vida de los pollos, los machos presentan un patrón diurno de atención al nido muy similar al de la incubación, aunque abandonan la colonia más temprano que en esa fase, quedando a las 20,00h menos de un 5% de ellos en los nidos. Las hembras abandonan los nidos por la mañana más temprano que en la fase anterior, regresando de nuevo algunas de ellas sobre las 9,00h. Entre esa hora y las 17,00h la proporción de hembras presente en los nidos se mantiene entre 30% y 50%, produciéndose a partir de las 17,00h una rápida llegada de hembras a la colonia (al anochecer están ya casi el 100% de ellas en sus nidos, figura 36).

Cuando los pollos están en su segunda semana de edad se mantiene un ritmo de atención al nido similar a la semana anterior, aunque los machos comienzan a dejar la colonia antes que en la primera semana (alrededor de las 11,00h). La proporción de hembras atendiendo a los nidos presenta oscilaciones con máximos a las 8,00h, a las 12,00h, a las 17,00h y al anochecer (figura 37).

En la tercera semana de vida de los pollos, los machos presentan un patrón de atención diurna ligeramente bimodal, con un máximo de ausencias alrededor de las 14,00h y otro al anochecer. En las hembras el ritmo es marcadamente trimodal, con máximos de presencias en los nidos sobre las 9,00h, las 14,00h y al anochecer (figura 38).

Con pollos en la cuarta semana el ritmo bimodal de atención diurna de los machos se acentúa aún más. Sólo el 30% de éstos está presente sobre las 15,00h y una cantidad similar al anochecer. En las hembras, en cambio, no es ya tan marcado el ritmo trimodal de la semana anterior, principalmente debido a su mayor relajamiento en la primera mitad del día. Desde el mediodía hasta el anochecer el ritmo de atención de las hembras es casi idéntico al que presentaban la semana anterior, con un máximo de presencia a las 15,00h y otro al anochecer (figura 39).

Los cambios en los ritmos de atención al nido en la quinta semana de edad de los pollos, marcada por una considerable reducción del tiempo que la hembra pasa en el nido (ver tabla 22), se reflejan principalmente en el escaso número de hembras presentes en los nidos

en la primera mitad del día (a las 7,00h no se registró ninguna hembra). La proporción de éstas presente en los nidos entre las 8,00h y las 16,00h se mantiene entre un 15% y un 40%. Otro hecho notable que marca el ritmo diurno de atención al nido de las hembras en esta semana es el descenso en el número de éstas que se produce al anochecer, después de un máximo a las 19,30h. Esto, como veremos con más detalle en la siguiente sección, se debe a que es en esta semana cuando los pollos comienzan a ser dejados solos durante la noche. Los machos no presentan apenas variaciones en sus ritmos de atención al nido respecto a la semana anterior, aunque el mínimo que presentaban sobre las 15,00h no fue tan acusado en esta semana (figura 40).

En las dos últimas semanas que los pollos pasan en el nido apenas se detecta la presencia de hembras en éstos. Los machos, en cambio, permanecen aún una semana más vigilando a los pollos durante el día (figuras 41 y 42).

#### Atención al nido durante la noche.

Los ritmos de atención al nido comentados en el apartado anterior se referían al período diurno (desde el amanecer al anochecer), del que provenía la mayor parte de nuestros registros.

En 1986 realizamos observaciones durante cuatro noches completas, en mayo (noche del 22 al 23) y junio (noches del 11 al 12, 13 al 14 y 14 al 15). Se eligieron noches despejadas y con luna y nos ayudamos para la identificación de los individuos presentes en

los nidos de una potente linterna que era enfocada sobre éstos por unos instantes cada 30 minutos.

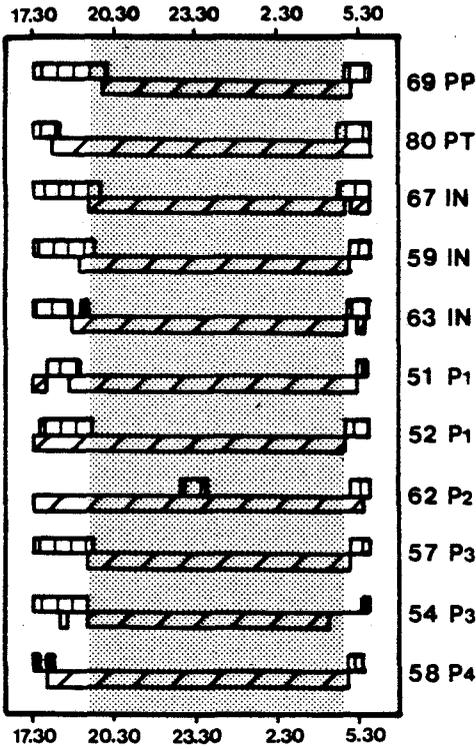
Las observaciones de esas noches confirmaron, en general, lo que podría deducirse de los modelos de atención al nido observados durante el día: las hembras atienden al nido en la noche, mientras los machos están fuera de la colonia, presuntamente alimentándose (figura 43). Esta regla se mantuvo sin excepciones hasta la eclosión de los huevos (tabla 25).

Cuando los pollos tienen menos de 15 días de edad, en 3 de 12 casos fueron las hembras quienes estuvieron ausentes de la colonia mientras los machos atendían al nido. Con pollos medianos (entre 15 y 28 días de edad) fueron siempre las hembras quienes estuvieron en el nido durante la noche (11 parejas-noches). A partir de la quinta semana de edad de los pollos los nidos quedaron sin adulto en 8 de los 9 casos registrados, siendo la hembra quien permaneció en el nido en el registro restante. Esa pareja atendía a pollos en la quinta semana de edad (dos parejas-noche observadas), en las 7 observaciones restantes las parejas atendían a pollos mayores (entre 6 y 7 semanas de edad).

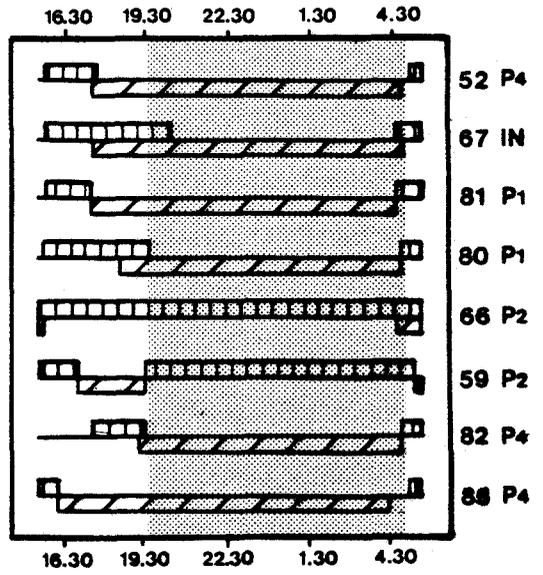
Los machos comienzan a ausentarse de la colonia entre las 16,00h y las 20,30h ( $\bar{X} = 19,00$ ;  $DT = 1,25$ ;  $N = 32$ ) con un máximo de partidas entre las 19,30h y las 20,00h (figura 44). La llegada de los machos después de la noche se produce entre las 4,00h y las 6,30h ( $\bar{X} = 4,45$ ;  $DT = 0,5$ ;  $N = 34$ ), con un máximo entre las 4,30h y las 5,00h (figura 44).

Figura 43. Atención al nido durante la noche. En la columna derecha de cada cuadro se presenta la identidad de las parejas y las fases reproductivas en que se encontraban en la fecha de observación. En cada pareja, la presencia en el nido se representa por rectángulos. El rectángulo superior, con barras verticales, corresponde al macho y el inferior, con barras oblicuas a la hembra. La zona sombreada representa la noche.

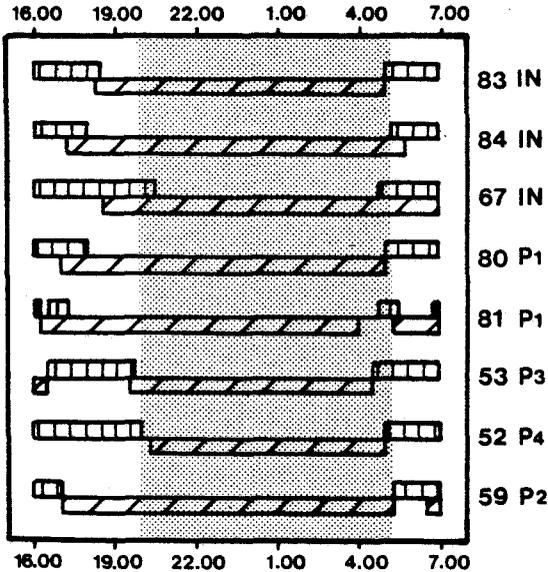
22-23 MAYO



11-12 JUNIO



13-14 JUNIO



14-15 JUNIO

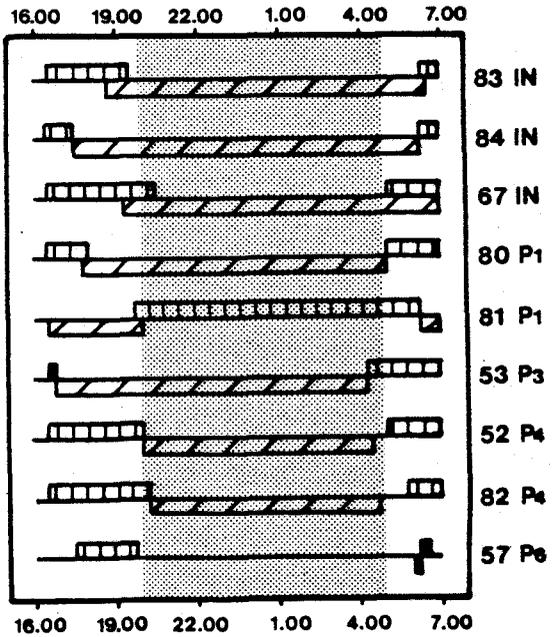
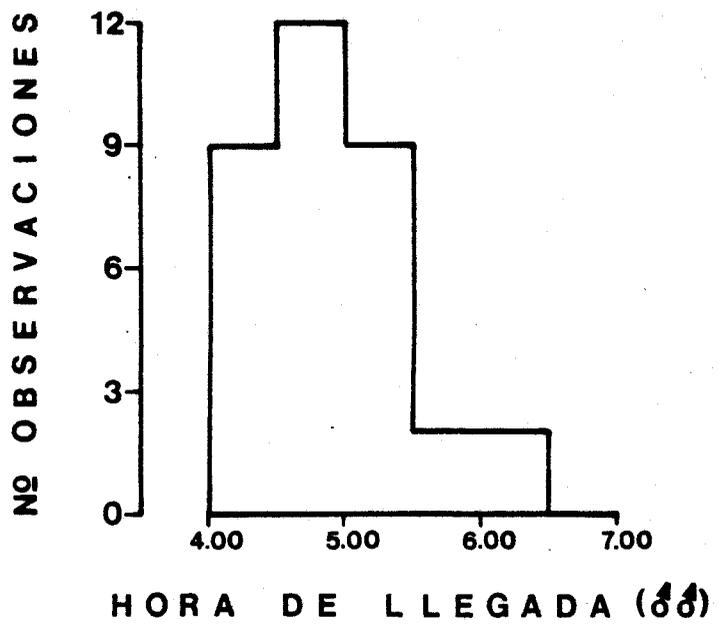
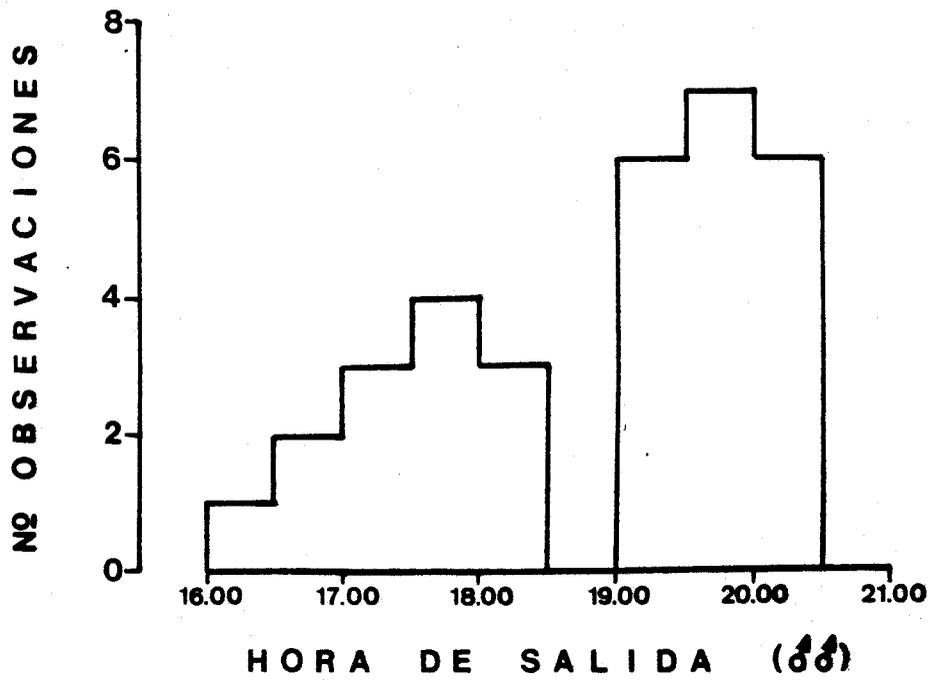


Tabla 25.- Presencia de machos y hembras en los nidos durante el periodo nocturno. Las cifras representan número de individuos-noche de observación.

	Prep.	Puesta	Inc.	Pollos (Edad en días)			TOTAL
				1-14	15-27	27*	
<b>MACHOS</b>							
Ausentes	1	1	10	9	11	9	41
Presentes	0	0	0	3	0	0	3
<b>HEMBRAS</b>							
Ausentes	0	0	0	3	0	8	11
Presentes	1	1	10	9	11	1	33

\* De las 9 parejas-noche de observación 2 estaban con pollos entre 28 y 35 días de edad (en una estuvo la hembra presente en el nido), el resto estaban con pollos en la sexta y séptima semana, edad a la que los pollos abandonan con frecuencia la colonia aunque siguen siendo alimentados en los nidos.

Figura 44. Horas de llegada y de partida de los machos a la colonia.



### Duraciones de las ausencias del nido.

En este apartado se examinan las duraciones de las ausencias del nido (DAN) de machos y hembras en relación a los estados reproductivos, hora de partida y variación individual.

#### Hembras.

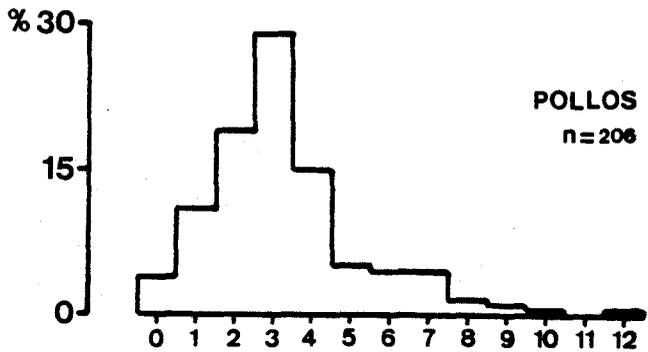
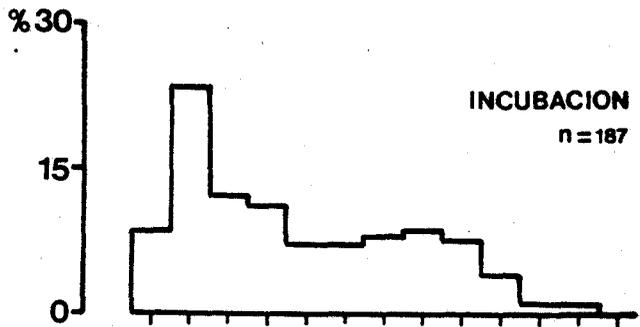
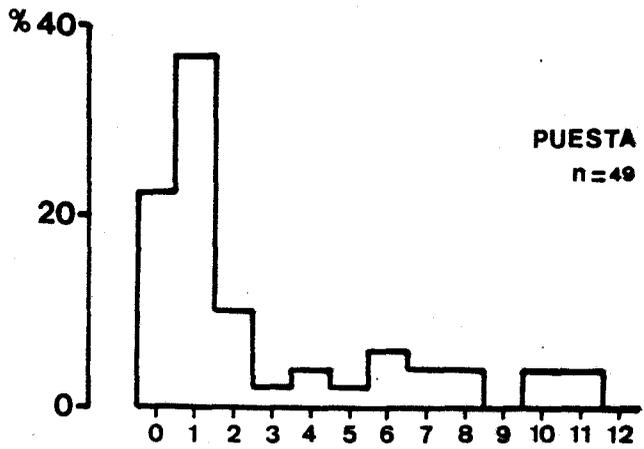
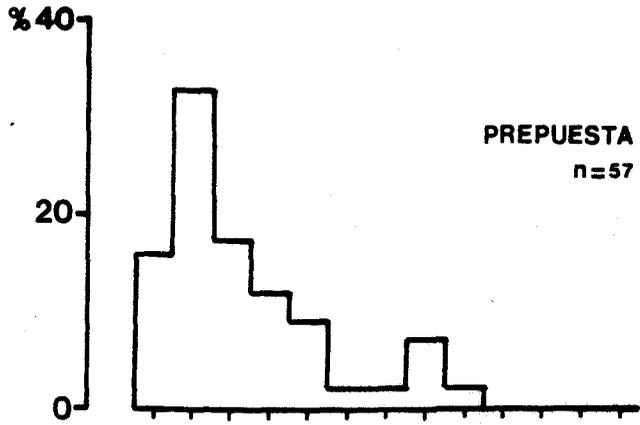
Un paso previo al análisis de la influencia sobre las DAN del estado reproductivo en el que se encuentra un individuo fue estimar si cuando estaban ya atendiendo a los pollos existían diferencias significativas entre las DAN relacionadas con la edad de aquéllos. Se agruparon primero las duraciones de las ausencias por semanas de edad de los pollos, no encontrándose diferencias significativas ( $F = 0,66$ ;  $gl. = 5, 43$ ;  $p = 0,66$ ). Tampoco hubo diferencias significativas entre las DAN cuando los grupos se hicieron por períodos de 15 días ( $F = 1,59$ ;  $gl. = 2, 64$ ;  $p = 0,21$ ).

Una vez comprobado que no existían variaciones significativas entre las DAN respecto a la edad de los pollos, los estados reproductivos considerados fueron prepuesta, puesta, incubación y pollos.

La distribución de las DAN de las hembras en relación con su estado reproductivo se representa en la figura 45. Hubo diferencias significativas entre las DAN según el estado reproductivo ( $F = 7,33$ ;  $gl = 3, 137$ ;  $p = 0,0001$ ), siendo éstas, en promedio, más cortas en el período de prepuesta y más largas en el período de incubación (tabla 26). No obstante, sólo 4,4% de la variación entre las DAN

Figura 45. Distribución de las duraciones de las ausencias del nido de las hembras en diferentes fases reproductivas.

# HEMBRAS



TIEMPO AUSENTE (horas)

Tabla 26.- Duraciones de las ausencias del nido (en horas) de hembras y machos en diferentes estados reproductivos. Sólo se incluyen duraciones completas durante el período diurno.

Estados reproductivos	Hembras					Machos				
	N	$\bar{X}$	ET	Max.	Min.	N	$\bar{X}$	ET	Max.	Min.
Prepuesta	57	2,39	0,26	8,0	0,5	10	1,85	0,44	4,25	0,5
Puesta	49	2,89	0,45	10,75	0,5	5	1,7	0,53	3,0	0,5
Incubación	187	3,83	0,21	11,0	0,5	44	1,37	0,32	12,75	0,5
Pollos	206	3,32	0,13	12,0	0,5	141	1,86	0,13	11,0	0,5

fue explicada por el estado reproductor.

Un factor que tuvo más influencia sobre las DAN fue la hora de salida de la colonia. Para examinar la influencia de esta variable se agruparon las observaciones por períodos de 60 minutos según la hora de partida. Las salidas hasta las 7.00h de la mañana fueron de duración más breve que las del mediodía. Desde las 7.00h hasta las 12.00h la media de las DAN se mantuvo prácticamente constante (alrededor de cuatro horas), acortándose progresivamente desde las 13.00h hasta el final de la tarde (figura 46). El acortamiento en la tarde pudo ser simplemente consecuencia del criterio seguido en la selección de las ausencias, ya que sólo se incluyeron aquéllas en las que se conocía la hora de partida y la hora de llegada, siendo necesariamente más cortas a medida que avanzaba la tarde. Las diferencias observadas entre las DAN según la hora de partida fueron significativas ( $F = 22,2$ ;  $gl. = 13, 156$ ;  $p < 0,0001$ ), explicando este factor el 20% de la variación observada.

El tercer factor considerado fue la variación individual. Para examinar la influencia del individuo sobre las DAN incluimos únicamente aquellas hembras para las que disponíamos de 10 o más observaciones ( $N = 22$ , tabla 27). Hubo diferencias individuales significativas en las DAN ( $F = 4,7$ ;  $gl = 21, 137$ ;  $p < 0,0001$ ). La media entre las DAN de estas hembras osciló entre 5,7 horas (hembra 2,  $n = 18$ ) y 1,7 horas (hembra 62,  $n = 16$ ). La variación de las DAN atribuible a diferencias individuales entre las hembras fue del 17%.

Figura 46. Distribución de las duraciones de las ausencias del nido de las hembras según la hora de partida de la colonia. Las barras verticales representan el error típico de la media.

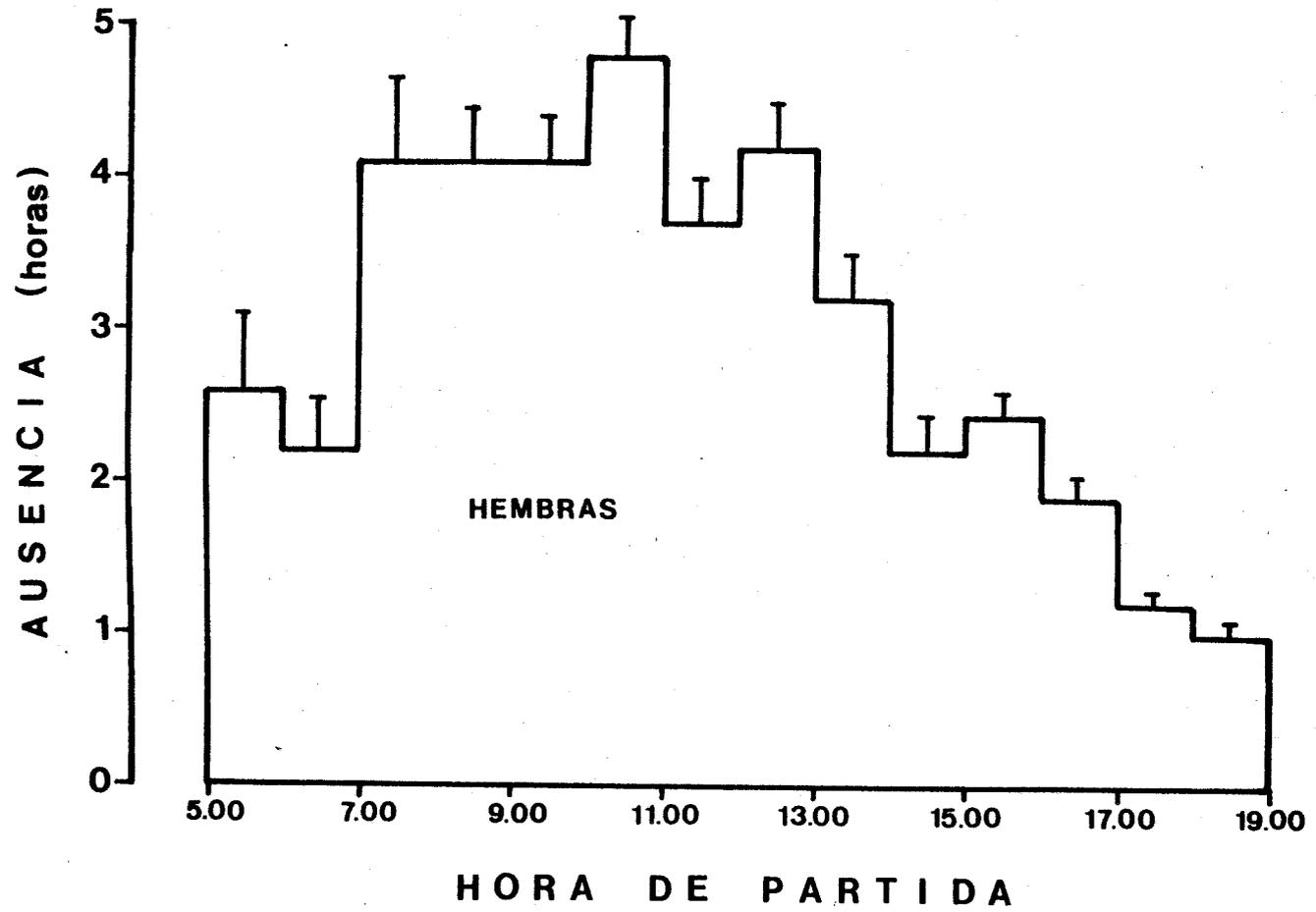


Tabla 27.- Variaciones individuales de las duraciones de las ausencias del nido (en horas) de las hembras.

Hembra	N	$\bar{X}$	ET	Max.	Min.
1	26	4,7	0,4	8,5	1,0
2	18	5,7	0,7	12,0	1,0
3	29	2,9	0,5	7,75	0,5
5	33	2,5	0,4	7,75	0,5
6	29	3,7	0,4	8,25	0,5
8	21	4,9	0,7	10,75	0,5
10	32	2,8	0,4	8,25	0,5
11	25	3,2	0,4	7,25	0,5
12	37	3,9	0,5	10,75	0,5
13	28	4,7	0,5	9,0	0,5
14	20	3,5	0,5	9,5	0,5
15	22	3,5	0,4	8,75	0,5
16	10	2,4	0,7	7,0	0,5
51	18	2,9	0,6	11,0	0,5
52	11	2,2	0,5	5,0	0,5
54	18	2,4	0,5	7,5	0,5
55	15	3,6	0,7	8,5	0,5
57	15	2,7	0,6	10,0	0,5
58	11	4,7	0,9	9,75	0,75
59	15	2,1	0,4	4,75	0,5
62	16	1,7	0,3	3,5	0,5
63	15	1,9	0,5	6,25	0,5

## Machos.

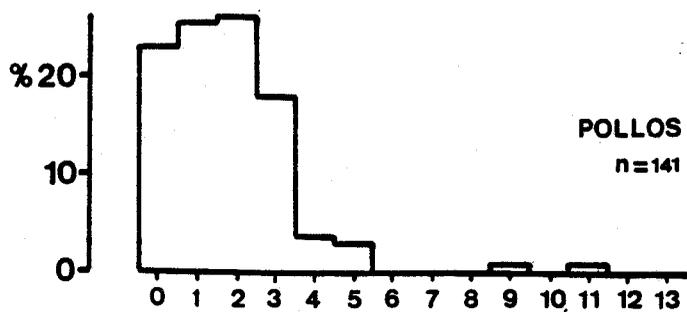
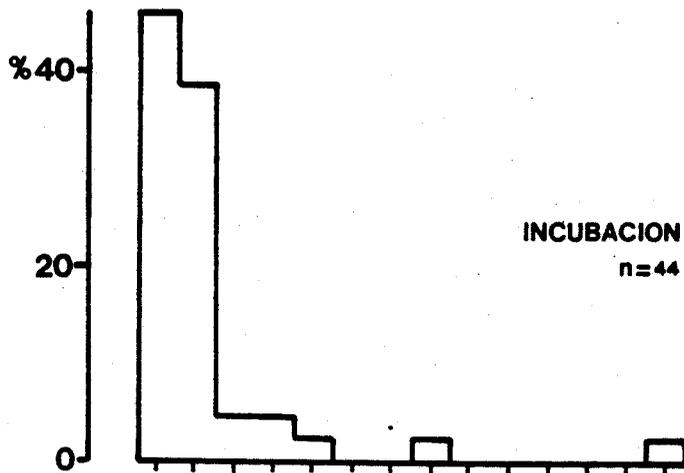
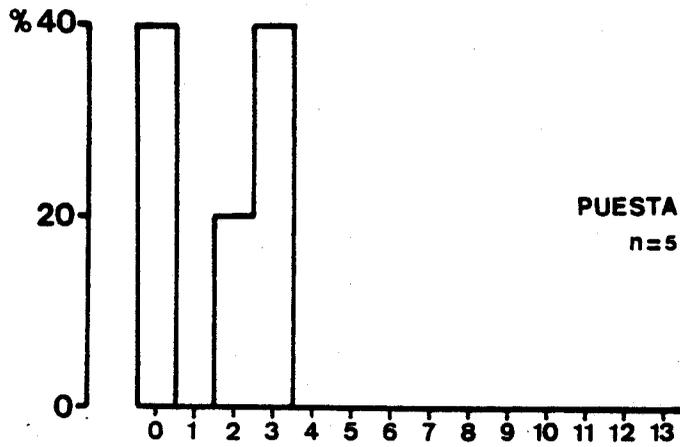
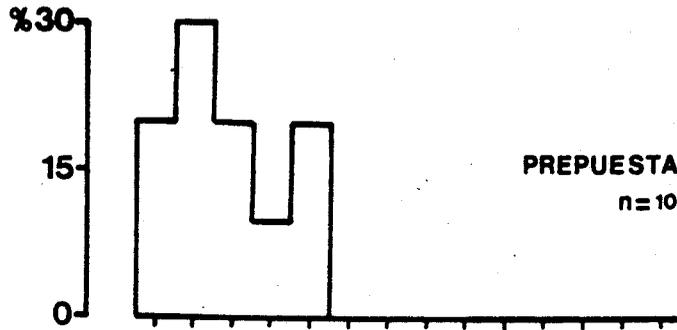
Al igual que para las hembras se examinaron primero en la fase de atención a los pollos las posibles variaciones de las DAN atribuibles a la edad de éstos. No hubo diferencias significativas en las DAN tanto si las observaciones eran agrupadas por períodos de una semana ( $F = 1,5$ ; gl. = 5, 44;  $p = 0,22$ ) como si se agrupaban por períodos de 15 días ( $F = 0,8$ ; gl. = 2, 71;  $p = 0,47$ ).

Debido a que los machos raramente abandonaron la colonia durante el día hasta después de la eclosión de los huevos, nuestros registros de DAN hasta el período de incubación fueron bastante escasos (tabla 26). Las diferencias entre las DAN de diferentes fases reproductivas fueron significativas ( $F = 3,22$ ; gl = 3, 196;  $p = 0,02$ ). Las ausencias del nido fueron en promedio más cortas durante la incubación y más largas cuando atendían a los pollos. La distribución de estas observaciones en los diferentes estados reproductivos se muestra en la figura 47. El estado reproductivo de los machos sólo explicó 4,7% de la variación observada en las DAN, cifra muy similar a la obtenida para las hembras.

La hora a la que los machos partían de la colonia tuvo también una importante influencia sobre las duraciones de las ausencias del nido, aunque éstas sufrieron más oscilaciones a lo largo del día que lo observado para el caso de las hembras (figura 48, compárese con la figura 46). Las DAN fueron más largas cuando las salidas ocurrían entre las 6,00h y las 7,00h de la mañana y más cortos al final de la tarde. Esto último, al igual que comentamos

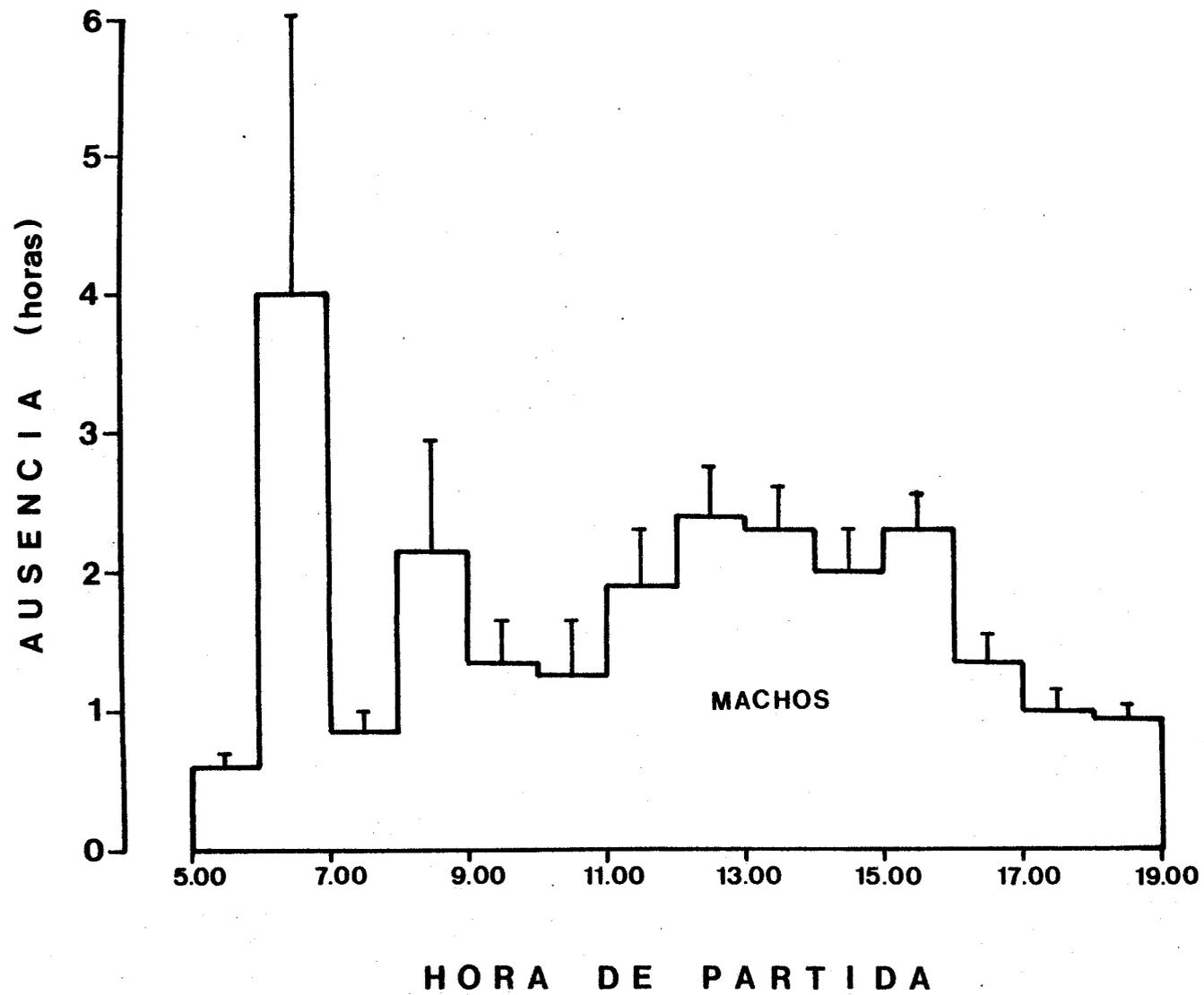
Figura 47. Distribución de las duraciones de las ausencias del nido de los machos en diferentes fases reproductivas.

# MACHOS



TIEMPO AUSENTE (horas)

Figura 48. Distribución de las duraciones de las ausencias del nido de los machos según la hora de partida de la colonia. Las barras verticales representan el error típico de la media.



en el caso de las hembras, se debe muy probablemente al criterio seguido para la inclusión de las DAN en el análisis. Las diferencias entre las DAN según la hora de partida fueron significativas ( $F = 5,06$ ;  $gl. = 13, 150$ ;  $p = 0,0001$ ). La hora de partida de la colonia explicó 19,9% de la variación entre las DAN de los machos, proporción también muy similar a la explicada en el caso de las hembras (20%).

Por último, las diferencias individuales observadas entre las DAN de los machos para los que disponíamos de 10 o más DAN completos fueron significativas ( $F = 4,65$ ;  $gl. = 10, 56$ ;  $p = 0,0001$ ). Las medias de las DAN de estos machos oscilaron entre 2,6 horas en el macho 8 y 0,7 horas en el macho 15 (tabla 28). La variación de las DAN de los machos atribuible a diferencias individuales fue del 11,1%.

#### Diferencias sexuales en las duraciones de las ausencias del nido.

Durante el día, las duraciones de las ausencias del nido de los machos fueron más cortas que las de las hembras ( $t = 9,4$ ;  $gl. = 697$ ;  $p < 0,001$ . Todas las observaciones combinadas). En los estados reproductivos para los que disponíamos de un tamaño de muestra suficiente para ambos sexos también las diferencias entre las DAN fueron significativas, siendo las DAN de las hembras más largas que los de los machos (Incubación:  $t = 6,61$ ;  $gl. = 229$ ;  $p < 0,001$ ; Pollos:  $t = 8,9$ ;  $gl = 345$ ;  $p < 0,001$ ).

Tabla 28.- Variaciones individuales en las duraciones de las ausencias del nido de los machos.

MACHO	N	$\bar{X}$	ET	Max.	Min.
1	10	2,2	1,0	11	0,5
2	13	2,0	0,7	9,25	0,5
3	14	1,1	0,2	2,75	0,5
6	22	1,5	0,2	4,5	0,5
8	18	2,6	0,5	7,0	0,5
10	25	1,7	0,2	4,5	0,5
11	15	1,6	0,2	4,0	0,5
12	10	2,0	0,3	3,75	0,5
13	15	2,3	0,3	4,25	0,5
14	12	1,6	0,2	3,25	0,5
15	11	0,7	0,1	1,25	0,5

### Duraciones de las ausencias del nido durante la noche.

Como se ha comentado, son generalmente los machos quienes están fuera de la colonia durante la noche. La duración media de las ausencias del nido de los machos cuando éstas incluyen un período nocturno fue de 9,8 horas (DT = 1,4; n = 32; todos los estados reproductivos combinados).

Sólo registramos tres casos en que las hembras estuvieron fuera del nido durante la noche. La duración media de éstos fue de 10,8 horas (rango: 9,75-12 horas).

### Atención al nido y éxito reproductor.

En la tabla 29 se muestran las correlaciones entre el éxito reproductor, medido como el número de pollos que alcanzan la cuarta semana de edad, y el tiempo que machos, hembras y ambos juntos pasan en el nido durante el día. Para el caso de los machos resultaron positivas las correlaciones entre éxito reproductor y tiempo presente en el nido durante la prepuesta y durante la primera, tercera y cuarta semana de edad de los pollos. En los restantes estados reproductivos considerados las correlaciones fueron negativas. Sólo las correlaciones resultantes en la primera y tercera semana de edad de los pollos fueron ligeramente significativas ( $0,5 < p < 0,1$ ).

Tabla 29.- Correlaciones de Pearson entre éxito reproductor, medido como número de pollos que alcanzan la cuarta semana de edad, y proporción de tiempo atendiendo al nido.

Estado reproductivo	N	Machos	Hembras	Macho y Hembra juntos
Prepuesta	22	0,22	0,06	0,07
Puesta	21	-0,05	-0,26	-0,29
Incubación	26	-0,13	-0,23	-0,02
Pull 1ª sem.	20	0,36*	-0,24	-0,04
Pull 2ª sem.	16	-0,25	-0,49**	-0,48**
Pull 3ª sem.	14	0,42*	-0,08	-0,37
Pull 4ª sem.	12	0,06	-0,31	-0,26

\*  $p < 0,1$

\*  $p < 0,05$

En el caso de las hembras, el éxito reproductor resultó correlacionado negativamente con el tiempo de permanencia en el nido en todos los estados reproductivos salvo en la prepuesta. De estas correlaciones sólo fue significativa la correspondiente a la segunda semana de edad de los pollos. El tiempo que macho y hembra de una pareja pasaron juntos en el nido durante el día también guardó una relación negativa con el éxito reproductor, aunque la correlación sólo fue significativa durante la segunda semana de edad de los pollos.

Cuando se comparan las parejas con éxito reproductor alto (3-4 pollos) con las de éxito reproductor bajo (0-2) pollos, se observa que en las primeras macho y hembra pasan menos tiempo juntos en el nido que en las segundas, en todos los estados reproductivos (tabla 30), aunque la diferencia sólo fue significativa en la segunda semana de edad de los pollos. En cambio, los machos con éxito reproductor más alto están, en promedio, más tiempo en el nido que los machos con éxito reproductor bajo durante la prepuesta, puesta y con pollos en la primera y cuarta semana de edad. Durante la incubación y atendiendo a pollos en la segunda y tercera semana de edad la relación es contraria (tabla 31).

Las hembras con éxito reproductor alto pasaron menos tiempo en el nido que las de éxito reproductor bajo (tabla 32) en todos los estados del ciclo reproductivo salvo cuando atendían a pollos en la tercera semana de edad. Ninguna de estas diferencias fueron significativas.

Tabla 30.- Proporción de tiempo presente en el nido ambos miembros de la pareja juntos en los diferentes estados reproductivos. Entre paréntesis tamaño de la muestra. Se presentan porcentajes medios para la muestra completa y media por grupos de parejas con éxitos reproductor alto (3-4 pollos) y éxito reproductor bajo (0-2 pollos). Los porcentajes están calculados sobre datos registrados exclusivamente durante el periodo diurno. Ninguna diferencia observada fue significativa ( $p > 0,05$ ).

Estado Reproductivo	Total	Ex. Rep. bajo	Ex. Rep. alto	Signo diferencia (*)
Prepuesta	73,0 (21)	73,9 (14)	71,4 (7)	-
Puesta	60,5 (21)	62,2 (13)	57,9 (8)	-
Incubación	43,5 (27)	45,2 (19)	39,6 (8)	-
Pull 1ª sem.	26,8 (20)	28,0 (12)	25,0 (8)	-
Pull 2ª sem.	17,3 (16)	22,2 (9)	11,0 (7)	-
Pull 3ª sem.	17,8 (14)	19,5 (7)	16,2 (7)	-
Pull 4ª sem.	21,8 (12)	22,1 (7)	18,9 (5)	-

(\*) Diferencia entre medias de porcentajes de las parejas con éxito reproductor alto respecto a las de éxito reproductor bajo.

Tabla 31.- Proporción de tiempo que los machos están presentes en los nidos durante el día, en diferentes estados reproductivos. Entre paréntesis tamaño de la muestra. Se presentan porcentajes medios para la muestra completa y por grupos de machos con éxito reproductor bajo (0-2 pollos) y alto (3-4 pollos). Ninguna diferencia observada fue significativa ( $p > 0,1$ ).

Estado reproductivo	Total	Exit. Rep. bajo	Exit. Rep. alto	Signo de la diferencia (*)
Prepuesta	94,3 (22)	93,3 (15)	96,3 (7)	+
Puesta	96,5 (21)	95,2 (13)	98,8 (8)	+
Incubación	93,7 (26)	94,4 (18)	92,1 (8)	-
Pull 1ª sem.	81,7 (20)	79,8 (12)	84,5 (8)	+
Pull 2ª sem.	76,5 (16)	79,1 (9)	73,3 (7)	-
Pull 3ª sem.	78,4 (14)	81,4 (7)	75,4 (7)	-
Pull 4ª sem.	79,6 (12)	78,5 (7)	81,2 (5)	+

(\*) Diferencia entre medias de porcentajes de los machos con éxito reproductor alto respecto a los de éxito reproductor bajo.

Tabla 32.- Proporción de tiempo que las hembras están presentes en los nidos durante el día en diferentes estados reproductivos. Entre paréntesis tamaño de la muestra. Se presentan porcentajes medios para la muestra completa y por grupos de hembras con éxito reproductor bajo (0-2 pollos) y éxito reproductor alto (3-4 pollos). Ninguna diferencia observada fue significativa. ( $p > 0,1$ ).

Estado reproductivo	Total	Exit. Rep. bajo	Exit. Rep. alto	Signo de la diferencia <sup>(1)</sup>
Prepuesta	74,4 (22)	75,4 (15)	72,2 (7)	-
Puesta	63,8 (21)	67,0 (13)	58,7 (8)	-
Incubación	51,4 (26)	53,1 (18)	47,5 (8)	-
Pull 1ª sem.	45,2 (20)	48,3 (12)	40,6 (8)	-
Pull 2ª sem.	40,7 (16)	43,1 (9)	37,6 (7)	-
Pull 3ª sem.	38,9 (14)	37,0 (7)	40,8 (7)	+
Pull 4ª sem.	40,5 (12)	43,6 (7)	36,1 (5)	-

(\*) Diferencia entre medias de porcentajes de las hembras con éxito reproductor alto respecto a las de éxito reproductor bajo.

### Comparación anual.

No hubo diferencias significativas entre los tiempos de atención al nido durante el día en los dos años de estudio, salvo entre las hembras cuando se encuentran cuidando a los pollos (tabla 33). Posiblemente la diferencia se deba a que este período es el más heterogéneo de todos, ya que agrupa tanto a parejas que cuidan de pollos recién nacidos como a las que atienden a pollos ya volanderos. La variación en el tiempo de atención al nido según la edad de los pollos (tabla 22), unida a una mayor representación de parejas en los últimos estadios de desarrollo de éstos en 1986 respecto a 1985 podría explicar la diferencia observada.

Tabla 33.- Porcentaje de tiempo de atención al nido por machos y hembras durante el período diurno en los dos años de estudio.

Estado Reproductivo	Sexo	1.985			1.986			t <sup>(*)</sup>	P
		N	$\bar{X}$	ET	N	$\bar{X}$	ET		
Prepuesta	Machos	11	95,1	2,2	11	93,4	3,3	0,51	0,61
	Hembras		75,1	7,1		73,7	4,8	0,41	0,68
Puesta	Machos	13	95,0	3,6	8	99,0	0,3	-0,56	0,58
	Hembras		60,3	5,8		69,6	9,1	-0,96	0,35
Incubación	Machos	13	92,5	1,3	13	94,8	1,5	-1,53	0,14
	Hembras		49,0	3,3		53,6	2,9	-1,07	0,29
Pollos	Machos	11	75,5	1,3	10	76,9	3,4	-0,58	0,57
	Hembras		37,2	3,5		47,0	2,7	-2,18	0,04

(\*) La t de Student está calculada sobre los datos después de aplicarle la transformación arcoseno de la raíz cuadrada.

## INCUBACION

### Contribución relativa de machos y hembras a la incubación durante el período diurno.

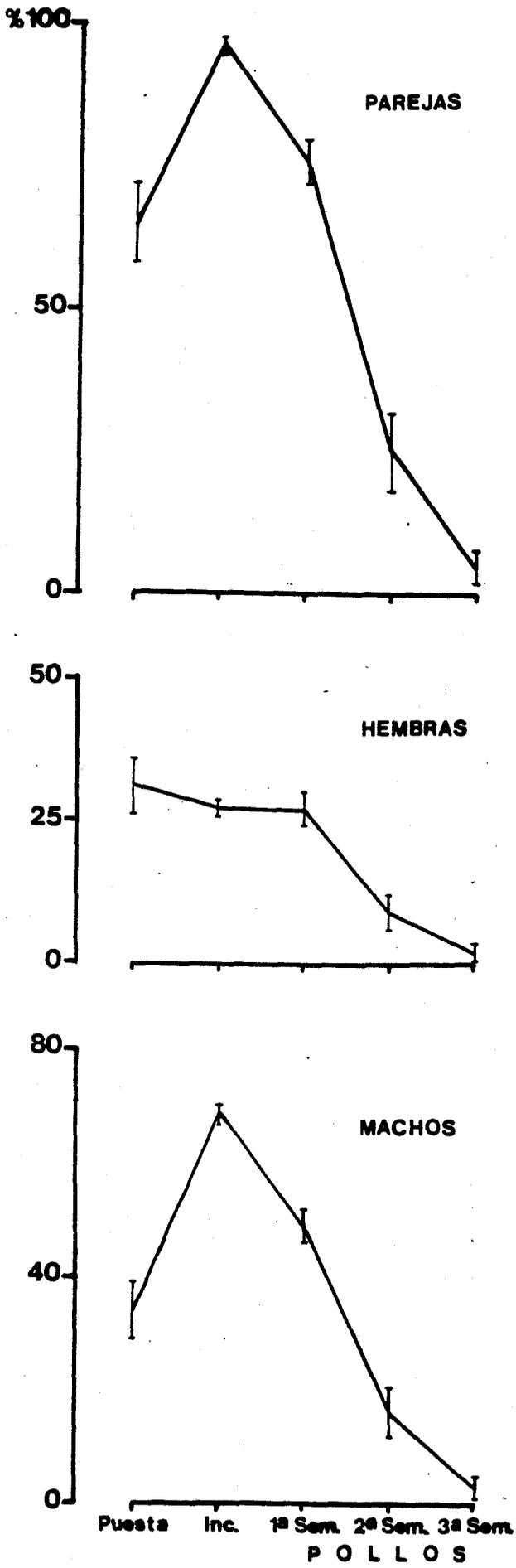
En la figura 49 se representan los tiempos relativos que machos, hembras y parejas en conjunto dedicaron a la incubación y cubrimiento de los pollos durante el período diurno.

Durante el período de puesta los huevos estuvieron cubiertos por algún miembro de la pareja, en promedio, 64,8% del tiempo total de observación durante el período diurno (ET = 6,7%, rango = 10,9%-100%, N = 20). En esta fase machos y hembras no difieren en las proporciones de tiempo que dedican a la incubación (Machos:  $\bar{X}$  = 33,8%, ET = 5,0%, rango = 0%-82,5%; Hembras:  $\bar{X}$  = 30,9%, ET = 5,0%, rango = 6,4%-87,8%; N = 20 en los dos casos; U = 214,5, p > 0,6, test de Mann-Whitney), no encontrándose tampoco diferencias cuando la comparación se hizo entre ambos miembros de la pareja (z = 29, p > 0,7, test de Wilcoxon).

Durante el período de incubación los huevos estuvieron cubiertos, en promedio, 96,4% del día (ET = 0,6%, rango = 86,4%-99,7%, N = 26). En esta fase los machos incubaron, en promedio, 69,2% del período diurno (ET = 1,9%, rango = 47,8%-84,0%,

Figura 49. Porcentajes de tiempo que, durante el período diurno, las parejas, los machos y las hembras incuban o cubren a los pollos. Las barras verticales representan error típico de la media.

TIEMPO INCUBANDO O CUBRIENDO



N = 26) y las hembras 27,3% (ET = 1,5%, rango = 15,3%-45,3%, N = 26). siendo esta diferencia significativa (U = 676, p < 0,0001, test de Mann-Whitney). En todas las 26 parejas observadas los machos incubaron más tiempo que su pareja (z = 0, p < 0,001, test de Wilcoxon) durante el período diurno.

Asignándole al período diurno una duración de 15 horas y al nocturno las 9 horas restantes y asumiendo que la incubación durante la noche es constante y siempre es la hembra el sexo que incuba en este período; los machos dedicarían a la incubación, como media, 10 horas 23 minutos, mientras que las hembras le dedicarían 13 horas 5 minutos,

No hubo diferencias sexuales significativas, en cambio, cuando la contribución a la incubación se refirió al tiempo que están juntos ambos miembros de la pareja en el nido (Machos:  $\bar{X}$  = 47,9%, ET = 3,5%, rango = 3,4%-72%; Hembras:  $\bar{X}$  = 47,9%, ET = 3,3%, rango = 20,7%-91,5%; U = 365, p < 0,6, test de Mann-Whitney).

De las 26 parejas observadas en este período, los machos incubaron más que sus compañeras cuando éstas estaban presentes en 15 casos (57,7%), mientras que las hembras incubaron más que sus compañeros en 11 casos (42,3%), no siendo significativa esta diferencia ( $\chi^2 = 0,6$ , gl. = 1, p < 0,1).

En aquellas parejas en que las hembras incubaban más que los machos cuando ambos están juntos en el nido, la diferencia media entre los porcentajes de incubación de machos y hembras fue de 32,5% (ET = 7,6%, rango = 1%-88,1%, N = 11). Cuando fueron los machos

quienes incubaron más, la diferencia media entre unos y otros fue de 23,8% (ET = 4,2%, rango = 0,9%-51,7%, N = 15).

Una vez que eclosionan los huevos, machos y hembras pasan menos tiempo echados en el nido. Así, en la primera semana tras la eclosión, los pollos están cubiertos, en promedio, 75,9% del período diurno (ET = 3,7%, rango = 36,9%-100%, N = 20). Siendo de nuevo los machos quienes más contribuyen a esta actividad (Machos:  $\bar{X}$  = 49,3%, ET = 2,6%, rango = 24,6%-69,5%; Hembras:  $\bar{X}$  = 26,7%, ET = 2,9%, rango = 8,5%-54,4%; U = 344,  $p < 0,001$ , test de Mann-Whitney). Esta diferencia siguió siendo significativa cuando la comparación se hizo entre machos y hembras pertenecientes a la misma pareja ( $z = 5,0$ ;  $p < 0,01$ , test de Wilcoxon).

En su segunda semana de vida, los pollos permanecen cubiertos por algún adulto, en promedio, 25% del período diurno (ET = 7,0%, rango = 0%-86,0%, N = 16), no encontrándose diferencias significativas entre machos y hembras en este período (Machos:  $\bar{X}$  = 16,1%, ET = 4,6%, rango = 0%-57,9%; Hembras:  $\bar{X}$  = 9,2%, ET = 2,8%, rango = 0%-31,6%; U = 152,  $p > 0,3$ , test de Mann-Whitney).

Cuando los pollos están en su tercera semana de vida, sólo vimos a una de las 14 parejas controladas en esta fase cubriendo al único pollo que atendían (pareja 15). Este pollo estuvo cubierto 45,2% del tiempo (23,2% por el macho y 22,0% por la hembra).

### Ritmo diario de incubación.

En la figura 50 se representa la variación horaria en la proporción de machos y hembras incubando durante el período de incubación.

La proporción de machos incubando durante el día fue superior a la de hembras desde las 5,00h hasta las 18,00h, mientras que al final de la tarde (entre las 18,00h y las 20,00h) las hembras fueron quienes más incubaron.

El patrón de incubación no fue constante a través del día: las hembras presentaron un máximo entre las 9,00h y las 10,00h (38% de las hembras estaban incubando a esa hora) y otro de mayor magnitud al anochecer (85%).

Como era de esperar, los machos presentaron un ritmo contrario al de las hembras, con un mínimo entre las 9,00h y las 10,00h (57% de los machos incubando) y otro mucho más pronunciado al final de la tarde (12% de los machos incubando entre las 19,00h y las 20,00h). Este patrón de incubación fue casi idéntico en los dos años de estudio (Machos:  $r_s = 0,83$ ,  $p < 0,01$ ; Hembras:  $r_s = 0,84$ ,  $p < 0,01$ ; figura 51).

Durante las cuatro noches en que se realizaron observaciones en 1.986, fueron siempre las hembras (10 parejas-noche en período de incubación y una pareja-noche en período de puesta) quienes permanecieron en el nido incubando, mientras los machos estuvieron fuera de la colonia.

Figura 50. Fluctuaciones horaria de las proporciones de machos, hembras y cualquiera de los dos sexos incubando durante el día. Los datos proceden sólo del período de incubación.

INDIVIDUOS INCUBANDO

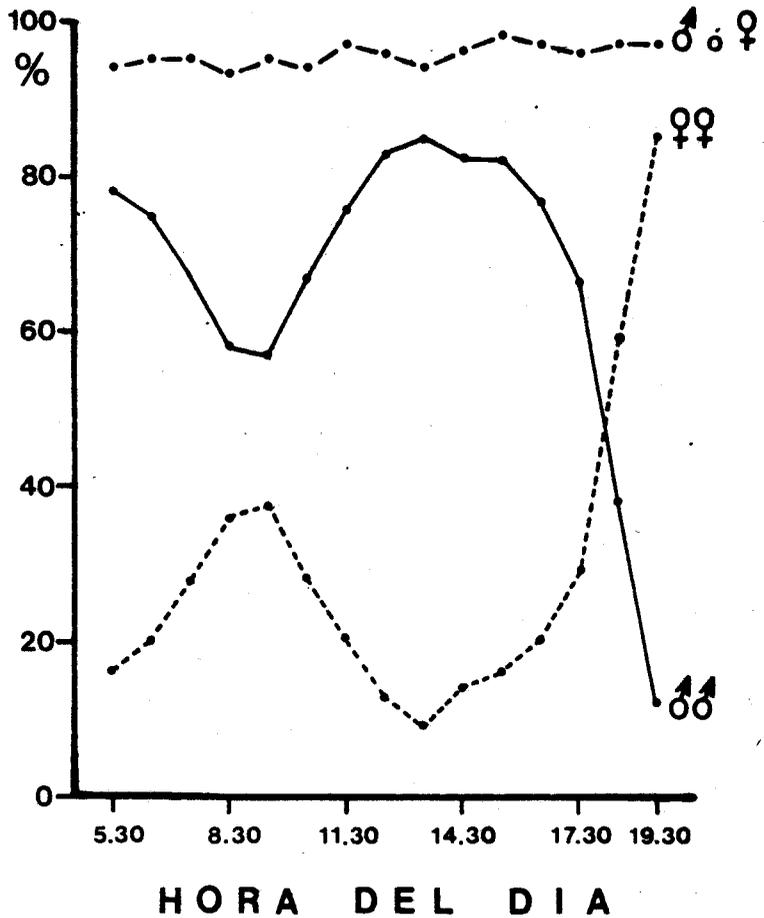
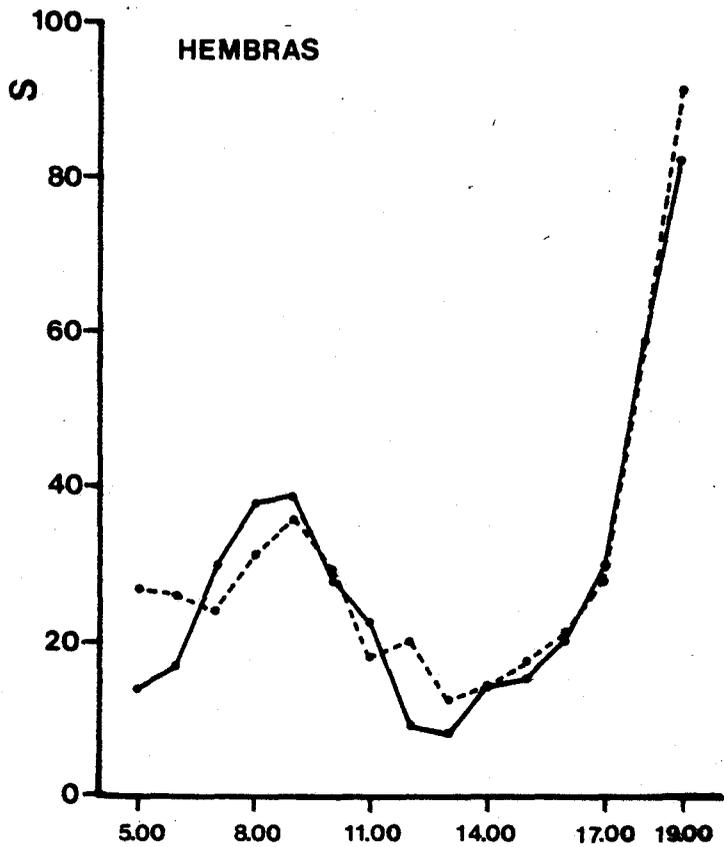
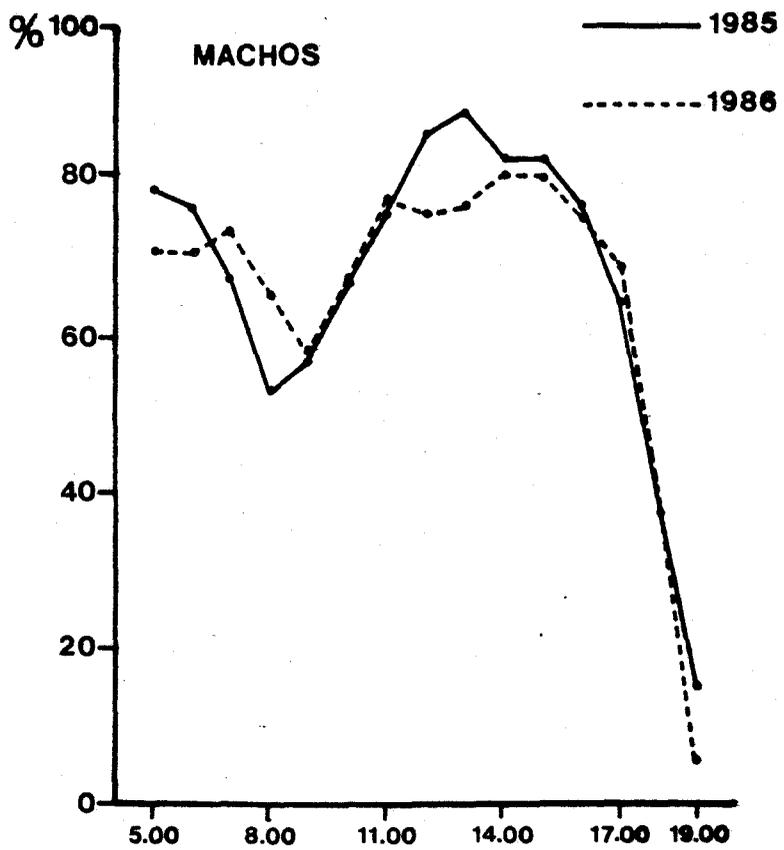


Figura 51. Comparación anual de los ritmos de incubación de machos y hembras.

INDIVIDUOS INCUBANDO



HORA DEL DIA

### Presencia en el nido y tiempo de incubación.

Como ya vimos en el apartado de atención al nido, los machos pasan casi todo el día durante el período de incubación en el nido, abandonándolo al anochecer para alimentarse y con muy poca variación intraindividual ( $\bar{X} = 93,7\%$ , CV. = 5,4). Mientras que la variación intraindividual de las hembras en el tiempo que permanecen en el nido fue mucho más alta ( $\bar{X} = 51,3$ , CV = 21,9).

El tiempo que pasaron incubando los machos no guardó ninguna relación con el que pasaron en el nido ( $r_s = 0,008$ , N.S.). En cambio, sí se correlacionó con el tiempo que sus compañeras pasan en el nido ( $r_s = -0,54$ ,  $p < 0,01$ ), que, a su vez, se correlaciona positivamente con el tiempo que éstas pasan incubando ( $r_s = 0,48$ ,  $p < 0,01$ ).

### Incubación y éxito reproductor.

La proporción de tiempo que pasan incubando los machos, las hembras o la pareja en conjunto durante el día no tuvo ninguna influencia sobre el éxito reproductor, medido éste como el número de pollos que alcanzan la cuarta semana de vida (tabla 34)

Tabla 34.- Proporción de tiempo incubando (porcentaje de muestreos instantáneos en esta actividad) durante el día y éxito reproductor (número de pollos que alcanzan la 4ª semana de edad).

		Exito Reprodutor					F <sup>(1)</sup>	p
		0	1	2	3	4		
	N	7	4	7	6	2		
Pareja	X	95,0	96,0	96,2	96,5	97,2	0,21 <sup>(2)</sup>	0,9
	ET	1,2	1,6	1,7	1,2	2,6		
	Max.	99,3	99,3	99,4	99,1	99,7		
	Min.	91,1	92,5	86,4	91,4	94,6		
Machos	X	66,1	70,3	68,3	73,2	65,5	0,47	0,76
	ET	4,0	6,3	4,9	1,5	0,5		
	Max.	79,1	84,0	80,3	77,9	66,0		
	Min.	50,3	55,1	47,8	67,5	65,0		
Hembras	X	28,9	25,7	28,0	23,3	31,7	1,5 <sup>(2)</sup>	0,3
	ET	3,2	4,7	3,8	1,3	3,1		
	Max.	40,8	37,4	45,3	28,1	34,7		
	Min.	18,1	15,3	19,1	19,6	28,6		

(1) El anova fue calculado sobre datos transformados (Arcoseno $\sqrt{\quad}$ )

(2) F de Welch.

### Comparación anual.

No observamos diferencias significativas entre los porcentajes de incubación de los machos ni de las hembras en los dos años de estudio, si bien, las hembras incubaron en promedio algo más en 1.985 que en 1.986 y los machos algo menos, tanto si se refiere al total del período de observación como al tiempo que la pareja pasa junta en el nido (ver tabla 35).

Tabla 35.- Comparación anual de la proporción de tiempo incubando los machos y las hembras referidas al total de las observaciones y al tiempo que la pareja pasa junta en el nido. En los dos casos se trata del periodo diurno.

	N	Incubación (% Total observ.)					Incubación (% Tiempo pareja junta)						
		$\bar{X}$	ET	MAX	MIN	t*	Signif.	$\bar{X}$	ET	MAX	MIN	t*	Signif.
<b>Machos</b>													
1985	13	68,0	2,7	80,3	47,8	-0,45	N.S.	44,3	4,7	65,0	3,4	-1,01	N.S.
1986	13	69,8	2,9	84,0	52,0			51,5	5,3	72,4	15,4		
<b>Hembras</b>													
1985	13	27,6	1,9	40,8	19,1	0,32	N.S.	51,3	4,5	91,5	33,6	1,03	N.S.
1986	13	26,6	2,5	45,3	15,3			44,5	4,9	80,3	20,7		

\* t de Student calculada sobre datos transformados (Arcoseno  $\sqrt{\quad}$ ).

## ALIMENTACION A LOS POLLOS

### Contribución relativa de cada sexo a la alimentación de los pollos.

De 511 cebas observadas, 188 (36,8%) fueron realizadas por los machos y 323 (63,2%) por las hembras, apartándose significativamente esta diferencia de la igualdad ( $\chi^2 = 35,6$ ,  $p < 0,001$ ).

En aquellas parejas que fueron observadas alimentando a los pollos más de cinco veces, las hembras los cebaron más frecuentemente que sus compañeros en 15 de los 16 casos, siendo en el caso restante la contribución igual para ambos sexos (tabla 36;  $z = 0$ ,  $p < 0,001$ , test de Wilcoxon).

La frecuencia diaria de alimentación a los pollos, calculada a partir del sumatorio de las frecuencias de cebas a cada hora del día, desde las 4,00 a las 21,00 horas, fue para la pareja de 4,03 cebas. De estas cebas, 1,64 veces, o el equivalente al 40,7%, correspondió a los machos y 2,39 veces (59,3%) a las hembras, porcentajes ligeramente diferentes a los presentados al inicio de este apartado. El incremento a favor de los machos en la contribución relativa a la alimentación de los pollos respecto del que presentamos primeramente se debe a que en nuestros registros, al

Tabla 36.- Contribución relativa (%) de cada sexo a la alimentación de los pollos.

Pareja (1)	N(2)	Macho	Hembra
65	6	50,0	50,0
11	36	47,2	52,8
8	27	44,4	55,6
3	23	39,1	60,9
14	27	37,0	63,0
12	51	35,3	64,7
10	30	33,3	66,7
13	39	33,3	66,7
55	8	33,3	66,7
15	19	31,6	68,4
6	36	30,5	69,4
58	10	30,0	70,0
54	11	27,3	72,7
1	36	25,0	75,0
2	32	21,9	78,1
57	8	12,5	87,5

(1) Sólo se incluyen parejas con más de 5 registros de cebas.

(2) Número de cebas observadas.

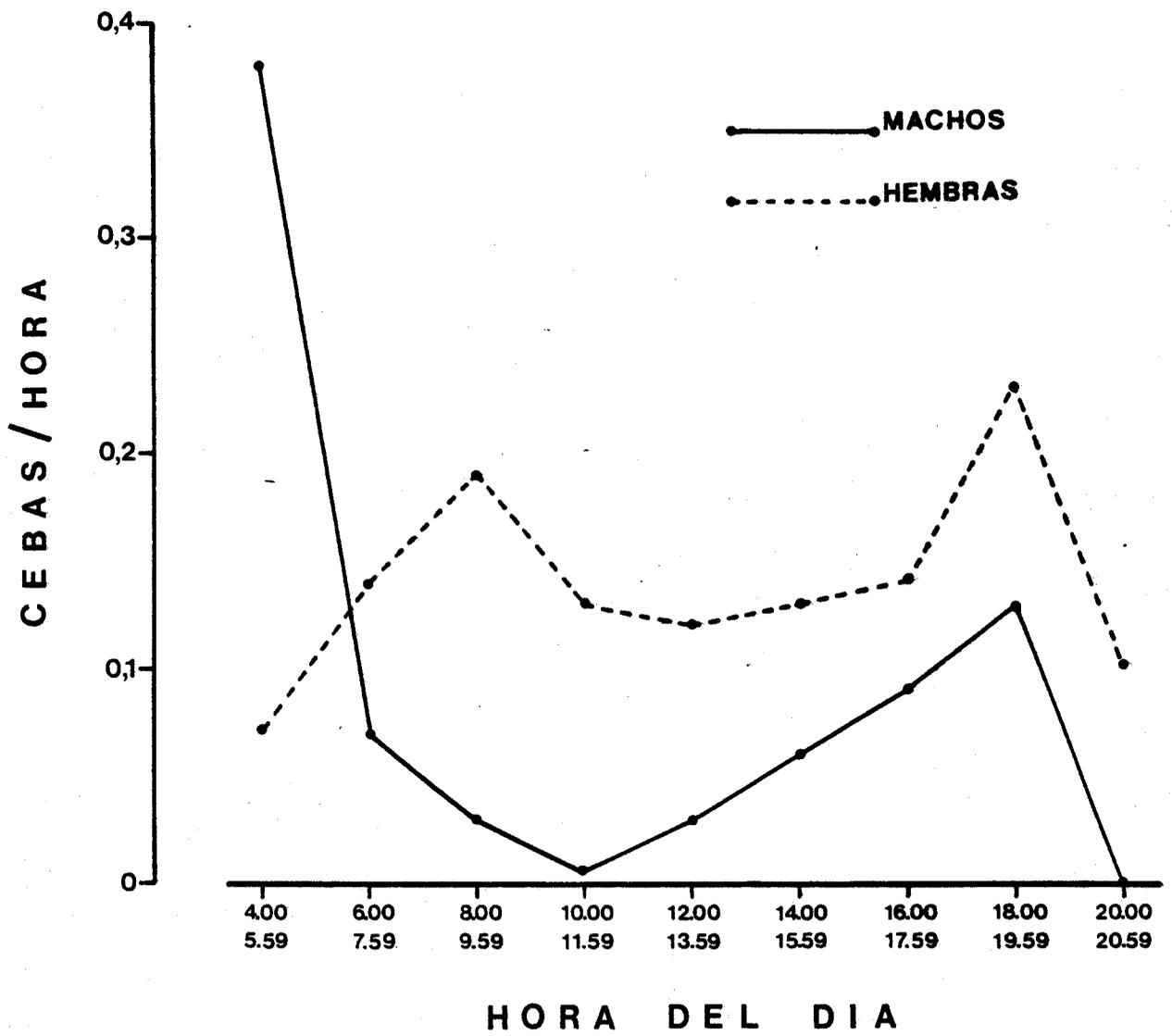
comenzarse generalmente las observaciones después del amanecer, no se registraban en todas las ocasiones las cebas que ocurrían desde aproximadamente media hora antes de ese momento, a cargo principalmente de los machos (ver más adelante el ritmo diario de cebas). Pensamos que este método para calcular la contribución relativa de los sexos a la alimentación de los pollos se aproxima con más exactitud a la realidad, puesto que tiene en cuenta las diferencias sexuales en los ritmos y evita, por lo tanto, errores de muestreo debidos a las horas en las que habitualmente se realizaban las observaciones.

#### Ritmo diario de alimentación a los pollos.

En la figura 52 se representan los ritmos de alimentación a los pollos por machos y hembras a lo largo del día.

Los machos presentan un máximo destacado de alimentación al comienzo del día (entre las 4,00h y las 6,00h), una escasa actividad alimenticia durante el resto de la mañana, para de nuevo, a partir de las 12,00h, incrementar progresivamente esta actividad hasta culminar al final de la tarde en un máximo de menor magnitud que el del inicio de la mañana. El patrón diario mostrado por los machos en su frecuencia de alimentación a los pollos se apartó significativamente del que se podría predecir bajo la hipótesis teórica de igualdad en la frecuencia de cebas a lo largo del día ( $D = 0,38$ ,  $N = 188$ ,  $p \leq 0,01$ ; test de Kolmogorov-Smirnov de una muestra).

Figura 52. Fluctuaciones horarias de las frecuencias de alimentación a los pollos por machos y hembras.



Las hembras, en cambio, no presentaron un ritmo de cebas muy diferente al que resultaría de la anterior hipótesis ( $D = 0,07$ ,  $N = 323$ ,  $0,05 < p < 0,1$ , test de Kolmogorov-Smirnov de una muestra). Si bien las cebas por parte de éstas fueron observadas a cualquier hora del día, hubo dos máximos en la frecuencia de esta actividad, uno entre las 8,00h y las 10,00h de la mañana y otro en la tarde entre las 16,00h y las 18,00h. Mientras que los machos sólo fueron vistos alimentando a los pollos hasta las 20,00h, las hembras prolongaron más esta actividad, observándose cebas hasta las 21,00h, casi una hora después del anochecer.

Los ritmos diarios de cebas de machos y hembras difirieron significativamente ( $D = 0,44$ ,  $n_1 = 188$ ,  $n_2 = 323$ ,  $p < 0,001$ , test de Kolmogorov-Smirnov de dos muestras).

Aunque tan sólo disponemos de cinco noches de observación, entre las 21,00h y las 4,00h, únicamente se registró una ceba (a las 23,30h) en uno de los aproximadamente 40 nidos que podíamos divisar cada noche desde nuestro observatorio.

De las observaciones de esas noches se desprenden algunos resultados interesantes. Por una parte, no hubo diferencias significativas entre machos y hembras en cuanto a ser el último en cebar por la tarde (de 30 casos observados, en 19 fueron las hembras las últimas en cebar por la tarde y en 11 lo fueron los machos;  $\chi^2 = 2,1$ ,  $gl. = 1$ ,  $p > 0,1$ ), en cambio, las diferencias sí fueron significativas respecto al sexo que ceba el primero en la mañana (de 30 casos observados, en 25 fueron los machos quienes cebaron primero

en la mañana y en los 5 restantes lo fueron las hembras;  $\chi^2 = 8,33$ , gl. = 1,  $p < 0,01$ ). De otro lado, con independencia de quien alimente a los pollos de un nido el último en la tarde, los machos fueron los primeros en cebar en la mañana. Esta afirmación se basa en que de los 11 registros en los que los machos fueron los últimos en cebar por la tarde, los mismos individuos fueron vistos cebar a la mañana siguiente los primeros en 7 ocasiones (63,6%), mientras que de las 19 observaciones en las que las hembras cebaron las últimas en la tarde, solo en una ocasión (5,3%) alimentó la hembra en cuestión a los pollos la primera en la mañana ( $p = 0,0005$ , test de probabilidad exacta de Fisher).

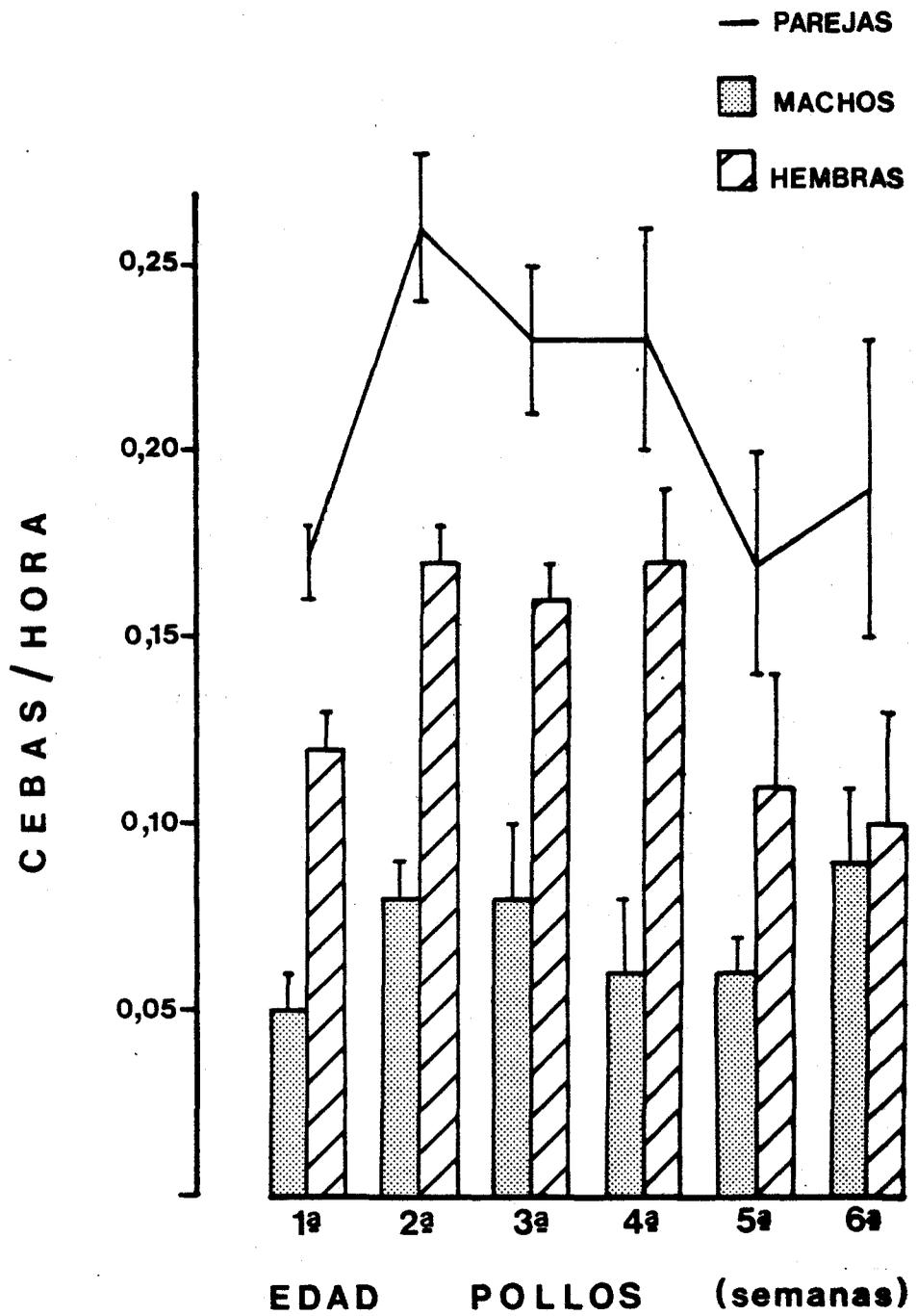
Todos estos resultados, junto a los obtenidos sobre la atención al nido, apuntan a una segregación temporal de los sexos durante la cría, con las hembras esencialmente diurnas en sus hábitos alimenticios y los machos básicamente nocturnos.

#### Edad de los pollos y frecuencia de alimentación.

En la figura 53 se representan las frecuencias de cebas por las parejas y por machos y hembras independientemente en diferentes edades de los pollos.

La frecuencia con que las parejas alimentan a los pollos se vio afectada significativamente por la edad de éstos ( $F(\text{Welch}) = 3,7$ , gl. = 4, 30,  $p = 0,01$ ).

Figura 53. Frecuencia de alimentación a los pollos en diferentes edades. Las barras verticales representan error típico de la media.



Las parejas alimentaron a los pollos con frecuencia media más alta en la segunda semana de edad de éstos (0,26 cebas/hora), manteniendo una frecuencia similar a ésta durante la tercera y cuarta semana (0,23 cebas/hora). Durante la primera, quinta y sexta semana, las frecuencias de cebas se mantuvieron alrededor de 0,17 cebas/hora.

Como ya comentamos, de forma global las hembras alimentan a los pollos más frecuentemente que los machos. Ahora bien, si examinamos esta relación en diferentes edades de los pollos, se observa que las hembras presentaron una frecuencia de alimentación significativamente más alta que la de sus compañeros durante las cuatro primeras semanas de vida de los pollos ( $p < 0,01$  en cada una de las cuatro semanas, test de Wilcoxon), mientras que en la quinta semana, aunque la frecuencia media de cebas de las hembras fue casi dos veces superior a la de los machos (0,11 y 0,06 cebas/hora respectivamente), esta diferencia sólo fue ligeramente significativa ( $p = 0,07$ , test de Wilcoxon). Por último, no hubo diferencias significativas ( $p = 0,71$ , test de Wilcoxon) entre las frecuencias de alimentación de machos y hembras durante la sexta semana.

Los machos alimentaron a los pollos con una frecuencia media de 0,05 cebas/hora en la primera semana de vida de aquéllos. Durante la segunda y tercera semana, la frecuencia media de alimentación aumentó a 0,08 cebas/hora, decreciendo a 0,06 durante la cuarta y quinta semana y aumentando por último a 0,09 cebas/hora en la sexta semana.

Analizada globalmente, la edad de los pollos no tuvo una influencia significativa sobre la frecuencia de cebas de los machos ( $F(\text{Welch}) = 1,46$ ,  $gl. = 4, 31$ ,  $p = 0,24$ ). No obstante, cuando las comparaciones entre las frecuencias de cebas a diferentes edades de los pollos se hicieron de dos en dos y se tuvo en cuenta la identidad de los machos, resultaron significativas las diferencias encontradas entre la primera y segunda semana, la primera y tercera, y la segunda y quinta semana (ver Tabla 37).

Para el caso de las hembras, en cambio, la frecuencia de alimentación a los pollos se vio significativamente influenciada por la edad de éstos ( $F = 2,97$ ,  $gl. = 4, 68$ ,  $p = 0,02$ ). La tasa de alimentación más alta ocurre cuando los pollos se encuentran en su segunda y cuarta semana de vida: 0,17 cebas/hora, en la tercera semana este valor es sólo ligeramente más bajo: 0,16 cebas/hora, mientras que en la primera semana es de 0,12 cebas/hora, en la quinta de 0,11 cebas/hora y en la sexta semana de 0,1 cebas/hora. Las comparaciones estadísticas entre estas frecuencias, efectuadas de dos en dos y teniendo en cuenta la identidad de las hembras, se presentan en la Tabla 38.

#### Exito reproductivo y frecuencia de alimentación.

No se pudo determinar con exactitud el número de pollos que contenían los nidos controlados hasta que éstos tenían alrededor de 10 días de edad. Debido a esto, no hemos podido evaluar el efecto real que el tamaño de la nidada tiene sobre la frecuencia de cebas.

Tabla 37.- Diferencias entre las frecuencias de cebas de los machos (número de cebas/hora) según la edad de los pollos de acuerdo al test de Wilcoxon de dos colas.

Comparación	N	$\bar{X}_1$ ( $\pm$ ET)	$\bar{X}_2$ ( $\pm$ ET)	Suma min. rangos	Signif.
1ª sem.- 2ª sem.	16	0,05 (0,007)	0,08 (0,01)	13	p < 0,01
1ª sem.- 3ª sem.	14	0,06 (0,008)	0,08 (0,02)	12	p < 0,01
1ª sem.- 4ª sem.	12	0,05 (0,009)	0,06 (0,02)	26	N.S.
1ª sem.- 5ª sem.	10	0,06 (0,009)	0,06 (0,01)	15	N.S.
2ª sem.- 3ª sem.	14	0,09 (0,01)	0,08 (0,02)	25,5	N.S.
2ª sem.- 4ª sem.	12	0,09 (0,01)	0,06 (0,02)	16,5	N.S.
2ª sem.- 5ª sem.	10	0,09 (0,02)	0,06 (0,01)	6,5	p < 0,05
2ª sem.- 6ª sem.	5	0,06 (0,03)	0,09 (0,02)	5	N.S.
3ª sem.- 4ª sem.	12	0,07 (0,02)	0,06 (0,01)	31,5	N.S.
3ª sem.- 5ª sem.	10	0,07 (0,02)	0,06 (0,01)	13,5	N.S.
3ª sem.- 6ª sem.	5	0,05 (0,03)	0,09 (0,02)	3	N.S.
4ª sem.- 5ª sem.	10	0,07 (0,02)	0,06 (0,01)	8,5	N.S.
4ª sem.- 6ª sem.	5	0,05 (0,01)	0,09 (0,02)	2	N.S.
5ª sem.- 6ª sem.	5	0,05 (0,02)	0,09 (0,02)	3	N.S.

Tabla 38.- Diferencias entre las frecuencias de cebas de las hembras según la edad de los pollos, de acuerdo el test de Wilcoxon de dos colas.

Comparación	N	$\bar{X}_1$ ( $\pm$ ET)	$\bar{X}_2$ ( $\pm$ ET)	Suma min. rangos	Signif.
1ª sem.- 2ª sem.	16	0,13 (0,01)	0,17 (0,01)	13	p<0,01
1ª sem.- 3ª sem.	14	0,12 (0,008)	0,15 (0,01)	11	p<0,01
1ª sem.- 4ª sem.	12	0,12 (0,01)	0,17 (0,03)	12	p<0,05
1ª sem.- 5ª sem.	10	0,12 (0,01)	0,11 (0,03)	16	N.S.
2ª sem.- 3ª sem.	14	0,17 (0,01)	0,16 (0,01)	6,5	p<0,01
2ª sem.- 4ª sem.	12	0,17 (0,01)	0,17 (0,03)	24	N.S.
2ª sem.- 5ª sem.	10	0,18 (0,02)	0,11 (0,03)	5	p<0,05
2ª sem.- 6ª sem.	5	0,17 (0,02)	0,10 (0,03)	1	N.S.
3ª sem.- 4ª sem.	12	0,15 (0,14)	0,17 (0,03)	19	N.S.
3ª sem.- 5ª sem.	10	0,16 (0,01)	0,11 (0,03)	11	N.S.
3ª sem.- 6ª sem.	5	0,16 (0,01)	0,10 (0,03)	1	N.S.
4ª sem.- 5ª sem.	10	0,18 (0,03)	0,11 (0,03)	0	p<0,01
4ª sem.- 6ª sem.	5	0,12 (0,03)	0,10 (0,03)	4	N.S.
5ª sem.- 6ª sem.	5	0,07 (0,03)	0,1 (0,03)	7	N.S.

Se ha creído interesante, sin embargo, efectuar el análisis de las frecuencias de cebas en relación con el éxito reproductivo, medido éste como el número de pollos en un nido que alcanzan la cuarta semana de edad.

La frecuencia con la que la pareja ceba a los pollos tuvo sólo una influencia ligeramente significativa ( $p = 0,1$ ) sobre el éxito reproductor cuando los pollos se encontraban en su segunda y quinta semana de vida, no siendo significativa la relación entre estas dos variables en el resto de las clases de edad consideradas (Tabla 39). Las frecuencias de cebas por las parejas agrupadas según el éxito reproductivo y la edad de los pollos se representan en la figura 54.

Al igual que ocurría para las parejas, la frecuencia de cebas de los machos tuvo una influencia significativa sobre el éxito reproductivo durante la segunda y quinta semana de vida de los pollos, no encontrándose influencias significativas en las otras edades (ver Tabla 39). Las frecuencias de cebas de las hembras tuvo un efecto significativo sobre el éxito reproductivo de la pareja durante la segunda y tercera semana de vida de los pollos ( $p = 0,04$  y  $p = 0,03$ , respectivamente), no siendo significativa la relación entre estas dos variables en la primera, cuarta y quinta semana de edad de los pollos (Tabla 39). Las frecuencias medias de cebas de los machos y de las hembras, agrupadas por el éxito reproductivo y por la edad de éstos, se representan en la figura 55.

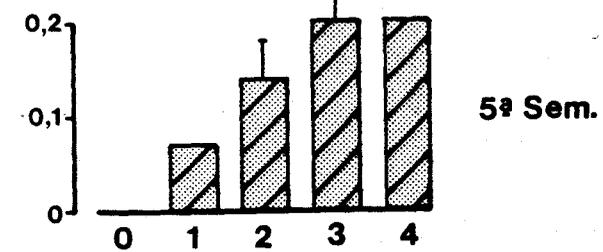
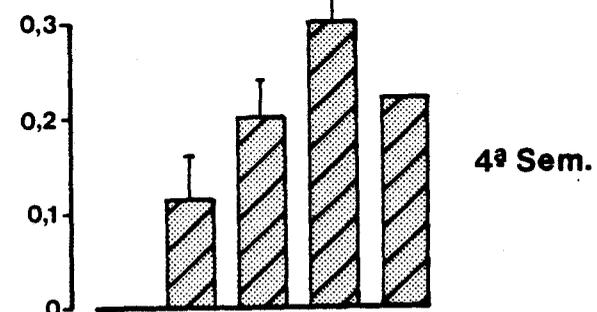
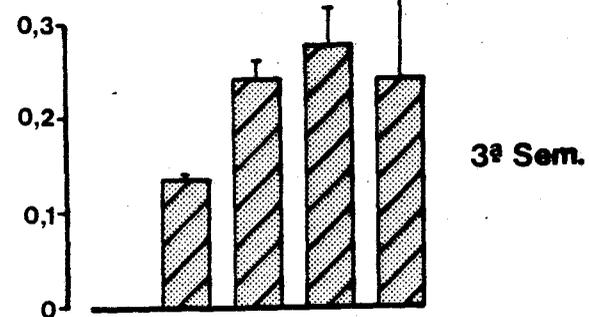
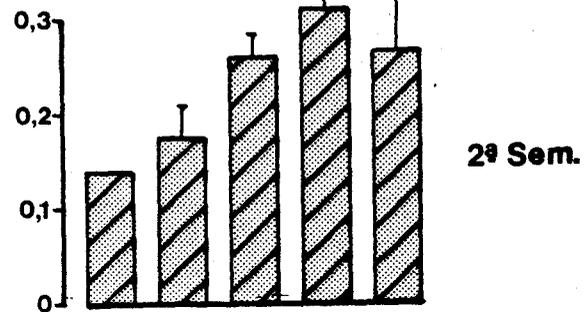
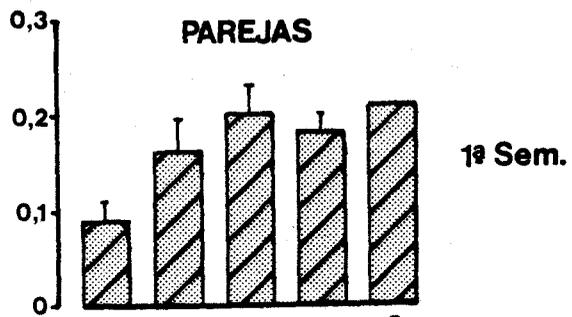
Tabla 39.- Influencia de la frecuencia de cebas sobre el éxito reproductor (número de pollos que alcanzan la cuarta semana de edad). Las frecuencias originales de cebas fueron transformadas (transformación logarítmica) antes del análisis. Cuando las varianzas fueron desiguales (Test de Levene) el valor de F en el correspondiente a la transformación de Welch.

Edad pollos	Pareja		Machos		Hembras	
	F	signif.	F	signif.	F.	signif.
1ª sem.	2,5	N.S.	1,68	N.S.	2,37	P=0,1
2ª sem.	2,5	P=0,1	3,44	P=0,05	3,82	P=0,04
3ª sem.	1,6	N.S.	0,27	N.S.	8,64 <sup>(*)</sup>	P=0,03
4ª sem.	2,4	N.S.	0,71 <sup>(*)</sup>	N.S.	1,47	N.S.
5ª sem.	3,4	P=0,1	5,12	P=0,05	1,25	N.S.

(\*) F de Welch.

Figura 54. Frecuencia media de alimentación a los pollos por las parejas según éxito reproductor (número de pollos que alcanzan la cuarta semana de vida) y edad de los pollos. Las barras verticales representan error típico de la media.

FRECUENCIA DE ALIMENTACION (CEBAS/HORA)

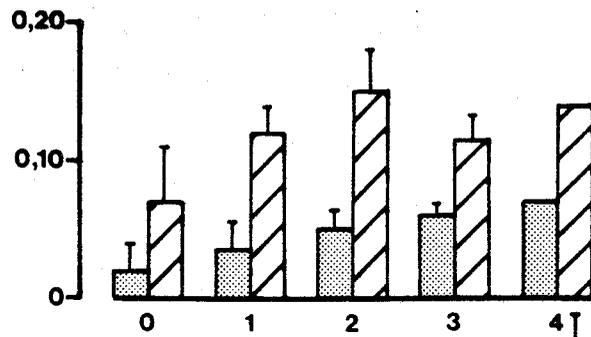


EXITO REPRODUCTIVO

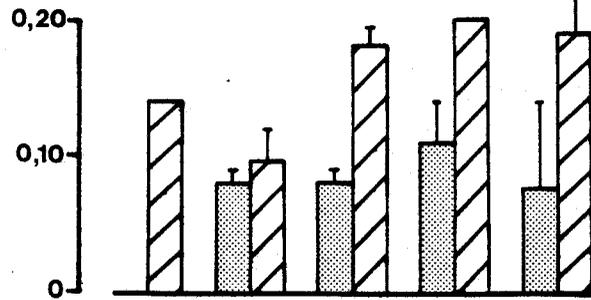
Figura 55. Frecuencia de alimentación a los pollos por machos y hembras según éxito reproductor y edad de los pollos. Las barras verticales señalan error típico de la media.

FRECUECIA DE ALIMENTACION (CEBAS/HORA)

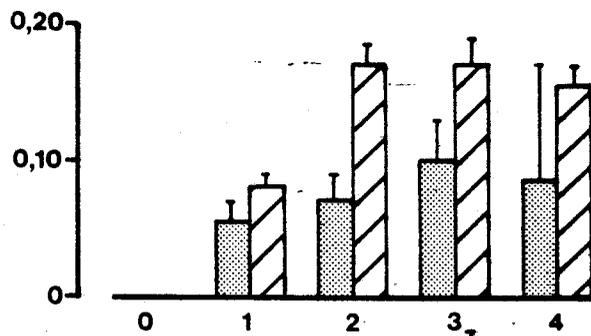
□ MACHOS  
 ▨ HEMBRAS



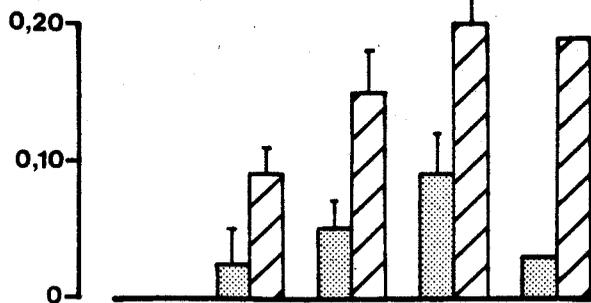
1ª Sem.



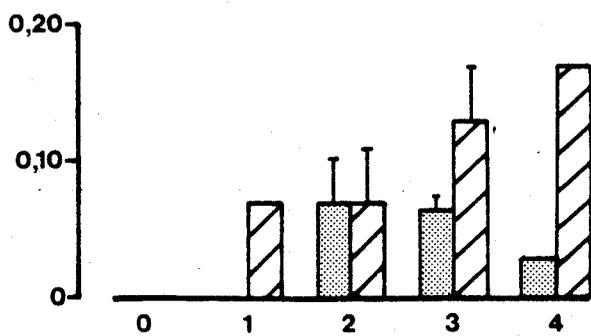
2ª Sem.



3ª Sem.



4ª Sem.



5ª Sem.

EXITO REPRODUCTIVO

Cuando se agrupan los individuos y las parejas por su éxito reproductor en las categorías de bajo (0-2 pollos) y alto (3-4 pollos), tanto las parejas como los machos y hembras considerados por separado presentaban frecuencias medias de cebas inferiores cuando el éxito reproductor era bajo. Esta regla se matuvo en todas las clases de edad de los pollos consideradas, a excepción de las hembras cuando atendían a pollos en la primera semana de vida, presentando en esta ocasión iguales frecuencias de cebas unas y otras (Tabla 40).

#### Comparación anual.

En la tabla 41 se presentan las frecuencias de cebas de los machos y las hembras en los dos años de estudio, agrupadas según la edad de los pollos. En ningún caso las diferencias observadas fueron estadísticamente significativas ( $p \leq 0,05$  test de Mann-Whitney de dos colas), si bien fueron, por lo general más altas en 1.985 que en 1.986 para ambos sexos. Esto puede deberse al efecto que el tamaño de la nidada tiene sobre la frecuencia de alimentación, ya que en 1.986 no se controló ninguna pareja con más de dos pollos y en 1.985 siete de las once parejas controladas tenían entre tres y cuatro pollos. Esta desigualdad entre el éxito reproductor de las parejas controladas en los dos años refleja en gran medida las diferencias observadas en el éxito reproductor global de las espátulas en la colonia de Doñana en 1.985 y 1.986 (tabla 2).

Tabla 40.- Frecuencia de cebas y éxito reproductor.

Edad Pollos	N <sub>1</sub> Bajo(1)	N <sub>2</sub> Alto(2)	Pareja			Machos			Hembras		
			Bajo	Alto	Sign.(3)	Bajo	Alto	Sign.(3)	Bajo	Alto	Sign.(3)
1ª sem.	13	7	0,16	0,19	N.S.	0,04	0,06	p = 0,1	0,12	0,12	N.S.
2ª sem.	9	7	0,23	0,30	p = 0,07	0,07	0,1	N.S.	0,16	0,20	p = 0,06
3ª sem.	7	7	0,21	0,26	p = 0,09	0,07	0,1	N.S.	0,14	0,17	N.S.
4ª sem.	7	6	0,18	0,29	p = 0,03	0,04	0,08	N.S.	0,13	0,21	p = 0,09
5ª sem.	4	6	0,20	0,20	p = 0,09	0,05	0,06	p = 0,04	0,07	0,14	p = 0,1

(1) 0-2 Pollos.

(2) 3-4 Pollos .

(3) De acuerdo al Test de Mann-Whitney de una cola.

Tabla 41.- Frecuencia de alimentación a los pollos por machos y hembras en los dos años de estudio. Los valores son medias de número de cebas/hora  $\pm$  Error típico.

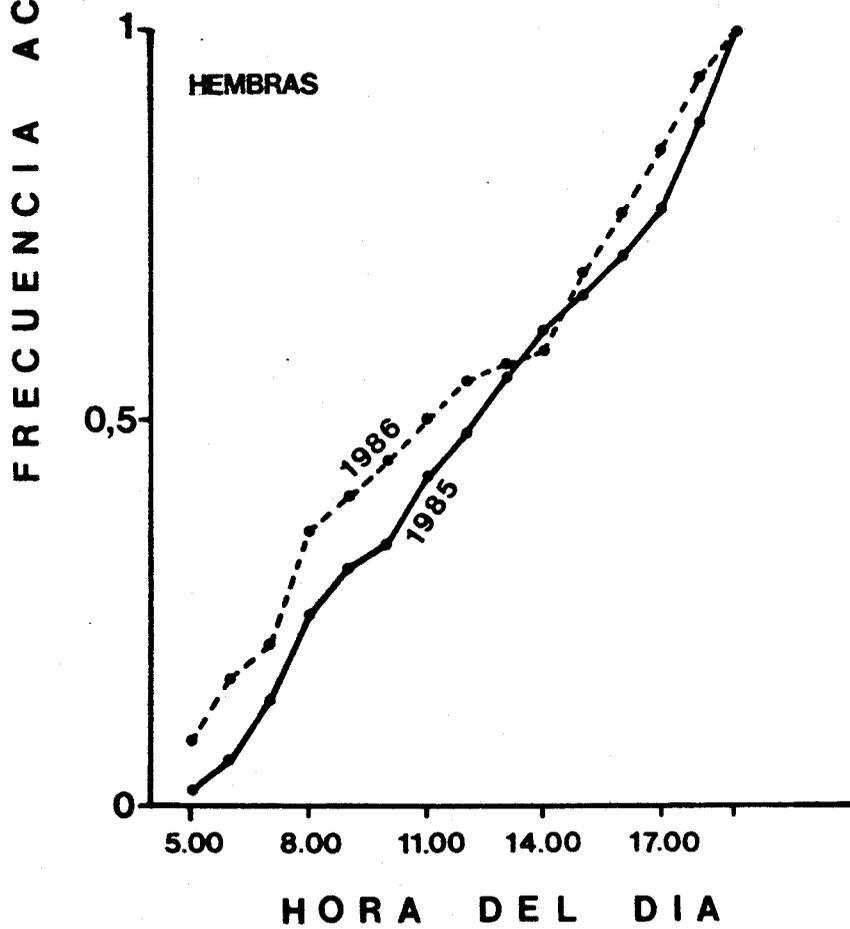
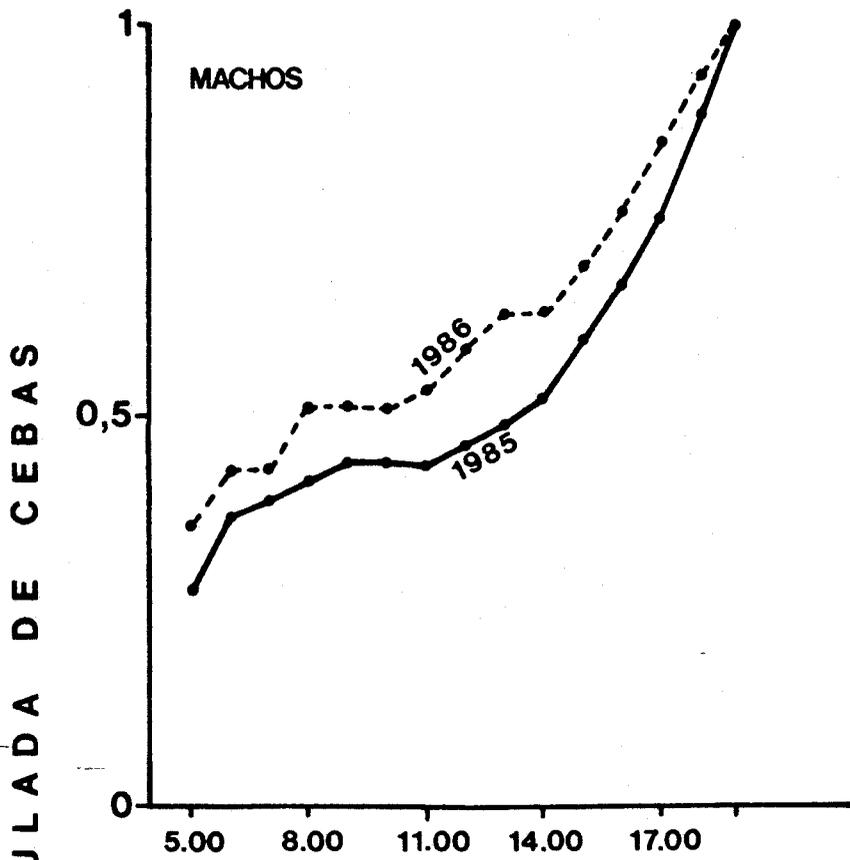
Edad Pollos	N 1985	N 1986	Machos (1)		Hembras (1)	
			1985	1986	1985	1986
1ª sem.	11	9	0,06 $\pm$ 0,01	0,03 $\pm$ 0,01	0,12 $\pm$ 0,01	0,12 $\pm$ 0,02
2ª sem.	11	5	0,09 $\pm$ 0,02	0,06 $\pm$ 0,01	0,18 $\pm$ 0,01	0,15 $\pm$ 0,03
3ª sem.	11	3	0,08 $\pm$ 0,02	0,09 $\pm$ 0,02	0,16 $\pm$ 0,01	0,14 $\pm$ 0,01
4ª sem.	10	3	0,07 $\pm$ 0,02	0,04 $\pm$ 0,03	0,18 $\pm$ 0,03	0,10 $\pm$ 0,02

(1) En ningún caso las diferencias fueron significativas de acuerdo al test de Mann Whitney de una cola.

La contribución relativa de los sexos a la alimentación de los pollos fue del 34,4% para el caso de los machos y del 65,6% para las hembras en 1.985 (N = 355 cebas) y del 40% los machos y el 60% las hembras en 1.986 (N = 140). Estas diferencias no fueron estadísticamente significativas ( $F = 1,37$ ,  $gl.=1$ ,  $p \leq 0,1$ ).

En la figura 56 se presentan las frecuencias acumulativas de cebas en el transcurso del día para machos y hembras en los dos años de estudio. Las diferencias entre estas dos distribuciones tampoco fueron significativas para ninguno de los sexos (machos:  $D = 0,14$ ,  $N1 = 122$ ,  $N2 = 56$ ,  $p \leq 0,1$ ; hembras:  $D = 0,17$ ,  $N1 = 233$ ,  $N2 = 84$ ,  $p \leq 0,1$ ; test de Kolmogorov-Smirnov de dos muestras).

Figura 56. Frecuencia acumulada de cebas durante el día en los dos años de estudio.



## DISCUSION

Ya vimos en el capítulo anterior que la Espátula no puede ser considerada una especie estrictamente monógama, puesto que cierta proporción de fecundaciones puede provenir de inseminaciones que ocurren fuera del contexto de la pareja.

En cambio, en lo que se refiere al cuidado parental, no registramos ningún caso que se apartara de este sistema de emparejamiento. Todos los nidos controlados durante este estudio fueron atendidos exclusivamente por un macho y una hembra, desde el comienzo de su construcción hasta que los pollos lo abandonan.

En casi todas las actividades del comportamiento parental existieron diferencias marcadas entre machos y hembras, tanto en lo que se refiere a la contribución relativa de cada sexo como al patrón de variaciones temporales.

Globalmente, los machos aportan más material al nido que las hembras y, durante el día, incuban y atienden al nido más tiempo que éstas. Las hembras atienden al nido e incuban en la noche y alimentan a los pollos con una frecuencia más alta que los machos.

### Contribución relativa de machos y hembras al cuidado parental

Los machos son quienes se encargan principalmente de obtener y llevar el material de construcción del nido. En todas las parejas los machos aportaron más material al nido que las hembras, aunque existieron diferencias notables entre las parejas en las proporciones de aportes que cada sexo realiza (39,5%).

El diferente papel que juegan machos y hembras en la construcción del nido parece estar bastante extendido entre Ciconiformes. Así, según BLAKER (1969), los machos de Bubulcus ibis aportan 96% del material del nido, mientras las hembras realizan 99% de su construcción. En Ardea cinerea, los machos aportan 87,3% de los materiales según MILSTEIN et al. (1970) o 73,6% según van VESSEN y DRAULANS (1986). En un estudio sobre Casmerodius albus, aunque el autor no podía distinguir el sexo de los individuos, comenta que 93% de las ramas aportadas al nido fueron llevadas por individuos de un sexo (probablemente machos) y 98% de la construcción del nido corrió a cargo de individuos de otro sexo (TOMLINSON 1976).

No conocemos ningún trabajo en Threskiornithidae que cuantifique la contribución relativa de machos y hembras a la construcción del nido en especies viviendo en libertad, aunque casi todas las revisiones generales sobre la biología de estas especies coinciden en que los machos son los encargados de coleccionar el material, mientras las hembras se encargan de colocarlo en el nido (PALMER 1962, CRAMP y SIMMONS 1978). El único estudio sobre este

particular en una especie de treskiornítido ha sido realizado en cautividad. OLIVER et al. (1979), estudiando el comportamiento reproductivo de Geronticus calvus, observan que, durante los períodos de prepuesta y de puesta, el material del nido es aportado por los machos, contribuyendo las hembras después, durante la incubación y crianza de los pollos, a esta actividad, aunque en menor medida que los machos.

Las hembras de Espátula, en este estudio, colectan materiales para el nido casi exclusivamente en los períodos de puesta e incubación, mientras que los machos lo hacen durante todo el período de la cría. Es destacable que las hembras no contribuyan durante la prepuesta al transporte de materiales para el nido. Una explicación posible para esto es que las demandas energéticas de la formación de los huevos en las hembras las llevan a minimizar los gastos energéticos durante esta fase. No obstante, el requerimiento energético diario durante el período de puesta es también elevado (RICKLEFS 1974), en cambio, durante esta fase aportan materiales al nido con una frecuencia muy similar a la que presentan durante todo el período de incubación.

Dos hipótesis alternativas podrían también explicar esta diferencia. La primera es que si, como propone TRIVERS (1972), el riesgo de abandono de las actividades parentales en un sexo está relacionado con la inversión reproductiva acumulada, la hembra, durante el período en que ella está formando los huevos, podría tratar de que el macho igualase esta inversión "forzándole" a realizar actividades que supongan un gasto comparable al suyo. La

otra hipótesis se relaciona con el interés de la hembra en las cópulas promiscuas. Vimos en el capítulo anterior que casi todas las cópulas extramaritales con éxito de las hembras ocurren mientras el macho se ausenta para recoger materiales para el nido. Si la hembra estuviera interesada en que sus huevos fueran fecundados por otros machos, contribuiría a ello no colaborando con el macho en la actividad de recolección de materiales durante este período.

Otras diferencias entre machos y hembras, en lo que a construcción del nido se refiere, estriban en la procedencia y distancia al nido del material colectado. Los machos recogen el material del nido de lugares más cercanos a éste que las hembras. Esto mismo ha sido observado en Anhinga anhinga (BURGER et al. 1978).

Con frecuencia vimos agresiones entre individuos que estaban colectando material para el nido bajo los alcornoques y, algunos de esos casos resultaron en la expulsión del área de ciertos individuos. Posiblemente, al ser las hembras de menor tamaño que los machos, estén en desventaja respecto a éstos en los encuentros agresivos, por lo se verían obligadas a apartarse de esas zonas frecuentadas por los machos y coleccionar el material de lugares más lejanos. También, como se comentó en el capítulo previo, los machos, al recoger el material de lugares más próximos al nido, pueden estar tratando de minimizar el tiempo que sus hembras quedan solas para así evitar cópulas extramaritales de éstas, como lo sugieren las diferencias entre las distancias donde recogen el material según el estado de fertilidad de las hembras.

Las diferencias sexuales se pusieron también de manifiesto en el comportamiento de incubación y cubrimiento a los pollos. Durante el período diurno, los machos incubaron y cubrieron a los pollos más tiempo que las hembras, aunque las diferencias observadas no fueron significativas durante los períodos de puesta y después de que los pollos habían cumplido la primera semana de edad.

En aves coloniales, la variación interespecífica es alta, incluso dentro de una misma familia, respecto al sexo que dedica más tiempo a la incubación, aunque, por lo general, la contribución de cada sexo ronda el 50%. Esta variación dentro de una misma familia queda bien de manifiesto entre las gaviotas. Por ejemplo, en Rissa tridactyla los machos incuban como media 46,2% y las hembras 54,3% (COULSON y WOOLER 1984); en Larus marinus los machos incuban 47% y las hembras 53% (BUTLER y BUTLER 1983); en Larus argentatus los machos incuban 51% del tiempo y las hembras 49,3%, no siendo estas diferencias significativas (BURGER 1987); en Larus dominicanus los machos incuban 40% y las hembras 59,3% (MAXSON y BERNSTEIN 1984) y en Larus fuscus los machos incuban 53,4% (ITREBERG 1956, en COULSON y WOOLER 1984). En un estudio sobre Larus occidentalis, PIEROTTI (1981) demostró que existían importantes variaciones interanuales e intercoloniales, así, en una misma colonia estudiada durante dos años consecutivos, la relación macho:hembra respecto al porcentaje de tiempo que dedican a la incubación fue de 50,4:49,6 un año y 41,6:58,4 al año siguiente, mientras que en otra colonia de la misma especie la relación fue de 28,5:71,5.

Los machos de Espátula incubaron por término medio 69,2% del período diurno y las hembras 27,3%, no encontrándose diferencias significativas entre los dos años de estudio. Esta diferencia entre los sexos fue bastante alta si se compara con los estudios de gaviotas referidos anteriormente o con otros estudios de aves coloniales en los que los machos incuban también más tiempo que las hembras (Rynchops niger, BURGER 1981; Anhinga anhinga, BURGER et al. 1978; Phalacrocorax atriceps, BERNSTEIN y MAXON 1985). Muy probablemente la alta proporción de tiempo que los machos de Espátula dedican a la incubación durante el día se deba simplemente a sus hábitos nocturnos de alimentación (ver más adelante), que les permiten permanecer en el nido casi todo el día. Las diferencias sexuales en los tiempos relativos de incubación durante el día desaparecen cuando son referidos al tiempo que ambos miembros de la pareja permanecen juntos en el nido.

Considerando el día completo, los machos incubarían 2 horas 52 minutos menos que las hembras.

Durante el día, los machos estuvieron presentes en el nido más tiempo que las hembras a lo largo de todo el ciclo reproductivo, mientras que por la noche son las hembras quienes casi exclusivamente permanecen en los nidos.

La presencia de uno de los padres en el nido contribuye activa y/o pasivamente a la defensa de huevos y pollos contra predadores, además de a la defensa misma de la propia estructura del nido contra robos de las ramas o la usurpación de éste por

coespecíficos, lo que pudo constatarse en los pocos casos en que vimos algún nido desatendido. En uno de estos casos, observado durante el período de puesta, el macho que estaba atendiendo el nido se ausentó de la colonia durante una fuerte tormenta por aproximadamente 3 horas, resultando el nido saqueado por espátulas vecinas, rodando y cayendo del nido el único huevo que contenía. De igual forma, algunos nidos llegaron a desaparecer en uno o dos días, tras el saqueo de garzas y espátulas vecinas, después que los pollos cumplieran la quinta semana de edad y la presencia de los padres no fuera ya estrictamente necesaria.

Aunque contamos con pocas observaciones nocturnas, apenas se produjo actividad en la colonia durante ellas, por lo que los riesgos mencionados fueron, muy probablemente, menores que durante el día. El papel de la hembra durante la noche se reduciría pues a la termorregulación de huevos y pollos. Podría ser concluido, a partir de las diferencias de tiempo de atención durante el día, que los machos contribuyen más que las hembras a la defensa y cuidado del nido y las crías durante todo el período que dura la reproducción.

Las hembras alimentan a los pollos más frecuentemente que los machos durante las cuatro primeras semanas de vida, no existiendo diferencias significativas en las dos últimas semanas de estadía de los pollos en el nido.

La frecuencia de cebas es sólo una medida parcial de la proporción en la que los padres contribuyen a la alimentación de los pollos. Puesto que no pudimos medir la cantidad de alimento que era regurgitado a los pollos en cada ceba, no podemos precisar con exactitud en qué medida contribuye cada miembro de la pareja. PIEROTTI (1981) observó que las regurgitaciones de los machos de Larus occidentalis son más pesadas que la de las hembras (los machos de esta especie son mayores que las hembras, al igual que ocurre con la Espátula).

Durante el período de crianza de los pollos, las duraciones de las ausencias del nido de los machos cuando salían para comer fueron más cortas que las de las hembras, lo que sugiere que éstos podrían ser más eficaces encontrando el alimento, como ha sido también comprobado en Larus occidentalis (PIEROTTI 1981).

#### Éxito reproductivo y cuidado parental.

Los resultados de este estudio no mostraron que hubiese relación entre éxito reproductivo y tiempo relativo que machos y hembras o la pareja en conjunto dedican a incubar.

Tampoco se observaron diferencias significativas entre parejas con diferente éxito reproductor respecto al tiempo que dedican a la atención al nido cada sexo o ambos juntos. Sin embargo, estas últimas comparaciones sugieren que las parejas cuyos miembros permanecen más tiempo juntos en el nido tienen menor éxito reproductor que aquellas que están menos tiempo. Esta tendencia se

mantuvo durante todos los estados del ciclo reproductivo. La relación negativa éxito reproductivo-tiempo de atención al nido se cumplió, en general, también en las hembras, mientras que en los machos varió más en función del estado reproductivo. Esto podría indicar que son las hembras las principales responsables del efecto observado en la pareja.

Estos resultados son en cierto modo sorprendentes, puesto que si la permanencia en el nido está directamente relacionada con su protección, como se comentó anteriormente, deberíamos esperar encontrar una relación contraria a la observada.

Algunas observaciones ocasionales realizadas durante este estudio pueden aportar cierta luz a la explicación de estos resultados. En primer lugar, la razón de sexos en nuestra población pareció estar desviada de la igualdad, en favor de las hembras. Aunque no se dispone de datos cuantitativos sobre este particular, el elevado número de hembras alrededor de cada macho durante la formación de pareja (a veces hasta 8 hembras), y las varias observaciones de hembras desemparejadas intentando aproximarse a machos ya emparejados, no siendo observado nunca la situación contraria, apuntan en esta dirección.

En segundo lugar, los cuatro casos observados de destrucción de huevos fueron protagonizados por hembras, dos de estos casos fueron seguidos de cambios de pareja, permaneciendo el macho con su nueva compañera en el antiguo nido de la pareja.

Las hembras, entonces, podrían estar en un compromiso entre defender su inversión reproductiva acumulada frente a la pérdida que supondría para ella las situaciones descritas anteriormente, lo que se traduciría en un mayor tiempo en el nido, y la dedicación de tiempo y energía a la formación de huevos y cuidado posterior de los pollos, actividades que le exigirían estar fuera del nido.

De todas formas, se necesitarían datos cuantitativos sobre cuidado parental en un mayor número de parejas y más observaciones sobre rupturas de parejas para poder evaluar el efecto real de esas presiones selectivas en las hembras.

#### Patrones diarios de actividades parentales.

En todas las actividades del cuidado parental examinadas se observaron diferencias notables entre machos y hembras en lo que se refiere a sus ritmos diarios.

Las hembras recogen material para el nido por un corto período al inicio de la mañana, mientras que los machos presentan dos máximos de esta actividad, uno por la mañana, algo más tarde que las hembras, y otro por la tarde.

Al desplazar sus horas de actividad respecto a los machos, las hembras podrían estar tratando de no competir con éstos, ya que, al ser el sexo de menor tamaño, estarían en desventaja durante los conflictos agresivos que se producen con frecuencia entre individuos cuando están recogiendo material para el nido.

Una diferencia notable entre machos y hembras durante la mayor parte del ciclo reproductivo fue la acusada nocturnidad de los machos en sus hábitos alimenticios. Esto les permitió permanecer en el nido casi todo el día. Que tengamos conocimiento, ésta es la única especie para la que se ha descrito una especialización tan acusada entre los sexos en relación a sus hábitos alimenticios durante el período reproductivo. Sin duda, la capacidad que tiene la Espátula para alimentarse tanto de noche como de día ha favorecido este grado de especialización. No obstante, esta característica es compartida por algunas especies que, en cambio, no presentan diferencias sexuales en los patrones temporales de atención al nido (van VESSEN y DRAULANS 1986, BURGER 1981, VESPOOR et al. 1987).

COULSON y WOOLER (1984) sugirieron que la inexistencia de diferencias sexuales en los patrones de atención al nido de Rissa tridactyla podría ser ventajoso, puesto que le ofrece la oportunidad a ambos sexos de alimentarse a diferentes horas del día, no forzando a un único miembro de la pareja a alimentarse siempre a unas horas en las que el alimento podría ser más difícil de obtener. No sabemos si existen diferencias para la Espátula entre la noche y el día respecto a la dificultad de obtención del alimento, por lo que no podemos predecir el sexo que estaría en desventaja.

Phalacrocorax atriceps presenta también ritmos opuestos de atención al nido entre machos y hembras, los machos de esta especie atienden al nido desde aproximadamente las 0,00h hasta las 12,00h y comen desde las 12,00h hasta las 24,00h, presentando las hembras un

patrón de actividad opuesto al de los machos (BERNSTEIN y MAXSON 1984). Esta especie anida en la Antártida, cuando la noche es muy corta o inexistente, por lo que, a pesar de estas diferencias en los ritmos, ambos sexos conseguirían el alimento durante el día. Estos autores sugieren que la segregación temporal de los nichos tróficos puede ser la fuerza selectiva que ha llevado a este patrón de atención al nido.

Pienso que la segregación trófica temporal de los sexos en la Espátula podría ser un efecto, más bien que la causa, de las diferencias en los patrones de atención al nido. El origen de la divergencia observada entre los ritmos de machos y hembras residiría en las ventajas para el macho de permanecer durante el día en el nido. Durante las fases de prepuesta y de puesta, los machos minimizarían el riesgo de competencia espermática al permanecer en el nido vigilando a la hembra (ver capítulo anterior), lo que ha podido constituirse en una fuerza selectiva lo suficientemente potente como para llevarles a adoptar este ritmo. Cuando ya sus hembras están en período infértil, los machos podrían beneficiarse aún de permanecer en el nido durante el día si con eso aumentarán sus oportunidades de conseguir fertilizaciones con otras hembras, aumentando así su éxito reproductivo.

La hipótesis de competencia espermática como causa de las diferencias sexuales en los patrones de atención al nido se vería apoyada por la mínima incidencia (o inexistencia) de cópulas extramaritales en especies que, a pesar de su capacidad para conseguir el alimento en la noche y en el día, no presentarían

diferencias temporales entre los sexos en sus ritmos de atención al nido (especies y referencias citadas en este apartado).

Durante el período de crianza de los pollos, se mantiene, en general, la nocturnidad de los hábitos alimenticios de los machos y la diurnidad de las hembras. Algunos machos, a diferencia de períodos anteriores, abandonan la colonia durante un corto período de tiempo, alrededor de las 14,30h, alimentando a los pollos a su regreso.

El patrón de alimentación y atención al nido de machos y hembras discutido anteriormente se refleja con claridad en los ritmos de alimentación a los pollos. Los machos presentaron un máximo muy acusado a primera hora de la mañana, después de su regreso de una ausencia nocturna, y otro, de menor intensidad, entre las 18,00h y las 19,00h. Resulta interesante que, a pesar de ser algunas veces los machos los últimos en cebar al anoecer, partieron de nuevo de la colonia, mientras las hembras se quedaban guardando a los pollos, siendo, a la mañana siguiente, estos mismos individuos los que alimentaron a los pollos. Esto sugiere una muy fuerte especialización de este sexo en la alimentación nocturna.

Las hembras cebaron a los pollos a lo largo de todo el día, presentando dos máximos, uno a media mañana, entre las 8,00h y las 9,00h, y otro en la tarde entre las 18,00h y las 19,00h.

## **VI. CONCLUSIONES**

1. Se describen 15 señales sociales de la Espátula empleadas durante el período reproductivo. De estas señales, 13 son principalmente visuales y las otras 2 principalmente táctiles. El canal auditivo interviene al menos en 4 señales.

2. Casi la cuarta parte de los intentos de cópulas que observamos se produjeron fuera del contexto de la pareja.

Entre las pruebas circunstanciales que se aportan en este estudio en apoyo de la función de las cópulas extramaritales en la fertilización de las hembras tenemos:

- a. Igualdad entre la forma de las cópulas extramaritales y maritales.
- b. Selectividad de los machos respecto al estado de fertilidad y emparejamiento de las hembras receptoras de los intentos de cópulas extramaritales
- c. Vigilancia del macho a su compañera durante el tiempo en que puede ser fertilizada.
- d. Mayor colaboración de las hembras en los intentos de cópulas extramaritales cuando son fértiles.

3. Puede decirse que los machos de Espátula practican una estrategia mixta entre monogamia-promiscuidad. Fueron siempre machos emparejados los que protagonizaron los intentos de cópulas extramaritales, optimizando su ganancia reproductiva al dirigirlos principalmente a hembras fértiles y emparejadas.

4. Al existir riesgo de competencia espermática, los machos emplean varias tácticas para aumentar su confianza de paternidad en la prole en que invertirán su cuidado parental.

Dichas tácticas son:

- a. Devaluación del esperma de otros machos mediante una elevada frecuencia de cópulas con su compañera.
- b. Optimización del patrón temporal de cópulas.
- c. Vigilancia acentuada a sus compañeras durante el período fértil.

5. Las hembras de Espátula tienen el control último sobre el resultado de los intentos de cópulas extramaritales, puesto que sin su colaboración nunca puede llegar a producirse el contacto cloacal.

6. No se apreció coste alguno para las hembras derivado de las cópulas extramaritales.

De las hipótesis propuestas sobre los beneficios de la estrategia reproductiva mixta para las hembras y evaluadas en este estudio se descartaron:

- a. La evitación del infanticidio ejercido por los machos.

- b. La obtención de beneficios materiales por parte de los machos que intentan la cópula.
- c. La ayuda extra de esos machos en el cuidado parental.
- d. La transmisión a los hijos machos de la tendencia a la estrategia reproductiva mixta.

Las hipótesis que en cierta medida se vieron apoyadas fueron:

- a. Ganancia en calidad genética para sus hijos.
- b. Asegurarse una protección del nido por sus compañeros, virtualmente constante durante los primeros estadios del período reproductivo.

7. La Espátula se comporta como una especie estrictamente monógama en lo que a cuidado parental se refiere. Machos y hembras intervienen en todas las actividades parentales examinadas, aunque lo hacen en diferente medida. Globalmente, los machos aportaron más material al nido que las hembras y, durante el día, atienden el nido e incuban más que éstas. Las hembras atienden el nido e incuban en la noche y alimentan a los pollos con una frecuencia más alta que los machos.

8. Una diferencia notable entre machos y hembras durante la mayor parte del período reproductivo fue la acusada nocturnidad de los machos en sus hábitos alimenticios, en contraste con los hábitos diurnos de las hembras. Al alimentarse los machos en la noche, podían permanecer en el nido casi todo el día; lo que les permitía reducir el riesgo de competencia espermática en su compañera y, a su

vez, aumentar sus posibilidades de conseguir fertilizar a otras hembras.

Se propone la hipótesis de competencia espermática como la fuerza selectiva que ha causado las divergencias sexuales en los patrones temporales de alimentación y atención al nido.

## **VII. BIBLIOGRAFIA**

- AFTON, A. D. 1985. Forced copulation as a reproductive strategy of male lesser scaup: A field test of some predictions. Behaviour 92: 146-167.
- AGUILERA, E. y J. SANUDO 1986. Pasado y presente de las colonias de ciconiformes en Doñana y Odiel. Bios 2: 11-13.
- ALATALO, R.V., L. GUSTAFSSON y A. LUNDBERG 1984. High frequency of cuckoldry in pied and collared flycatchers. Oikos 42: 41-47.
- ALEXANDER, R. D. 1974. The evolution of social behavior. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 325-383.
- ALLEN, R. P. 1942. The roseate spoonbill. Dover Public. Inc., New York.
- ALLIER, C., F. GONZALEZ BERNALDEZ y L. RAMIREZ DIAZ 1974. Mapa Ecológico de la Reserva Biológica de Doñana. Div. Ciencias del C.S.I.C., Estación Biológica de Doñana, Sevilla.
- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. Behaviour 49: 227-265.
- AMAT, J. A. 1987. Infertile eggs: A reproductive cost to female dabbling ducks inhabiting unpredictable habitats. Wildfowl 38: 114-116.

- \_\_\_\_\_, C. MONTES DEL OLMO, L. RAMIREZ DIAZ y A. TORRES MARTINEZ  
1979. Parque Nacional de Doñana. Mapa ecológico. Ministerio  
de Agricultura. ICONA.
- AUSTAD, S. N. 1984. Evolution of sperm priority patterns in  
spiders. En Sperm competition and the evolution of animal  
mating systems. Smith, R. L. (ed.), pp. 223-249. Academic  
Press. New York.
- BARASH, D. P. 1976. Male response apparent female adultery in the  
mountain bluebird (Sialia curruoides). An evolutionary  
interpretation. Am. Nat. 110: 1097-1101.
- BASK, M. R. 1981. Sperm recovery from the oviducts of turkeys at  
known intervals after insemination and oviposition. J. Reprod.  
Fert. 62: 159-164.
- BEECHER, M. D. y I. M. BEECHER 1979. Sociobiology of Bank  
Swallows: Reproductive strategy of the male. Science 205:  
1282-1285.
- BERNIS, F. 1961. Cuatro notas sobre garzas españolas. Ardeola 7:  
204-217.
- \_\_\_\_ y J. A. VALVERDE 1952. La gran colonia de garzas del Coto de  
Doñana (año 1952). Munibe 4: 201-213.
- \_\_\_\_ 1954. La gran colonia de garzas de Doñana en 1953. Munibe 6:  
1-37.
- BERNSTEIN, N. M. y S. J. MAXSON 1984. Sexually distinct daily  
activity patterns of Blue-eyed Shags in Antartica. Condor 86:  
151-156.
- \_\_\_\_ 1985. Reproductive energetics of Blue-eyed shags in Antartica.  
Wilson Bull. 97: 450-462.

- BIRKHEAD, T. R. 1979. Mate guarding in the magpie (Pica pica).  
Anim. Behav. 27: 866-874.
- \_\_\_\_ 1982. Timing and duration of mate guarding in magpies (Pica pica). Anim. Behav. 30: 277-283.
- \_\_\_\_, L. ATKIN y A. P. MOLLER 1987. Copulation behaviour of birds. Behaviour 101: 101-138.
- \_\_\_\_, S. D. JOHNSON y D. N. NETTLESHIP 1985. Extra-pair matings and mate guarding in the common murre, Uria aalge. Anim. Behav. 33: 608-619.
- BJORKLUND, M. y B. WESTMAN 1983. Extra-pair copulations in the Pied Flycatcher (Ficedula hypoleuca). Behav. Ecol. Sociobiol. 13: 271-275.
- \_\_\_\_ 1986. Mate-guarding in the Great Tit: tactics of a territorial forest-living species. Ornis Scand. 17: 99-105.
- BLAKER, D. 1969. Behaviour of the cattle egret (Ardeola ibis). Ostrich 40: 75-129.
- BOUCHER, D. H. 1977. On wasting parental investment. Am. Nat. 111: 786-788.
- BRAY, O. E., J. J. KENNELLY y J. L. GUARINO 1975. Fertility of eggs produced on territories of vesectomized red-winged blackbirds. Wilson Bull. 87: 187-195.
- BUITRON, D. 1983. Extrapair courtship in black-billed magpies. Anim. Behav. 31: 211-220.
- BURGER, J. 1981. Sexual differences in parental activities of breeding Black Skimmers. Am. Nat. 117: 975-984.
- \_\_\_\_ 1987. Selection for equitability in some aspects of reproductive investment in Herring Gulls (Larus argentatus).

- Ornis Scand. 18: 17-23.
- \_\_\_\_\_, L. M. MILLER y D. C. HAHN 1978. Behavior and sex roles of nesting anhingas at San Blas, Mexico. Wilson Bull. 90: 359-375.
- BURNS, J. T., K. M. CHENG y F. MCKINNEY 1980. Forced copulation in captive mallards: I. Fertilization of eggs. Auk 97: 875-879.
- BUTLER, R. G. y S. J. BUTLER 1983. Sexual differences in the behavior of adult Great Black-backed Gulls (Larus marinus) during pre and post-hatch periods. Auk 100: 63-75.
- CARLSON, A., L. HILLSTRON y J. MORENO 1985. Mate guarding in the Wheatear (Oenanthe oenanthe). Ornis Scand. 16: 113-120.
- CHENG, K. M., S. T. BURNS y F. MCKINNEY 1983. Forced copulations in captive mallards. III. Sperm competition. Auk 100: 302-310.
- COMPTON, M. M., H. P. van KREY y P. B. SIEGEL 1978. The filling and emptying of the uterovaginal sperm-host glands in the domestic hens. Poult. Sci. 57: 1696-1700.
- COULSON, J. C. y R. D. WOOLLER 1984. Incubation under natural conditions in the Kittiwake gull, Rissa tridactyla. Anim. Behav. 32: 1205-1215.
- COX, C. R. y J. J. Le BOEUF 1977. female incitation of male competition: A mechanism in sexual selection. Am. Nat. 111: 317-335.
- CRAMPS S. y K. SIMMONS 1977. Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Vol. 1. Oxford Univ. Press. Oxford

- CROOK, J. R. y W. M. SHIELDS 1985. Sexually selected infanticide by adults male Barn Swallows. Anim. Behav. 33: 754-761.
- DAVIES, N. B. 1983. Polyandry, cloacal-pecking and sperm competition in dunnocks. Nature 302: 334-336.
- \_\_\_\_\_ 1985. Cooperation and conflict among dunnocks (Prunella modularis) in a variable system. Anim. Behav. 33:628-648.
- DAWKINS, R. 1976. The selfish gene. Oxford Univ. Press. Oxford.
- \_\_\_\_\_ y T. R. CARLISLE 1976. Parental investment, mate desertion and a fallacy. Nature 262: 131-133.
- DEMENT'EV, G. P. y N. A. GLADKOV 1951. Birds of the Soviet Union. Israel Program Scientific Translations (1969).
- DEVINE, M. C. 1984. Potential for sperm competition in reptiles: Behavioral and physiological consequences. En Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Smith, R. L. (ed.), pp. 509-521. Academic Press. New York.
- DEWSBURY, D. A. 1982. Ejaculate cost and male choice. Am. Nat. 119: 601-610.
- \_\_\_\_\_ 1984. Sperm competition in murid rodents. En Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Smith R. L. (ed.) pp. 547-571. Academic Press. London.
- DIXON, W. J. 1973. BMDP Biomedical Computer Programs. University of California. Berkeley. USA.
- EMLEM, S. T. y P. H. WREGG 1986. Forced copulations and intra-specific parasitism: Two costs of social living in the White-fronted Bee-eater. Ethology. 71: 2-29.
- FENTON, M. B. 1984. Sperm competition?. The case of

- Vespertilionid and Rhinolophid bats. En Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Smith, R. L. (ed.), pp. 573-587. Academic Press. New York.
- FITCH, M. A. y G. W. SHUGART 1984. Requeriments for a mixed reproductive strategy in avian species. Am. Nat. 124: 116-126.
- FREDERICK, P. C. 1987. Extrapair copulations in the mating system of White Ibis (Eudocimus albus). Behaviour 100: 170-201
- FUJIOKA M. y S. YAMAGISHI 1981. Extramarital and pair copulations in the cattle egret. Auk 98: 134-144.
- GARCIA NOVO, F., J. MERINO ORTEGA, L. RAMIREZ DIAZ, M. RODENAS LARIOS, F. SANCHO ROYO, A. TORRES MARTINEZ, F. GONZALEZ BERNALDEZ, F. DIAZ PINEDA, C. ALLIER, V. BRESSET y A. LACOSTE. 1977. Doñana. Prospección e inventario de ecosistemas. ICONA, Monografía nº 18, 244 pp. Madrid.
- GAVIN, T. A. y E. K. BOLLINGER 1985. Multiple paternity in a territorial passerine: the bobolink. Auk 102: 550-555.
- GLADSTONE, D. E. 1979. Promiscuity in monogamous colonial birds. Am. Nat. 114: 545-557.
- GOWATY, P. A. y A. A. KARLIN 1984. Multiple maternity and paternity in single broods of apparently monogamous eastern bluebirds (Sialis currucoides). Behav. Ecol. Sociobiol. 15: 91-95.
- GRANADOS, M. 1987. Transformaciones históricas de los ecosistemas del Parque Nacional de Doñana. Tesis doctoral. Universidad de Sevilla.
- HAMILTON, W. D. 1964. The genetical theory of social behaviour.

- J. Theor. Biol. 7: 1-52.
- HATCH, S. A. 1983. Mechanism and ecological significance of sperm storage in the northern fulmar with reference to its occurrence in other birds. Auk 100: 593-600.
- \_\_\_\_\_. 1987. Copulation and mate guarding in the Northern Fulmar. Auk 104: 450-461.
- HOOGLAND, J. L. y P. W. SHERMAN 1976. Advantages and disadvantages of Bank Swallow coloniality. Ecol. Monog. 46: 33-58.
- HRDY, S. B. 1979. Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. Ethol. and Sociobiol. 1: 13-40.
- HUTCHINSON, J. B. y S. LOVARI 1976. Effects of male aggressiveness on behavioural transitions in the reproductive cycle of the Barbary Dove. Behaviour 59: 296-318.
- IMBER, M. J. 1976. Breeding biology of the Grey-faced petrel (Pterodroma macroptera). Ibis 118: 51-64.
- JONES, G. 1986. Sexual chase in Sand Martins (Riparia riparia): cues for males to increase their reproductive success. Behav. Ecol. Sociob. 19: 179-185.
- JUSTE, N., J. D. LIGON y P. STACEY 1985. Shared paternity in the Acorn Woodpecker (Melanerpes formicivorus). Behav. Ecol. Sociobiol. 17: 39-41.
- KAHL, M. P. 1966. Comparative ethology of the Ciconiidae. Part 1. The Marabou Stork, Leptotilos crumeniferus. Behaviour 27: 76-106.

- \_\_\_\_ 1971. Social behavior and taxonomic relationships of the Storks. Living Birds 10: 151-170.
- \_\_\_\_ 1972a. Comparative ethology of the Ciconiidae. The Wood-Storks (genera *Mycteria* and *Ibis*). Ibis 114: 15-29.
- \_\_\_\_ 1972b. Comparative ethology of the Ciconiidae. Part 5. The Openbill Storks (genus *Anastomus*). J. Ornithol. 113: 121-137.
- \_\_\_\_ 1983. Breeding displays of the African Spoonbill (*Platalea alba*). Ibis 125: 324-338.
- KING, A. S. 1981. Phallus. en Form and function in birds. A. S. King y J. Mclelland (eds.) pp. 107-147. Academic Press, London.
- KANAPTON, R. W. 1984. Parental investment: the problem of currency. Can. J. Zool. 62: 2673-2674.
- KNOWLTON, N. y S. R. GREENWELL 1984. Male sperm competition avoidance mechanisms: The influence of female interests. En Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Smith, R. L. (ed.), pp. 62-84. Academic Press. New York.
- KREBS, J. R. y N. B. DAVIES 1981. An introduction to behavioural ecology. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc.
- LACK, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.
- LUMPKIN, S. 1981. Avoidance of cuckoldry in birds: The role of female. Anim. Behav. 29: 303-304.
- \_\_\_\_ 1983. Female manipulation of male avoidance of cuckoldry behaviour in the ring dove. En Social behaviour of the female

- vertebrates. Waser, S. K. (ed.) Academic Press. New York.
- LUTHIN, C. S. 1983. Breeding ecology of neotropical ibises (Threskiornithidae) in Venezuela, and comments on captive propagation. en I.F.G.B. Symp. Breed. Birds in Captivity. Delacour J. (ed.), pp. 95-124, California.
- MARTAN, J. y B. A. SHEPHERD 1976. The role of the copulatory plug in the reproduction of the guinea pig. J. Exp. Zool. 196: 79-84.
- MARTIN, P. A., T. J. REIMERS, J. R. LEDGE y P. J. DZUIK 1974. The effect of ratios and number of spermatozoa mixed from two males on the proportion of offspring. J. Reprod. Fert. 39: 251-258.
- MAXON, S. J. y N. B. BERNSTEIN 1984. Breeding season time budgets of southern Black-backed Gull in Antartica. Condor 86: 401-409.
- MAYNARD-SMITH, J. 1977. Parental investment: a prospective analysis. Anim. Behav. 25: 1-9.
- \_\_\_\_ y G. R. PRICE 1973. The logic of animal conflicts. Nature 246: 15-18.
- McKINNEY, F., K. M. CHENG y D. J. BRUGGERS 1984. Sperm competition in apparently monogamous birds. en Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Smith, R. L. (ed.) pp. 523-545. Academic Press, New York.
- \_\_\_\_, S. R. DERRICKSON y P. MINEAU 1983. Forced copulation in waterfowl. Behaviour 86: 250-294.
- \_\_\_\_ y P. STOLEN 1982. Extrapair-bond courtship and forced copulation among captive green-winged teal (Anas crecca

- carolinensis). Anim. Behav 30: 461-474.
- MEYERRIECKS A. J. 1960. Comparative breeding behavior of four species of North American herons. Pub. Nuttall Ornithol. Club, nº2.
- MINEAU, P. y F. COOKE 1979. Rape in lesser snow goose. Behaviour 70: 280-291.
- MILSTEIN, P. S., I. PRESST y A. A. BELL 1970. The breeding cycle of the gery heron. Ardea 58: 171-258.
- MOCK, D. W. 1976. Pair formation displays of Great Blue Heron. Wilson Bull. 88: 185-230.
- \_\_\_\_ 1978. Pair-formation displays of the Great Egret. Condor 80: 159-172.
- MOLLER, A. P. 1985. Mixed reproductive strategy and mate guarding in a semi-colonial passerine, the Swallow (Hirundo rustica). Behav. Ecol. Sociobiol. 17: 401-408.
- \_\_\_\_ 1987a. Extent and duration of mate guarding in Swallows (Hirundo rustica). Ornis Scand. 18: 95-100.
- \_\_\_\_ 1987b. Behavioural aspects of sperm competition in swallows (Hirundo rustica). Behaviour 100: 92-104.
- \_\_\_\_ 1987c. House Sparrow, Passer domesticus, communal displays. Anim. Behav. 35: 203-210.
- OLIVER, W. L. R., M. M. MALLETT, D. R. SINGLETON y J. S. ELLET 1977. Observations on the reproductive behaviour of a captive colony of Bared-Faced Ibis (Geronticus eremita). Dodo 16: 11-35.
- ORING, L. W. 1982. Avian mating systems. en Avian Biology Vol. VI, Farner

- PALMER, R. S. 1962. Handbook of North American Birds. Yale University. Yale.
- PARKER, G. A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. Biol. Rev. 45: 525-567.
- \_\_\_\_\_. 1984. Sperm competition and the evolution of animal mating strategies. En Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Smith, R. L. (ed.), pp. 1-60. Academic Press. New York.
- PIEROTTI, R. 1981. Male and female parental roles in the Western Gull under different environmental conditions. Auk 98: 532-549.
- POWER, H. W., E. LITOVICH y M. P. LOMBARDO 1981. Male starling delay incubation to avoid being cuckooed. Auk 98: 386-389.
- RAMO, C. y B. BUSTO 1985. Comportamiento reproductivo del corocoro (Eudocimus ruber) en los Llanos de Venezuela. Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle. 45: 77-113.
- REZNICK, D. 1985. Cost of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. Oikos 44: 257-267.
- RICKLEFS, R. E. 1974. Energetics of reproduction in birds. En Avian energetics, Paynter, R. A. (ed.), pp. 152-297. Public. Nuttal Ornithol. Club n° 15.
- RODGERS, J. A. Jr. 1980. Little Blue Heron breeding behavior. Auk 97: 371-384.
- ROSKAFT, E. 1983. Male promiscuity and female adultery by the rook (Corvus frugilegus). Ornis Scand. 14: 174-179.
- SIEGEL, S. 1956. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill, New York.

- SMITH, R. L. 1984 (ed.). Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Academic Press. New York.
- SMITH, W. J. 1969. Messages of vertebrate communication. Science 165: 145-150.
- SOKAL, R. R. y F. J. ROHLF 1969. Biometry W. H. Freeman and Comp., San Francisco.
- STURKIE, P. D. y H. OPEL 1976. Reproduction in the male, fertilization and early embryogenic development. En Avian Physiology. Sturkie, P. D. (ed.), pp. 331-347. Springer, Berlin.
- THORNHILL, R. 1984. Alternative hypotheses for traits believed to have evolved by sperm competition. En Sperm competition and the evolution of animal mating systems, pp. 151-178, Smith, R. L. (ed.), Academic Press. New York.
- TIENHOVEN, A. van 1983. Reproductive Physiology of Vertebrates. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.
- TOMLINSON, D. N. S. 1976. Breeding behaviour of the Great White Egret. Ostrich 47: 161-178.
- TRIVERS, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. En Sexual selection and descent of man. Campbell, B. (ed.), pp. 136-179. Aldine, Chicago.
- URBAN, E. K. 1974. Breeding of Sacred Ibis (Threskiornis aethiopicus). Ibis 116: 263-277.
- VALVERDE J. A. 1956. La colonia de garzas de la Algaída (Doñana) en 1956. Munibe 11: 103-123
- \_\_\_\_\_ 1958. An ecological sketch of the Coto Doñana. British Birds 51: 1-23.

- \_\_\_\_\_. 1960. Vertebrados de la Marisma del Guadalquivir. Archivos del Instituto de Aclimatación de Almería.
- \_\_\_\_\_. 1967. Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. Monografías C.S.I.C. nº1.
- VAUCHER, C. 1967. Andalousie Sauvage: Doñana. Editions Marquerat, Lausanne.
- VESPOOR, E., T. R. BIRKHEAD y D. N. NETTLESHIP 1987. Incubation and brooding shift duration in the Common Murre, Uria aalge. Can. J. Zool. 65: 247-252.
- VESSEN, J. van, y D. DRAULANS 1986. Nest attendance by male and female Grey Herons (Ardea cinerea). J. Field Ornithol. 57: 34-41.
- VOISIN, C. 1970. Observations sur le comportement du Heron Bihoreau (Nycticorax nycticorax) en periode de reproduction. L.O.R.F.O. 40: 317-339.
- WEICKERT, P. 1960. Reproducción de la Espátula en Doñana en 1960. Ardeola 6:379.
- \_\_\_\_\_. 1967. Espátulas (P. leucorodia) y otras aves en la "pajarera" de Doñana en 1962. Ardeola 8: 258-261.
- WERREN, J. H., M. R. GROSS y R. SHINE 1980. Paternity and the evolution of male care. J. Theor. Biol. 82: 619-631.
- WERSCHKUL, D. F. 1982a. Nesting ecology of the little blue heron: Promiscuous behavior. Condor 84: 381-384.
- \_\_\_\_\_. 1982b. Parental investment: influence of nest guarding by male Little Blue Herons (Florida coerulea). Ibis 124: 343-347.
- WESTNEAT, D. F. 1987a. Extra-pair fertilizations in a predominantly monogamous bird: genetic evidence. Anim. Behav.

35: 877-886.

- \_\_\_\_ 1987b. Extrapair copulations in a predominantly monogamous bird: observations of behaviour. Anim. Behav. 35: 865-876.
- WITTENBER, J. F. y R. L. TILSON 1980. The evolution of monogamy: hypotheses and evidence. Ann. Rev. Ecol. System. 11: 197-232.
- ZENONE, P. G., M. E. SIMS y C. J. ERICKSON 1979. Male ring dove behavior and the defense of genetic paternity. Am. Nat. 114: 615-626.

# UNIVERSIDAD DE SEVILLA

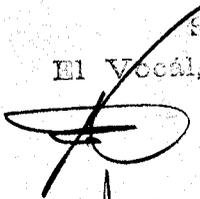
Reunido el Tribunal integrado por los abajo firmantes  
en el día de la fecha para juzgar la Tesis doctoral de

Eduardo Aguilera Prieto  
titulada Comportamiento reproductivo de la Espátula,  
Platalea leucorodia.

acordó otorgarle la calificación de APTO "CUM LAUDE"

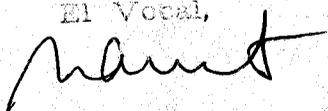
Sevilla, siete de Abril 1998

El Vocál,



El Presidente

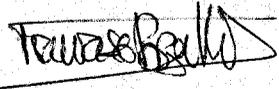
El Vocál,



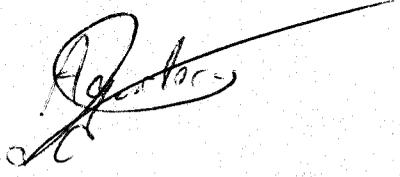
El Secretario,



El Vocál,



El Doctorado,



UNIVERSIDAD DE SEVILLA



600672508