

2.389

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID  
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL I  
(ZOOLOGÍA DE VERTEBRADOS)



RESTRICCIONES ENERGÉTICAS DURANTE LA REPRODUCCIÓN EN EL  
PAPAMOSCAS CERROJILLO (*FICEDULA HYPOLEUCA*).

JUAN JOSE SANZ CID  
OCTUBRE 1994

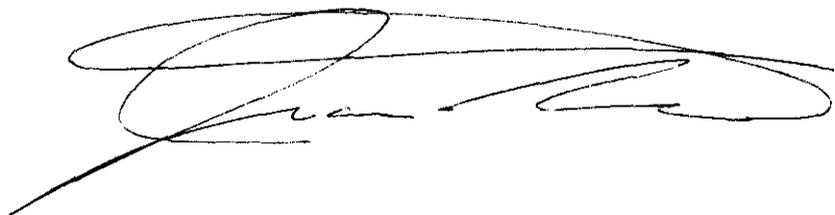
Memoria que presenta **Juan José Sanz Cid** para optar al Título de Doctor en Ciencias Biológicas. Dirigida por **Juan Moreno Klemming**, Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad Complutense de Madrid e Investigador Científico del Consejo Superior de Investigaciones Científicas con destino en el Departamento de Ecología Evolutiva del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (CSIC).

Firmado:



El Autor

Vº Bº:



El Director

Madrid, Octubre 1994

POR Y PARA PALOMA.

# INDICE.

<b>AGRADECIMIENTOS.....</b>	<b>1</b>
-----------------------------	----------

**INTRODUCCION.**

INTRODUCCION.....	3
OBJETIVOS E HIPOTESIS.....	7

**METODOLOGIA GENERAL.**

AREA DE ESTUDIO.....	10
ESPECIE DE ESTUDIO.....	11
DISEÑO EXPERIMENTAL.....	14
METODO DEL AGUA DOBLEMENTE MARCADA.....	16
TASA METABOLICA BASAL (BMR).....	20

**Capítulo 1. CONSTRICCIONES AMBIENTALES DURANTE LA REPRODUCCION:  
EFECTO DEL HABITAT.**

INTRODUCCION.....	25
MATERIAL Y METODOS.....	27
Area de estudio.....	27
Metodología general.....	28
Procedimiento estadístico.....	30
RESULTADOS.....	31
Variación en la fecha y tamaño de puesta.....	31
Peso de los adultos.....	34
Variación en la duración de la incubación.....	34
Variación en el éxito reproductivo.....	38
Resumen de resultados.....	45

DISCUSION.....	47
<b>Capítulo 2. RELACION ENTRE EL GASTO ENERGETICO DURANTE LA INCUBACION Y EL TAMAÑO DE PUESTA.</b>	
INTRODUCCION.....	52
MATERIAL Y METODOS.....	56
Area de estudio.....	56
Diseño experimental.....	56
RESULTADOS.....	59
DISCUSION.....	66
<b>Capítulo 3. EFECTO DEL ESTADO NUTRICIONAL DE LA HEMBRA SOBRE LA INCUBACION.</b>	
INTRODUCCION.....	69
MATERIAL Y METODOS.....	71
RESULTADOS.....	73
Efecto sobre la duración de la incubación.....	73
Condición de los adultos.....	74
Efecto sobre el éxito reproductivo.....	77
DISCUSION.....	81
<b>Capítulo 4. RESPUESTA DE HEMBRAS Y MACHOS A DISTINTOS TAMAÑOS DE NIDADA: EFECTO SOBRE EL GASTO ENERGETICO.</b>	
INTRODUCCION.....	83
MATERIAL Y METODOS.....	85

<b>Indice.</b>	<b>III</b>
Metodología general.....	85
Técnica del agua doblemente marcada.....	85
Procedimiento estadístico.....	87
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>88</b>
Gasto energético diario (DEE).....	88
Cambios de peso en los adultos.....	92
Tasas de ceba.....	94
Crecimiento y mortalidad de los pollos.....	94
<b>DISCUSION.....</b>	<b>97</b>

**Capítulo 5. LA DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO EN LA DETERMINACION DEL TAMAÑO DE PUESTA: EFECTO SOBRE EL EXITO REPRODUCTIVO.**

INTRODUCCION.....	102
MATERIAL Y METODOS.....	106
Metodología general.....	106
Diseño experimental.....	106
Procedimiento estadístico.....	109
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>109</b>
Variación en el tamaño de puesta.....	109
Efecto del alimento suplementario.....	111
<b>DISCUSION.....</b>	<b>117</b>

**Capítulo 6. PERDIDA DE PESO DURANTE EL PERIODO DE CEBAS DE LOS POLLOS: ¿STRESS O ADAPTACION?.**

INTRODUCCION.....	121
MATERIAL Y METODOS.....	126

---

Metodología general.....	126
Diseño experimental.....	127
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>129</b>
Cambio de peso con la fase reproductiva.....	129
Experimento: efecto sobre el peso de la hembra.....	133
Experimento: efecto sobre el comportamiento de los adultos .....	135
Experimento: efecto en el crecimiento y mortalidad de los pollos.....	139
<b>DISCUSION.....</b>	<b>142</b>
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>147</b>
<b>BIBLIOGRAFIA.....</b>	<b>149</b>

## AGRADECIMIENTOS.

Antes de nada dejar claro que esta Tesis no hubiera salido adelante sin el apoyo y dirección de Juan Moreno. Gracias Juan por haber confiado en alguien que se acercó al Museo para saber "si podía hacer la Tesis con pájaros" y por haber permitido la realización de uno de mis sueños. Por último, gracias por haberme dado la oportunidad de haber podido ir a la Antártida para "trabajar con Pingüinos".

Durante los cuatro años de trabajo para la realización de esta Tesis pude disfrutar de una Beca de Formación de Personal Investigador en España, del Ministerio de Educación y Ciencia. Creo que es obvio decir que este apoyo ha sido fundamental a la hora de poder realizar el trabajo. Parte del trabajo ha sido financiado con el proyecto de la DGICYT PB91-0084-C03-01. También he contado con el apoyo logístico de la Estación Biológica de "El Ventorrillo" (CSIC) y del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC).

Gracias al ICONA, tanto de Madrid como de Castilla-León, por las cajas nido aportadas. También tengo que agradecer al ICONA de Valsain y en especial al ingeniero Javier Dones la posibilidad de colocar las cajas nido y de poder trabajar en los "Montes de Valsain". La colocación de las cajas nido fue realizada con la ayuda de P. Veiga, J. Viñuela, J. Moreno, M<sup>a</sup> del Mar Pancorbo, R. Johnston y J.M. Aparicio, desde aquí gracias por ello.

Gracias a los miembros del departamento de Ecología Evolutiva del Museo N. de Ciencias Biológicas, por haberme prestado ayuda en algún momento. En especial he de agradecer a L.M<sup>a</sup> Carrascal el haberme brindado siempre su ayuda a la hora de aclararme dudas no sólo estadísticas o informáticas. Gracias a todos los "precarios" y "no precarios" del departamento por haber compartido conmigo en algún momento inquietudes y penas. Me gustaría nombrar a todos, espero no olvidarme ninguno: José Miguel Aparicio, Andrés Barbosa, Luis Miguel Bautista, Juan Pablo Castaño, Pilar López, José Martín, Eduardo Mínguez, Ingrid Mozetich, José Luis Rubio y Javier Viñuela. Gracias a los

compañeros del Ventorrillo que hicieron más amena la estancia allí: Nino, Pilar, José, Ross, Jesús, Rob, Ingrid, Ana, Jaime, Carmen, Rafa, etc.

Un agradecimiento muy especial y fundamental, pues creo que sin ellos yo no estaría escribiendo esto, va dirigido a mis padres. Gracias a que desde pequeño me alentaron en mi aficción por las aves, ahora puedo escribir estas líneas. Gracias por haberme dado el apoyo máximo en todo, aunque a veces no estuvierais de acuerdo. En el fondo esta Tesis va dedicada a vosotros. Gracias a mis hermanos por la ayuda prestada y espero que hayáis perdonado la falta de mi compañía.

No por ser menos importantes, he de acordarme al final de vosotros los "ribereños": Valle, Rocio, Mariola, Nieves, Ana, Asun, Belén, Marisa, Maribel, José Luis, Juan, Santi, Manolo, Tito, Tomás, Javi, César, Juanma, etc. Gracias a todos por la ayuda moral e "intelectual" que habéis supuesto durante estos últimos 4 años. Hace mucho tiempo que tenía ganas de escribir estas líneas para agradecer a una amiga, Valle (y por su defecto a José Luis) el hecho de haber acompañado a Paloma en los momentos difíciles (ausencia, oposiciones, etc), además de haber sabido regalar flores en el momento adecuado. Por todo ello, gracias. También debo agradecer a los padres de Paloma y a Miguel por todo lo que han hecho.

Por último, gracias a ti Paloma por todo lo que los dos sabemos. Pero en especial, gracias por haberme "convencido" para que fuera al Museo después de hablar con Manolo. Gracias por haberme acompañado al campo a trabajar, desde luego has sido la mejor ayudante de campo que podía tener. Creo que estas líneas no son el lugar más apropiado para que te agradezca las cosas, sólo decirte que la mejor forma es mandándote desde aquí un beso.

Esta es la gente a la que creo debo agradecer algo, si has llegado hasta aquí espero que te hayas encontrado entre los nombres citados, si no es así ten en cuenta mi despiste. De todas formas espero que pienses que esta no es la parte más interesante de la Tesis.

# **INTRODUCCION.**

POR Y PARA PALOMA.

**INTRODUCCION.**

Los "trade-offs" (o trueques) entre variables demográficas son la base de los modelos de las estrategias vitales ("life histories") de los seres vivos (Stearns 1992), y han recibido una gran atención en la literatura científica reciente (por ejemplo, Michener y Locklear 1990, Lessells 1991, Waser y Jones 1991, Blondel et al. 1992, Peterson 1992, Moreno 1993). Bajo la hipótesis de que la reproducción es fisiológicamente costosa, se han realizado distintos estudios en los que se ha relacionado la fecundidad y la posterior supervivencia de individuos (Lessells 1991, Moreno 1993). La fecundidad de un individuo viene determinada por el "trade off" entre la reproducción en curso y la probabilidad de reproducirse en el futuro (Williams 1966, Charnov y Krebs 1974, Stearns 1976, Reznick 1985).

Los individuos normalmente difieren con respecto a los recursos disponibles, oscureciendo posibles "trade-offs" en sus estrategias vitales (van Noordwijk y De Jong 1986). Por ello, la mejor forma de investigar tales "trade-offs", es la de desviar a los organismos de sus capacidades asignadas fenotípicamente, por medio de manipulaciones experimentales de su esfuerzo reproductor (Lessells 1991).

Revisiones recientes de los experimentos en los que se manipulaba el tamaño de nidada en aves nidícolas (Lindén y Møller 1989, Dijkstra et al. 1990, Lessells 1991), muestran que frecuentemente los adultos no sufren costes medidos en términos de supervivencia o reducción de la fecundidad en posteriores eventos reproductivos. Es frecuente en estos estudios, que los

que sufran los costes sean los pollos en las nidadas aumentadas (Hegner y Wingfield 1987, Török y Toth 1990, Wiggins 1990, Källander y Smith 1990). En otros estudios, se ve claramente que los adultos no responden a la manipulación del tamaño de nidada ajustando el esfuerzo, medido como tasa de ceba, a la demanda de los pollos (Korpimäki 1988, Smith *et al.* 1988, Källander y Smith 1990, Török y Toth 1990). Un aumento lineal de la tasa de ceba con el tamaño de la nidada ha sido observado en pocas ocasiones (Nur 1984). La meseta resultante en el esfuerzo parental puede tener su origen en la necesidad de evitar costes en la supervivencia de los adultos durante la reproducción (Tuomi 1990). El resultado es que los pollos al emanciparse tienen una peor condición en las parejas con nidadas aumentadas. El sacrificio de la reproducción en curso en favor de un aumento de las perspectivas futuras, se evidencia por un reajuste de los recursos entre supervivencia y reproducción (Lessells 1991, Hochachka 1992, Boggs y Ross 1993).

La meseta en el esfuerzo reproductor y la evidencia de una peor condición final de los pollos sugiere la existencia de un umbral en la capacidad de trabajo de los adultos que podría afectar a su posterior supervivencia de forma no lineal (Drent y Daan 1980). Desde el punto de vista energético este umbral se ha situado en 4 veces la tasa metabólica basal (BMR, Drent y Daan 1980). Un "padre prudente" no debería sobrepasar este umbral energético (Drent y Daan 1980). Bryant (1991) ha realizado una revisión para ver la posible existencia de este umbral en aves y ha observado que muchas especies exceden este umbral propuesto. Aunque un umbral generalizado no se ha encontrado, existen un

gran número de evidencias de que las aves son "prudentes" (Masman et al. 1989, Weathers y Sullivan 1989, Mock 1991). El por qué los adultos no aumentan el esfuerzo al aumentar el número de pollos, se puede deber a que los adultos no quieren incurrir en determinados costes, ya sean ecológicos, como una disminución de la supervivencia de los adultos (Reyer 1984, Wolf y Schmidt-Hempel 1989, Bryant 1991), o fisiológicos (como revisión ver Moreno 1993).

Un problema asociado a los experimentos en los que se manipula el tamaño de nidada, es que los adultos, en especial las hembras, no sufren el coste "real" que significa la realización de la puesta de un determinado número de huevos (tamaño de puesta) y sacar adelante un número de pollos (Moreno 1993). Otro aspecto a tener en cuenta es el coste energético que supone la incubación de un determinado tamaño de puesta (Moreno y Carlson 1989). El período de la incubación es más costoso energéticamente de lo que normalmente se considera (Williams 1991). Para ver el coste real de un determinado tamaño de puesta se deben sumar los costes de cada esfuerzo parental durante las distintas fases del ciclo reproductor, la incubación y la ceba de los pollos (Moreno 1993).

La determinación del tamaño de puesta en las aves nidícolas ha sido ampliamente estudiada desde los trabajos pioneros de Lack (1947, 1954). Factores próximos y últimos han sido propuestos como los reguladores del tamaño de puesta (como revisión ver Klomp 1970, Murphy y Hakioja 1986, Martin 1987). Hay dos hipótesis propuestas para explicar la variación en el tamaño de puesta, la primera dice que está constreñido en el momento de

realizar la puesta por factores como energía o nutrientes específicos (Jones y Ward 1976, Fodgen y Fodgen 1979, Pinowska 1979), y la segunda dice que el tamaño de puesta está ajustado a los requerimientos que van a tener los futuros pollos (Lack 1947, 1954, Slagsvold y Lifjeld 1988, Simons y Martin 1990). El tamaño de puesta se ha visto que afecta en aves nidícolas, a la pérdida de peso de las hembras durante la incubación (Moreno y Carlson 1989) y al éxito de eclosión (Moreno et al. 1991). Si la condición de la hembra al final de la incubación afecta a su capacidad de calentar (empollar) y cebar a los pollos (Lifjeld y Slagsvold 1986), los costes de la incubación deben influir en la elección del tamaño de puesta óptimo. Las restricciones fisiológicas de los adultos durante los períodos de la incubación y la ceba de los pollos se manifestarán de forma más clara en un ambiente o hábitat con condiciones duras (área marginal) que en uno más favorable para la especie (Järvinen 1980, 1990).

La Tesis presente se enmarca dentro de este contexto conceptual, ya que se quieren investigar las restricciones energéticas que experimentan las aves nidícolas y como estas limitaciones pueden afectar a la determinación del tamaño de puesta. Para ello se ha realizado el trabajo de investigación con el Papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), un ave insectívora forestal que utiliza con frecuencia las cajas nido. Se intenta analizar el efecto que tiene el hábitat, las condiciones meteorológicas y la disponibilidad de alimento sobre el esfuerzo de la hembra en los períodos de la incubación y de la ceba de los pollos, mediante la comparación de dos poblaciones, una en un área marginal y otra en un hábitat más óptimo. Se pretende

estimar la importancia que tiene el coste de la incubación a la hora de afectar a la determinación del tamaño de puesta. También se quiere relacionar el coste energético que supone a una pareja la cría de los pollos, con las modificaciones del esfuerzo parental al cambiar el tamaño de nidada. Se pretende discriminar entre las hipótesis que se han propuesto para la determinación del tamaño de puesta en aves nidícolas. Por último, se intenta esclarecer a que se debe la pérdida de peso en las hembras de las aves nidícolas después de la eclosión de los pollos, intentando separar experimentalmente las dos hipótesis propuestas hasta el momento.

**OBJETIVOS E HIPOTESIS.**

A continuación se detallan los objetivos concretos perseguidos e hipótesis planteadas para cada uno de los capítulos:

**Contricciones ambientales durante la reproducción: efecto del hábitat.-** Se va a estudiar el efecto que tiene el hábitat (alimento) y las condiciones ambientales sobre los períodos de la incubación y la ceba de los pollos en dos poblaciones diferentes. Se quiere examinar la hipótesis de que las aves que se reproducen en un área marginal sufren restricciones energéticas que afectan al éxito reproductivo.

**Relación entre el gasto energético durante la incubación y el tamaño de puesta.-** Se va a estudiar el gasto energético de las hembras durante la incubación por medio de la técnica del agua

doblemente marcada, para examinar la hipótesis de que el gasto energético diario de las hembras durante la incubación está afectado positivamente por el tamaño de puesta y puede tener su importancia a la hora de su determinación por parte de cada pareja.

**Efecto del estado nutricional de la hembra sobre la incubación.**- Se va a estudiar experimentalmente el efecto que tiene la disponibilidad de alimento sobre la condición de la hembra, la duración de la incubación y los éxitos de eclosión y reproductivo. La hipótesis es que tanto la condición de la hembra como los éxitos de eclosión y reproductivo aumentan con la disponibilidad de alimento, mientras que la duración del período de incubación se reduce.

**Respuesta de hembras y machos a distintos tamaños de nidada: efecto sobre el gasto energético.**- Se va a estudiar la repuesta de la pareja a una manipulación del tamaño de nidada con respecto al gasto energético diario, medido por medio de la técnica del agua doblemente marcada. Se intentará encontrar respuesta a las preguntas: ¿Responden los adultos a la manipulación del tamaño de nidada con un aumento del esfuerzo reproductivo? ¿Responden por igual las hembras y los machos?, ¿Cual es la relación entre el esfuerzo de los adultos y el crecimiento y mortalidad de los pollos?

**La disponibilidad de alimento en la determinación del tamaño de puesta: efecto sobre el éxito reproductivo.**- Se va a estudiar

la determinación del tamaño de puesta por medio de un experimento añadiendo alimento suplementario a un número de parejas durante la fase de construcción del nido y de la puesta de los huevos. Se quiere discriminar entre las hipótesis: (1) el tamaño de puesta está constreñido en el momento de la puesta por distintos factores como energía o nutrientes específicos (Jones y Ward 1976, Fogden y Fogden 1979, Pinowska 1979); (2) El tamaño de puesta está ajustado a los requerimientos que van a tener los futuros pollos (Lack 1947, 1954, Slagsvold y Lifjeld 1988, Simons y Martin 1990).

**Pérdida de peso durante el período de ceba de los pollos: ¿stress o adaptación?.-** Se va a estudiar la pérdida de peso de las hembras después de la eclosión de los pollos. Se pretende distinguir entre estas dos hipótesis: (1) la pérdida de peso puede ser un síntoma de "stress" fisiológico, debido a un gran esfuerzo reproductivo (Nice 1937, Ricklefs 1974, Bryant 1979, Drent y Daan 1980, Nur 1984, Moreno 1989a); (2) La pérdida de peso es adaptativa al reducir el coste energético del vuelo en el momento en el cual esta actividad se incrementa notablemente (Freed 1981, Norberg 1981).

# **METODOLOGIA GENERAL.**

**AREA DE ESTUDIO**

El trabajo de campo se realizó en la Sierra de Guadarrama, en dos áreas de estudio dentro de la provincia de Segovia. El primer área de estudio, que la denominaremos como "hábitat marginal" se encuentra en la ladera norte de Siete Picos (40° 48' N, 4° 01' W), dentro del pinar de Valsaín en la provincia de Segovia, a una altitud de 1900-2000 m. En esta zona se encuentra un bosque de Pino silvestre o Pino de Valsaín (*Pinus sylvestris*) cercana al límite de la distribución altitudinal del bosque. La meteorología es muy rigurosa, pudiendo permanecer la nieve hasta bien entrado el mes de Mayo y con alguna nevada o granizada hasta el mes de Junio (Observaciones personales). La temperatura media mensual durante Mayo y Junio (1970 a 1994) fué de  $5.87 \pm 2.20$  °C (media  $\pm$  desviación típica, n=25) y  $10.73 \pm 3.26$  °C (n=25) respectivamente. La precipitación media mensual durante Mayo y Junio (1970 a 1994) fué de  $4.30 \pm 2.57$  mm (n=25) y  $2.64 \pm 1.92$  mm (n=25) respectivamente. El área de estudio es un bosque de Pinos silvestres de no gran tamaño, presentando entre ellos numerosas rocas de granito que forman pedrizas. El sotobosque es muy escaso presentando principalmente piornos serranos (*Cytisus oromediterraneus*) y enebro rastrero (*Juniperus communis* subsp. *alpina*). Las especies que utilizaban las cajas nido son, a parte del Papamoscas cerrojillo, el Carbonero garrapinos (*Parus ater*) y el Herrerillo capuchino (*Parus cristatus*).

La segunda área de estudio, que la denominaremos como "hábitat óptimo", se encuentra cerca de las poblaciones de La Granja de San Ildefonso y La Pradera (40° 54' N, 4° 01' W), al

oeste del cerro de Matabueyes, dentro de los bosques de Valsaín en la provincia de Segovia, a una altitud media de 1200 m. Este área es un bosque de Roble (*Quercus pyrenaica*), con ejemplares bastante jóvenes, encontrándose pocos árboles de gran porte que pudieran ofrecer un lugar apropiado para la nidificación. La meteorología es menos rigurosa que en el otro área de estudio. La temperatura media mensual durante Mayo y Junio (1970 a 1994) fue de  $12.70 \pm 1.98$  °C (n=25) y  $17.53 \pm 1.64$  °C (n=24) respectivamente, mientras que la precipitación media mensual durante Mayo y Junio (1970 a 1994) fue de  $1.80 \pm 0.93$  mm (n=25) y  $1.24 \pm 0.74$  mm (n=24) respectivamente. Las especies que utilizaban las cajas nido, a parte del Papamoscas cerrojillo, son el Herrerillo común (*Parus caeruleus*), Carbonero común (*Parus major*), Trepador azul (*Sitta europaea*) y algun Herrerillo capuchino (*Parus cristatus*).

#### ESPECIE DE ESTUDIO

El Papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) es un pequeño passeriforme (12-13 g) que se reproduce en el norte de Africa y a lo largo de toda Europa llegando al oeste de Siberia (Figura I), pasando el resto del año en sus áreas de invernada, el oeste de Africa (Cramp 1993, Glutz 1993). Es un pájaro exclusivamente insectívoro y de acuerdo a su nombre tiene la costumbre de capturar insectos durante el vuelo entre posadero y posadero.

Howard y Moore (1980) dividieron la especie en cinco subespecies, siendo *F.h. iberiae* la que se encuentra en nuestro país. Pero, en la segunda edición de su libro (1991), los mismos

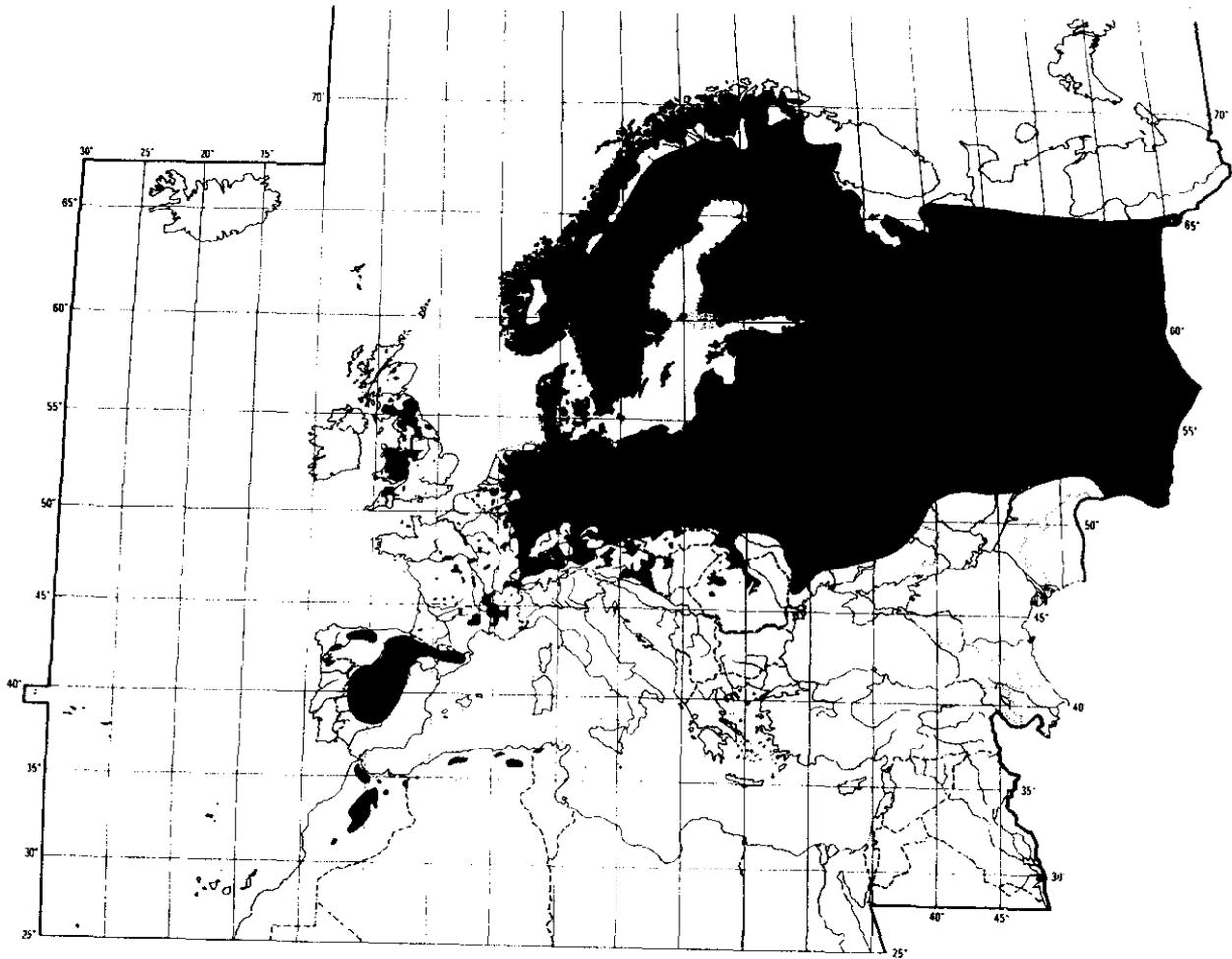


FIGURA I. Distribución del Papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) en la región Paleártica, según Cramp (1993).

autores eliminan la subespecie *iberiae* y reúnen a los Papamoscas cerrojillos que se encuentran en la Península Ibérica dentro de la subespecie *F. h. hypoleuca* que se distribuye por toda Europa.

Los Papamoscas se caracterizan por tener un fuerte dimorfismo sexual, exclusivamente durante la primavera y el verano, mientras que en el otoño-invierno son muy semejantes entre si los dos sexos. En primavera-verano, el macho se caracteriza por tener un plumaje blanco y negro con una distintiva mancha blanca en la frente, mientras en otoño-invierno a penas se distingue de la hembra. La hembra posee durante todo el año un plumaje marrón menos llamativo. El Papamoscas cerrojillo tiene una corta vida, no sobrepasando normalmente los 7 años (Lundberg y Alatalo 1992), siendo el récord registrado de 9 años y 3 meses en un Papamoscas anillado en Noruega (Staav 1989).

El Papamoscas cerrojillo pasa el invierno en el Africa tropical occidental, llegando desde Europa de donde suelen partir a mediados de Agosto (Lundberg y Alatalo 1992). En primavera la llegada de los machos, al centro de la Península Ibérica, tienen como mediana la fecha del 7 de Mayo y para las hembras del 17 de Mayo (Potti y Montalvo 1991a). Los machos, que llegan antes que las hembras, se encargan de buscar un lugar adecuado para la nidificación, desde el cual comenzarán a cantar para atraer a las hembras. Una vez emparejados, la hembra se encarga exclusivamente de la construcción del nido en un agujero de un árbol viejo. Sin embargo, si se les proporciona unas cajas nido de buena calidad, los Papamoscas cerrojillos tienen mayor preferencia por ellas que por las cavidades naturales. La puesta de los huevos se realiza

en las poblaciones estudiadas en esta Tesis doctoral a finales de Mayo / principios de Junio. La hembra realiza la puesta de un huevo por día a primera hora de la mañana (Lundberg y Alatalo 1992). El tamaño medio de puesta en Europa oscila entre los 5 y 7 huevos (Lundberg y Alatalo 1992). Los huevos son elípticos, de un color azul claro. Una vez terminada la puesta la hembra se encarga, ella sola, de la incubación siendo parcialmente alimentada por el macho (Lundberg y Alatalo 1992). Una vez que nacen los pollos, la hembra los empolla hasta una edad de 7 días (Winkler y Berndt 1972, Cramp 1993). Los pollos, que permanecen en el nido unos 15-16 días (Lundberg y Alatalo 1992), son alimentados desde que nacen por los dos adultos, principalmente con larvas de Lepidópteros. No se han registrado segundas puestas en esta especie (Glutz 1993). Una pequeña parte de los machos (4.4%, valor dado por Potti y Montalvo -1993- para una población en el Sistema central) son polígamos (Lundberg y Alatalo 1992).

#### **DISEÑO EXPERIMENTAL**

El trabajo de campo se realizó durante los meses de Mayo y Junio de 1991 a 1994. En el "hábitat marginal" se disponía de 250 cajas nido (cajas donadas por el ICONA con un diámetro del agujero de entrada de 35 mm) colocadas desde 1989. En el "hábitat óptimo" se disponía de 200 cajas nido del mismo tipo durante los años 1991-1993 y en 1994 se añadieron cajas nido hasta alcanzar el número de 300. Las cajas nido se situaron a una distancia media de 50 metros entre si y a una altura media de tres metros, cerca del tronco de los árboles.

Los adultos eran capturados en distintas fases del ciclo reproductor por medio de una trampa especial colocada en el interior de la caja nido, de tal forma que al accionar el adulto un resorte se cerraba una tapa sobre la entrada de la caja nido. Cada adulto era medido, pesado y anillado con una anilla metálica numerada (SEO-ICONA). Las medidas morfológicas que se tomaban eran la longitud del tarso (tarso-metatarso) con un calibre de precisión 0.1 mm y la longitud del ala (Svensson 1984) con una regla de precisión 0.5 mm. El peso se tomaba con un dinamómetro Pesola de precisión de 0.1 g.

Los huevos de la puesta eran medidos para obtener su volumen. Las medidas que se tomaban eran el diámetro y la longitud máximos por medio de un calibre (precisión 0.1 mm). La fórmula del volumen utilizada era (Ojanen *et al.* 1978):

$$\text{Volumen} = 0.042 + 0.4976 \times \text{longitud} \times (\text{diámetro})^2$$

La duración del período de la incubación fue definida como el número de días entre la puesta del último huevo hasta en día en que se observaban las primeras señales de eclosión. Esta es una medida mínima de la duración del período y difiere de la normalmente usada, tiempo entre la puesta del último huevo y eclosión del último huevo (Drent 1975). En contraste a esta medida, la utilizada no está sesgada por las puestas en las que algún huevo no eclosiona.

Los pollos eran medidos, pesados y anillados con una anilla metálica numerada (SEO-ICONA) en el día 13 de vida, cuando habían ya alcanzado la asíntota del crecimiento en peso y longitud del

tarso (Lundberg y Alatalo 1992). La medida morfológica que se tomaba era la longitud del tarso (tarso-metatarso) con un calibre de precisión 0.1 mm. El peso se tomaba con un dinamómetro Pesola de precisión de 0.1 g. Se han considerado las siguientes medidas parciales de éxito reproductivo: éxito de eclosión (proporción de huevos puestos que eclosionan), éxito de nidada (proporción de pollos nacidos que llegan a salir del nido) y éxito reproductivo (proporción de huevos puestos que resultan en pollos que salen del nido).

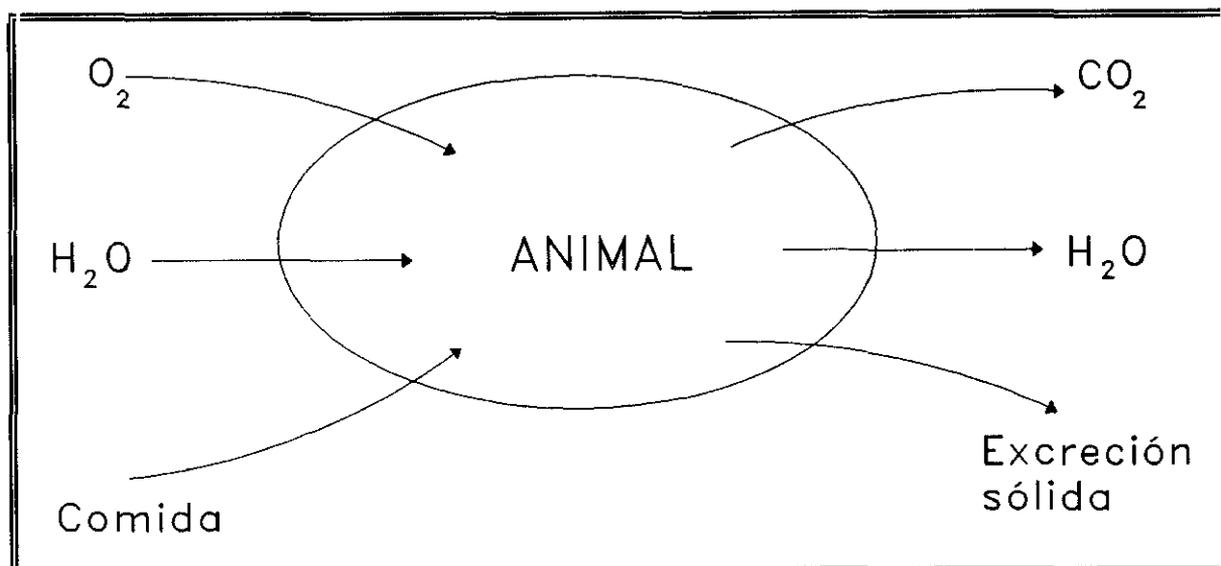
En los experimentos de intercambio de huevos (capítulo 2) o de pollos (capítulos 4 y 6), el transporte entre nidos se hacía en el menor tiempo posible y se realizaba utilizando una caja con algodón para evitar la pérdida de calor y la posible rotura de los huevos. Las observaciones de comportamiento, como por ejemplo las cebas de los adultos a los pollos, se realizaban a una distancia prudencial (50 metros) por medio de prismáticos, sin perturbar el comportamiento natural de los Papamoscas.

Aspectos más detallados de los métodos y técnicas empleados se describen en cada uno de los capítulos.

#### **METODO DEL AGUA DOBLEMENTE MARCADA**

El método del agua doblemente marcada ( $D_2O^{18}$ ) es utilizado para calcular el balance energético de un organismo, durante un intervalo de tiempo, mediante el uso de isótopos estables ( $O^{18}$  y D, no radiactivos). Es el mejor método utilizado hoy en día para el cálculo del gasto energético de un animal en libertad y realizando su actividad normal. El balance de nutrientes en un

animal, en esquema, es el siguiente:



Si conocemos el consumo de  $O_2$ , se puede predecir directamente el gasto energético, ya que un litro de  $O_2$  equivale un consumo de 20 kJ (Schmidt-Nielsen 1976). Conociendo algunos de los componentes podemos, en ausencia de almacenamiento, conocer el resto. Por ejemplo, asumiendo que conocemos la composición de la dieta, la tasa de agua ( $r_{H_2O}$ ) y de dióxido de carbono ( $r_{CO_2}$ ) excretados, podemos calcular el resto de los componentes del balance energético o material. Así podemos conocer la tasa de oxígeno consumida ( $r_{O_2}$ ):

$$r_{O_2} = r_{CO_2} / RQ_{dieta}$$

donde RQ o cociente respiratorio, es el cociente del  $CO_2$  producido por  $O_2$  consumido. El cociente respiratorio depende de la dieta (0.7 para el metabolismo de lípidos, 0.75-0.8 para

proteínas y 1.0 para el de glúcidos).

La tasa de dióxido de carbono ( $r_{CO_2}$ ) la podemos conocer por medio del método del agua doblemente marcada. El  $CO_2$  producido se puede calcular debido a que el oxígeno de la respiración que se expulsa en forma de  $CO_2$  se encuentra en equilibrio con el oxígeno que forma parte del  $H_2O$  corporal (Lifson *et al.* 1949). La anhidrasa carbónica es la responsable de mantener este equilibrio. Del agua corporal, el hidrógeno se libera en forma de agua y el oxígeno lo hace como agua y como  $CO_2$  respiratorio. La tasa de renovación de oxígeno del agua corporal será mas rápida que la de hidrógeno.

Por medio de la técnica del agua doblemente marcada podemos calcular el  $r_{CO_2}$ . Esta técnica posee una serie de postulados, dados por Lifson y McClintock (1966):

(1) El agua corporal total permanece constantes durante el tiempo de medida.

(2) Las tasas de entrada y salida de  $H_2O$  y  $CO_2$  permanecen constantes.

(3) El agua doblemente marcada se distribuye por igual en el volumen total del agua corporal. Los isótopos marcados no se incorporan a constituyentes del organismo. Los isótopos son excretados del cuerpo sólo como  $H_2O$  o  $CO_2$ .

(4) La actividad específica de los isótopos en el  $H_2O$  y  $CO_2$  producidos no varía con respecto a los isótopos durante su estancia en el organismo.

(5) No se produce entrada a través de la piel de agua o de dióxido de carbono.

Teniendo en cuenta estos postulados, la tasa de agua ( $r_{H_2O}$ )

y CO<sub>2</sub> (r<sub>co2</sub>) que se elimina será igual al producto de la fracción de la tasa de recambio de O<sub>2</sub> (K<sub>o18</sub>) del agua corporal por el total del agua corporal (N):

$$r_{H_2O} + 2 \times r_{CO_2} = K_{O_{18}} \times N$$

r<sub>co2</sub> se multiplica por dos porque cada mol de CO<sub>2</sub> contiene una cantidad de oxígeno igual a la de dos moles de H<sub>2</sub>O.

La producción de CO<sub>2</sub> en un tiempo concreto (moles CO<sub>2</sub> x tiempo) será:

$$r_{CO_2} = (N / 2.08) \times (K_{O_{18}} - K_D) - 0.015 \times K_D \times N$$

N es el agua total corporal, K<sub>o18</sub> es la tasa de renovación de O<sub>18</sub> del agua corporal y K<sub>D</sub> la tasa de renovación del D del agua corporal. Para el cálculo del agua total corporal (N, moles de H<sub>2</sub>O) se puede seguir las fórmulas dadas por Schoeller et al. (1980). Las tasas de renovación de los isótopos O<sup>18</sup> y D se calcula a partir de los datos obtenidos con el método del H<sub>2</sub>O marcada.

La metodología de la técnica es la siguiente: se inyecta intraperitonealmente una mezcla de H<sub>2</sub><sup>18</sup>O y D<sub>2</sub>O al animal, transcurrido el tiempo requerido para el equilibrio de los isótopos en el agua corporal del ave (para un pájaro del tamaño del Papamoscas cerrojillo es de 1 hora), se toma una muestra de sangre y se almacena en un capilar que es cerrado y sellado a la llama, para posteriormente evaluar el enriquecimiento isotópico inicial (RI<sub>o18</sub>, RI<sub>D</sub>). Después de un tiempo determinado (en nuestro caso 1 día), se recaptura el ave y se extrae una segunda muestra

de sangre para posteriormente evaluar el enriquecimiento isotópico final ( $RF_{O_{18}}$ ,  $RF_D$ ). Los valores de  $K_{O_{18}}$  y  $K_D$  los obtenemos por la fórmula:

$$K_{O_{18}} = \text{Ln} [(RI_{O_{18}} - RB_{O_{18}}) / (RF_{O_{18}} - RB_{O_{18}})] / T$$

$$K_D = \text{Ln} [(RI_D - RB_D) / (RF_D - RB_D)] / T$$

$RB_{O_{18}}$  y  $RB_D$  son los valores base (Background) de los dos isótopos en la población en estudio que se obtienen a partir de muestras de sangre de animales sin inyectar. T es el tiempo transcurrido en días.

Con el valor de  $K_{O_{18}}$  y  $K_D$  ya se puede calcular la producción de  $CO_2$  ( $r_{CO_2}$ ) y con ésta podemos calcular la tasa de  $O_2$  consumido ( $r_{O_2}$ ) por el animal en un tiempo determinado (T). A partir del  $O_2$  consumido podemos conocer la energía consumida por el animal (kJ/T). La técnica del agua marcada ofrece una estimación del gasto energético con un margen de error en vertebrados del  $\pm 5\%$  (Nagy et al. 1984, Tatner y Bryant 1989).

#### **TASA METABOLICA BASAL (BMR)**

La tasa metabólica basal (BMR) es, en sentido estricto, la cantidad de energía utilizada por los órganos y tejidos de un animal cuando se encuentra en reposo absoluto, sin gastos asociados debidos a la digestión y termoregulación (Kendeigh et al. 1977). El BMR es medido como la tasa de oxígeno consumido o dióxido de carbono liberado después de un período de ayuno, en

reposo absoluto. Su calculo es necesario para comparar los requerimientos energéticos de las distintas actividades de un animal por encima del nivel basal, y poderlos expresar como múltiplo de la tasa metabólica basal. La tasa metabólica se mantiene constante en un rango de temperaturas (termoneutrales), en el que el organismo no consume energía para su termoregulación. A menor temperatura la tasa metabólica aumenta debido a un incremento del gasto energético para la producción de calor.

Debido a que en la literatura científica sólo se dispone de un dato del BMR para una hembra de Papamoscas cerrojillo (2.92 ml de O<sub>2</sub> /g h, Moreno y Carlson 1989), en Junio de 1994 se capturaron 7 hembras y 3 machos durante el período de ceba de los pollos para medir su tasa metabólica basal (BMR). Los adultos se capturaron de las parejas de Papamoscas cerrojillo que estaban realizando la reproducción en las 60 cajas nido situadas en la Estación Biológica "El Ventorrillo" (Madrid, 40° 46' N, 4° 01' W). Los individuos se capturaban 2 horas antes del anochecer y eran encerrados inmediatamente en la cámara metabólica del Laboratorio de Respirometría en la Estación Biológica de "El Ventorrillo". El gasto metabólico se comenzaba a medir 2 horas después de la puesta del sol dentro de una cámara frigorífica, en plena oscuridad cuando era seguro que los Papamoscas se encontraban en reposo absoluto. El consumo de oxígeno era medido para cada adulto a distintas temperaturas (25 °C, 20 °C, 15 °C, 10 °C y 0 °C), dejando entre las distintas medidas 45 minutos de aclimatación.

La cámara metabólica era una caja de plexiglas con un

volumen de 16 litros, herméticamente sellada, con una entrada y salida de aire. El  $O_2$  consumido ( $VO_2$ ,  $ml O_2 g^{-1} h^{-1}$ ) era medido en un sistema abierto. El flujo que salía de la cámara metabólica era medido con un fluómetro y mantenido constante durante la noche a 2 l/min. El aire era secado por medio de un bote con algodón y Silicagel antes de su entrada en el analizador de  $O_2$ . La fracción de  $O_2$  era determinado con un analizador de gases BINOS 100 2M, con una precisión del 0.01%. El valor de referencia de  $O_2$  en el aire de entrada (20.946% del aire atmosférico) era medido antes y después de cada sesión de trabajo, asumiendo cambios lineales entre ambas medidas del aire de referencia. Cada adulto era pesado con una balanza (precisión 0.01 g), antes de ser introducido en la cámara metabólica y después de terminar las medidas. El peso de los adultos en el momento de la medida era interpolado asumiendo una pérdida de peso lineal. Los Papamoscas después de las medidas del consumo de  $O_2$  eran inmediatamente liberados en el interior de sus cajas-nido.

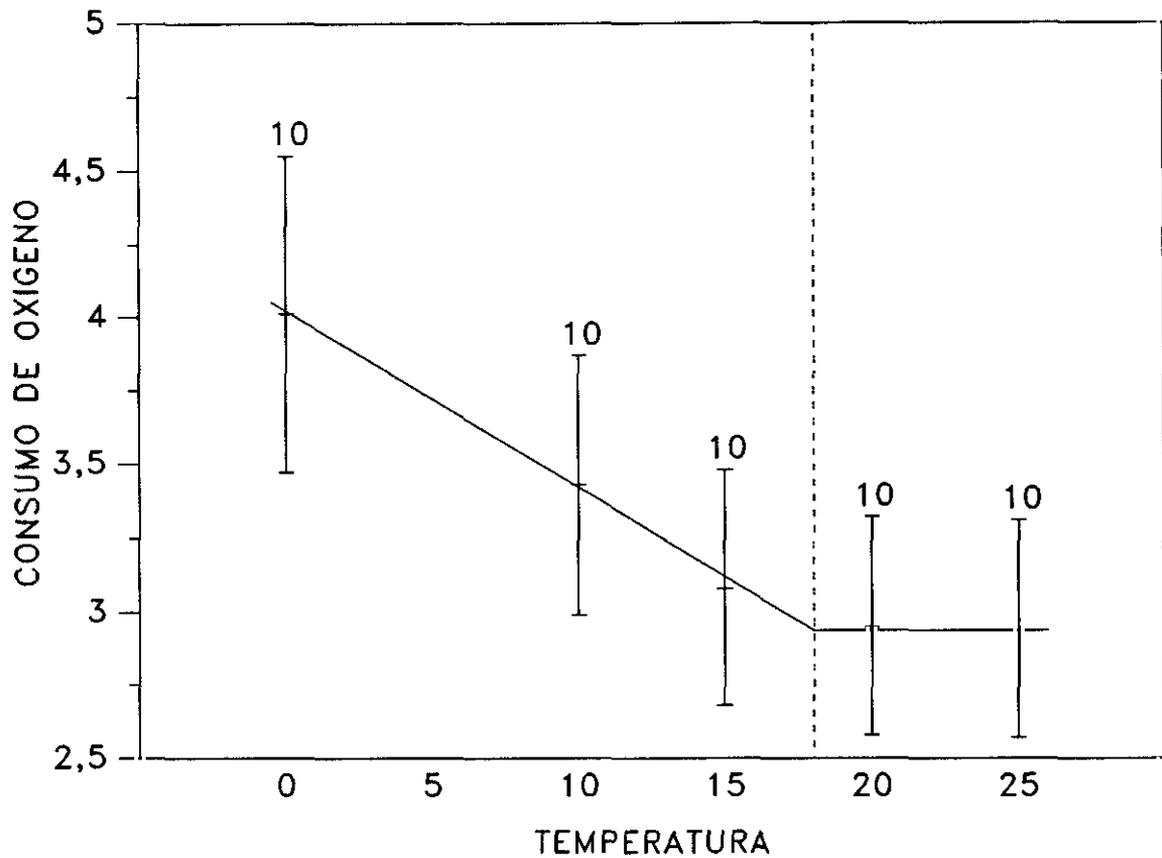
En estas condiciones, se calculó la temperatura mínima crítica (LCT, temperatura a la cual el animal aumenta su metabolismo basal para impedir la pérdida de calor), la tasa metabólica basal y la dependencia de la temperatura de la tasa metabólica a temperaturas más bajas de la LCT. El oxígeno consumido ( $VO_2$ ) se calculaba de acuerdo a la fórmula dada por Depocas y Hart (1957):

$$VO_2 = [V_2 \times (F_1O_2 - F_2O_2) / (1 - F_1O_2)]$$

donde  $V_2$  es el flujo (ml/min) medido a la salida de la jaula

metabólica,  $F_1O_2$  y  $F_2O_2$  son las concentraciones de  $O_2$  a la entrada y salida de la jaula metabólica.  $F_1O_2$  era medido antes y después de cada observación sin que la hembra estuviera dentro de la cámara metabólica.

La tasa metabólica permanecía constante entre las temperaturas de 25 y 20 °C, aumentando por debajo de los 20 °C. Se obtuvo una temperatura mínima crítica de 18 °C, estimada a partir de la dependencia de la tasa metabólica con la temperatura por debajo de los 20 °C (Figura II). Esta temperatura es un 30% menor que el valor dado por la predicción alométrica de Kendeigh et al. (1977). La tasa metabólica basal (BMR) es de  $2.94 \pm 0.36$  ml  $O_2$   $g^{-1}$   $h^{-1}$ , que asumiendo un valor de 20 kJ por litro de  $O_2$  consumido (Schmidt-Nielsen 1976), equivale a unos 0.059 kJ  $g^{-1}$   $h^{-1}$ . No existe diferencia en la tasa metabólica basal entre las hembras y los machos (hembras:  $2.90 \pm 0.31$ ,  $n=7$ , machos:  $3.08 \pm 0.54$ ,  $n=3$ ;  $t=0.67$ ,  $P=0.52$ ). La dependencia de la tasa metabólica por la temperatura a temperaturas menores a la temperatura mínima crítica (LCT) se ajustaba a la ecuación: Consumo de  $O_2 = 4.02 - 0.06 \times \text{Temperatura}$ ;  $r^2=0.43$ ,  $F_{1,27}=21.37$ ,  $P<0.001$  (Figura II).



**Figura II.** Consumo de O<sub>2</sub> (ml de O<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) en relación a la temperatura (°C) para el Papamoscas cerrojillo. La línea continua representa la dependencia de la tasa metabólica con la temperatura y la línea discontinua representa la temperatura mínima crítica. Las barras indican una  $\pm$  desviación típica y los números el tamaño de muestra para cada temperatura.

# Capítulo 1

## **CONSTRICCIONES AMBIENTALES DURANTE LA REPRODUCCION: EFECTO DEL HABITAT.**

**INTRODUCCION**

En ambientes duros, las restricciones fisiológicas durante la incubación y la ceba de los pollos se manifiestan de forma más clara que en un ambiente más favorable (Mertens 1987, Järvinen 1980, 1990). La incubación puede ser estresante debido a que el tiempo dedicado a la misma disminuye el tiempo disponible para la búsqueda y captura del alimento (Walsberg 1983, Murphy y Haukioja 1986). Las aves que realizan la reproducción en ambientes fríos, exponen sus huevos a bajas temperaturas cada vez que dejan los nidos durante la incubación (Haftorn y Reinertsen 1985, Haftorn 1988, Haftorn e Ytreberg 1988, Haftorn y Reinertsen 1990). Las aves que están en peor condición dejarán el nido más a menudo para la búsqueda de alimento, incrementando así la probabilidad de una mayor variación en la temperatura de los huevos que puede reducir el éxito de eclosión (Martin 1987, Webb 1987) y/o prolongar la duración del período de la incubación (Martin 1987, Arcese y Smith 1988, Moreno y Carlson 1989, Smith et al. 1989). Incrementar el período de la incubación aumenta la probabilidad de predación de los huevos (Ricklefs 1969, Martin 1987, Moreno y Carlson 1989, Weathers y Sullivan 1989), y reduce la supervivencia de los pollos, dada la relación negativa observada en distintas especies entre la fecha de eclosión y la probabilidad de supervivencia de los pollos (Perrins 1965, Arcese y Smith 1985, Nilsson y Smith 1988, Tinbergen y Boerlijst 1990, Nilsson 1993, Nilsson y Svensson 1993).

Las condiciones meteorológicas durante la incubación, pueden afectar negativamente a las reservas de la hembra (Jones 1987a,

Mertens 1987, Williams 1991). Las reservas energéticas almacenadas en el momento de la eclosión pueden afectar a la condición física de los pollos en el momento de su emancipación (Lifjeld y Slagsvold 1986). La tasa de crecimiento de los pollos está determinada por distintos factores tales como la disponibilidad del alimento, condiciones meteorológicas y otras variables como el hábitat o el tamaño de nidada (ver como revisiones Ricklefs 1983, O'Connor 1984). Un período de tiempo frío durante la fase de ceba de los pollos, puede tener efecto en su crecimiento al incrementar los costes de mantenimiento y por tanto las necesidades de alimento, que entran en conflicto con necesidades de los adultos, dando como resultado una menor cantidad de alimento liberado para los pollos (Järvinen y Ylimaunu 1986). Una climatología adversa continuada también tiene un efecto negativo sobre la disponibilidad de presas que afecta a la probabilidad de supervivencia de los pollos (Hildén et al. 1982, Järvinen y Ylimaunu 1986).

El propósito de este capítulo es el de comparar dos poblaciones reproductoras de Papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), la primera en un bosque de coníferas a 1900 metros de altitud con una climatología adversa y la segunda en un bosque caducifolio a 1200 metros de altitud con una climatología más favorable. En el bosque caducifolio la abundancia de insectos (alimento para el Papamoscas cerrojillo) es probablemente mayor que en el bosque de coníferas (Palmgren 1932, Kuusisto 1941, Lundberg et al. 1981, Temrin 1984). Unas condiciones meteorológicas desfavorables durante un cierto período de tiempo, afectarán al éxito reproductivo reduciendo la disponibilidad de

alimento. Una temperatura baja aumentará las necesidades de aportar calor a los huevos o pollos y aumentará el gasto de mantenimiento de los adultos.

En este capítulo intento ver hasta que punto la duración del período de la incubación y el éxito de eclosión están afectados por: (1) la condición física de la hembra y (2) las variables climatológicas en ambos hábitats. También intento ver hasta que punto el éxito de la reproducción y la condición física de los pollos al emanciparse están afectados por: (1) la condición física de la hembra durante la incubación, (2) la condición física de la hembra y/o del macho durante el período de ceba de los pollos y (3) las variables climatológicas en ambos hábitats. La comparación entre ambos hábitats puede revelarnos la importancia que tienen los factores ambientales como limitantes en el éxito reproductivo de poblaciones que se encuentra en áreas marginales.

## **MATERIAL Y METODOS**

### **Area de estudio**

El bosque de coníferas a 1900 metros de altitud (más detalles, ver Metodología general), será denominado en este capítulo como "hábitat marginal". Este área se sitúa en la ladera norte de Siete Picos (Segovia, 40° 48' N; 4° 01' W). El área de estudio es una ladera empinada cercana al límite de los árboles, donde la nieve puede permanecer hasta el mes de Mayo (Tabla 1.1). En 1989, fueron situadas 250 cajas nido que han sido revisadas hasta 1994 para obtener distintos datos sobre la reproducción del Papamoscas

cerrojillo.

El bosque caducifolio a 1200 metros de altitud (más detalles, ver Metodología general), será denominado en este capítulo como "hábitat óptimo". Este área se sitúa en las cercanías de La Granja (Segovia, 40° 54' N; 4° 01' W). La climatología en este área de estudio es menos dura (Tabla 1.1). En 1991, fueron situadas 200 cajas nido que han sido revisadas hasta 1994 para obtener distintos datos sobre la reproducción del Papamoscas cerrojillo.

### Metodología general

Las revisiones de las cajas nido nos proporcionaron la fecha de puesta, el tamaño de puesta y la duración de la incubación (para su definición ver Metodología general). Las cajas nido eran visitadas hasta que todos los huevos eclosionaban o se verificaba que los que no lo hacían no lo iban a hacer. El período de cría de los pollos en el nido fue dividido en dos fases: período de empolle (día 1 a 6 después de la eclosión) y período con pollos grandes (día 7 a 13 después de la eclosión). Todos los nidos eran seguidos hasta que los pollos volaban (emancipación) o morían en el nido.

Las hembras eran capturadas, su edad estimada como hembras de un año o más años siguiendo el criterio de Karlsson *et al.* (1986), medidas y anilladas (ver Metodología general) durante la puesta, la incubación ("hábitat marginal":  $2.09 \pm 1.39$  días desde la puesta del último huevo,  $n=119$ ; "hábitat óptimo":  $2.08 \pm 1.46$  días,  $n=78$ ;  $t=0.08$ ,  $P=0.94$ ), el período de empolle ("hábitat marginal":  $2.56 \pm 1.96$  días desde la eclosión de los huevos,

n=34; "hábitat óptimo":  $2.36 \pm 2.09$  días, n=33;  $t=0.39$ ,  $P=0.69$ ) y/o el período con pollos grandes ("hábitat marginal":  $11.36 \pm 2.60$  días desde la eclosión de los huevos, n=77; "hábitat óptimo":  $11.67 \pm 2.30$  días, n=60;  $t=0.71$ ,  $P=0.48$ ). Los machos eran capturados, medidos y anillados sólo durante el período con pollos grandes ("hábitat marginal":  $11.14 \pm 2.52$  días desde la eclosión de los huevos, n=65; "hábitat óptimo":  $11.00 \pm 2.56$  días, n=54;  $t=0.36$ ,  $P=0.72$ ). Un mismo individuo era pesado y medido una vez por fase reproductora y por año, pero el mismo individuo podía ser pesado y medido en la misma fase pero en años diferentes. Los pollos eran medidos y pesados (ver Metodología general) a la edad de 13 días.

Como medida de condición, se usaron los residuos de la regresión del peso con la longitud de tarso del ave. No se encontraron diferencias en los análisis al utilizar la condición en vez del peso corporal, por eso sólo presento los análisis basados en el peso corporal. Se consideraron las siguientes medidas parciales de éxito reproductivo: éxito de eclosión (proporción de huevos puestos que eclosionan), éxito de nidada (proporción de pollos nacidos que llegan a volar del nido) y éxito reproductivo (proporción de huevos puestos que resultan en pollos que vuelan del nido).

Los datos meteorológicos se obtuvieron de las estaciones cercanas de Navacerrada y Segovia (Instituto Nacional de Meteorología; para más detalles ver Metodología general). Las siguientes variables fueron extraídas de la información meteorológica: temperatura media, máxima y mínima diaria ( $^{\circ}\text{C}$ ) y precipitación media diaria (mm) para los meses de Mayo y Junio.

También se calculó la temperatura media ( $^{\circ}\text{C}$ ) y precipitación media diaria (mm) para los períodos de la incubación y para los trece primeros días del período de cría de los pollos. Cuando todos los huevos no eclosionaban debido a la deserción de la hembra durante la incubación, se calcularon los datos medios climáticos para los días entre la puesta del último huevo y el día en el cual la puesta fue abandonada. En las dos áreas de estudio, la temperatura media mensual ( $^{\circ}\text{C}$ ) y la precipitación media mensual (mm) durante Mayo y Junio de 1970-1994, fueron obtenidos de los datos del Instituto Nacional de Meteorología.

#### **Procedimiento estadístico**

En todos los análisis se han utilizado solamente nidos controles, no manipulados en algún tipo de experimento. Debido a que se tienen datos del mismo individuo en distintos años, al analizar las diferencias entre los hábitats se ha tenido en cuenta la variable año. En los análisis de regresión, si se tiene más de una observación por individuo, se ha incluido la media de los datos observados. Cuando se analizaba el efecto del peso de la hembra durante la incubación sobre el tamaño de puesta o sobre el número de pollos presentes en el día 13 de vida, y se tenía una clara predicción unidireccional (el peso durante la incubación aumenta con el tamaño de puesta y el número de pollos presentes el día 13 de vida), se ha utilizado la regresión isotónica direccional de una cola antes que un test de dos colas, para aumentar el poder del test (Gaines y Rice 1990). En todos los demás casos, los test utilizados eran de dos colas. Los porcentajes, como el éxito de eclosión eran transformados

(transformación del arcoseno) antes de realizar los análisis estadísticos paramétricos. Los valores se representan como media  $\pm$  una desviación típica (DS).

## RESULTADOS

### Variación en la fecha y tamaño de puesta

Las condiciones medias climatológicas durante los meses de Mayo y Junio de 1970 a 1994 difieren significativamente entre las áreas de estudio (Tabla 1.1). Las condiciones metereológicas en el "hábitat marginal" eran más duras que en el "hábitat óptimo". El tamaño de puesta decrece significativamente con la fecha de puesta en los dos hábitats (ANCOVA, "hábitat marginal": Modelo,  $F_{6,218}=21.48$ ,  $P<0.001$ ; Año,  $F_{5,218}=7.56$ ,  $P<0.001$ ; Fecha de puesta,  $F_{1,218}=91.04$ ,  $P<0.001$ . "Hábitat óptimo": Modelo,  $F_{4,172}=10.49$ ,  $P<0.001$ ; Año,  $F_{3,172}=2.25$ ,  $P=0.08$ ; Fecha de puesta,  $F_{1,172}=35.22$ ,  $P<0.001$ ). La pendiente de la recta de regresión para el descenso estacional del tamaño de puesta es exactamente la misma en los dos hábitats: 0.04 huevos por día. En el "hábitat óptimo" los tamaños de puesta son significativamente mayores que en el "hábitat marginal" a lo largo de los distintos años (Tabla 1.2). Sin embargo, las diferencias entre los años dentro de cada hábitat difiere significativamente (Tabla 1.2). El "hábitat óptimo" es también el que tiene la fecha media de puesta más temprana (Tabla 1.2), y como la fecha de puesta está asociada negativamente con el tamaño de puesta, la diferencia encontrada en este último es esperable. El efecto del tipo de hábitat sobre el tamaño de puesta permanece cuando la fecha de puesta se

TABLA 1.1. Temperatura (°C) media, máxima y mínima mensual y la precipitación (mm) media mensual en los dos hábitats durante los meses de Mayo y Junio de 1970 a 1994. Tamaño de muestra entre paréntesis.

	"Hábitat marginal"	"Hábitat óptimo"	t <sup>1</sup>	df <sup>2</sup>	P
Temperatura media					
Mayo	5.87±2.20 (25)	12.70±1.98 (25)	24.4	24	<0.001
Junio	10.73±3.26 (25)	17.53±1.64 (24)	11.3	23	<0.001
Temperatura máxima					
Mayo	9.57±2.85 (25)	18.06±2.70 (24)	34.7	23	<0.001
Junio	15.12±3.37 (25)	23.66±2.34 (23)	12.9	22	<0.001
Temperatura mínima					
Mayo	2.44±1.93 (25)	7.28±1.56 (24)	17.8	23	<0.001
Junio	7.01±2.40 (25)	11.29±1.12 (23)	8.0	22	<0.001
Precipitación media					
Mayo	4.30±2.57 (25)	1.80±0.93 (25)	5.8	24	<0.001
Junio	2.64±1.92 (25)	1.24±0.74 (24)	4.5	23	<0.001

<sup>1</sup> test pareado de la t.

<sup>2</sup> Grados de libertad.

TABLA 1.2. Tamaño de puesta, fecha de puesta (1=1 de Mayo), duración de la incubación (días), éxito de eclosión (%), éxito de nidada (%), éxito reproductivo (%), peso (g) y longitud del tarso (mm) de los pollos a la edad de 13 días en ambos hábitats. Tamaño de muestra entre paréntesis.

	"Hábitat marginal"	"Hábitat óptimo"	AÑO		HABITAT		INTERACCION	
			F	P	F	P	F	P
Tamaño de puesta	4.82±0.78 (194)	5.60±0.71 (184)	6.71	<0.001	109.78	<0.001	4.84	0.003
Fecha de puesta	30.46±9.70 (182)	20.89±6.74 (177)	1.22	0.30	107.28	<0.001	2.44	0.06
Incubación	14.49±1.10 (81)	13.74±1.34 (161)	17.26	<0.001	11.52	0.001	8.91	<0.001
Exito de eclosión	46.09±45.87 (124)	90.80±15.43 (150)	34.84	<0.001	140.64	<0.001	61.26	<0.001
Exito de nidada	81.52±32.80 (80)	88.53±23.41 (103)	0.50	0.60	4.10	0.044	19.17	<0.001
Exito reproductivo	38.02±43.97 (124)	80.77±24.70 (102)	21.83	<0.001	54.86	<0.001	17.12	<0.001
Peso de los pollos	13.34±1.79 (66)	14.41±1.06 (100)	2.18	0.12	22.54	<0.001	8.01	<0.001
Tarso de los pollos	16.83±0.77 (67)	17.73±0.52 (99)	9.30	<0.001	110.08	<0.001	19.96	<0.001
Número de pollos	1.90±2.05 (138)	4.43±1.46 (102)	30.73	<0.001	111.39	<0.001	21.79	<0.001

considera como covariable de hábitat y año (ANCOVA, Modelo,  $F_{7,394}=40.06$ ,  $P<0.001$ ; Hábitat,  $F_{1,394}=27.96$ ,  $P<0.001$ ; Año,  $F_{5,394}=5.54$ ,  $P<0.001$ ; Fecha de puesta,  $F_{1,394}=225.89$ ,  $P<0.001$ ). La fecha de puesta difiere entre hábitats, pero no entre años y las diferencias entre años dentro de cada hábitat no difiere significativamente (Tabla 1.2).

### **Peso de los adultos**

Las hembras y los machos no difieren significativamente en la longitud del tarso ni en la del ala entre los dos hábitats (Tabla 1.3). La edad de las hembras no difiere entre los dos hábitats (1991:  $\chi^2_1=2.22$ ,  $P=0.14$ ; 1992:  $\chi^2_1=0.003$ ,  $P=0.96$ ; 1993:  $\chi^2_1=0.02$ ,  $P=0.90$ ; 1994:  $\chi^2_1=1.59$ ,  $P=0.21$ ). El peso de las hembras durante los distintos períodos del ciclo reproductor era mayor en el "hábitat óptimo" que en el "hábitat marginal" a lo largo de los años para el peso durante el período de ceba de los pollos, pero no a lo largo de los años para el período de puesta e incubación (Tabla 1.4). El peso de los machos durante el período con pollos grandes no difiere entre los dos hábitats ("hábitat marginal":  $12.17 \pm 0.59$  g,  $n=65$ ; "hábitat óptimo":  $12.32 \pm 0.47$  g,  $n=54$ ; ANOVA. Año:  $F_{4,113}=3.39$ ,  $P=0.012$ ; Hábitat:  $F_{1,113}=0.02$ ,  $P=0.88$ ). Las hembras del "hábitat marginal" que tenían un peso alto durante la incubación son las que tenían un mayor tamaño de puesta (Figura 1.1. Regresión isotónica:  $\bar{E}^2_4=0.12$ ,  $P<0.001$ ). Este efecto no existía en las hembras del "hábitat óptimo" ( $\bar{E}^2_5=0.06$ ,  $P=0.09$ ).

### **Variación en la duración de la incubación**

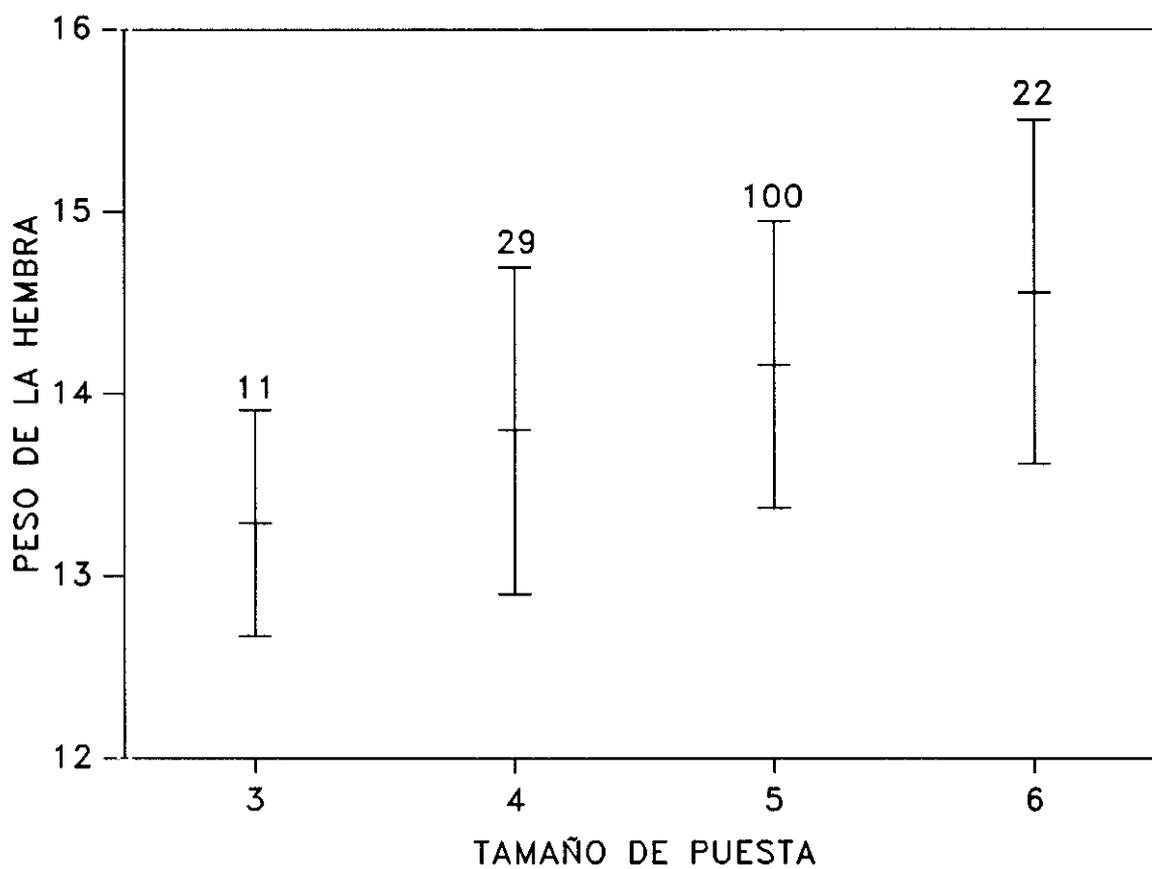
La duración del período de la incubación en el "hábitat óptimo"

**TABLA 1.3.** Variables biométricas de los adultos de ambos hábitats durante 1991-1993. Tamaño de muestra entre paréntesis.

	"Hábitat marginal"	"Hábitat óptimo"	t	P
<u>LONGITUD DEL TARSO (mm)</u>				
Hembras:				
1991	17.40±0.58 (46)	17.42±0.48 (20)	0.10	0.92
1992	17.68±0.51 (65)	17.74±0.36 (47)	0.70	0.48
1993	17.79±0.32 (24)	17.81±0.58 (50)	0.18	0.86
1994	17.53±0.67 (41)	17.61±0.59 (34)	0.51	0.61
Machos:				
1991	17.88±0.46 (30)	17.65±0.23 (12)	1.60	0.12
1992	17.80±0.50 (12)	17.70±0.40 (36)	0.71	0.48
1993	17.57±0.43 (3)	17.70±0.51 (33)	0.43	0.67
1994	17.51±0.57 (15)	17.55±0.44 (21)	0.22	0.83
<u>LONGITUD DEL ALA (mm)</u>				
Hembras:				
1991	76.26±1.54 (46)	76.90±1.21 (20)	1.64	0.10
1992	76.11±1.65 (65)	76.66±1.56 (50)	1.82	0.07
1993	76.12±1.33 (24)	76.67±1.59 (49)	1.46	0.15
1994	75.83±1.43 (41)	76.21±1.59 (34)	1.08	0.28
Machos:				
1991	77.77±1.83 (30)	78.83±1.11 (12)	1.87	0.07
1992	76.92±1.78 (12)	77.83±1.28 (36)	1.94	0.06
1993	77.33±0.58 (3)	77.73±1.72 (33)	0.39	0.70
1994	77.53±1.19 (15)	77.55±2.11 (21)	0.02	0.98

**TABLA 1.4.** Peso de las hembras (media±DS, g) en ambos hábitats durante diferentes fases del ciclo reproductor. Tamaño de muestra entre paréntesis.

			AÑO		HABITAT		INTERACCION	
			F	P	F	P	F	P
	"Hábitat marginal"	"Hábitat óptimo"						
Puesta	14.34±0.80 (20)	15.72±0.84 (14)	0.25	0.62	17.47	<0.001	4.46	0.045
Incubación	14.05±0.84 (119)	14.62±0.63 (78)	1.30	0.28	29.60	<0.001	3.10	0.03
Empolle	13.17±0.83 (34)	13.96±0.79 (33)	5.45	0.025	10.30	0.003	9.74	0.004
Pollos grandes	12.28±0.64 (77)	12.43±0.57 (60)	4.00	0.01	6.35	0.013	0.92	0.43



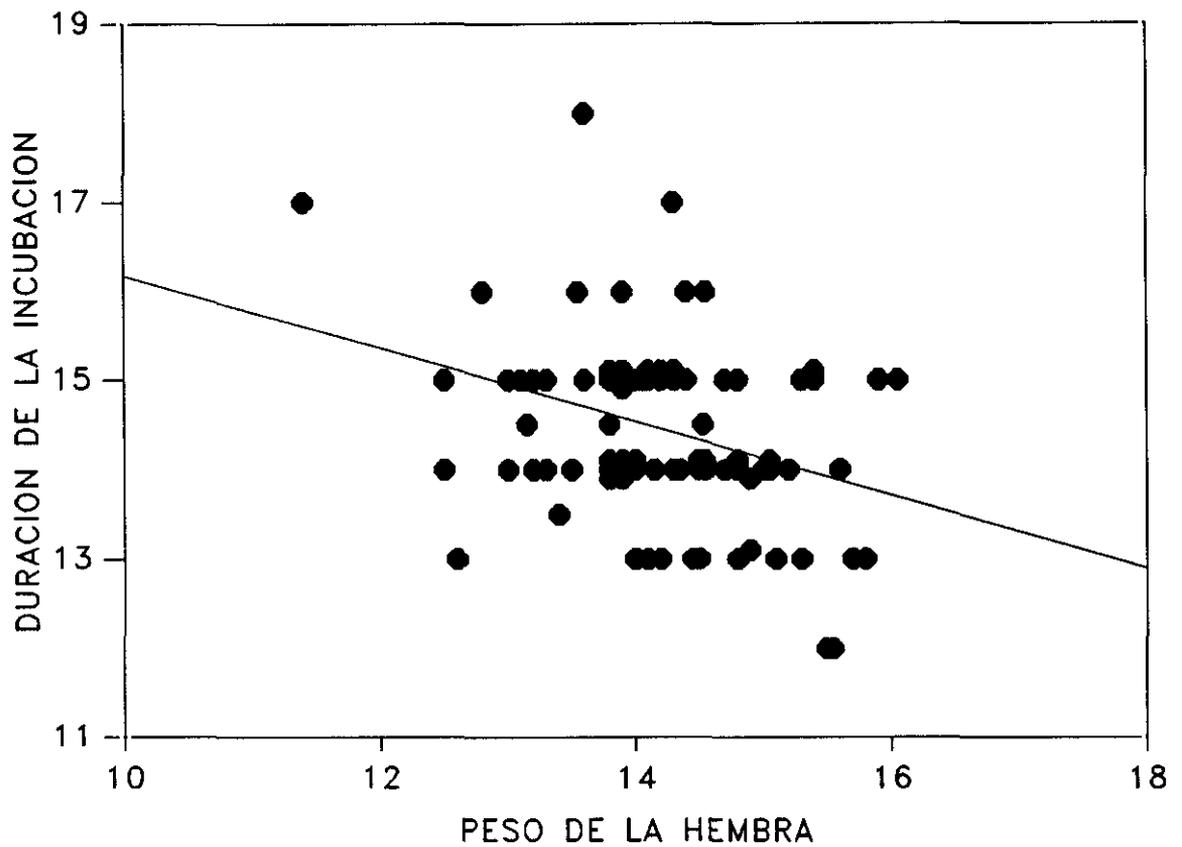
**FIGURA 1.1.** Peso (g) de las hembras durante la incubación en relación al tamaño de puesta en el "hábitat marginal". Las barras indican una  $\pm$  desviación típica y los números el tamaño de muestra para cada tamaño de puesta.

era significativamente menor que en el "hábitat marginal" (Tabla 1.2). Esto es debido al efecto significativo del tipo de hábitat en la duración del período de incubación para el tamaño de puesta de 6 huevos ("hábitat marginal":  $14.35 \pm 1.43$  días,  $n=23$ ; "hábitat óptimo":  $13.53 \pm 1.21$  días,  $n=103$ ; ANOVA. Año:  $F_{3,120}=8.37$ ,  $P=0.001$ ; Hábitat:  $F_{1,120}=6.78$ ,  $P=0.011$ ; Interacción:  $F_{1,120}=2.17$ ,  $P=0.12$ ).

La duración del período de la incubación en el "hábitat marginal" decrece significativamente con el peso de la hembra durante dicho período (Figura 1.2), lo que no ocurre en el "hábitat óptimo" ( $r_{79}=0.03$ ,  $P=0.78$ ). El efecto del peso de la hembra en la duración del período de la incubación en el "hábitat marginal" permanece significativamente cuando controlamos el efecto de la fecha de puesta, tamaño de puesta, temperatura y precipitación media durante la incubación en un análisis de correlación parcial (Tabla 1.5). Este efecto no se observa en el "hábitat óptimo".

#### Variación en el éxito reproductivo

El éxito de eclosión y el éxito reproductivo difieren significativamente entre hábitats a lo largo de los distintos años y la diferencia entre años dentro de cada hábitat difiere significativamente (Tabla 1.2). El éxito de nidada también difiere significativamente entre hábitats y no entre años, pero la diferencia entre años dentro de cada hábitat difiere significativamente (Tabla 1.2). El peso y tarso medio de los pollos a la edad del 13 días es significativamente mayor en las nidadas del "hábitat óptimo" (Tabla 1.2).



**FIGURA 1.2.** Relación entre la duración del período de la incubación (días) y el peso (g) de las hembras durante la incubación en el "hábitat marginal". La ecuación de regresión es  $\text{Incubación} = 20.28 - 0.41 x$ ,  $F_{1,81} = 10.67$ ,  $P = 0.002$ ,  $r = -0.34$ .

TABLA 1.5. Análisis de correlación parcial de los factores que pueden influir en la duración del período de la incubación (n=90) y en el éxito de eclosión (n=93, transformación arcoseno) de los nidos del "hábitat marginal".

	Dur. de incubación		Exito de eclosión	
	r	P	r	P
Fecha de puesta	-0.18	N.S	-0.27	<0.01
Tamaño de puesta	-0.02	N.S	-0.14	N.S
Temperatura media durante la incubación	0.08	N.S	0.10	N.S
Precipitación media durante la incubación	0.08	N.S	-0.02	N.S
Peso de la hembra durante la incubación	-0.24	<0.05	0.20	<0.05

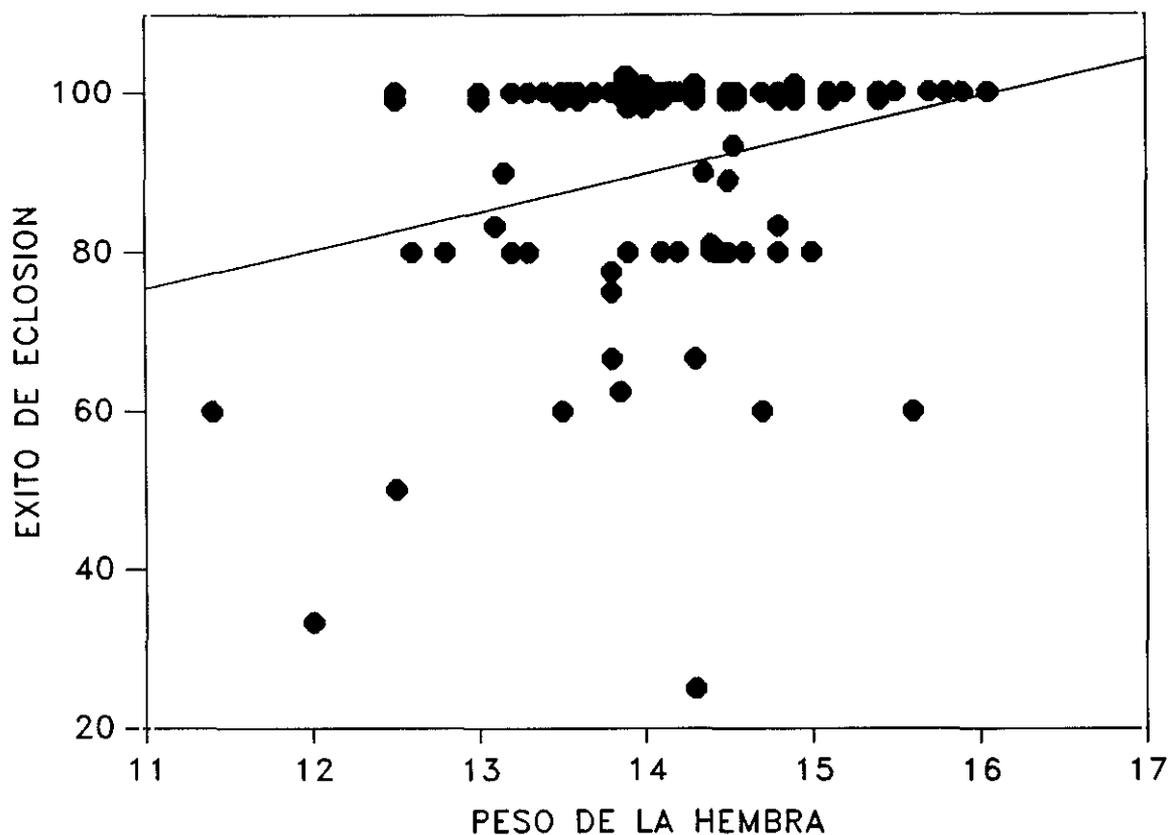
En el "hábitat marginal", el peso de las hembras durante la incubación en nidos que no eran desertados, era significativamente más alto que el de las hembras que desertaban el nido (Tabla 1.6). La temperatura y precipitación medias durante la incubación de las puestas, en las que algunos huevos eclosionaban, eran significativamente más altas que la de aquellos en los que no eclosionaban los huevos en el "hábitat marginal" (Tabla 1.6).

El éxito de eclosión de los nidos no abandonados en el "hábitat marginal", aumenta significativamente con el peso de la hembra durante la incubación (Figura 1.3, Tabla 1.5) y decrece significativamente con la fecha de puesta, cuando controlamos el efecto del tamaño de puesta, temperatura y precipitación media durante la incubación en un análisis de correlación parcial (Tabla 1.5). Estos efectos no se observaron en el "hábitat óptimo".

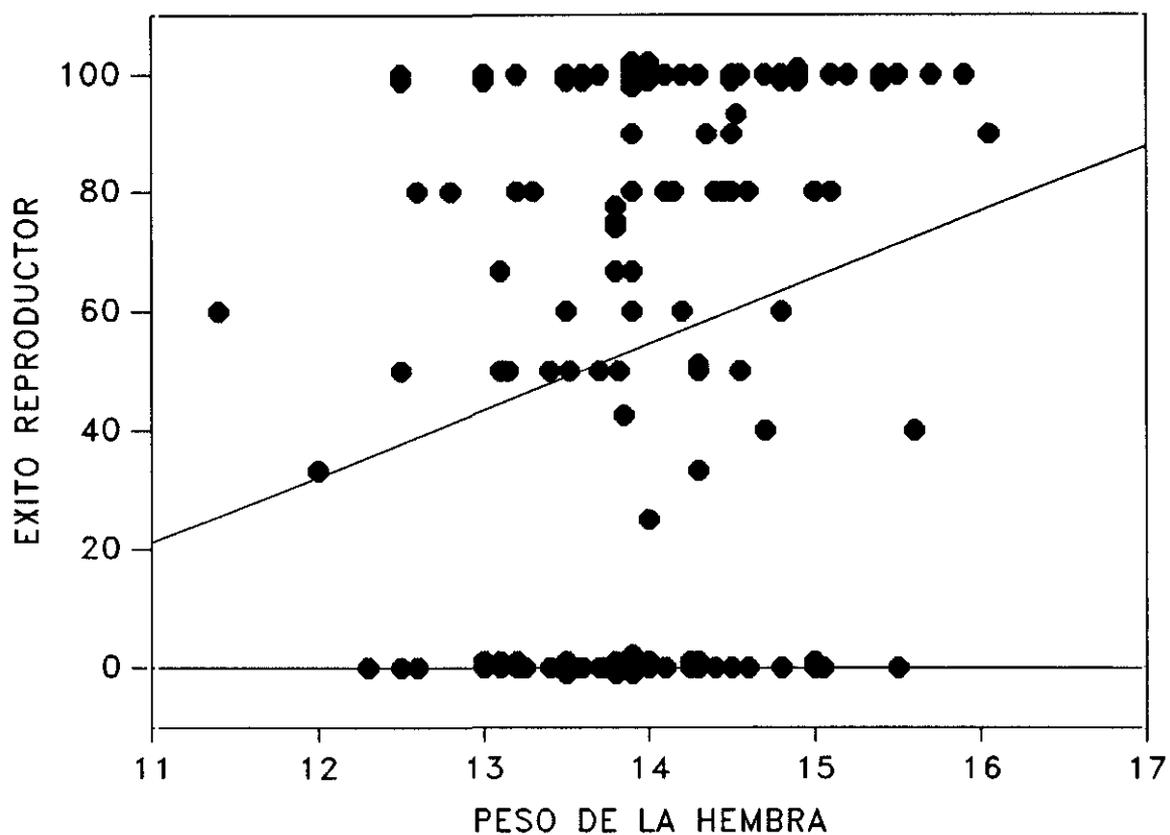
El peso de la hembra durante la incubación en el "hábitat marginal" se correlaciona significativamente con el éxito reproductivo (Figura 1.4), pero no está asociado al éxito de nidada ( $r_{109}=-0.02$ ,  $P=0.85$ ), ni al peso de los pollos en el día 13 de vida ( $r_{108}=0.17$ ,  $P=0.07$ ). Sin embargo si está correlacionado significativamente con el tamaño de los pollos, medido como longitud del tarso ( $r_{109}=0.19$ ,  $P=0.05$ ). En el "hábitat óptimo", estas correlaciones no se observan (éxito reproductivo:  $r_{53}=-0.21$ ,  $P=0.13$ ; Exito de nidada:  $r_{53}=-0.26$ ,  $P=0.06$ ; Peso de los pollos:  $r_{51}=0.19$ ,  $P=0.17$ ; Tarso de los pollos:  $r_{50}=0.25$ ,  $P=0.07$ ). Por otro lado, el peso de la hembra durante la incubación muestra una correlación positiva con el número de pollos criados en el

**TABLA 1.6.** Peso de la hembra (media $\pm$ DS, g), temperatura media ( $^{\circ}$ C) y precipitación media (mm) durante la incubación en los nidos no desertados y los desertados del "hábitat marginal". Tamaño de muestra entre paréntesis.

	No desertados	Desertados	t	P
Peso de la hembra	14.10 $\pm$ 0.86 (88)	13.70 $\pm$ 0.73 (41)	2.58	0.011
Temperatura media	12.46 $\pm$ 1.20 (120)	6.74 $\pm$ 1.54 (51)	26.02	<0.001
Precipitación media	1.25 $\pm$ 1.82 (120)	9.16 $\pm$ 2.72 (51)	22.24	<0.001



**FIGURA 1.3.** Relación entre el éxito de eclosión (% transformación del arcoseno) y el peso (g) de las hembras durante la incubación en las parejas del "hábitat marginal". La ecuación de la recta de regresión es  $\text{Exito de eclosión} = 0.26 + 0.08 x$ ,  $F_{1,86} = 5.54$ ,  $P = 0.02$ ,  $r = 0.25$ .



**FIGURA 1.4.** Relación entre el éxito reproductivo (% , transformación del arcoseno) y el peso (g) de las hembras durante la incubación en las parejas del "hábitat marginal". La ecuación de la recta de regresión es  $\text{Exito reproductivo} = -1.56 + 0.17 x$ ,  $F_{1,122} = 6.05$ ,  $P = 0.015$ ,  $r = 0.22$ .

"hábitat marginal" (Regresión isotónica:  $\bar{E}_6^2=0.11$ ,  $P=0.004$ ), pero no en el "hábitat óptimo" ( $\bar{E}_6^2=0.01$ ,  $P=0.59$ ).

El peso de los pollos a los 13 días decrece significativamente con la fecha de puesta y aumenta significativamente con la temperatura media durante la fase de cría en el "hábitat marginal" (Tabla 1.7) cuando controlamos el efecto del número de pollos presentes después de la eclosión, la precipitación media durante la cría y el peso de hembra y macho cuando los pollos tenían 13 días en un análisis de correlación parcial (Tabla 1.7). El tarso de los pollos a los 13 días decrece significativamente con la precipitación media durante la fase de cría en el "hábitat marginal" (Tabla 1.7) cuando controlamos el efecto del número de pollos presentes después de la eclosión, la temperatura media durante la fase de cría y el peso de la hembra y el macho cuando los pollos tenían 13 días de vida en un análisis de correlación parcial (Tabla 1.7).

En el "hábitat óptimo", sólo se observó una correlación positiva entre el peso de los pollos en el día 13 de vida y el peso del macho (Tabla 1.7), al realizar los mismos análisis de correlación parcial.

### Resumen de resultados

Como resumen de los resultados podemos decir que:

- En el "hábitat marginal" la fecha de puesta es más tardía y el tamaño de puesta menor que en el "hábitat óptimo".

-El peso de las hembras en los distintos períodos del ciclo reproductor es mayor en el "hábitat marginal" que en el "hábitat óptimo". La biometría de los adultos no difiere entre hábitats.

**TABLA 1.7.** Análisis de correlación parcial de los factores que pueden influir en el peso (g) y tarso (mm) medio de los pollos a los 13 días de vida en los dos hábitats en estudio.

"Hábitat marginal"	Peso-pollos (n=22)		Tarso-pollos (n=22)	
	r	P	r	P
Fecha de eclosión	-0.61	<0.01	-0.17	N.S
Pollos eclosionados	-0.24	N.S.	0.20	N.S.
Temperatura media durante la fase de cría	0.52	<0.01	0.36	N.S.
Precipitación media durante la fase de cría	-0.07	N.S.	-0.52	<0.01
Peso de la hembra en la fase con pollos grandes	-0.12	N.S.	0.00	N.S.
Peso del macho en la fase con pollos grandes	0.13	N.S.	-0.24	N.S.
"Hábitat óptimo"	Peso-pollos (n=32)		Tarso-pollos (n=32)	
	r	P	r	P
Fecha de eclosión	-0.04	N.S.	0.01	N.S
Pollos eclosionados	-0.11	N.S.	-0.27	N.S.
Temperatura media durante la fase de cría	0.17	N.S	-0.02	N.S.
Precipitación media durante la fase de cría	0.01	N.S.	0.17	N.S.
Peso de la hembra en la fase con pollos grandes	0.32	N.S.	0.04	N.S.
Peso del macho en la fase con pollos grandes	0.36	<0.05	0.24	N.S.

- En el "hábitat marginal" el peso de la hembra durante la incubación aumenta con el tamaño de puesta. Este efecto no se observa en el "hábitat óptimo".

- En el "hábitat marginal" el peso de la hembra durante la incubación es menor y las condiciones metereológicas durante el período son peores en las parejas que desertan el nido.

- La duración del período de la incubación es mayor en el "hábitat marginal" y disminuye con el peso de la hembra durante la incubación.

- El éxito de eclosión es menor en el "hábitat marginal" y disminuye con el peso de la hembra durante la incubación.

- El éxito durante la reproducción, medido como éxito reproductivo, peso y tarso de los pollos en el día 13 de vida, es menor en el "hábitat marginal" que en el "hábitat óptimo".

- El peso y tarso de los pollos en el día 13 de vida se correlaciona negativamente con las condiciones metereológicas durante el período de cría de los pollos en el "hábitat marginal". Este efecto no se observa en el "hábitat óptimo".

## DISCUSION

Se observaron diferencias entre los parámetros reproductivos de las dos poblaciones de Papamoscas cerrojillo. En otras poblaciones se han observado diferencias no muy marcadas en el tamaño medio de puesta entre poblaciones que se reproducen en bosques de coníferas y bosques caducifolios (Berndt y Winkel 1967, Källander 1975, Lundberg et al. 1981, Alatalo et al. 1985, Källander et al. 1987, Järvinen 1989, Lundberg y Alatalo 1992).

En nuestra área de estudio estas diferencias permanecen después de tener en cuenta la fecha de puesta, posiblemente debido al efecto de la altitud (Zang 1980, Järvinen 1989). En poblaciones marginales con condiciones ambientales extremas, donde las restricciones energéticas en el éxito de la reproducción han de ser importantes, se han registrado efectos de la meteorología en el éxito reproductivo (Järvinen 1983, Järvinen y Väisänen 1983, 1984). En este estudio, el éxito reproductivo difiere significativamente entre los dos hábitats en estudio. Los pollos a la edad de 13 días eran significativamente más pequeños y ligeros en el "hábitat marginal" que en el "hábitat óptimo". La longitud del tarso y el peso de los pollos al finalizar la estancia en el nido, son una buena predicción de la supervivencia de los jóvenes fuera del nido en el Papamoscas cerrojillo (Lundberg y Alatalo 1992) y en otras especies (Perrins 1965, Nur 1984, Tinbergen 1987, Tinbergen y Boerlijst 1990, Magrath 1991), reforzando el efecto de la diferencia en el tipo de hábitat sobre el éxito de la reproducción.

Se ha supuesto que el peso corporal es una función de la condición física, y que las aves con más peso acumulan más reservas de nutrientes que las aves más ligeras (von Haartman 1958, Silverin 1981, Askenmo 1982). La abundancia de insectos es normalmente mayor en el bosque caducifolio que en el de coníferas durante la fase más temprana de la reproducción (Lundberg et al. 1981), a esto hay que sumarle el efecto de la altitud en la abundancia de insectos, lo que puede explicar la diferencia entre hábitats en el peso de las hembras durante los distintos períodos de la reproducción. El mayor peso de las hembras durante el

período de la puesta y el tamaño de puesta más grande en el "hábitat óptimo", junto a la relación entre el peso de la hembra durante la incubación y el tamaño de puesta (Askenmo 1982) en el "hábitat marginal", nos indica que el tamaño de puesta está limitado por la cantidad de alimento en el "hábitat marginal" (como revisión, ver Klomp 1970, Murphy y Haukioja 1986, Martin 1987) o que las hembras ajustan el tamaño de puesta a sus capacidades para sacar adelante los pollos (Lack 1947, 1954, Slagsvold y Lifjeld 1988, Simons y Martin 1990). El efecto del alimento sobre el tamaño de puesta normalmente se hace más aparente en condiciones de una presumiblemente baja disponibilidad de alimento (Arcese y Smith 1988). En el Papamoscas cerrojillo, las cebas del macho durante la incubación mejoran el estado nutricional de la hembra (von Haartman 1958, Lifjeld y Slagsvold 1986, Smith et al. 1989). Las hembras que tienen un alto peso durante el período de la incubación no producen pollos con un peso mayor como en el estudio de Lifjeld y Slagsvold (1986), pero si producen pollos más grandes y un número de pollos mayor (ver para resultados similares: Drent y Daan 1980, Newton y Maquiss 1984). Esta última relación es una mera consecuencia de la asociación entre el tener un peso alto durante la incubación y los tamaños de puesta más altos, y apoya la idea de que la condición de las hembras determina el tamaño de puesta, ajustando éste al número de pollos que son capaces de criar y sacar adelante (Lack 1947, Slagsvold y Lifjeld 1988, Simons y Martin 1990).

Con climatologías favorables o en hábitats con una alta disponibilidad de alimento, la incubación probablemente

representa un coste energético modesto (Walsberg 1983). Sin embargo, en hábitats con condiciones climatológicas adversas o con una baja disponibilidad de alimento las hembras pueden reducir la presencia en el nido durante la incubación (Sibly y McCleery 1985, Jones 1987a, Moreno 1989), prolongando así el período de incubación. La duración del período de incubación estaba negativamente correlacionado con el peso de la hembra en el "hábitat marginal" (Lijfeld y Slagsvold 1986). Una reducción en el período de incubación representa una reducción en la probabilidad de predación de los huevos (Ricklefs 1969, Martin 1987, Moreno y Carlson 1989, Weathers y Sullivan 1989). El éxito de eclosión estaba positivamente correlacionado con el peso de la hembra durante la incubación en el "hábitat marginal". La tasa de enfriamiento de los huevos de una puesta aumenta con el tiempo que está fuera del nido la hembra durante la incubación (Caldwell y Cornwell 1975, Afton 1979). Las aves que estén en malas condiciones, deberán dejar el nido más a menudo para la búsqueda de alimento, dando lugar a una mayor variación en la temperatura de los huevos, lo cual puede afectar al éxito de eclosión (Aldrich y Raveling 1983, Morton y Pereyra 1985, Sibly y McCleery 1985, Jones 1987a).

El peso medio de los pollos a los 13 días de vida en el "hábitat marginal" aumenta con la temperatura media diaria durante el período de cría. Durante períodos fríos, los adultos no deben de ser capaces de alimentar a sus pollos, probablemente porque ellos han de gastar más tiempo en buscar alimento para su propia supervivencia. Por otro lado, la precipitación media diaria durante el período de cría en el "hábitat marginal" afecta

negativamente a la longitud media del tarso de los pollos a los 13 días de vida, probablemente porque la precipitación debe reducir sensiblemente la cantidad de insectos disponibles (Valanne et al. 1968, Järvinen 1980). El peso y la longitud del tarso son unos buenos índices predictores de la supervivencia de los jóvenes fuera del nido en el Papamoscas cerrojillo (Lundberg y Alatalo 1992), reforzando el efecto de las restricciones energéticas sobre el éxito reproductivo en el "hábitat marginal". En el "hábitat óptimo" no encontramos ninguna restricción al éxito reproductivo. Suponiendo una mortalidad del 50%-60% para los pollos, en el "hábitat marginal" la producción de jóvenes ( $1.90 \pm 2.05$ ) es insuficiente para mantener una población estable sin una inmigración constante (ver Järvinen 1980).

En condiciones desfavorables o hábitats con una baja disponibilidad de alimento, las restricciones energéticas durante la reproducción causan una reducción en el peso de las hembras que da, como consecuencia, una reducción del tamaño de puesta y del éxito reproductor. Los resultados del presente capítulo apoyan la idea de que los factores ambientales tienen una fuerte influencia en el éxito reproductivo y en la productividad de poblaciones en áreas marginales, y deben influir en la distribución de las poblaciones reproductoras.

## Capítulo 2

# RELACION ENTRE EL GASTO ENERGETICO DURANTE LA INCUBACION Y EL TAMAÑO DE PUSTA.

## INTRODUCCION

La incubación de las aves, proceso por el cual aplican energía térmica a sus huevos, ha sido tema de estudio en muchas investigaciones. Los primeros trabajos estudiaron las condiciones para un desarrollo embrionario adecuado, el desarrollo temporal de la incubación o la temperatura de los huevos durante la incubación (Huggins 1941, Kendeigh 1952, Baerends 1959, Skutch 1962). Posteriormente se profundizó sobre los mecanismos fisiológicos desarrollados por el adulto y los huevos durante la incubación (Drent 1972, 1975). Debido al desacuerdo entre Kendeigh (1963) y King (1973) sobre si la incubación aumenta el gasto metabólico de las aves, es en este aspecto en el que se han centrado durante las dos últimas décadas las investigaciones sobre la energética de la incubación.

Kendeigh (1963) propuso que el calor perdido por los huevos en un período de receso durante la incubación, ha de ser compensado con una producción extra de calor por los adultos. Aplicando esto a paseriformes, predijo que el gasto energético de un adulto mientras se encontraba en el nido se elevaría un 30-40% por encima de la tasa metabólica basal (BMR, tasa metabólica del ave en descanso) (Kendeigh 1963, El-Wailly 1966, Ricklefs 1974).

King y sus discípulos (por ejemplo, Walsberg y King 1978, Walsberg 1983) argumentaron que el gasto energético diario (DEE) de un ave durante la incubación es relativamente bajo en relación con otras fases de la reproducción. Esta idea ha influido profundamente en los planteamientos de la teoría de historia

natural en aves, en la que las consecuencias del esfuerzo reproductor de los adultos, durante las fases de ceba de los pollos, ha sido el punto central (Stearns 1976, Murphy y Haukioja 1986, Weathers y Sullivan 1989, Pettifor 1993). La incubación ha sido considerada como un período benigno para los adultos en el que se reducía la demanda energética propia por disminuir la actividad, y en la que se reducían las demandas termorreguladoras por el aislamiento ofrecido por el nido que suele estar construido en lugares con microclimas favorables (O'Connor 1978, Walsberg y King 1978).

El tamaño de puesta en muchas aves está influenciado por factores como la edad, cantidad de alimento, tamaño de territorio, densidad poblacional y fecha de puesta, entre otros (ver como revisión Klomp 1970). Las fases de puesta de los huevos y crianza de los pollos han sido sugeridas como sensibles a límites nutricionales y energéticos (ver como revisión Drent y Daan 1980). La incubación es una fase más que debe tener consecuencias en los requerimientos energéticos durante la reproducción del adulto que la realiza.

Evidencias de la relación entre el tamaño de puesta y el gasto energético durante la incubación han sido expuestos en distintos estudios experimentales en el laboratorio y en el campo. Estudios de intercambio gaseoso en ambientes seminaturales controlados, han demostrado que el gasto metabólico aumenta con el tamaño de puesta (Biebach 1979, 1981, 1984, Haftorn y Reinertsen 1985, Weathers 1985).

Este aumento en el gasto metabólico asociado al tamaño de puesta, significa un aumento en la toma de alimento, como ha sido

demostrado en cautividad con *Lonchura striata* (Coleman y Whittall 1988). En estudios realizados en el campo, con especies de incubación uniparental (Williams 1991), este aumento del gasto implica una mayor contribución de comida por el otro miembro de la pareja (Blagosklonov 1977) o una reducción en su dedicación durante la incubación. La reducción en la dedicación durante la incubación, es decir la disminución del tiempo dedicado a incubar los huevos, debe afectar al éxito de eclosión y/o la duración del período de incubación (Drent 1975, Webb 1987). La reducción del éxito de eclosión ha sido observado en un experimento en condiciones naturales con *Ficedula albicollis* (Moreno et al. 1991). También se ha demostrado una relación positiva entre la duración de la incubación y el tamaño de puesta, de forma experimental en condiciones naturales con *Troglodytes aedon* (Baltz y Thompson 1988), *Parus caeruleus* (Smith 1989) y *Ficedula hypoleuca* (Moreno y Carlson 1989). En algunas situaciones, un incremento en el gasto energético por la incubación de puestas grandes puede ser realizado por la reducción de las reservas de la hembra (Moreno y Carlson 1989), con unas consecuencias negativas para el desarrollo de los pollos (Lifjeld y Slagsvold 1986).

La cuestión crítica del coste energético de la incubación es su posible papel en la determinación del tamaño de puesta. ¿Qué le ocurrirá a una hembra si "decide" poner un huevo más o menos? ¿Podría el gasto energético durante la incubación cambiar con el número de huevos puestos y afectar al éxito reproductor y/o a la posterior supervivencia de la hembra (Moreno et al. 1991)? Si la diferencia, en términos de gasto energético, entre

el coste de la incubación de puestas grandes y pequeñas fuera significativo, sería susceptible a la acción de la selección natural y sería un componente más en la evolución de la historia natural de las aves nidícolas. El tamaño de puesta podría estar determinado y ajustado por la selección natural, gracias a la interacción entre la capacidad de incubar de los progenitores y su posterior capacidad de alimentar a los pollos hasta alcanzar su emancipación (Lack 1947, 1954).

La mayoría de los experimentos enunciados anteriormente se han realizado con manipulaciones relativamente drásticas, así por ejemplo, Blagosklonov (1977) añade o quita 4 huevos, Smith (1989) añade o quita un tercio de cada puesta (puesta mínima de 9 huevos), Moreno y Carlson (1989) y Moreno *et al.* (1991) añaden o quitan 2 huevos. Estas manipulaciones no reflejan las distintas opciones que tiene una hembra a la hora de poner un determinado tamaño de puesta, ya que sus opciones reales pueden ser entre poner un huevo más o menos.

Durante la primavera de 1991 se realizó un estudio sobre la incubación en una población de Papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) por medio de un experimento que conlleva una manipulación biológicamente realista: añadir o quitar un huevo a parejas que ya tienen definido un tamaño de puesta, para poder observar el efecto que tendría para esa misma pareja el haber optado por un tamaño de puesta mayor o menor. El efecto del tamaño de puesta en el gasto energético de hembras incubando, fue medido usando la técnica del agua doblemente marcada ( $D_2^{18}O$ ). También se observó el efecto del tamaño de puesta en los cambios en el peso corporal de la hembra durante la incubación.

**MATERIAL Y METODOS****Area de estudio**

El estudio se realizó en un bosque de montaña de Pino silvestre (*Pinus sylvestris*) a 1900 metros de altitud, situado en la ladera norte de Siete Picos (Segovia, 40° 48' N; 4° 01' W). El área de estudio es una ladera empinada cercana al borde del límite de los árboles, donde la nieve puede permanecer hasta el mes de Mayo (más detalles, ver Metodología general). Las 250 cajas nido fueron revisadas en la primavera de 1991 para encontrar las que estaban ocupadas por *Ficedula hypoleuca* (41 nidos en total). Los huevos de cada puesta fueron medidos (longitud mayor y diámetro) con un calibre de precisión de 0.1 mm, y el volumen fue calculado con la fórmula dada por Ojanen et al. (1978) (ver capítulo Metodología general).

**Diseño experimental**

El experimento se realizó manipulando 20 nidos con puestas de 5 huevos y 12 nidos con puestas de 6 huevos. Puestas del mismo tamaño (5 o 6 huevos) y que eran completadas en el mismo o siguiente día fueron manipuladas entre el día primero a tercero posterior a la puesta del último huevo. Debido al pequeño número de puestas del mismo tamaño que eran completadas en el mismo día se realizaron las manipulaciones por parejas de nidos.

En algunas parejas, dos huevos elegidos al azar eran transportados desde este nido (pertenecerá al grupo **Reducido**) hasta otro nido (pertenecerá al grupo **Aumentado**). En el segundo nido era elegido al azar 1 huevo que se llevaba al primer nido.

Esta manipulación modifica el tamaño de puesta, el primer nido queda reducido en un huevo, de aquí el nombre de Reducido, y el segundo aumentado en un huevo, pertenece al grupo Aumentado. Los nidos pertenecientes al grupo Control son aquellos en los que por parejas de nidos elegimos un huevo en cada uno y se lo transferimos al otro, de tal forma que permanecen con el mismo tamaño de puesta. Estos nidos Control lo son para el posible efecto de la manipulación, permitiendo un estricto análisis del efecto del número de huevos.

Para un tamaño de puesta (5 o 6 huevos), los dos tipos de parejas de nidos manipulados se fueron alternando de forma que para una manipulación control hubiera dos de reducido-aumentado. Esto fue hecho para asegurarnos el mismo número de nidos para los tres grupos experimentales. La fecha de puesta no difiere significativamente entre los tres grupos ( $F_{2,15}=0.34$ ,  $P=0.72$ ).

Este modelo de manipulación fue realizado para paliar el hecho que los huevos dentro de una misma puesta no son todos iguales, es decir, algunos llevan mas tiempo de incubación que otros, antes de la manipulación (Smith 1989). Los huevos se transportaron entre nidos, en el menor tiempo posible.

Las hembras tras su captura, fueron pesadas durante la incubación con un dinamómetro Pesola (precisión 0.1 g) en el segundo o tercer día después de haber completado la puesta y después en el día 12 durante la incubación (día 1 es el día en el cual el último huevo fue puesto).

La técnica del agua doblemente marcada (DLW) (Lifson y McClintock 1966, Nagy 1980, Tatner y Bryant 1989) fue utilizada para determinar la producción de  $CO_2$  y así el gasto metabólico de

las hembras durante la incubación (ver capítulo Metodología general). En el día décimo desde el inicio de la incubación (día medio de eclosión  $14.72 \pm 1.27$ , rango= 12-18 días, n=18), las hembras fueron capturadas durante el día en la caja nido y se las inyectó intraperitonealmente 0.10 ml de una mezcla de 12.02 g de 90 AP  $H_2^{18}O$  y 5.71 g de 99 AP  $D_2O$ . Aunque la producción de calor por parte del embrión debe de ser importante en esta fase de la incubación, nuestra intención fue comparar la tasa metabólica diaria y no el gasto energético específico de la aplicación de calor sobre los huevos. El tiempo requerido para el equilibrio de los isótopos en el agua corporal de la hembra (1 hora) transcurrió encerrada en su propia caja nido. Posteriormente, una muestra de sangre se tomó de la vena braquial y se almacenó en un capilar que fue cerrado y sellado con fuego. La hembra fue liberada en el interior del nido. Después de un día ( $24.08 \pm 0.38$  horas, n=18), las hembras fueron recapturadas en su caja nido y se extrajo una segunda muestra de sangre. Las hembras fueron pesadas en ambas ocasiones. Se tomaron también muestras de sangre en individuos no inyectados para determinar el valor base de la concentración de isótopos en la población. Las muestras de sangre fueron analizadas para obtener la concentración de  $^{18}O$  y D en el Centro de Investigaciones Isotópicas de la Universidad de Groningen (Holanda). El volumen de agua corporal fue deducido a partir del espacio de dilución del  $^{18}O$  (Schoeller *et al.* 1980). Debido a la incertidumbre sobre la exacta cantidad de agua inyectada, un volumen medio de agua corporal de un 68% del peso fue utilizado en vez de los valores individuales. La producción de  $CO_2$  fue convertida en gasto energético asumiendo un cociente

respiratorio (RQ) de 0.8 y una equivalencia energética de 20 kJ por litro de oxígeno consumido.

Cada día, un mismo número de hembras de los distintos grupos experimentales, fueron inyectados. Sólo una hembra desertó la puesta debido a la manipulación, mientras que dos hembras no pudieron ser capturadas debido a su recelo a caer en las trampas instaladas en sus cajas nido. Debido a estos problemas, se obtuvieron cinco grupos experimentales en una muestra de 18 hembras recapturadas (no se pudo capturar ningún nido control con una puesta de 6 huevos). El éxito de eclosión y la longitud de incubación no fueron analizados, ya que la incubación debe de haber sido afectada por el tiempo de equilibrio pasado por la hembra en el nido (en siete casos, más de un huevo con un embrión bien desarrollado no eclosionó).

Para cada variable (peso o condición al inicio y final de la incubación de la hembra, cambio de peso de la hembra y gasto energético diario) se analizó el efecto del tratamiento experimental (reducido, control y aumentado) juntamente y separadamente teniendo en cuenta el tamaño de puesta original (5 o 6 huevos). También analizamos el efecto del tamaño de puesta experimental (4,5,6 y 7 huevos) para toda la muestra.

## RESULTADOS

No existe un efecto significativo del tratamiento experimental en el peso inicial durante la incubación de la hembra (Tabla 2.1). Como el peso final y el cambio de peso puede depender del peso inicial, se realizó un ANCOVA con el grupo experimental como

TABLA 2.1. Peso inicial (media±DS, g) de las hembras durante la incubación con respecto al tratamiento experimental (ANOVA). Peso final y cambio de peso durante la incubación en relación al tratamiento experimental con respecto al peso inicial como covariable (ANCOVA). Tamaño de muestra entre paréntesis.

	Reducido	Control	Aumentado	ANOVA
Peso inicial	14.09±0.80 (9)	14.79±0.97 (10)	14.49±0.73 (9)	F <sub>2,24</sub> =1.64 n.s.
				ANCOVA
Peso final	13.97±0.74 (9)	14.98±0.92 (8)	14.24±0.32 (10)	Factor F <sub>2,18</sub> =2.38 N.S. Covariable F <sub>1,18</sub> =11.82 P=0.003
Cambio de peso	-0.19±0.41 (8)	0.26±0.83 (8)	-0.13±0.77 (8)	Factor F <sub>2,18</sub> =2.97 N.S. Covariable F <sub>1,18</sub> =10.98 P=0.004

factor y el peso inicial como covariable. No había un efecto significativo del tratamiento en el peso final ni en el cambio de peso durante la incubación cuando se controla el efecto del peso inicial (Tabla 2.1). No había diferencia en el resultado cuando la condición, como residuo de la regresión del peso sobre el tarso, era sustituida por el peso. No había diferencia significativa en el volumen de los huevos entre los grupos experimentales (ANOVA del volumen medio de cada puesta:  $F_{2,27}=0.90$ ,  $P=0.42$ ).

Las hembras de Papamoscas cerrojillo tenían un porcentaje de agua durante la incubación de  $68.0 \pm 3.4$  % del peso corporal ( $n= 16$ ), y un flujo medio de agua de  $9.88 \pm 1.86$  ml  $d^{-1}$ , una producción media de  $CO_2$  de  $7.20 \pm 0.76$  ml  $g^{-1} h^{-1}$  y un gasto energético diario (DEE) de  $59.83 \pm 5.59$  kJ  $d^{-1}$  (Tabla 2.2). Si utilizamos el valor medio de la tasa metabólica basal (BMR) de  $2.94 \pm 0.36$  ml de  $O_2$   $g^{-1} h^{-1}$  (ver capítulo Metodología general), la tasa metabólica diaria de las hembras durante la incubación constituye como media  $3.02 \pm 0.30$  x BMR.

La tasa metabólica diaria difiere significativamente entre los distintos tratamientos cuando se controla el efecto del tamaño de puesta experimental (ANCOVA, Tabla 2.3), con un significativamente menor valor en el grupo reducido que en el grupo aumentado (Tukey test). Existe una relación positiva significativa no lineal entre el tamaño de puesta y la tasa metabólica diaria (DEE) para toda la muestra (Figura 2.1), mientras que el modelo lineal fue estadísticamente no significativo ( $r=0.46$ ,  $F_{1,17}=4.28$ ,  $P=0.06$ ). Las hembras que han realizado puestas de distinto tamaño son probablemente diferentes

**TABLA 2.2.** Producción de CO<sub>2</sub>, gasto energético diario (DEE), peso medio de hembras de Papamoscas cerrojillo incubando el día décimo, en relación al tamaño de puesta original y experimental.

Nido	Tamaño de puesta	Tratamiento experimental	Producción-CO <sub>2</sub> (ml g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	DEE (kJ d <sup>-1</sup> )	Peso (g)
38	5	Reducido	6.68	51.54	13.3
74	5	Reducido	7.04	54.32	13.3
191	5	Reducido	5.86	49.93	14.7
23	6	Reducido	6.68	53.00	13.7
40	6	Reducido	7.49	61.60	14.2
110	6	Reducido	7.88	63.74	13.9
v55	6	Reducido	6.13	56.71	15.9
14	5	Control	7.60	65.70	14.9
29	5	Control	6.87	58.56	14.7
31	5	Control	7.95	62.55	13.6
4	5	Aumentado	7.62	61.53	13.9
43	5	Aumentado	8.63	70.62	14.1
58	5	Aumentado	7.51	64.49	14.8
21	6	Aumentado	7.19	59.46	14.2
24	6	Aumentado	7.35	60.50	14.2
65	6	Aumentado	7.72	61.28	13.7
86	6	Aumentado	6.25	54.76	15.1
v55	6	Aumentado	7.57	66.70	15.2

**TABLA 2.3.** Gasto energético diario (DEE, media±DS) de hembras durante el día décimo de la incubación con respecto al tratamiento experimental para toda la muestra y para las hembras con puestas originales de 5 y 6 huevos separadamente.

	Reducidas	Control	Aumentadas	ANCOVA
DEE	55.24±5.29	62.27±3.58	62.42±4.83	Factor
(kJ/d)	(7)	(3)	(8)	$F_{2,14}=4.25$ $P=0.036$
				Covariable
				$F_{1,14}=0.003$ $P=0.96$
Puestas de 5 huevos				
	4	5	6	ANOVA
DEE	51.93±2.22	62.27±3.58	65.55±4.64	$F_{2,6}=11.59$ $P=0.009$
(kJ/d)	(3)	(3)	(3)	
Puestas de 6 huevos				
	5	6	7	ANOVA
DEE	57.72±5.78	-----	60.54±4.27	$F_{1,7}=0.71$ $P=0.44$
(kJ/d)	(4)		(5)	

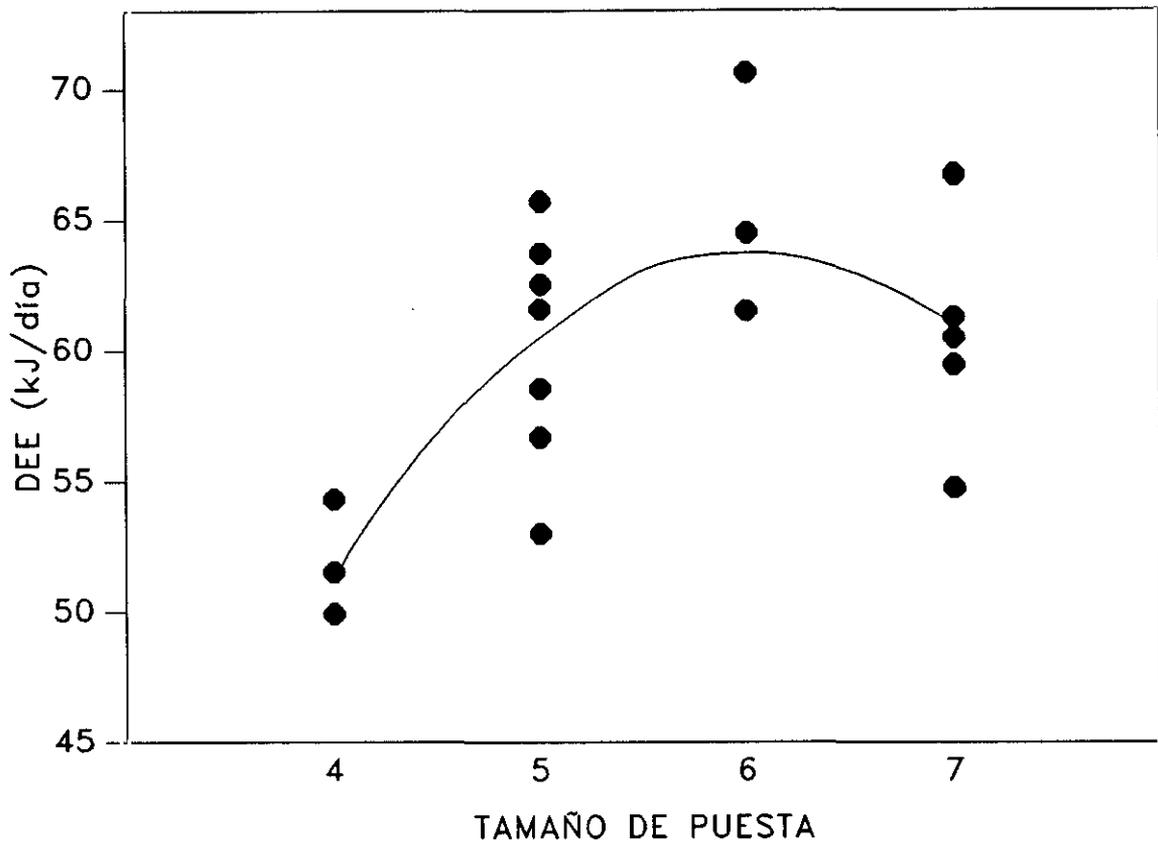
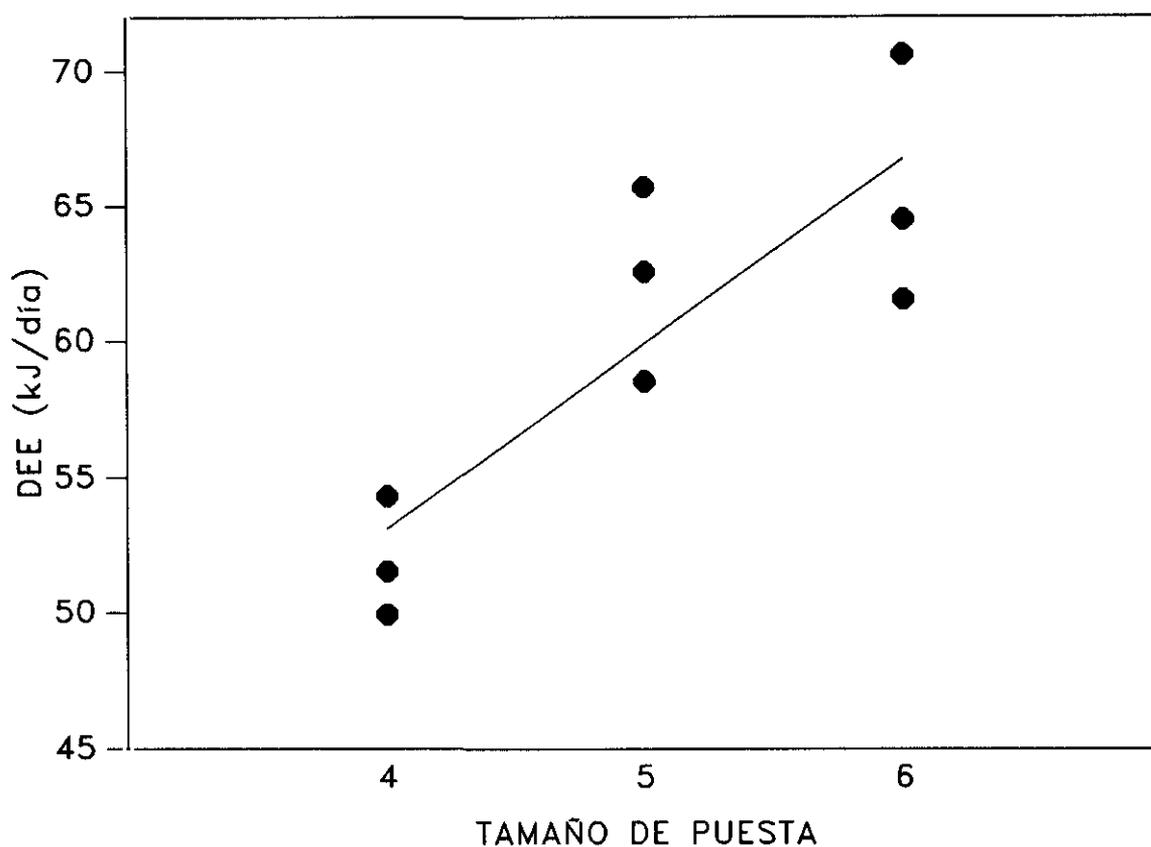


Figura 2.1. Gasto energético diario (DEE) de las hembras durante la incubación como una función del tamaño de puesta:  $y = -44.99 + 36.00x - 2.98x^2$ ,  $r = 0.68$ ,  $F_{2,15} = 6.66$ ,  $P = 0.008$  (test de significación de los coeficientes: constante,  $t = 1.31$ ,  $P = 0.21$ ;  $x$ ,  $t = 2.88$ ,  $P = 0.012$ ;  $x^2$ ,  $t = 2.69$ ,  $P = 0.017$ ). Toda la muestra se incluye en el análisis.



**Figura 2.2.** Gasto energético diario (DEE) de las hembras durante la incubación como una función del tamaño de puesta:  $y=25.87+6.81x$ ,  $r=0.85$ ,  $F_{1,8}=18.83$ ,  $P=0.003$ . Todas las hembras incluidas tenían una puesta original de 5 huevos, puestas de 4 huevos son las puestas del grupo reducido y las puestas de 6 huevos son las puestas del grupo aumentado.

con respecto a la edad, experiencia o calidad parental (Gustafsson y Sutherland 1988, Järvinen 1991, Pettifor 1993). Si analizamos las hembras que tenían el mismo tamaño de puesta original (5 o 6 huevos) separadamente, se obtuvo una diferencia significativa entre los distintos grupos experimentales para las hembras de puesta original de 5 huevos pero no para las de 6 huevos (Table 2.3). Existe un efecto significativamente positivo del tamaño de puesta sobre el gasto energético diario (DEE) para las hembras que habían realizado originalmente una puesta de 5 huevos (Figura 2.2).

## DISCUSION

El resultado obtenido confirma el obtenido en un estudio previo del gasto durante la incubación en el Papamoscas collarino (*Ficedula albicollis*) en Suecia (Moreno et al. 1991), principalmente que el tamaño de puesta tiene un efecto significativamente positivo sobre el gasto energético diario (DEE) de la hembra durante la incubación. Este efecto es no lineal, mostrando un aumento desde 4 a 6 huevos y un descenso para los tamaños de puesta mayores (7 huevos). Como quiera que las hembras que ponen 5 o 6 son probablemente diferentes, el conjunto de ellas en el análisis puede dar un resultado confuso.

Para las hembras que han realizado una puesta de 5 huevos poner un huevo más podría incrementar el gasto energético diario (DEE) de la incubación, mientras que poner uno menos podría resultar un correspondiente descenso del DEE. Para estas hembras, la puesta que incuban durante el experimento (no la puesta

original) explica un 72.25% de la variación del gasto energético diario (DEE). Sin embargo, para las hembras que habían realizado el mayor tamaño de puesta (puestas de 7 huevos no se ha registrado en esta población durante el período 1989-1994) no se observó este efecto, alcanzándose una meseta observada en la regresión obtenida con toda la muestra. Las hembras que ponen 6 huevos son las que inician antes la reproducción. Ellas deben ser más viejas y más experimentadas o ser las hembras con mejor calidad. Estas hembras son capaces de un gasto menor de energía mientras se alimentan, tener nidos mejor aislados o estar emparejadas con mejores machos (Lifjeld y Slagsvold 1986). Las hembras no incrementan el gasto energético diario (DEE) durante la incubación por encima de cierto umbral, lo que conlleva un éxito de eclosión menor por incubar menos intensamente. Tamaños de puestas mayores de 6 huevos son frecuentes en otras poblaciones de Papamoscas cerrojillo (Lundberg y Alatalo 1992), por lo que la ausencia de un aumento del DEE para las puestas de 7 huevos no se puede atribuir a la incapacidad de las hembras para cubrir con su placa incubadora puestas con más de 6 huevos.

El resultado también apoya la idea de que la incubación representa un gasto de tres veces el gasto metabólico basal para las aves nidícolas paseriformes (Westerterp y Bryant 1984, Westerterp y Drent 1985, Moreno y Carlson 1989, Moreno et al. 1991, Williams 1991).

En contraste a otros estudios experimentales (Baltz y Thompson 1988, Coleman y Whittall 1988, Moreno y Carlson 1989, Smith 1989), no observamos un efecto significativo del tamaño de puesta sobre la condición de la hembra, aunque existe una

tendencia en la misma dirección. Sin embargo, estos estudios se realizaron con grandes manipulaciones del tamaño de puesta. Estudios respirométricos en condiciones de laboratorio han mostrado que incubar grandes tamaños de puesta requiere más energía (Biebach 1979, 1981, 1984, Haftorn y Reinertsen 1985, Weathers 1985), pero no debe reflejar el gasto energético diario en una situación natural. El primer estudio en situaciones naturales, que muestra un efecto del tamaño de puesta sobre la tasa metabólica en la naturaleza en libertad (FMR) (Moreno *et al.* 1991) estaba basado en un tamaño de muestra más pequeño que el presentado aquí y con una manipulación mayor (2 huevos añadidos o quitados del nido).

Nuestros datos indican que para las hembras que realizan una puesta de 5 huevos en esta población, incubar un huevo más les supone un aumento del 11% del gasto energético diario (DEE). Las hembras que realizan la puesta más grande (6 huevos) no responden al aumento experimental del tamaño de puesta con un aumento del gasto energético diario (DEE). Ellas deben de ser incapaces de exceder un umbral energético el cual podría suponer una reducción de reservas necesaria para el cuidado y cría de los pollos (Moreno 1989a), o afectar a su propia supervivencia o la realización de futuros intentos reproductivos. Es necesario un análisis más detallado de los cambios asociados con el tamaño de puesta en los distintos componentes del presupuesto energético, antes que podamos alcanzar un mejor conocimiento de las consecuencias energéticas de la incubación.

## **Capítulo 3**

# **EFECTO DEL ESTADO NUTRICIONAL DE LA HEMBRA SOBRE LA INCUBACION.**

## INTRODUCCION

La incubación puede ser estresante debido a que el tiempo dedicado a ella, reduce la disponibilidad de tiempo para la búsqueda y captura del alimento (Walsberg 1983, Murphy y Haukioja 1986). En muchas especies de aves en las cuales sólo la hembra incuba, el macho le proporciona alimento durante el período de la incubación (Lack 1968, Royama 1966, Krieg 1971, Kendeigh 1952, Ricklefs 1974, East 1981, Lyon y Montgomerie 1985, Lifjeld y Slagsvold 1986, Nilsson y Smith 1988). Se ha sugerido que la función de este comportamiento es la de suplementar a la hembra con energía o nutrientes esenciales, y así incrementar el tiempo de atención al nido y reducir los períodos fuera del mismo debido a la búsqueda de alimento (von Haartman 1958, Royama 1966, Krebs 1970, Lyon y Montgomerie 1985, Lifjeld y Slagsvold 1986, Nilsson y Smith 1988, Smith *et al.* 1989).

Esta hipótesis, denominada del estado nutricional de la hembra, se basa en dos argumentos. El primero, es la observación del efecto negativo sobre el tiempo dedicado a la incubación por parte de la hembra debido a una reducción en la asistencia del macho, causada por su eliminación (Lyon y Montgomerie 1985) o por su carácter polígamo (Lifjeld y Slagsvold 1986, Lifjeld *et al.* 1987). Ello reduce el éxito de eclosión y aumentando la duración del período de incubación. El segundo argumento se basa en la correlación negativa entre la tasa de cebas del macho con el tiempo pasado por la hembra fuera del nido (Lifjeld *et al.* 1987) y con la duración del período de la incubación (Nilsson y Smith 1988).

La eliminación del macho puede influir en el comportamiento de la hembra durante la incubación (Lyon y Montgomerie 1985, Nilsson y Smith 1988). El comportamiento del macho debe influir en el resultado debido, por ejemplo, a su efecto sobre la defensa del nido (Nilsson y Smith 1988). Por ello, para ver el efecto del alimento sobre el período de la incubación, sería bueno que el macho no fuera eliminado experimentalmente y continuara interviniendo con un comportamiento natural. Nilsson y Smith (1988) observaron en *Parus palustris*, una relación negativa entre la frecuencia con la que el macho ceba a la hembra en el nido durante la incubación y la duración del período de la incubación. En este tipo de estudios observacionales, no se controlan factores tales como la diferencia en la calidad del territorio entre las parejas. Para ello se ha de estudiar experimentalmente la influencia de la disponibilidad de alimento sobre la incubación. En un experimento (Nilsson y Smith 1988) con *Parus caeruleus*, se observó que el alimento aportado a la pareja reduce la duración del período de incubación y aumenta el éxito de eclosión. En otro experimento (Smith et al. 1989) con *Ficedula hypoleuca*, se observó que el alimento aportado a la pareja reducía el tiempo pasado fuera del nido por parte de la hembra.

Las aves que están en peor condición dejarán el nido más a menudo para la búsqueda de alimento, reduciendo el éxito de eclosión (Martin 1987, Webb 1987) y/o prolongando la duración del período de la incubación (Martin 1987, Arcese y Smith 1988, Moreno y Carlson 1989, Smith et al. 1989). El incremento del período de la incubación aumenta la probabilidad de predación de los huevos (Ricklefs 1969, Martin 1987, Moreno y Carlson 1989,

Weathers y Sullivan 1989), y puede reducir la supervivencia de los pollos debido a la relación negativa entre la fecha de eclosión y la probabilidad de supervivencia de los pollos (Perrins 1965, Arcese y Smith 1985, Nilsson y Smith 1988, Tinbergen y Boerlijst 1990, Nilsson 1993, Nilsson y Svensson 1993). La reducción del período de la incubación y el aumento del éxito de eclosión aumenta el "fitness" (éxito reproductivo) de los dos miembros de la pareja (Nilsson y Smith 1988).

En ambientes duros, las restricciones fisiológicas durante la incubación se manifiestan de forma más clara (Mertens 1987, Järvinen 1980, Järvinen 1990, ver capítulo 1). En una población de Papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), que se reproduce en un área marginal (ver capítulo 1), se ha observado que la duración del período de la incubación y el éxito de eclosión están afectados por el peso de la hembra durante la incubación (ver Tabla 1.6, capítulo 1). Para confirmar la relación entre estas variables, realizamos un experimento incrementando la disponibilidad de alimento para las parejas durante la incubación, esperando que la duración de la incubación disminuya y el éxito de eclosión aumente.

#### **MATERIAL Y METODOS**

El estudio se realizó en un bosque de montaña de Pino silvestre (*Pinus sylvestris*) a 1900 metros de altitud en la ladera norte de Siete Picos (Segovia, 40° 48' N, 4° 01' W). La climatología del área de estudio es dura (ver capítulo 5, Tabla 5.1) y la nieve puede permanecer hasta bien entrado el mes de Mayo.

El experimento se realizó durante la primavera de 1994. AL encontrar dos puestas con el mismo número de huevos y con la misma fecha de puesta ( $\pm 1$  día) eran asignadas aleatoriamente al grupo Control o al grupo Experimental. Se emparejaron 15 nidos, de los cuales uno del grupo experimental fue abandonado durante el período de ceba de los pollos, reduciendo así el tamaño de muestra en los análisis. Las hembras fueron capturadas durante la incubación, se las midió el tarso con un calibre (precisión 0.1 mm) y se las pesó con un dinamómetro (precisión 0.1 g) en el primer o segundo día después de iniciar la incubación y en el día décimo de la incubación. Comenzando en el día duodécimo de incubación, las cajas nido eran revisadas para obtener señales de eclosión. El período de incubación fue definido como el número de días entre la puesta del último huevo hasta el día con las primeras señales de eclosión (ver capítulo Metodología general). Los nidos eran visitados diariamente hasta que todos los huevos eclosionaban o se verificaba que alguno nunca eclosionaría. A la edad de 13 días los pollos junto a los adultos, eran pesados con un dinamómetro (precisión 0.1 g) y la longitud de sus tarsos era medido con un calibre (precisión 0.1 mm). Se observó el número de pollos que volaban del nido (volantones) y otras medidas parciales de éxito reproductivo, como el éxito de eclosión (% de huevos que eclosionan en una puesta) y el éxito de la nidada (% de pollos nacidos que salen del nido como volantones).

Los nidos del grupo experimental eran suplementados con alimento desde el día en el cual se completaba la puesta hasta el día en el que eclosionaban los huevos. El alimento consistía en gusanos de harina (*Tenebrio molitor*) vivos en un recipiente

de plástico situado en la parte frontal de la caja nido, bajo la entrada del nido. A las cajas nido del grupo control se les colocaba el mismo recipiente pero vacío. Cada día los recipientes de las cajas nido del grupo experimental se rellenaban con 10 g de gusanos. La comida media diaria consumida por nido experimental fue en promedio de  $9.7 \pm 0.6$  g, rango= 8-10, n=15, mientras que la comida total consumida por nido experimental fue en promedio de  $133.5 \pm 7.5$  g, rango= 120-150, n=15. Asumiendo que la eficacia de asimilación de los gusanos de harina es 0.65 (Kacelnik 1984), la comida diaria consumida de 9.7 g puede corresponder a una cantidad energética metabolizable de 53.3 kJ (contenido energético de los gusanos de harina=  $8.45 \text{ kJ g}^{-1}$ ; McCauley y Widdowson 1960). El gasto energético de las hembras de Papamoscas cerrojillo durante la incubación es de 59.8 kJ por día (ver capítulo 2). Asumiendo que el macho toma la mitad de los gusanos suplementados, el alimento supone un 44.6% de las necesidades energéticas de la hembra. Observaciones de las parejas experimentales nos permitió verificar que las hembras hacían uso de los comederos. Los machos cogían gusanos que después eran entregados a las hembras. Ningún otro pájaro que no fuera de la pareja de la caja nido fue observado comiendo del alimento suplementario.

## RESULTADOS

### Efecto sobre la duración de la incubación

La fecha de puesta y el tamaño de puesta no difiere significativamente entre los grupos experimentales (Tabla 3.1). La

duración del período de incubación difiere significativamente entre los grupos experimentales y es en promedio 0.6 días menor en el grupo experimental (Tabla 3.1).

El período de incubación disminuye significativamente con la fecha de puesta solamente en el grupo experimental (Figura 3.1), mientras que en el grupo control disminuye pero no de forma significativa ( $r_{14}=-0.09$ ,  $P=0.76$ ; Figura 3.1). Para ver el efecto de la suplementación del alimento y eliminar el efecto de la fecha de puesta, se realizó un ANCOVA con la fecha de puesta como covariable y el tratamiento experimental como factor. Se observó que el efecto del tratamiento experimental permanecía después de eliminar el efecto de la fecha de puesta (ANCOVA. Modelo:  $F_{2,29}=4.40$ ,  $P=0.022$ ; Covariable:  $F_{1,29}=4.31$ ,  $P=0.048$ ; Factor:  $F_{1,29}=4.49$ ,  $P=0.044$ ).

#### Condición de los adultos

Ni el peso de las hembras al inicio de la incubación, ni en el día décimo de la incubación era diferente estadísticamente entre los dos grupos experimentales (Tabla 3.1). La diferencia de peso en la hembra durante la incubación entre los dos grupos experimentales no difería (Tabla 3.1). La longitud del tarso de las hembras era significativamente diferente entre los dos grupos experimentales (Tabla 3.1). Como el peso en el día décimo o peso final puede depender del peso inicial y estar afectado por el tamaño de la hembra (medido como la longitud del tarso), se realizó un ANCOVA con el tratamiento experimental como factor y el peso inicial y longitud del tarso como covariables. No existe un efecto del tratamiento experimental sobre el peso de las

**TABLA 3.1.** Fecha de puesta (1=1 de Mayo), tamaño de puesta, duración del período de incubación (días), longitud del tarso (mm) de la hembra, peso (g) de la hembra al inicio y en el día décimo de la incubación y diferencia entre ambos pesos. Los datos se dan para los dos grupos experimentales. Tamaño de muestra entre paréntesis.

	Tratamiento experimental		t	P
	CONTROL	EXPERIMENTAL		
Fecha de puesta	32.20±1.15 (15)	32.53±1.30 (15)	0.74	0.46
Tamaño de puesta	4.80±0.41 (15)	4.80±0.41 (15)	0.00	1.00
Dur. de la incubación	14.33±0.72 (15)	13.73±0.70 (15)	2.30	0.03
Tarso de la hembra	17.39±0.72 (15)	17.91±0.49 (15)	2.32	0.03
Peso inicial	14.01±0.87 (15)	14.39±1.04 (15)	1.09	0.29
Peso final	14.12±0.67 (14)	14.67±0.82 (14)	1.94	0.06
Diferencia de peso	0.05±0.88 (14)	0.25±0.68 (14)	0.70	0.49

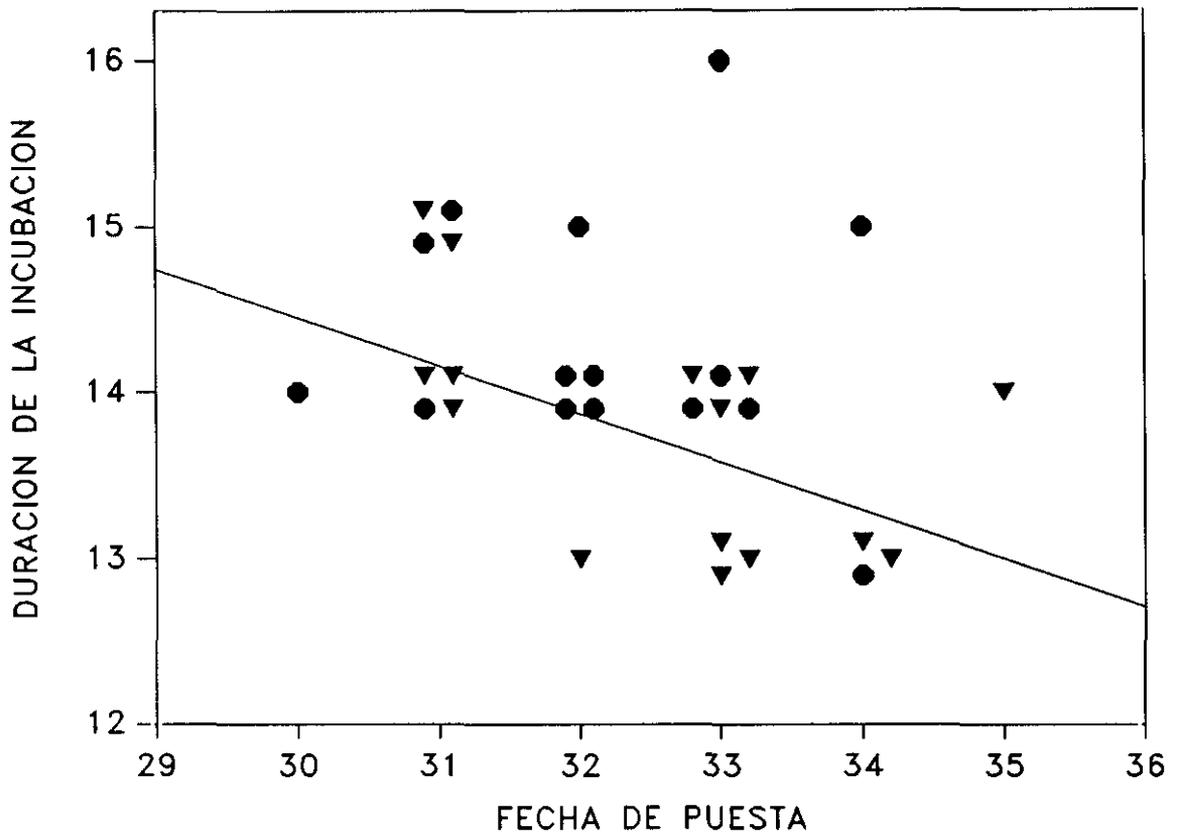


FIGURA 3.1. Relación entre la duración de la incubación (días) y la fecha de puesta para los nidos del grupo Control (círculos) y Experimental (triángulos). La recta representa la recta de regresión para los nidos del grupo Experimental, Duración de la incubación=23.15 -0.29 x,  $F_{1,14}=5.22$ ,  $P=0.04$ ,  $r=-0.54$ .

hembras en el día décimo de la incubación cuando se controlaba el efecto del peso inicial y del tamaño de la hembra (ANCOVA, Modelo:  $F_{3,27}=8.43$ ,  $P=0.001$ ; Factor:  $F_{1,27}=0.86$ ,  $P=0.36$ ; Covariables: Peso inicial,  $F_{1,27}=12.30$ ,  $P=0.002$ , Tarso de la hembra,  $F_{1,27}=4.96$ ,  $P=0.036$ ).

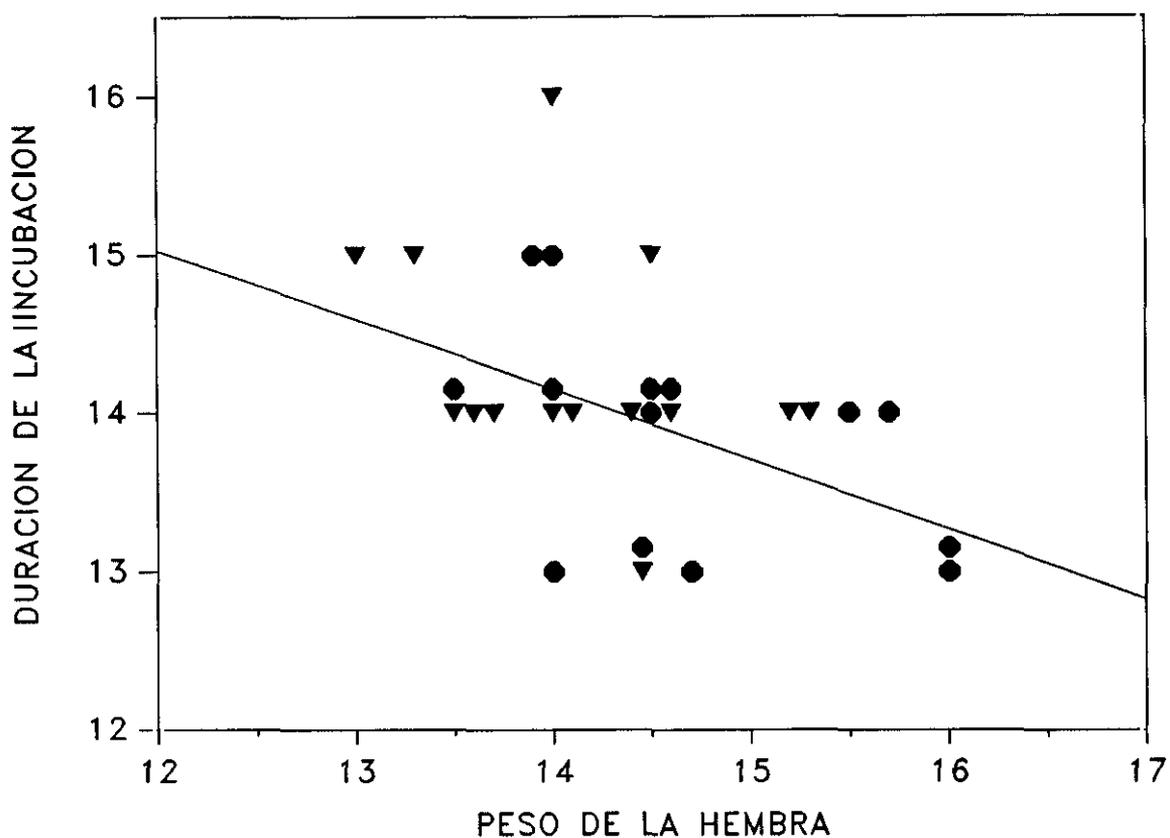
Independiente del tratamiento experimental, el peso al inicio de la incubación de las hembras no se correlaciona con la duración del período de la incubación ( $r_{29}=-0.11$ ,  $P=0.57$ ), mientras el peso en el día décimo de la incubación y la diferencia de peso entre ambos días si se correlaciona con la duración del período de la incubación (Peso final:  $r_{28}=-0.46$ ,  $P=0.014$ . Diferencia de peso:  $r_{28}=-0.37$ ,  $P=0.050$ ; Figuras 3.2 y 3.3).

#### **Efecto sobre el éxito reproductivo**

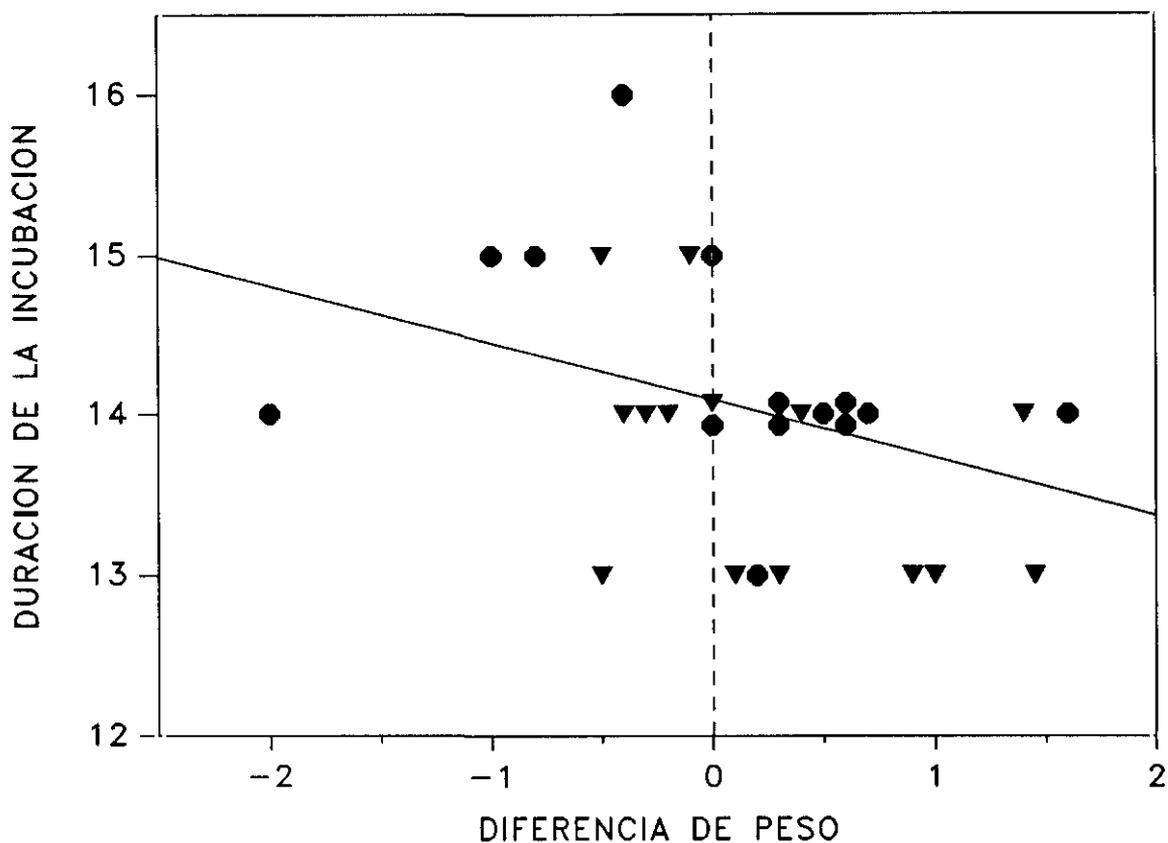
El número de huevos que no eclosionaron no difería significativamente entre las parejas de los dos grupos experimentales (Tabla 3.2). El éxito de eclosión tampoco difería significativamente entre los dos grupos experimentales (Tabla 3.2). Tanto el éxito de la nidada, como el tarso medio y peso medio de los pollos en el día 13 de vida, no diferían significativamente entre las parejas de los dos grupos experimentales (Tabla 3.2). Por último, tanto el peso de las hembras como el de los machos en el día 13 de vida de los pollos, tampoco diferían significativamente entre los dos grupos experimentales (Tabla 3.2).

**TABLA 3.2.** Huevos no eclosionados, éxito de eclosión (% transformación del arcoseno), éxito de nidada (% transformación del arcoseno), longitud del tarso (mm) de los pollos, peso (g) de los pollos y peso (g) de la hembra y el macho en el día 13 de vida de los pollos en los dos grupos experimentales. Tamaños de muestra entre paréntesis.

	Tratamiento experimental		t	P
	CONTROL	EXPERIMENTAL		
Huevos no eclosionados	0.27±0.59 (15)	0.40±0.51 (15)	0.66	0.51
Exito de eclosión	94.67±11.87 (15)	91.33±11.09 (15)	0.99	0.33
Exito de nidada	93.78±13.44 (15)	83.33±20.52 (14)	1.91	0.07
Tarso de los pollos	16.80±0.75 (15)	16.80±0.56 (14)	0.00	0.99
Peso de los pollos	12.75±1.61 (15)	12.81±2.18 (14)	0.09	0.93
Peso de la hembra	11.53±0.92 (6)	12.00±0.66 (7)	1.06	0.31
Peso del macho	11.79±0.54 (8)	11.46±0.42 (4)	1.04	0.32



**FIGURA 3.2.** Relación entre la duración de la incubación (días) y el peso (g) de la hembra en el día décimo de la incubación de los nidos del grupo Control (círculos) y Experimental (triángulos). La recta representa la recta de regresión para todos los nidos es  $Duración\ de\ la\ incubación = 20.31 - 0.44 x$ ,  $F_{1,27} = 7.01$ ,  $P = 0.014$ ,  $r = -0.46$ .



**FIGURA 3.3.** Relación entre la duración de la incubación (días) y la diferencia de peso (g) entre el inicio y el día décimo de la incubación de las hembras de los nidos del grupo Control (círculos) y Experimental (triángulos). La recta representa la recta de regresión para todos los nidos es Duración de la incubación=14.09 -0.36 x,  $F_{1,27}=4.22$ ,  $P=0.050$ ,  $r=-0.37$ .

**DISCUSION**

El presente experimento nos muestra que las hembras de Papamoscas cerrojillo acortan el período de incubación de acuerdo a la disponibilidad de alimento. El resultado observado podría tener efectos positivos sobre el "fitness" o éxito reproductivo de la pareja, ya que el acortamiento del período de la incubación significa una reducción en la exposición de los huevos a los depredadores y un anticipo de la eclosión (Ricklefs 1969, Martin 1987, Moreno y Carlson 1989, Weathers y Sullivan 1989).

Se ha visto que una eclosión temprana es importante para la posterior supervivencia de los pollos en distintas especies (Perrins 1965, Kluyver et al. 1977, Kikkawa 1980, Dhondt y Olaerts 1981, Arcese y Smith 1985, Lundberg y Alatalo 1992). En el Papamoscas cerrojillo, la condición de los pollos al emanciparse tiene una relación negativa con la fecha de eclosión (Lundberg y Alatalo 1992). La fecha de eclosión también se correlaciona negativamente con la probabilidad de reclutamiento a la población como reproductores de los pollos (Lundberg y Alatalo 1992). Así pues, el acortamiento del período de la incubación tiene como consecuencia un adelantamiento de la fecha de eclosión, que puede afectar tanto a la condición de los pollos al emanciparse como a la probabilidad de su reclutamiento (Lundberg y Alatalo 1992). En el presente experimento, no se observa un aumento de la condición de los pollos al emanciparse en el grupo experimental, con lo que no parece mejorarse en este aspecto el "fitness" (éxito reproductivo) de la pareja (Nilsson y Smith 1988).

El alimento suplementario disponible para las hembras experimentales no fue utilizado por ellas para mejorar su condición, ya que no se observaron diferencias en el peso entre las hembras experimentales y controles (Nilsson y Smith 1988). En su lugar, las hembras presumiblemente utilizan el alimento suplementario para incrementar el tiempo de estancia en el nido (Smith et al. 1989) y así disminuir la duración de la incubación (Nilsson y Smith 1988).

El éxito de eclosión no difirió entre las parejas experimentales y controles. En el estudio observacional de esta población (ver capítulo 1) se vio que el éxito de eclosión se correlacionaba positivamente con el peso de la hembra durante la incubación (ver Tabla 1.6 y Figura 1.3 del capítulo 1). Una hembra en malas condiciones, puede ser que abandone más a menudo el nido, aumentando la variación de la temperatura y reduciendo la probabilidad de eclosión (Aldrich y Raveling 1983, Morton y Pereyra 1985, Sibly y McCleery 1985, Jones 1987a, Martin 1987). El éxito de eclosión se ve más afectado cuando las condiciones meteorológicas son adversas (Sibly y McCleery 1985, Jones 1987a, Martin 1987). El año (1994) en el que se realizó el experimento, no fue especialmente frío ni lluvioso durante la incubación, con lo que el efecto que tiene el alimento sobre el éxito de eclosión se pudo hacer menos patente (Nilsson y Smith 1988).

La disponibilidad de alimento durante la incubación parece que en esta población tiene un efecto sobre la duración del período de la incubación y parece no tener efecto sobre el éxito de eclosión y la condición de la hembra.

## Capítulo 4

# RESPUESTA DE HEMBRAS Y MACHOS A DISTINTOS TAMAÑOS DE NIDADA: EFECTO SOBRE EL GASTO ENERGETICO.

## INTRODUCCION

Los trade-offs (intercambios, canjes o trueques) entre variables demográficas en las estrategias vitales ("life histories") de los organismos han recibido una gran atención en la literatura científica reciente, como posible base de la variación en los patrones de fecundidad y longevidad observados en la naturaleza (Stearns 1992). La hipótesis de que la reproducción es fisiológicamente costosa ha conducido a numerosos estudios comparando la fecundidad y los posteriores patrones de supervivencia entre poblaciones e individuos (Lessells 1991, Moreno 1993). Sin embargo, los individuos normalmente difieren con respecto a los recursos disponibles, oscureciendo posibles trade-offs en su estrategia vital (van Noordwijk y De Jong 1986). Por ello, la mejor forma de investigar tales trade-offs debe de ser desviando a los individuos de sus capacidades fenotípicas, por medio de manipulaciones experimentales de su esfuerzo reproductivo (Lessells 1991).

Revisiones recientes de los experimentos en los cuales se manipulaba el tamaño de nidada en aves, muestran que frecuentemente los adultos no sufren costes medidos como reducción de la supervivencia o de la posterior fecundidad en otros eventos reproductivos (Lindén y Møller 1989, Dijkstra et al. 1990, Lessells 1991). Es frecuente en estos estudios, que los que sufran los costes en las nidadas aumentadas sean los pollos (Hegner y Wingfield 1987, Wiggins 1990, Török y Toth 1990, Källander y Smith 1990). En otros estudios, se ve claramente que los adultos no responden a la manipulación del tamaño de nidada

ajustando el esfuerzo a la demanda de los pollos (Korpimäki 1988, Smith *et al.* 1988, Källander y Smith 1990, Török y Toth 1990). La meseta resultante en el esfuerzo parental puede tener su origen en la necesidad de evitar costes en la supervivencia para los adultos durante la reproducción (Tuomi 1990). Una posible explicación es que la supervivencia posterior al evento reproductivo puede descender precipitadamente y de forma no lineal a partir de un cierto umbral en el esfuerzo parental (Drent y Daan 1980). Así, los costes de supervivencia para los adultos deben de ser raramente observados porque su respuesta está constreñida por los riesgos implicados en exceder fisiológicamente el umbral de esfuerzo. Es importante antes de estudiar los costes reproductivos por medio de estudios experimentales, determinar los niveles de repuesta parental. Si los pollos en nidadas aumentadas tienen una perspectiva de futuro peor, tenemos que determinar donde están fallando los adultos en su respuesta a la demanda de la nidada.

En el presente capítulo, presentamos un estudio con el Papamoscas cerrojillo para examinar la repuesta de los adultos a una manipulación del tamaño de nidada con respecto al gasto energético diario (DEE), medido por medio de la técnica del agua doblemente marcada. Se intentará encontrar respuesta a las preguntas:

- 1.- ¿Responden los adultos a la manipulación del tamaño de nidada con un aumento del esfuerzo reproductivo? ¿responden por igual las hembras y los machos?
- 2.- ¿Cuál es la relación entre el esfuerzo de los adultos y el crecimiento y mortalidad de los pollos?

**MATERIAL Y METODOS****Metodología general**

El estudio se realizó en un bosque caducifólio de roble, *Quercus pyrenaica*, a 1200 metros de altitud en las cercanías de La Granja (40° 54' N, 4° 01' W; Segovia) (ver capítulo: Metodología general). En 1992, las cajas nido fueron revisadas para obtener datos sobre la ocupación por parte de los Papamoscas cerrojillos (fechas de iniciación del nido, tamaño de puesta, número de pollos volantones). Los pollos fueron pesados con un dinamómetro Pesola (precisión 0.1 g) y la longitud de sus tarsos medidos con un calibre (precisión 0.1 mm) en el día 13 de vida.

Exclusivamente las nidadas moda de la población (6 pollos) fueron utilizados en el experimento. En el día de la eclosión de los huevos, el tamaño de nidada fue manipulado tomando dos pollos de uno de estos nidos (grupo Reducido) y añadiéndolos a otro nido (grupo Aumentado). También se tenía un tercer grupo de nidos no manipulados con seis pollos (grupo Control). El intercambio de pollos se realizó entre nidadas con la misma edad. En total el tamaño de muestra en los nidos del grupo Reducido es de 10, en el grupo Control de 10 y en el grupo Aumentado de 12 nidos.

**Técnica del agua doblemente marcada**

Se ha utilizado la técnica del agua doblemente marcada (DLW) (Lifson y McClintock 1966, Nagy 1980, Tatner y Bryant 1989) para medir el gasto energético de los adultos durante el período de cría de los pollos. Los adultos fueron capturadas utilizando una trampa en sus cajas nido, se le inyectó intraperitonealmente 0.10

ml de una mezcla de 18.94 g de 90.2 AP  $H_2^{18}O$  y 9.22 g de 99.8 AP  $D_2O$ . Durante el tiempo requerido para el equilibrio de los isótopos en el agua corporal de los adultos (1 hora), se les encerró en una caja pequeña. Posteriormente, se tomó una muestra de sangre de la vena braquial y se almacenó en un capilar que fue cerrado y sellado con fuego. Después de un día, las hembras fueron recapturadas en su caja nido y se las extrajo una segunda muestra de sangre. Los Papamoscas fueron pesadas en ambas ocasiones (precisión 0.1 g). Se tomaron muestras de sangre también en individuos no inyectados para determinar el valor base de la concentración de isótopos en la población.

Se tomaron muestras de sangre de un total de 37 aves para el estudio de su gasto energético. Ningún nido fue desertado debido a la manipulación realizada. Se tomaron muestras de parejas con pollos de 6 días de vida (fase "temprana") y con pollos de 12 días (fase "tardía"). Como las parejas pertenecían a tres grupos experimentales, se intentó un mismo número de capturas para machos y hembras, así como igual para las fases "temprana" y "tardía" en el período de cría de los pollos. Los pollos eran pesados (precisión 0.1 g) en los dos días en los cuales se capturaba al adulto para la toma de la medida del gasto energético, para una estima del esfuerzo de los adultos en el crecimiento de los pollos. Durante el día en el cual el adulto se encontraba inyectado, se hizo una observación del nido de una hora, anotando el número de cebas hechas por los dos adultos.

Las muestras de sangre fueron analizadas para obtener la concentración de  $^{18}O$  y D en el Centro de Investigaciones Isotópicas de la Universidad de Groningen (Holanda). El volumen

de agua corporal fue deducido a partir del espacio de dilución del  $^{18}\text{O}$  (Schoeller et al. 1980). Debido a la incertidumbre de la exacta cantidad de agua inyectada, un porcentaje medio de 68% fue utilizado en vez de los valores individuales. La producción diaria de  $\text{CO}_2$  (de la cual se calculaba la tasa metabólica media diaria en  $\text{ml CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) fue determinada a partir de la renovación de los dos isótopos usando las ecuaciones de Lifson y McClintock (1966) y Nagy (1980) (ver capítulo Metodología general). La producción de  $\text{CO}_2$  fue convertida en gasto energético ( $\text{kJ d}^{-1}$ ) asumiendo un cociente respiratorio (RQ) de 0.8 y una equivalencia energética de 20 kJ por litro de oxígeno consumido.

#### Procedimiento estadístico

En los casos en los cuales había una clara predicción unidireccional se utilizó la regresión isotónica con una probabilidad de una cola para aumentar el poder del test (Gaines y Rice 1990). Predicciones unidireccionales resultantes de la manipulación del tamaño de nidada son: el esfuerzo parental debe aumentar con el número de pollos en el nido, mientras que el crecimiento y la supervivencia de los pollos debe descender. En el resto de los casos, los test utilizados presentan una probabilidad de dos colas. Las medidas presentadas como frecuencias (como son la tasa de cebas) se les aplicó la transformación de la raíz cuadrada antes del análisis estadístico. Las medias se presentan con su desviación típica (DS).

**RESULTADOS****Gasto energético diario (DEE)**

De los 37 Papamoscas cerrojillos recapturados (Tabla 4.1 y 4.2), una hembra fue encontrada sin pareja durante la observación de la ceba de los pollos en el día de la medida. Esta hembra fue eliminada de los análisis. El  $\text{CO}_2$  medio consumido fue de  $9.76 \pm 0.84$  ml de  $\text{CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , rango= 8.16-170,  $n=36$ , con un DEE medio de  $70.92 \pm 7.19$  kJ  $\text{d}^{-1}$ , rango= 55.90-84.45,  $n=36$ . Teniendo en cuenta la tasa metabólica basal de  $2.94 \pm 0.36$  ml  $\text{O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$  (ver capítulo Metodología general), este gasto corresponde a una media de  $4.05 \pm 0.38 \times \text{BMR}$ . Este resultado es significativamente más alto que el medido en las hembras durante la incubación (ver capítulo 2; DEE,  $t_{33}=5.72$ ,  $P<0.001$ ).

Para el estudio de la variación del DEE, se realizaron ANOVAs de dos vías para los sexos por separado, con el período ("temprano" / "tardío") y el tratamiento experimental (Reducido / Control / Aumentado) como factores. Esto se realizó debido a que los papeles de los adultos durante la fase "temprana" de la cría de los pollos es claramente diferente, así la hembra se encarga del empolle y ceba mientras que el macho se encarga sólo de la ceba de los pollos (Lundberg y Alatalo 1992). En este análisis, ni el período ni el tratamiento experimental tienen efectos significativos en el DEE de los dos sexos (Tabla 4.3). Sin embargo, dada la clara predicción unidireccional de un positivo efecto del tamaño de nidada sobre el DEE, la regresión isotónica del DEE sobre el tamaño de nidada experimental fue realizada con el total de los datos en los dos períodos. Se

TABLA 4.1. Producción de CO<sub>2</sub> (ml CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) y del gasto energético diario (DEE, kJ d<sup>-1</sup>) de las hembras con respecto al tamaño de nidada y edad de sus pollos.

Nido	Tamaño de nidada	Edad de los pollos	Peso (g)	Cebas por hora	Producción de CO <sub>2</sub>	DEE
79	4	6	13.8	12	9.76	77.92
113	4	6	13.4	9	10.06	78.22
182	4	6	13.5		10.47	87.73
112	6	6	12.6	20	8.86	64.55
144	6	6	12.3		170.00	83.19
167	6	6	12.3	15	9.80	69.99
35	8	6	12.3	10	10.24	72.83
37	8	6	13.0		119.00	84.45
179	8	6	12.8	0	8.39	62.35
194	8	6	13.0	10	8.62	60.30
149	4	12	13.3		9.44	72.65
192	4	12	12.6	11	8.88	64.97
SV	6	12	18	9	8.16	55.90
101	6	12	13.1	11	113.00	84.30
54	8	12	12.1		8.98	62.78
102	8	12	12.4	18	10.04	72.26
137	8	12	12.6		115.00	81.55

**TABLA 4.2.** Producción de CO<sub>2</sub> (ml CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) y del gasto energético diario (DEE, kJ d<sup>-1</sup>) de los machos con respecto al tamaño de nidada y edad de sus pollos.

Nido	Tamaño de nidada	Edad de los pollos	Peso (g)	Cebas por hora	Producción de CO <sub>2</sub>	DEE
133	4	6	12.3	8	10.27	73.06
149	4	6	19.0	13	10.06	69.22
198	4	6	13.0	8	9.23	69.37
SV	6	6	12.6	12	9.92	72.29
173	6	6	12.0		10.05	70.00
54	8	6	12.4	18	10.05	72.06
102	8	6	12.2	17	10.54	74.63
137	8	6	12.6	26	10.79	78.91
191	8	6	12.0	10	9.95	69.29
6	4	12	16.0		8.88	59.78
17	4	12	14.3	0	9.53	63.64
113	4	12	12.5	8	9.40	67.93
182	4	12	13.2		9.79	75.00
184	4	12	12.4		9.32	67.14
112	6	12	12.9	6	8.69	65.08
144	6	12	12.0	7	9.18	64.98
167	6	12	12.5		9.44	68.21
179	8	12	12.6	0	9.79	71.62
194	8	12	12.7	23	9.77	72.04

**TABLA 4.3.** Efecto del período ("temprano" / "tardío") y del tratamiento experimental y su interacción en el gasto energético, peso y tasas de cebas de hembras y machos.

	Período	Tratamiento	Interacción
DEE-machos	$F_{1,13}=3.81$ $P=0.07$	$F_{2,13}=2.16$ $P=0.15$	$F_{2,13}=0.25$ $P=0.78$
DEE-hembras	$F_{1,11}=0.48$ $P=0.48$	$F_{2,11}=0.13$ $P=0.13$	$F_{2,11}=0.53$ $P=0.60$
Peso de los machos	$F_{1,13}=07$ $P=0.32$	$F_{2,13}=0.15$ $P=0.86$	$F_{2,13}=0.06$ $P=0.94$
Peso de las hembras	$F_{1,11}=2.75$ $P=0.12$	$F_{2,11}=6.44$ $P=0.01$	$F_{2,11}=0.95$ $P=0.41$
Cambio de peso de los machos	$F_{1,12}=0.22$ $P=0.64$	$F_{2,12}=0.81$ $P=0.47$	$F_{2,12}=43$ $P=0.28$
Cambio de peso de las hembras	$F_{1,11}=95$ $P=0.19$	$F_{2,11}=3.99$ $P=0.049$	$F_{2,11}=0.01$ $P=0.99$
Cebas totales	$F_{1,19}=0.83$ $P=0.37$	$F_{2,19}=2.77$ $P=0.09$	$F_{2,19}=0.65$ $P=0.53$
Cebas por pollo	$F_{1,19}=47$ $P=0.24$	$F_{2,19}=2.31$ $P=0.13$	$F_{2,19}=0.49$ $P=0.62$
Cebas del macho	$F_{1,9}=66$ $P=0.21$	$F_{2,9}=3.16$ $P=0.06$	$F_{2,9}=0.04$ $P=0.96$
Cebas de la hembra	$F_{1,6}=0.09$ $P=0.77$	$F_{2,6}=0.17$ $P=0.85$	$F_{2,6}=2.83$ $P=0.08$

observó un significativo efecto del tratamiento en el DEE de los machos (Regresión isotónica;  $\bar{E}_3^2=0.28$ ,  $P=0.02$ , Tabla 4.4), aunque para las hembras la tendencia no era significativa (Tabla 4.4).

#### Cambios de peso en los adultos

El peso de los machos no estaba afectado por el tratamiento o el período (Tabla 4.3), mostrando una marcada constancia (Tabla 4.4). El peso de las hembras estaba afectado por el tipo de tratamiento experimental (Tabla 4.3 y 4.4). Este efecto se debe solamente al peso más alto de las hembras con nidadas reducidas durante la fase "temprana" del período de cría de los pollos (Tabla 4.4). El cambio de peso entre sucesivas capturas para la toma de muestra de sangre nos indica el balance energético individual. Este cambio varió ampliamente ( $0.31 \pm 0.67$  g, rango=-0.6-2 g,  $n=36$ ). Aunque este cambio era afectado por el período o tratamiento en el caso de los machos (Tabla 4.3 y 4.4). Las hembras del grupo experimental Reducido muestran incrementos en el peso como media de 0.9 g, mientras que muchas de las hembras en el otro grupo muestran cambios pequeños (Tabla 4.3 y 4.4). El cambio de peso no mostraba ninguna correlación con el DEE de los machos ( $r_{18}=0.19$ ,  $F=0.61$ ,  $P=0.44$ ) o las hembras ( $r_{16}=0.17$ ,  $F=0.47$ ,  $P=0.50$ ). Así, los machos reaccionan al aumento de la nidada con un aumento del gasto energético, mientras que las hembras no. No se observó ningún efecto del esfuerzo del macho en su peso, aunque las hembras con nidadas reducidas tenían un balance energético positivo.

**TABLA 4.4.** Efecto del tamaño de nidada experimental en el gasto energético diario (DEE,  $\text{kJ d}^{-1}$ ), peso (g) y tasas de cebas (visitas por hora) de los dos sexos (media $\pm$ DS). Tamaño de muestra entre paréntesis.

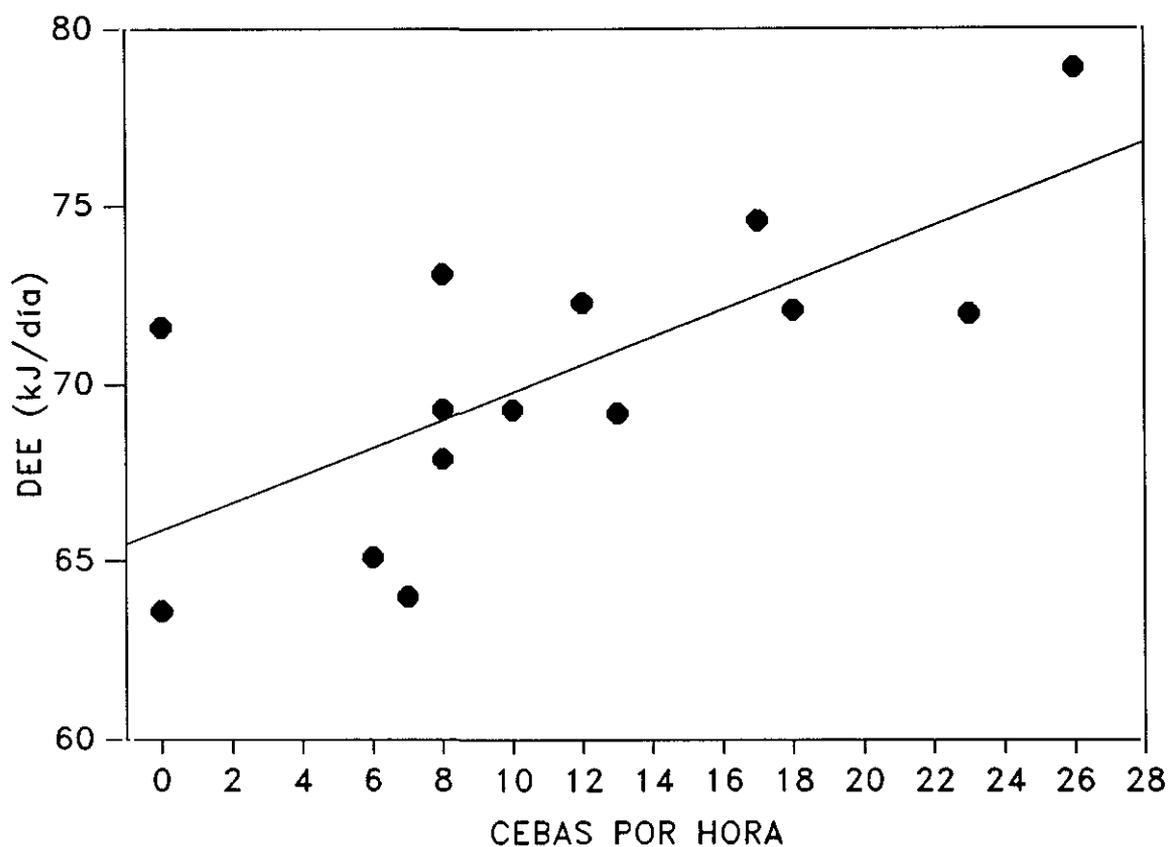
	Número de pollos		
	4	6	8
DEE-machos	68.1 $\pm$ 4.9 (8)	67.9 $\pm$ 3.4 (5)	73.1 $\pm$ 3.3 (6)
DEE-hembras	75.1 $\pm$ 6.5 (5)	76.0 $\pm$ 12.2 (5)	70.9 $\pm$ 9.6 (7)
Peso de los machos	12.6 $\pm$ 0.8 (8)	12.4 $\pm$ 0.4 (5)	12.4 $\pm$ 0.3 (6)
Peso de las hembras	13.3 $\pm$ 0.4 (5)	12.4 $\pm$ 0.4 (5)	12.6 $\pm$ 0.4 (7)
Cambio de peso de los machos	0.51 $\pm$ 0.58 (7)	0.24 $\pm$ 0.21 (8)	0.58 $\pm$ 0.64 (6)
Cambio de peso de las hembras	0.88 $\pm$ 0.30 (5)	-0.18 $\pm$ 0.43 (5)	-0.14 $\pm$ 0.42 (7)
Cebas totales	27.0 $\pm$ 6.2 (8)	25.3 $\pm$ 7.0 (7)	33.0 $\pm$ 9.7 (10)
Cebas por pollo	5.4 $\pm$ 6.0 (8)	4.2 $\pm$ 2.0 (7)	4.0 $\pm$ 1.0 (10)
Cebas del macho	9.7 $\pm$ 5.4 (8)	12.0 $\pm$ 4.5 (7)	18.3 $\pm$ 8.5 (10)
Cebas de la hembra	12.0 $\pm$ 4.1 (8)	13.3 $\pm$ 3.8 (7)	13.0 $\pm$ 5.7 (10)

### Tasas de ceba

El gasto energético estaba relacionado con la tasa de cebas de los nidos para los machos (Figura 4.1), pero no para las hembras ( $r_{10}=0.17$ ,  $F=0.28$ ,  $P=0.28$ ). El número total de cebas por hora no está significativamente afectado ni por el período ni por el tratamiento experimental en un ANOVA de dos vías (Tabla 4.3). Sin embargo, existe una tendencia positiva entre la tasa de cebas y el tamaño de nidada experimental (Regresión isotónica,  $\bar{E}_3^2=0.23$ ,  $P=0.02$ , Tabla 4.4). El número de cebas por pollo no está significativamente afectado ni por el período ni por el tratamiento experimental (Tabla 4.3). Si el esfuerzo parental incrementa con el tamaño de nidada pero no compensa del todo el incremento de la demanda de los pollos, se podría esperar una reducción en las cebas por pollos con el tamaño de nidada. Esto es, de hecho, lo que se observa (Regresión isotónica,  $\bar{E}_3^2=0.21$ ,  $P=0.02$ ). Las tasas de cebas de las hembras y de los machos no están afectadas por el período ni por el tratamiento (Tabla 4.3). La tendencia de las tasas de ceba de las hembras con el tamaño de nidada no es significativa (Regresión isotónica:  $\bar{E}_3^2=0.01$ ,  $P=0.43$ , Tabla 4.4), aunque en los machos si lo es ( $\bar{E}_3^2=0.31$ ,  $P=0.005$ , Tabla 4.4). No existe una correlación entre la tasa de cebas de hembras y machos ( $r_{24}=0.001$ ,  $P=0.99$ ).

### Crecimiento y mortalidad de los pollos

Si la respuesta parental no está ajustada a los niveles de demanda de los pollos, se podría esperar una reducción en el crecimiento y/o un aumento de la mortalidad de los pollos. La mortalidad de los pollos parece ser más alta en las nidadas del



**Figura 4.1.** Regresión lineal del gasto energético diario (DEE) de los machos y las cebas durante una hora (transformación de la raíz cuadrada). La ecuación es  $DEE=65.18 + 68.0 x$ ,  $r=0.60$ ,  $F_{1,13}=6.68$ ,  $P=0.024$ .

**TABLA 4.5.** Efecto del tamaño de nidada experimental en la mortalidad de los pollos (proporción), longitud del tarso (mm) y peso (g) de los pollos (media±DS). Tamaño de muestra entre paréntesis.

	Número de pollos		
	4	6	8
Mortalidad	0.07±0.17 (10)	0.00±0.00 (5)	0.19±0.29 (8)
Tarso de los pollos	20.1±0.2 (10)	20.1±0.1 (5)	20.3±0.2 (8)
Peso de los pollos	14.1±2.0 (10)	14.1±0.6 (5)	13.8±5.0 (8)

grupo Aumentado (Tabla 4.5), pero esta tendencia no es significativa (Regresión isotónica,  $\bar{E}_3^2=0.00$ ,  $P=0.68$ ). La longitud media del tarso y el peso medio de los pollos (comparación de la media por nido) no estaban afectados por el tratamiento ( $F_{2,22}=35$ ,  $P=0.28$  y  $F_{2,22}=0.17$ ,  $P=0.85$  respectivamente, Tabla 4.5). La tendencia de menor peso en las nidadas del grupo Aumentado no es significativa (Regresión isotónica,  $\bar{E}_3^2=0.02$ ,  $P=0.39$ , Tabla 4.5). Así, el incremento en las tasas de ceba debido a un aumento en la repuesta de ceba y en el esfuerzo energético de los machos, es capaz de compensar el incremento de la demanda de la nidada en los nidos del grupo Aumentado. La falta de respuesta por parte de las hembras contrasta con el esfuerzo variable de los machos.

#### DISCUSION

Los Papamoscas cerrojillos tienen un alto gasto energético mientras ceban a los pollos, correspondiendo a un nivel metabólico por encima del umbral propuesto de 4 veces la tasa metabólica basal (BMR) (Drent y Daan 1980). Bryant (1991) ha realizado una revisión intentando encontrar evidencias de tal umbral en aves, observando que en individuos de muchas especies en las cuales se ha medido el DEE durante la fase de cría de los pollos con agua doblemente marcada (DLW), éste excede normalmente el nivel de 4 x BMR. En nuestra muestra, el 56% de los individuos sobrepasan este nivel. Este hecho no descarta la existencia de este umbral, el cual debe variar entre especies. Aparentemente, especies que normalmente usan actividades de alto coste energético como lo es el vuelo, gastan más energía en relación

al peso corporal (Peterson et al. 1990, Bryant y Tatner 1991). Los Papamoscas cerrojillos son en este aspecto más similares a los hirundínidos (Westerterp y Bryant 1984) que a las aves de alimentación mas terrestre (Moreno 1989b, Weathers y Sullivan 1989).

El valor medio de DEE de  $71 \text{ kJ d}^{-1}$  es muy similar al que se ha medido en el Papamoscas collarino (*Ficedula hypoleuca*) durante el período de cría de los pollos ( $77 \text{ kJ d}^{-1}$ , Pärt et al. 1992). Si el gasto energético de las hembras durante la ceba de los pollos es comparado con el que tienen las hembras durante la incubación (ver capítulo 2), está claro que las hembras trabajan significativamente más cebando pollos que durante la incubación. Así, ellas muestran el patrón de reducción de costes durante la incubación para las hembras de especies en las cuales el macho participa en la incubación o alimenta a su hembra durante esta fase (Williams 1991).

Como en otras especies (Bryant 1988, Bryant y Tatner 1991), la tasa de ceba de los machos se correlaciona significativamente con el DEE. Sin embargo, la tasa de ceba de las hembras no muestra tal correlación. Una posible explicación de esto puede ser que las hembras muestran un esfuerzo más alto mientras capturan presas difíciles de cazar; que las hembras deban buscar el alimento de forma diferente, y su DEE esté más relacionado con la técnica de búsqueda de alimento utilizado; o que las hembras empleen considerable esfuerzo en actividades no relacionadas con el aporte de alimento a sus pollos. Un estudio del gasto energético junto a la dieta de los pollos nos ayudaría a responder estas preguntas (Moreno et al. en preparación).

La más intrigante diferencia entre los sexos es su respuesta a la manipulación del tamaño de nidada. Mientras que los machos incrementan su tasa de cebas y su gasto energético en respuesta al aumento del tamaño de nidada, las hembras no muestran ningún cambio en respuesta al incremento de las demandas de la nidada. Este incremento en el gasto energético diario (DEE) para los machos criando nidadas aumentadas está de acuerdo con las observaciones de que el DEE de los machos del Cernícalo común (*Falco tinnunculus*) es más bajo que el máximo que ellos son capaces de mantener (Masman *et al.* 1989). Esto nos conduce a preguntarnos por qué los adultos no trabajan normalmente a la tasa máxima si esto tiene un efecto positivo en el número y calidad de los descendientes que están criando (Nur 1984). La ausencia de respuesta en las hembras puede tener que ver con las posibles repercusiones de la tasa de trabajo en la supervivencia post-reproductiva (Reyer 1984, Dijkstra *et al.* 1990, Bryant 1991, Pärt *et al.* 1992). Sin embargo, una explicación alternativa es que las hembras no aumentan su esfuerzo de ceba, precisamente porque los machos lo hacen (Winkler 1987). Que un aumento en el esfuerzo de ceba en uno de los miembros de la pareja resulta en un descenso en el esfuerzo del otro miembro se ha observado en distintos estudios (Brown *et al.* 1978, Wright y Cuthill 1989, Pärt *et al.* 1992). Es difícil con nuestros datos separar las dos hipótesis. Sin embargo, otros estudios han mostrado que la contribución de los machos a la ceba de los pollos parece aumentar cuando se alcanza una situación difícil, como por ejemplo durante una fase de crecimiento de los pollos más rápido o escasez de alimento o por grandes tamaños de nidada naturales

(Power 1980, Wittenberger 1982, Bédard y Meunier 1983, Grundel 1987). La generalidad de una mayor flexibilidad en el esfuerzo de los machos permanece aún sin explicación.

En otro estudio con un experimento de manipulación del tamaño de nidada con el Papamoscas cerrojillo (Källander y Smith 1990), se observó una meseta en la tasa de cebas para los tamaños de nidada experimentales más altos. Un efecto similar ha sido observada en otros estudios (por ejemplo Smith et al. 1988, Török y Toth 1990). Tal meseta en las frecuencias de ceba no se han observado en este estudio, ya que la frecuencia de las cebas de los machos aumenta con el tamaño de nidada. El número de cebas por pollo fue más alto en las nidadas Reducidas, no observándose un descenso entre las nidadas Control y las Aumentadas. Este resultado es similar al obtenido por Török y Toth (1990) en un experimento de manipulación del tamaño de nidada en el Papamoscas collarino (*Ficedula albicollis*), y contrasta con el resultado obtenido por Källander y Smith (1990). De acuerdo con la ausencia de una reducción en las tasas de cebas por pollo para los grupos Control y Aumentado, no hay un claro efecto del aumento de la demanda de los pollos en su crecimiento y mortalidad. De nuevo, este resultado contrasta con la tendencia negativa en el peso de los pollos en el día 13 de vida con el tamaño de nidada experimental encontrado por Källander y Smith (1990). Török y Toth (1990) también encuentran un efecto negativo del aumento de las nidadas en el crecimiento y supervivencia de los pollos. Los recursos alimenticios en nuestra área de estudio durante el año del experimento deben haber sido más abundantes que en los otros estudios, permitiendo a los machos el compensar un aumento de la

nidada con un aumento de la frecuencia de las cebas.

Como conclusión, el resultado del experimento nos muestra que la manipulación del tamaño de nidada no necesariamente provoca cambios en la tasa de trabajo de los adultos, y que la tasa de ceba no siempre refleja el esfuerzo realizado, como se evidencia con las hembras de este experimento. Así, realizar manipulaciones del tamaño de nidada y esperar los costes reproductivos puede ser, en muchos casos, una empresa difícil, sin el conocimiento del gasto energético en ese momento. También es necesario el conocimiento de los niveles de esfuerzo empleado por los miembros de la pareja, ya que la ausencia de respuesta por uno de los individuos puede ser en alguna manera compensada con una fuerte respuesta de su pareja. El por qué algunos individuos responden (como los machos en nuestro estudio) y otros no a la manipulación es una pregunta que permanece para posibles futuros estudios.

## Capítulo 5

**LA DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO  
EN LA DETERMINACION DEL TAMAÑO  
DE PUESTA: EFECTO SOBRE EL  
EXITO REPRODUCTIVO.**

## INTRODUCCION

La determinación del tamaño de puesta en las aves nidícolas ha sido ampliamente estudiada desde los trabajos pioneros de Lack (1947, 1954). Factores próximos y últimos han sido propuestos como los reguladores del tamaño de puesta (como revisión ver Klomp 1970, Murphy y Haukioja 1986, Martin 1987). Las principales hipótesis presentadas para explicar la variación en el tamaño de puesta son: (1) El tamaño de puesta está constreñido en el momento de la puesta por distintos factores (energía, nutrientes específicos). La puesta se terminaría cuando importantes reservas del organismo decrecen por debajo de un umbral (Jones y Ward 1976, Fogden y Fogden 1979, Pinowska 1979). (2) El tamaño de puesta está ajustado a los requerimientos que van a tener los futuros pollos (Lack 1947, 1954, Slagsvold y Lifjeld 1988, Simons y Martin 1990). Esta hipótesis ha sido reformulada abarcando los costes reproductivos en términos de supervivencia de los adultos o futuras reproducciones (Williams 1966, Charnov y Krebs 1974). Otras hipótesis consideran la existencia de un descenso generalizado con la estación reproductora del valor reproductivo de los huevos (Daan *et al.* 1988, Daan *et al.* 1990, Tinbergen y Daan 1990) o la interacción de la disponibilidad de alimento y el riesgo de depredación de los adultos o de los pollos (Lima 1987, Martin 1992). Estas hipótesis pueden ser consideradas conjuntamente con las diferentes versiones de la hipótesis original de Lack, como explicaciones basadas en la decisión en el momento de la puesta de acuerdo con la futura disponibilidad de alimento y su

interacción con el valor reproductivo de los pollos o los riesgos de depredación. Las fases de puesta y crianza de los pollos han sido sugeridas clásicamente como sensibles a límites nutricionales y energéticos (Drent y Daan 1980), pero como hemos visto en el capítulo 2, la incubación es una fase más que tiene consecuencias en los requerimientos energéticos y ha de tenerse en cuenta para la determinación del tamaño de puesta. Un incremento en la disponibilidad de alimento puede afectar el tamaño de puesta bien por la pérdida de las constricciones propuestas por la hipótesis (1) o por modificar la decisión propuesta por la hipótesis (2).

Se han realizado numerosos intentos para intentar ver la influencia de la disponibilidad de alimento en la variación del tamaño de puesta en aves (Martin 1987). La aproximación más común ha sido la de administrar alimento suplementario a las parejas antes de realizar la puesta (ver como revisiones Arcese y Smith 1988, Daan et al. 1988, Dijkstra et al. 1990). Muchos de los experimentos de alimento suplementario han conseguido un adelanto en la fecha de puesta de los huevos (Dijkstra et al. 1990). Un resultado menos común ha sido un incremento en el número de huevos puestos por la pareja suplementada. Sin embargo, teniendo en cuenta el modelo generalizado en muchas especies de aves de una tendencia negativa del tamaño de puesta con la fecha de puesta (Klomp 1970), el resultado de un aumento en el tamaño de puesta puede ser una mera extrapolación del descenso estacional con la fecha (Daan et al. 1988, pero ver Carlson 1989, Hörnfeldt y Eklund 1990, Bolton et al. 1992). Una forma de separar el efecto de la fecha de puesta y el tamaño de puesta es añadir el

alimento una vez que la hembra ha iniciado ya la puesta de los huevos (Nilsson 1991, Nilsson y Svensson 1993). Debido a que la fecha de puesta estaría fijada, un aumento en el tamaño de puesta podría ser sólo adscrito al efecto del alimento. Los resultados de este tipo de experimentos han sido diversos. Así mientras que el Carbonero palustre (*Parus palustris*) responde con un aumento en el tamaño de puesta cuando se le facilita alimento suplementario (Nilsson 1991), el Herrerillo común (*Parus caeruleus*) no responde (Nilsson y Svensson 1993). Sin embargo, si eliminamos el efecto de la fecha de puesta, la cuestión que permanece es si los cambios observados en el tamaño de puesta se deben a la eliminación de constricciones energéticas (hipótesis 1) o por la modificación de la información sobre las condiciones ambientales (alimento) futuras para criar los pollos (hipótesis 2). Si sólo las condiciones durante la puesta de los huevos constriñe el tamaño de puesta, no se podría esperar ningún efecto importante en el éxito reproductivo de las parejas con el tamaño de puesta aumentado cuando el alimento suplementado cese después de la puesta. Sin embargo, si el tamaño de puesta está basado en la información que puede dar la cantidad de alimento durante el período de puesta sobre las condiciones futuras, se podría esperar un descenso en el éxito reproductivo en el grupo experimental comparado con el grupo control (sin alimento suplementario) cuando el alimento suministrado cese después de la puesta. Este descenso del éxito reproductivo puede ocurrir bien, durante el período de incubación, o en el período de cría de los pollos o ser la suma de ambos ya que ambos períodos suponen un gasto energético considerable para la pareja (ver

capítulo 2 y 3). Información obtenida durante el período de puesta sobre las condiciones ambientales futuras puede conducir a errores en la determinación del tamaño de puesta (Aparicio 1993). La diferente respuesta interespecífica a experimentos de alimento suplementario (Nilsson 1991, Nilsson y Svensson 1993) puede ser debida a diferencias entre especies o poblaciones en la capacidad de predecir en el momento de la puesta las condiciones de alimento futuras (Benkman 1990, Davis y Graham 1991, Tye 1992).

En este capítulo presentamos los resultados de un experimento de alimento suplementario en una población de Papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) reproduciéndose en un hábitat marginal con condiciones ambientales extremas (ver capítulo 1), donde las constricciones energéticas durante la puesta deben de ser importantes (Järvinen 1983, Järvinen y Väisänen 1983, 1984). Nuestra idea es eliminar la influencia de la fecha de puesta y aislar el efecto de la disponibilidad de alimento sobre el tamaño de puesta (1) administrando el alimento después de que la hembra haya iniciado la construcción del nido y (2) emparejando los nidos experimentales (con alimento suplementario) y control (sin alimento suplementario) por la fecha de inicio de la construcción del nido. Una vez puesto el último huevo en un nido, se dejó de añadir alimento suplementario y se siguió el éxito reproductivo de los dos grupos en términos de huevos eclosionados o número y calidad de los pollos criados, para intentar discriminar entre las hipótesis (1) y (2). Solamente la hipótesis (2) predice un descenso en el éxito reproductivo en el grupo experimentalmente suplementado con

alimento.

## **MATERIAL Y METODOS**

### **Metodología general**

El estudio se realizó en un bosque de montaña de Pino silvestre (*Pinus sylvestris*) a 1900 metros de altitud en la ladera norte de Siete Picos (Segovia, 40° 48' N, 4° 01' W). La climatología del área de estudio es dura (Tabla 5.1) y la nieve puede permanecer hasta bien entrado el mes de Mayo. Desde 1989 a 1994 se obtuvo información sobre el inicio de la puesta, tamaño de puesta y otros parámetros reproductivos de las parejas de Papamoscas cerrojillo que ocupaban las 250 cajas nido disponibles. Las hembras fueron capturadas, medidas y anilladas durante los distintos años. La temperatura media diaria (°C) de los meses de Mayo y Junio se obtuvo de la cercana estación meteorológica del puerto de Navacerrada (altitud de 1890 m), a 2 km del área de estudio.

### **Diseño experimental**

El experimento se realizó durante la primavera de 1993. El primer día en el cual aparecía material de construcción en dos cajas nido, una era asignada aleatoriamente al grupo control y otra al experimental. Se emparejaron 15 nidos con la misma fecha de inicio de la construcción del mismo en los cuales la hembra realizó después la puesta. Dos nidos (uno control y otro experimental) fueron abandonados durante la incubación, reduciendo así el tamaño de muestra en los análisis. Cada día las

cajas nido eran revisadas para determinar el día en el cual el primer huevo era puesto (no se registro el día en el cual se completo el nido). Los huevos fueron medidos (longitud y diámetro máximos) con un calibre (precisión 0.1 mm) y fueron pesados con un dinamómetro Pesola (precisión 0.1 g) el día siguiente al que se completaba la puesta. El volumen de la puesta se calculó con la fórmula  $Volumen = -0.042 + 0.4976 \times Longitud \times (Diámetro)^2$  (Ojanen et al. 1978). Las hembras fueron capturadas y pesadas con un dinamómetro (precisión 0.1 g) en el primer o segundo día después de completar la puesta y de nuevo en el día en el cual eclosionaban los huevos.

Comenzando en el día duodécimo de incubación, las cajas nido eran revisadas para obtener señales de eclosión. El período de incubación fue definido como el número de días entre la puesta del último huevo y el día con las primeras señales de eclosión (ver capítulo: Metodología general). Los nidos eran visitados diariamente hasta que todos los huevos eclosionaban o se verificaba que alguno nunca eclosionaría. A la edad de 13 días los pollos eran pesados con un dinamómetro Pesola (precisión 0.1 g) y la longitud del tarso era medido con un calibre (precisión 0.1 mm). Se observó el número de pollos que volaban del nido (volantones) y otras medidas parciales de éxito reproductivo, como el éxito de eclosión (% de huevos que eclosionan en una puesta), éxito de la nidada (% de pollos nacidos que salían del nido como volantones) y éxito reproductivo (% de huevos puestos que resultaban en pollos volados del nido).

Los nidos del grupo experimental eran suplementados con alimento desde el primer día en el cual se encontraba material

de construcción del nido hasta el día en el cual se realizaba la puesta del último huevo. El alimento consistía en gusanos de harina (*Tenebrio molitor*) vivos en un recipiente de plástico situado en la parte frontal de la caja nido, bajo el orificio de entrada. A las cajas nido del grupo control se les colocaba el mismo recipiente pero vacío. Cada día los recipientes de las cajas nido del grupo experimental se rellenaban con 10 g de gusanos. La duración media entre la iniciación de la construcción del nido y la puesta del primer huevo en la zona de estudio fue de  $9.9 \pm 5.9$  días (media $\pm$ S.D.), rango= 3-20, n=30. El número medio de días con alimento suplementario fue en promedio  $14.9 \pm 6.5$  días, rango= 7-22, n=15, y el alimento medio diario consumido fue de  $6.0 \pm 1.4$  g, rango= 4.6-10, n=15. La comida consumida media por nido experimental fue en promedio de  $86.0 \pm 32.0$  g, rango= 37-131, n=15. Asumiendo que la eficacia de asimilación de los gusanos de harina es 0.65 (Kacelnik 1984), la comida diaria consumida de 6 g puede corresponder a una energía metabolizable de 33.3 kJ (contenido energético de los gusanos de harina=8.45 kJ g<sup>-1</sup>; McCauley y Widdowson 1960). El gasto energético de las hembras de Papamoscas cerrojillo durante la incubación es de 59.8 kJ por día (ver capítulo 2). Asumiendo que la construcción del nido y la puesta de los huevos es tan costoso como la incubación y que el macho toma la mitad de los gusanos suplementados, el alimento supone un 27.8% de las necesidades energéticas de la hembra. Las hembras han de visitar el nido diariamente, ya que ellas son las que exclusivamente realizan la construcción del nido (Lundberg y Alatalo 1992). Observaciones de las parejas experimentales nos permitió verificar que las hembras hacen uso

de los comederos. Ningún otro pájaro que no fuera el ocupante de la caja nido fue observado comiendo del alimento suplementario. Los comederos de las parejas experimentales se encontraron vacías en un 12% de las visitas diarias (n=224 días totales), y en un 49% de las visitas se encontró que más de la mitad del alimento había sido consumido.

#### Procedimiento estadístico

Se ha utilizado test paramétricos no pareados cuando se analizan diferencias en la fecha de puesta, tamaño de puesta y tamaño de huevo, y test de la U de Mann-Whitney cuando se analizan medidas de éxito reproductivo. En casos con una clara predicción unidireccional en los resultados del experimento derivadas de las predicciones de las hipótesis (1) y (2), se utilizó una probabilidad con una cola.

## RESULTADOS

### Variación en el tamaño de puesta

La fecha media de puesta no fue diferente en los 6 años (Tabla 5.1,  $F_{5,203}=1.44$ ,  $P=0.21$ ). El tamaño de puesta difería significativamente entre los distintos años (Tabla 5.1,  $F_{5,223}=6.95$ ,  $P<0.001$ ). Dado que 5 días es el tiempo necesario para el desarrollo final del oocito en el oviducto de las hembras de Papamoscas cerrojillo (Lundberg y Alatalo 1992) y añadiendo los días de puesta para los distintos tamaños de puesta, obtenemos el período de producción de los huevos (6-10 días para los

**TABLA 5.1.** Media, desviación típica (DS) y rango de la fecha de puesta, tamaño de puesta y temperatura media durante la segunda quincena de Mayo para los diferentes años en la población en estudio. n= tamaño de muestra.

Año	Fecha de puesta				Tamaño de puesta				Temperatura (°C)		
	Media	DS	n	Rango*	Media	DS	n	Rango	Media	DS	Rango
1989	5/Junio	8.3	10	21-49	4.93	0.47	14	4-6	9.1	2.9	5.4-13.6
1990	28/Mayo	4.3	31	19-35	5.00	0.53	37	4-6	9.5	2.5	5.3-14.2
1991	3/Junio	11.2	41	25-58	5.20	0.62	46	4-6	10.5	3.5	5.1-14.7
1992	1/Junio	16.7	54	14-57	4.50	0.92	64	2-6	10.3	4.1	4.7-17.1
1993	30/Mayo	3.1	24	25-37	5.12	0.61	24	4-6	5.5	2.6	-0.7-9.65
1994	1/Junio	1.5	44	28-35	4.77	0.52	44	4-6	6.9	4.7	0.8-14.6

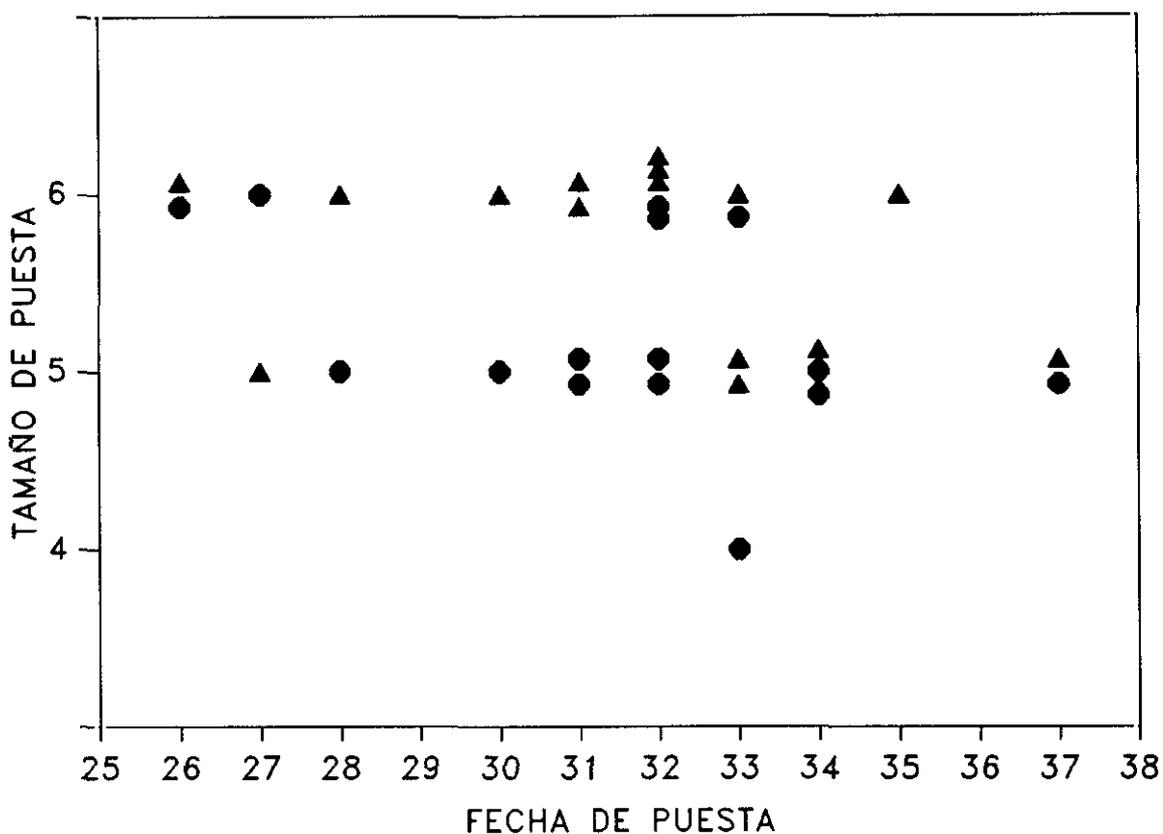
\* 1= 1 de Mayo.

tamaños de puesta de 2-6 huevos). El período de formación de los huevos transcurre durante la segunda quincena del mes de Mayo. La temperatura media durante la segunda quincena de Mayo fue significativamente menor en 1993, mientras que el año con un menor tamaño de puesta medio no fue especialmente frío (Tabla 5.1,  $F_{5,90}=5.42$ ,  $P<0.001$ , test de Bonferroni).

Para separar el efecto de la fecha de puesta y de la temperatura en el tamaño de puesta, se realizó un ANCOVA con el año como factor y la fecha de puesta y temperatura durante el período de formación de los huevos como covariables (Modelo:  $F_{7,196}=11.99$ ,  $P<0.001$ ; Año:  $F_{5,196}=6.69$ ,  $P<0.001$ ; Temperatura:  $F_{1,196}=3.00$ ,  $P=0.08$ ; Fecha de puesta:  $F_{1,196}=47.24$ ,  $P<0.001$ ). El tamaño de puesta muestra la típica relación negativa con la fecha de puesta, mientras que la temperatura durante la producción de los huevos no tiene ningún efecto sobre el tamaño de puesta en esta población de Papamoscas cerrojillos.

#### Efecto del alimento suplementario

El peso medio y el volumen medio de las puestas no experimentales varía independientemente de la fecha (peso:  $r_{22}=0.13$ ,  $P=0.56$ ; Volumen:  $r_{22}=0.28$ ,  $P=0.20$ ). El tamaño de puesta es independiente de la fecha de puesta en los nidos control, nidos experimentales o en ambos grupos a la vez (Figura 5.1). El período de prepuesta, estimado como el número de días entre la iniciación de la construcción del nido y la puesta del primer huevo, no difirió significativamente entre los nidos controles y experimentales ( $9.4 \pm 5.9$  versus  $9.6 \pm 6.0$  días,  $U=0.10$ ,  $P=0.93$ ). La fecha de puesta no varió significativamente entre los



**FIGURA 5.1.** Relación entre el tamaño de puesta y la fecha de puesta para los nidos del grupo Control (círculos) y Experimental (triángulos). Nidos controles:  $r_{14}=-0.37$ ,  $P=0.17$ . Nidos experimentales:  $r_{14}=-0.30$ ,  $P=0.28$ . Todos los nidos:  $r_{29}=-0.31$ ,  $P=0.10$ .

grupos (Tabla 5.2), pero las hembras del grupo experimental realizaron una puesta mayor (Tabla 5.2). Las hembras que recibían alimento suplementario realizaron una puesta en promedio 0.4 huevos mayor que las hembras control. El peso y volumen medio de los huevos de cada puesta no difiere significativamente entre los grupos (Tabla 5.2).

La duración del período de incubación no difiere entre los nidos control y experimental (Tabla 5.3). Lo mismo se observa para el peso inicial de las hembras durante la incubación, el peso en el día de la eclosión de sus pollos y para la diferencia de peso entre las dos medidas (Tabla 5.3). El número de huevos fértiles no eclosionados y el éxito de eclosión no difiere significativamente entre los grupos (Tabla 5.3), aunque el número de huevos no eclosionados en el grupo experimental era el doble en promedio que en el grupo control. Si se consideran los nidos desertados, los pollos vivos presentes en el día 13 de vida difiere significativamente entre los dos grupos experimentales (Tabla 5.4), pero si no se consideran, el número de pollos no difiere entre los dos grupos, aunque se ve una tendencia a ser mayor en el grupo control (Tabla 5.4). El éxito de la nidada y el éxito reproductivo difiere significativamente entre los dos grupos experimentales al tener en cuenta los nidos desertados (Tabla 5.4). Si no se tenían en cuenta, el éxito de nidada no difería entre los grupos, mientras que el éxito reproductivo era significativamente mayor en el grupo control que en el grupo experimental (Tabla 5.4). El peso y la longitud del tarso de los pollos en el día 13 de vida era en promedio mayor en el grupo control, pero esta diferencia no era significativa (Tabla 5.3).

**TABLA 5.2.** Fecha de puesta (media±DS), tamaño de puesta, peso (g) y volumen (mm<sup>3</sup>) medio de los huevos, en relación si reciben alimento suplementario durante el período prepuesta y puesta o no. El peso de los huevos de una puesta no se registró. Tamaño de muestra entre paréntesis.

	Experimental	Control	t	P*
Fecha de puesta	31.60±2.95 (15)	31.47±2.85 (15)	0.12	0.45
Tamaño de puesta	5.67±0.49 (15)	5.27±0.59 (15)	2.02	0.027
Peso de los huevos	1.60±0.09 (14)	1.61±0.09 (15)	0.33	0.37
Volumen de huevos	1.56±0.11 (15)	1.56±0.10 (15)	0.00	0.50

\* Probabilidad con una cola.

**TABLA 5.3.** Duración del período de incubación (días), peso (g) de la hembra durante la incubación, la eclosión y la diferencia entre ambos. Número de huevos no eclosionados, tamaño de la nidada después de la eclosión, éxito de eclosión (%), peso (g) y longitud del tarso (mm) de los pollos el día 13 de su vida de las parejas en el experimento de alimento suplementario. Tamaño de muestra entre paréntesis.

	Experimental	Control	U	P
Durac. Incubación	14.43±1.28 (14)	14.71±1.59 (14)	0.33	0.74
Peso en la incubación	14.11±0.56 (14)	14.00±0.72 (15)	0.66	0.51
Peso en la eclosión	13.37±0.71 (12)	13.42±0.97 (10)	0.20	0.84
Diferencia de peso	-0.78±0.38 (12)	-0.44±0.86 (10)	1.51	0.13
Huevos no eclosionados	0.86±0.77 (14)	0.43±0.51 (14)	1.50	0.07*
Pollos al nacer	4.86±0.86 (14)	4.93±0.62 (14)	0.08	0.47*
Exito de eclosión	85.00±13.76 (14)	92.14±9.48 (14)	1.15	0.12*
Peso de los pollos	12.20±1.83 (7)	12.63±1.51 (11)	0.50	0.31*
Tarso de los pollos	16.33±0.70 (7)	16.98±0.80 (11)	1.58	0.056*

\* Probabilidad de una cola.

**TABLA 5.4.** Número de pollos presentes al emanciparse, éxito de la nidada (%) y éxito reproductivo (%) de las parejas en el experimento de alimento suplementario, teniendo en cuenta los nidos desertados y sin tenerlos en cuenta. Tamaño de muestra entre paréntesis.

	Experimental	Control	U	P*
Con nidos desertados				
Nº de pollos (día 13)	1.71±1.94 (14)	3.28±1.94 (14)	2.02	0.02
Exito de la nidada	36.78±41.77 (14)	66.67±40.02 (14)	1.91	0.03
Exito reproductivo	29.52±33.69 (14)	62.14±37.95 (14)	2.19	0.01
Sin nidos desertados				
Nº de pollos (día 13)	3.43±1.13 (7)	4.18±0.87 (11)	1.37	0.08
Exito de la nidada	73.57±24.95 (7)	84.85±19.63 (11)	1.14	0.13
Exito reproductivo	59.05±20.61 (7)	79.09±19.95 (11)	1.70	0.04

\* Probabilidad de una cola.

## DISCUSION

La fecha de puesta en esta población es casi tan tardía como la de las poblaciones que se reproducen en límite septentrional de la distribución de la especie (Järvinen 1989, Lundberg y Alatalo 1992) y es muy similar a las registradas para esta especie en otras poblaciones ibéricas (Potti *et al.* 1987). El tamaño medio de puesta ( $4.86 \pm 0.73$ ,  $n=229$ ) es el más bajo registrado para cualquier población de Papamoscas cerrojillo, siendo más bajo que el de poblaciones que se reproducen en zonas montañosas al norte del círculo polar Artico o para otras poblaciones de zonas de montaña de la Península Ibérica (Lundberg y Alatalo 1992). Existe un descenso estacional del tamaño de puesta, como en otras poblaciones de Papamoscas cerrojillo estudiadas (por ejemplo von Haartman 1967, Källander 1975, Järvinen y Lindén 1980, Potti *et al.* 1987). La temperatura media diaria durante el período de producción de los huevos no está relacionada con el tamaño de puesta ni cuando se comparan los distintos años, ni cuando se controla el efecto de la fecha de puesta. Otros estudios han registrado efectos de la climatología en la reproducción de Papamoscas cerrojillos en poblaciones marginales (Järvinen 1982, Järvinen y Väisanen 1984), pero este efecto de la climatología no está claramente separada de otros, debido a la diferencia interanual en la fecha de puesta. La ausencia del efecto de la temperatura, independientemente de la fecha de puesta, en este estudio argumenta en contra de la posible constricción energética en la determinación del tamaño de puesta.

Existen un gran número de evidencias de que el tamaño de

puesta puede ser incrementado por medio de la suplementación de comida, independientemente de la fecha de puesta (Högstedt 1981, Newton y Marquiss 1984, Arcese y Smith 1988, Carlson 1989, Hörnfeldt y Eklund 1990, Nilsson 1991, Hiom et al. 1991, Bolton et al. 1992). Davies y Lundberg (1985) sugieren que el tamaño de puesta podría estar más limitado por el alimento en especies de aves de gran tamaño que las pequeñas, porque las últimas dependen menos de las reservas corporales para la formación de los huevos (pero ver Jones y Ward 1976, Fogden y Fogden 1979, Pinowska 1979). Sin embargo, algunas especies con independencia de la fecha, incrementan el tamaño de puesta con alimento suplementario pesando menos de 25 g (Arcese y Smith 1988, Nilsson 1991). En este estudio se ha inducido experimentalmente un incremento significativo en el tamaño de puesta en otra especie paseriforme de pequeño tamaño, independientemente de la fecha de puesta. En algunos estudios, efectos sobre el tamaño de puesta se hacen sólo aparentes en años en los cuales las condiciones para la reproducción son malas (Arcese y Smith 1988, Meijer et al. 1988, Hörnfeldt y Eklund 1990, Bolton et al. 1992). Este estudio registra un efecto significativo bajo condiciones presumiblemente de escasa disponibilidad de alimento como se expresa por los bajos tamaños de puesta y la baja productividad.

Este estudio sugiere un efecto proximal de la disponibilidad de alimento en la puesta de los huevos (hipótesis 1). Sin embargo, una indicación de que las constricciones energéticas durante la puesta no son importantes en esta población, es que las hembras con alimento suplementario no acortan el período de prepuesta comparado con las hembras control, como podría ser el

caso si el inicio de la puesta estuviera limitado por la cantidad de alimento. Por otro lado, la hipótesis (2) dice que las hembras puede usar la información de las condiciones de alimento en el momento de la puesta para predecir las condiciones futuras durante la cría de los pollos. El incremento observado en el tamaño de puesta podría constituir un reajuste a la disponibilidad percibida de alimento durante el presumible tiempo crítico del cuidado de los pollos (Lack 1947, Slagsvold y Lifjeld 1988, Simons y Martin 1990). También debido al aumento del coste energético durante la incubación que supone para la hembra un aumento del tamaño de puesta (ver capítulo 1), esto también debe de ser evaluado por la hembra a la hora de aumentar el tamaño de puesta.

Si el tamaño de puesta está constreñido durante la puesta en esta población en estudio, independientemente de la capacidad de criar los pollos, se podría esperar que no hubiera efecto del alimento suplementario en el éxito reproductivo. Sin embargo, si el aumento en el tamaño de puesta refleja un reajuste de las perspectivas futuras para la incubación de los huevos o la crianza de los pollos por las hembras, uno podría esperar un descenso en el éxito reproductivo para las parejas con alimento suplementario si la suplementación se termina una vez finalizada la puesta. Comparadas con las parejas control, las parejas experimentales muestran un menor éxito reproductivo global. Este resultado sugiere que el alimento suministrado durante el período de puesta, puede inducir a la hembra a realizar una puesta mayor que después no será capaz de sacar adelante, apoyando la idea de que el tamaño de puesta en las aves nidícolas está ajustado a la

capacidad de sacar adelante a sus pollos (Lack 1947, 1954).

Este resultado también sugiere una posible explicación a la aparente incapacidad de las hembras a producir el "óptimo" tamaño de puesta, es decir, el número de huevos que producirán el máximo número de pollos. La idea de que las hembras en algunas poblaciones cometen un error y realizan una puesta mayor o menor de la que ellas son capaces de criar (Aparicio 1993), ha sido propuesto para reconciliar la optimización individual del tamaño de puesta (Drent y Daan 1980, Högstedt 1980, Gustafsson y Sutherland 1988, Pettifor et al. 1988, Dijkstra et al. 1990, Pettifor 1993) con la observación que el mayor tamaño de puesta natural en una población a menudo no tiene el mayor éxito (Klomp 1970) y muestra una mayor varianza en fitness que las puestas de tamaño medio (Boyce y Perrins 1987). Aunque el alimento disponible durante la puesta puede ser utilizado para predecir las condiciones futuras en algunas circunstancias ambientales, condiciones específicas de ciertos individuos en ciertos años puede inducir a ajustes erróneos del tamaño de puesta como se muestra en este experimento.

## Capítulo 6

**PERDIDA DE PESO DURANTE EL  
PERIODO DE CEBA DE LOS POLLOS:  
¿STRESS O ADAPTACION?.**

## INTRODUCCION

Los modelos de estrategias vitales ("life histories") proponen que el esfuerzo reproductivo que está realizando un organismo, resulta del equilibrio entre los beneficios en descendencia de la reproducción en curso y los costes que pueden afectar negativamente a intentos reproductivos futuros (Williams 1966, Charnov y Krebs 1974, Pianka y Parker 1975, Hirshfield y Tinkle 1975, Ricklefs 1977, Calow 1979, Reznick 1985, Stearns 1992). El esfuerzo reproductivo por encima de ciertos niveles puede reducir la supervivencia de los adultos (por ejemplo, Clutton-Brock et al. 1982, Nur 1984, Reyer 1984, Ekman y Askenmo 1986, Reid 1987, Bryant 1991, Dijkstra et al. 1990), o retrasar o inhibir totalmente un futuro evento reproductivo (por ejemplo, Slagsvold 1984, Tinbergen 1987), o reducir la fecundidad o el éxito reproductivo en posteriores eventos (por ejemplo, McGillivray 1983, Röskaft 1985, Berglund 1986, Orell y Koivula 1990).

Algunos autores han igualado la pérdida de peso con el stress reproductivo. En las aves se registran frecuentemente disminuciones en peso asociadas al ciclo reproductivo (ver como una revisión Moreno 1989a). En algunos estudios en los que el tamaño de nidada ha sido experimentalmente aumentado, se ha observado un aumento en la tasa y cantidad de pérdida de peso, comparada con aves criando el tamaño de nidada natural (por ejemplo, Hussell 1972, Askenmo 1977, Bryant 1979, Nur 1984, Lessells 1986, Lindén y Møller 1989), mientras que en otros estudios tal efecto no ha sido detectado (De Steven 1980, Finke et al. 1987, Korpimäki 1988).

En muchas aves nidícolas donde la hembra sola es la que se encarga de la incubación de los huevos y del empolle, se observa un descenso de su peso muy marcado justo después de la eclosión (Moreno 1989a), lo que ha sido asociado a altos niveles de gasto energético que es invertido en la ceba de los pollos (Drent y Daan 1980). Esta pérdida de peso de la hembra puede ser un síntoma de "stress" fisiológico (Nice 1937, Ricklefs 1974, Bryant 1979, Drent y Daan 1980, Nur 1984, Moreno 1989a). Empollar la nidada restringe el tiempo disponible de la hembra para su propia alimentación, mientras que este tiempo dedicado a la búsqueda del alimento se ve desviado a encontrar alimento para los pollos (Moreno y Hillström 1992). Se ha comprobado que la fase de empolle de la nidada es más costosa en términos metabólicos que la fase final de la cría de los pollos (Moreno 1989b). En el Papamoscas cerrojillo, no ha sido detectado un cambio del gasto metabólico con la edad de los pollos (ver capítulo 4). Por otro lado los machos no experimentan restricciones en su tiempo para la búsqueda de alimento, lo cual puede explicar por qué no sufren ningún cambio de peso a lo largo del ciclo reproductor (Moreno 1989a, 1989c). Esta la llamaremos la hipótesis del "coste reproductivo".

Otro punto de vista considera que esta pérdida de peso es una respuesta a presiones selectivas durante la reproducción (Freed 1981, Norberg 1981, Ricklefs y Hussell 1984). Freed (1981) y Norberg (1981) proponen que la pérdida de peso del adulto durante la fase de cría de los pollos en aves nidícolas debe ser adaptativa, porque reduce el coste energético del vuelo en el momento en el cual esta actividad se incrementa notablemente.

Esta hipótesis la llamaremos como de la "pérdida de peso adaptativa". Además, un pájaro con un bajo peso necesita menos alimento para mantener su metabolismo basal (Norberg 1981, Daan et al. 1989), y le permite tener más tiempo y energía para invertirlo en la ceba de sus pollos (ver Houston 1993).

Para distinguir entre las dos hipótesis alternativas que intentan explicar la pérdida de peso que ocurre tras la eclosión de los huevos en las aves nidícolas, realizamos un experimento con el Papamoscas cerrojillo. La idea era observar las consecuencias de una disminución del peso en las hembras en su capacidad para empollar y cebar a los pollos. El experimento consistía en reemplazar los pollos de una pareja por los de otra que fueran más jóvenes, cuando los suyos no requieren ya casi ser cebados y la hembra ya ha experimentado parcialmente la pérdida de peso (Winkel y Winkel 1976). Por otro lado, las hembras que tenían los pollos pequeños y les añadíamos pollos grandes, ven recortado el período de empolle, y tienen que cuidar pollos casi homeotermos antes de haber sufrido la pérdida de peso. Por lo tanto, tenemos tres tipos de nidos: control (no manipulados), "con doble período de empolle" (parejas que crían dos veces pollos de corta edad), y "sin período de empolle" (parejas que no crían pollos de corta edad). Después de una semana se reemplazaban los pollos a su pareja original de forma que todas las parejas tenían la misma duración en la cría de los pollos.

Si la fase de empolle es necesariamente costosa para la hembra, la hipótesis del "coste reproductivo" (Figura 6.1A) podría predecir que:

(A) Las hembras "con doble período de empolle" sufrirían un

mayor descenso en su peso una vez que la cantidad de tiempo dedicada al empolle se vea incrementada, o alternativamente que el coste sea directamente para la nidada, la cual podría mostrar menor tasa de crecimiento si los pollos son insuficientemente alimentados.

(B) Las hembras "sin período de empolle" deberían experimentar una relativa menor pérdida de peso, en comparación a las hembras control o "con doble período de empolle", durante la primera semana después de la eclosión de sus pollos.

(C) La pérdida total de peso durante el período de cría de los pollos en las hembras "con doble período de empolle" debería ser mayor que en las hembras "sin período de empolle". Las hembras control deberían sufrir una pérdida total intermedia.

Si la pérdida de peso durante la fase de empolle es adaptativa, porque así las hembras reducen los requerimientos energéticos durante el vuelo en el momento en el cual esta actividad se incrementa, entonces la hipótesis de la "pérdida de peso adaptativa" (Figura 6.1B) predeciría que:

(A) La pérdida de peso virtualmente se completará antes de que la demanda de alimento de los pollos sea máxima (Freed 1981). Las hembras "sin período de empolle" deberían sufrir una pérdida de peso más rápida en la primera semana después de la manipulación, en comparación con las hembras control y las hembras "con doble período de empolle".

(B) Las hembras "con doble período de empolle" deberían experimentar una relativa menor pérdida de peso que las hembras control durante la primera semana después de la manipulación.

(C) La pérdida de peso total no diferirá entre las hembras

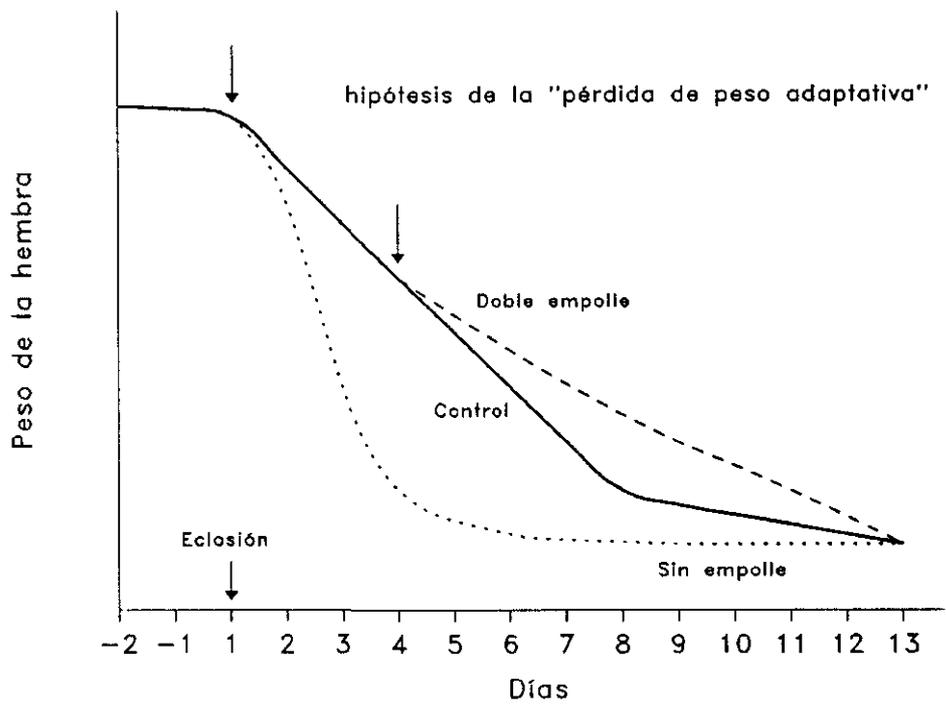
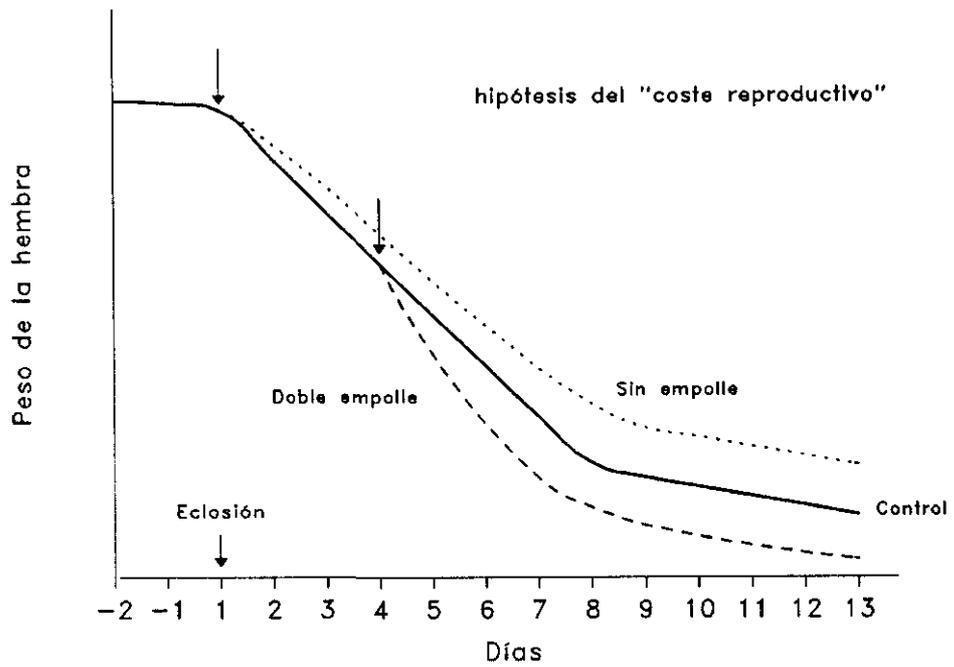


FIGURA 6.1. Representación del modelo de pérdida de peso mostrando las predicciones de las dos hipótesis. Las flechas indican el día en el que se intercambiaron las nidadas.

"con doble período de empolle", las hembras control y las hembras "sin período de empolle" durante la fase de cría de los pollos.

## MATERIAL Y METODOS

### Metodología general

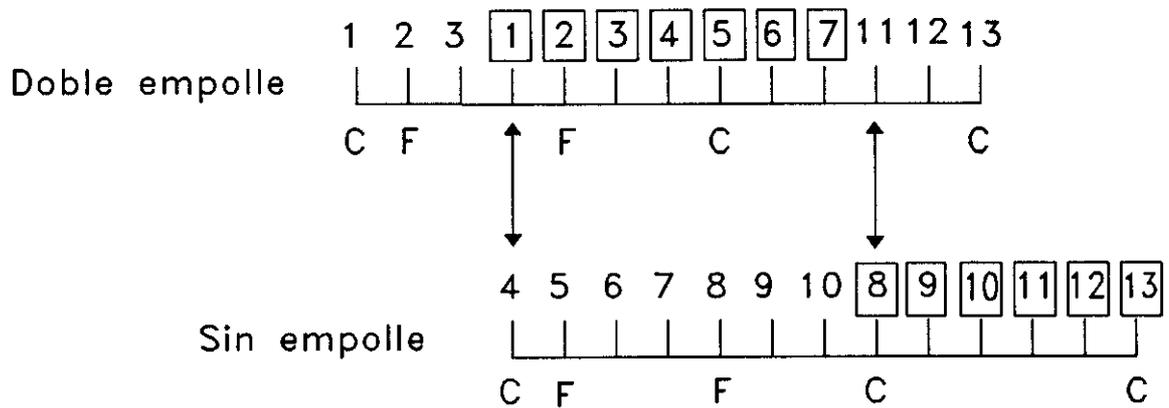
El estudio se realizó en un bosque caducifólio de roble, *Quercus pyrenaica*, a 1200 metros de altitud en las cercanías de La Granja (Segovia, 40° 54' N, 4° 01' W) (ver capítulo: Metodología general). Desde 1991 a 1994, las cajas-nido fueron revisadas para obtener datos sobre la ocupación por parte de los Papamoscas cerrojillos para conocer la fecha de puesta (puesta del primer huevo), tamaño de puesta y otros parámetros reproductivos. Las hembras fueron capturadas durante el período de puesta, incubación y/o cría de los pollos, mientras a los machos sólo se les capturó durante el período de cría de los pollos. Los Papamoscas capturados eran pesados por medio de un dinamómetro con una precisión de 0.1 g y la longitud de su tarso era medido con un calibre con una precisión de 0.1 mm.

En 1993, comenzando el día 11 desde el inicio de la incubación, los nidos eran revisados diariamente para detectar señales de eclosión. Los nidos eran revisados hasta que todos los huevos de una puesta eclosionaban o se verificaba que algunos de ellos nunca eclosionarían. Todos los nidos eran controlados hasta que los pollos morían o se emancipaban. Las nidadas con 8 y 12 días de edad eran pesados con un dinamómetro (precisión 0.1 g) y su tarso era medido con un calibre (precisión 0.1 mm).

**Diseño experimental**

En la primavera de 1993, observaciones de 37 nidos control (no manipulados) fueron completadas con un experimento en el cual la edad de la nidada era manipulada. En 9 nidos, cuando los pollos tenían la edad de 4 días, la nidada era reemplazada por la de otro nido, la cual había eclosionado ese mismo día (Figura 6.2). Las nidadas intercambiadas tenían el mismo número de pollos. Después de una semana las nidadas eran retornadas a su nido original. Las hembras del primer grupo, tenían un período prolongado de empolle de la nidada y las denominamos hembras "con doble período de empolle". Las hembras del segundo grupo experimentaban una reducción en el período de empolle de la nidada, las denominamos hembras "sin período de empolle". Además había un tercer grupo de nidos no manipulados, denominados control.

Se intento capturar a las hembras de los tres grupos para pesarlas con un dinamómetro (precisión 0.1 g) en el día de eclosión de sus pollos (42 hembras), el día 8 (34 hembras) y el día 13 (34 hembras) después de la eclosión pero antes de la emancipación de sus pollos (Figura 6.2). Los primeros dos valores indican el cambio de peso experimentado por las hembras durante los primeros 8 días después de la eclosión de sus pollos (criando pollos de 4-10 días para las hembras "sin período de empolle" y pollos de 1-3 días mas 1-5 días para las hembras "con doble período de empolle", Figura 6.2). El peso de las hembras el día 1, 8 y 13 después de la eclosión de sus nidadas no mostraba ninguna tendencia con la hora de captura (día 1:  $r_{41}=0.14$ ,  $P=0.39$ ; día 8:  $r_{33}=0.11$ ,  $P=0.52$ ; día 13:  $r_{33}=-0.03$ ,  $P=0.86$ ). Por eso



**FIGURA 6.2.** Representación del experimento de reemplazamiento de los pollos. Las flechas indican el día en el cual se intercambiaban los pollos, los números representan la edad de los pollos de las hembras "con doble período de empolle" (no recuadradas) y las hembras "sin período de empolle" (recuadradas). F= día en el cual se observó la tasa de ceba y de empolle. C= día en el que se capturó y peso a las hembras.

utilizamos los pesos de las hembras sin corregirlos por la hora de captura.

En los tres grupos experimentales se tomó para cada nido la tasa de cebas de la hembra y del macho y el tiempo de empolle de la hembra durante 45 o 60 minutos, después de la eclosión de sus pollos (Figura 6.2). Estos datos fueron tomados por períodos de 15 minutos y premediados.

## RESULTADOS

### Cambio de peso con la fase reproductiva

En la Tabla 6.1 presentamos el peso medio de Papamoscas cerrojillos durante las distintas fases del ciclo reproductor. El peso de las hembras difiere significativamente entre las distintas fases del ciclo reproductor (fase de puesta, incubación, empolle y con pollos grandes; ANOVA,  $F_{3,327}=183.62$ ,  $P<0.001$ ). El peso de los machos no difiere entre la fase de empolle y la fase con pollos grandes ( $t=0.49$ ,  $P=0.62$ ,  $n=124$ ). El peso difiere significativamente entre sexos durante la fase de empolle ( $t=8.17$ ,  $P<0.001$ ,  $n=117$ ) pero no durante la fase de pollos grandes ( $t=1.84$ ,  $P=0.07$ ,  $n=172$ ).

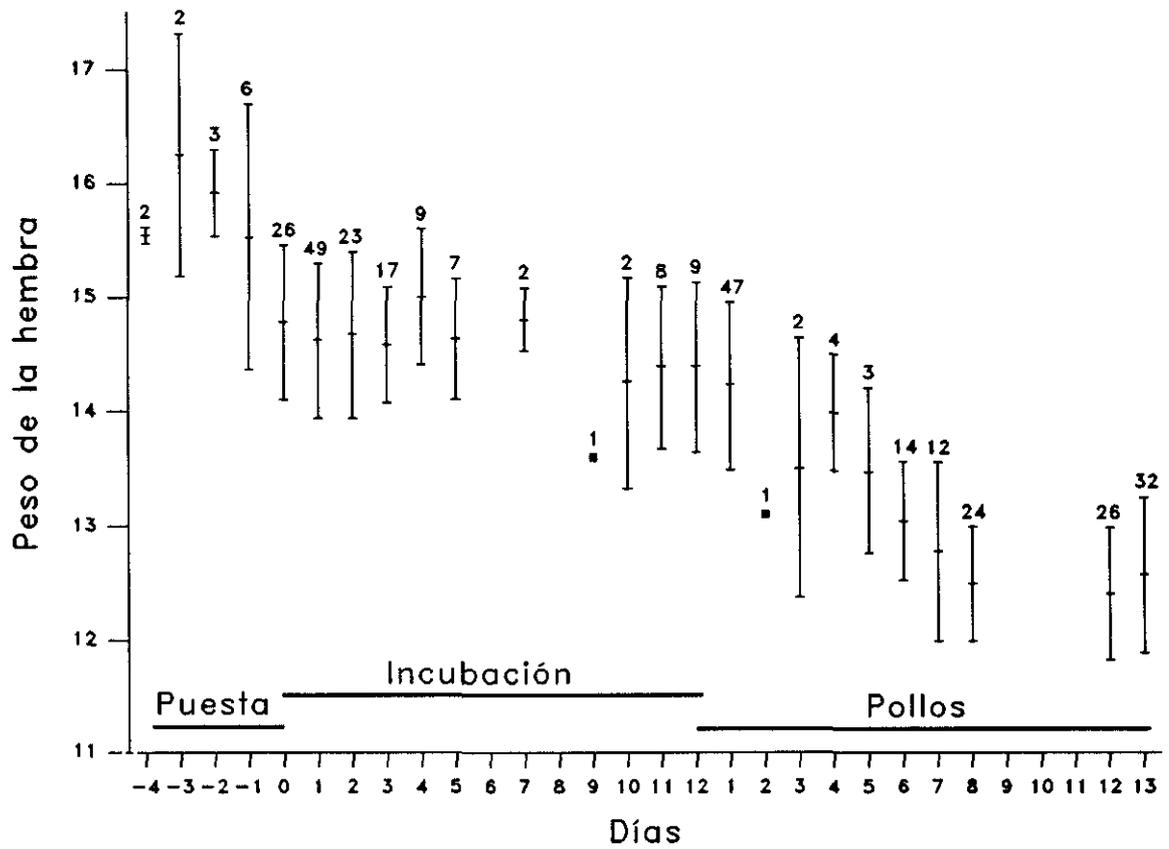
Considerando solo el peso de la hembra, analizamos la tendencia dentro de cada fase con el avance del período reproductor (Tabla 6.2, Figura 6.3). El peso de la hembra se mantiene constante durante la incubación, decrece durante la fase de empolle y alcanza un nuevo nivel constante durante la fase con pollos grandes (Tabla 6.2, Figura 6.3). Los machos no muestran ninguna tendencia en el peso durante la fase con pollos grandes

**TABLA 6.1.** Media $\pm$ DS del peso (g) de las hembras y machos durante las diferentes fases del ciclo reproductor en 1991-1994 (sólo parejas control). Tamaño de muestra entre paréntesis.

	Puesta	Incubación	Empolle (días 1-8)	Pollos grandes (días 9-14)
HEMBRAS	15.73 $\pm$ 0.88 (13)	14.64 $\pm$ 0.67 (153)	13.74 $\pm$ 0.91 (83)	12.49 $\pm$ 0.60 (82)
MACHOS	—————	—————	12.38 $\pm$ 0.51 (34)	12.33 $\pm$ 0.53 (90)

**TABLA 6.2.** Coeficientes de correlación de Pearson entre el peso de las hembras y machos con el avance de las diferentes fases del ciclo reproductor. Tamaños de muestra entre paréntesis.

	Puesta	Incubación	Empolle	Pollos grandes
HEMBRAS	-0.12	-0.15	-0.64	0.02
	P=0.69	P=0.06	P<0.001	P=0.86
	(13)	(153)	(83)	(82)
MACHOS	————	————	-0.07	0.007
			P=0.71	P=0.95
			(34)	(90)



**FIGURA 6.3.** Variación durante el ciclo reproductivo en el peso (g) de las hembras de Papamoscas cerrojillo durante las primaveras de 1991-1994. Las barras representan las desviaciones típicas y los números el tamaño de muestra.

(Tabla 6.1 y 6.2).

**Experimento: efecto sobre el peso de la hembra**

En las hembras control había una correlación positiva entre su peso el día de la eclosión de los pollos y el cambio de peso desde ese día y el día 8 después de la eclosión de sus pollos ( $r_{13}=0.82$ ,  $P<0.001$ ), y desde el día de la eclosión y el día 13 después de la eclosión ( $r_{13}=0.61$ ,  $P=0.02$ ). Así, cuanto mayor es el peso de la hembra durante la fase final de la incubación mayor es la pérdida de peso durante la fase de cría de los pollos. No existe una correlación significativa entre el peso de la hembra en el día de la eclosión de sus pollos y el peso medio de los pollos ( $r_{21}=0.33$ ,  $P=0.13$ ) y el tarso medio de los pollos ( $r_{21}=0.06$ ,  $P=0.77$ ) en el día 13 después de su eclosión.

No existe una diferencia significativa entre los grupos experimentales en el peso de la hembra el día de la eclosión de sus pollos (Tabla 6.3, ANOVA:  $F_{3,39}=0.70$ ,  $P=0.50$ ). Como el peso de las hembras el día 8 y 13 después de la eclosión puede depender del peso en el día de la eclosión, realizamos dos ANCOVAs con el tratamiento experimental como factor y el peso de la hembra en el día de la eclosión de sus pollos como covariable. El peso de las hembras en el día 8 después de la eclosión de sus pollos difiere significativamente entre los grupos experimentales, cuando se tiene en cuenta el efecto del peso de las hembras en el día de la eclosión de sus pollos (Tabla 6.3, ANCOVA:  $F_{3,24}=38.58$ ,  $P<0.001$ ; Factor:  $F_{2,24}=9.90$ ,  $P=0.001$ ; Covariable:  $F_{1,24}=95.95$ ,  $P<0.001$ ), con valores significativamente mayores en las hembras "con doble período de empolle" que en los otros dos

**TABLA 6.3.** Media $\pm$ DS del peso (g) de las hembras en el día 1, 8 y 13 después de la eclosión de sus pollos con respecto al tratamiento experimental. Tamaños de muestra entre paréntesis.

	Tratamiento experimental		
	"sin empolle"	control	"doble empolle"
DIA 1	14.29 $\pm$ 0.68 (8)	14.09 $\pm$ 0.81 (25)	14.42 $\pm$ 0.64 (9)
DIA 8	12.84 $\pm$ 0.73 (6)	12.42 $\pm$ 0.53 (19)	13.42 $\pm$ 0.63 (9)
DIA 13	12.52 $\pm$ 0.61 (5)	12.44 $\pm$ 0.60 (22)	12.46 $\pm$ 0.20 (7)

grupos (test Bonferroni). No existe una diferencia significativa entre el peso de las hembras en el día 13 después de la eclosión de sus pollos entre los grupos experimentales cuando se tiene en cuenta el efecto del peso de las hembras en el día de la eclosión de sus pollos (Tabla 6.3, ANCOVA:  $F_{3,21}=5.94$ ,  $P=0.004$ ; Factor:  $F_{2,21}=0.22$ ,  $P=0.81$ ; Covariable:  $F_{1,21}=17.38$ ,  $P<0.001$ ).

El cambio de peso de las hembras entre el día de la eclosión y 8 días después difiere significativamente entre los grupos experimentales (Tabla 6.4), con significativamente menores pérdidas en las hembras "con doble período de empolle" que en las hembras "sin período de empolle" y hembras control (test Bonferroni). Así, las hembras que sufren un esfuerzo más prolongado en el período de empolle, frenan su pérdida de peso comparada con las hembras control (0.14 g/d), aunque las hembras con un acortamiento en el período de empolle no aceleran su tasa de pérdida de peso durante los 8 primeros días (0.24 g/d) comparadas con las hembras control (0.21 g/d). La pérdida total de peso entre el día de la eclosión y el día 13 después de la misma no difiere significativamente entre los tres grupos experimentales (Tabla 6.4).

El peso de los machos el día 8 y 13 después de la eclosión de sus pollos no difiere significativamente entre los tres grupos experimentales (Tabla 6.5).

#### **Experimento: efecto sobre el comportamiento de los adultos**

Las tasas de ceba de los dos sexos y el tiempo de empolle de las hembras difiere significativamente entre los tres grupos experimentales (Tabla 6.6), cuando comparamos el comportamiento

TABLA 6.4 Media±DS del cambio de peso entre los días 1-8 y 1-13 después de la eclosión de sus pollos con respecto al tratamiento experimental (ANOVA). Tamaños de muestra entre paréntesis. La edad de los pollos que están criando las hembras manipuladas se presentan encima. Los valores bajo la misma línea horizontal no difieren significativamente (Bonferroni test).

	Tratamiento experimental			ANOVA	
	"sin empolle"	control	"doble empolle"	F	P
	días 4-10 + 8		días 1-3 + 1-5		
Días 1-8	-1.65±0.22	-1.45±0.36	-1.00±0.48	5.61	0.01
	(5)	(14)	(9)		
	días 4-10 +8-13		días 1-3 + 1-7+ 11-13		
Días 1-13	-1.87±0.33	-1.94±0.51	-1.86±0.61	0.07	0.93
	(4)	(14)	(7)		

**TABLA 6.5.** Media $\pm$ DS del peso (g) de los machos en el día 8 y 13 después de la eclosión de sus pollos con respecto al tratamiento experimental (ANOVA). Tamaño de muestra entre paréntesis.

	Tratamiento experimental			ANOVA	
	"sin empolle"	control	"doble empolle"	F	P
Día 8	12.12 $\pm$ 0.74 (4)	12.38 $\pm$ 0.39 (10)	12.30 $\pm$ 0.00 (2)	0.40	0.68
Día 13	12.28 $\pm$ 0.40 (6)	12.35 $\pm$ 0.54 (18)	12.26 $\pm$ 0.36 (5)	0.10	0.91

**TABLA 6.6.** Tiempo de empolle de la hembra (media±DS, min/15 min) y tasa de cebas de los adultos (media±S.D., número de visitas/15 min) con respecto al tratamiento experimental (ANOVA) en los días 2 y 5 después de la eclosión de sus pollos. Valores bajo la misma línea horizontal no difieren significativamente (Bonferroni test). La edad de la nidada que están criando se encuentra sobre cada columna. Tamaños de muestra entre paréntesis.

	Tratamiento experimental			ANOVA	
	"sin empolle"	control	"doble empolle"	F	P
DIA 2	5 días	2 días	2 días		
Tiempo de empolle	4.30±3.93 (7)	8.34±2.49 (13)	7.84±1.78 (9)	5.36	0.01
Tasa de ceba (hembra)	3.63±2.35 (7)	0.13±0.37 (13)	0.25±0.36 (9)	11.13	<0.001
Tasa de ceba (macho)	5.04±1.70 (7)	3.02±0.85 (13)	2.60±0.76 (9)	22.91	<0.001
DIA 5	8 días	5 días	2 días		
Tiempo de empolle	0.41±0.61 (8)	4.76±3.29 (10)	10.02±2.40 (9)	32.46	<0.001
Tasa de ceba (hembra)	3.50±1.82 (8)	1.07±0.99 (10)	0.14±0.33 (9)	18.48	<0.001
Tasa de ceba (macho)	4.42±1.51 (8)	3.18±1.17 (10)	1.68±0.62 (9)	12.31	<0.001

de los adultos en el mismo día (2 o 5) después de la eclosión de sus pollos (Figura 6.2). En este análisis, la edad de los pollos criados era diferente entre los grupos experimentales (Tabla 6.6).

El tiempo pasado por la hembra empollando no difiere, entre los grupos experimentales, cuando la edad de la nidada es la misma, aunque el día de la fase de crianza de los pollos sea diferente (Tabla 6.7). Las parejas "sin período de empolle" ceban a la nidada con edad de cinco días significativamente más en el día 2 después de la eclosión de sus pollos que las parejas control (Tabla 6.6 y 6.7). Son capaces de compensar del todo la gran demanda de los pollos debido a la manipulación. Los machos con pollos con edad de dos días en el día 5 después de la eclosión de su nidada, reducen significativamente su tasa de ceba en comparación a los machos control y a ellos mismos en el segundo día después de la eclosión de sus pollos (Tabla 6.6 y 6.7).

#### **Experimento: efecto en el crecimiento y mortalidad de los pollos**

El peso medio y la longitud media del tarso de los pollos en el día 8 y 13 después de la eclosión no difiere entre los distintos grupos experimentales (Tabla 6.8). El éxito de la nidada en el día 8 después de la eclosión (proporción de pollos que viven en el día 8 después de la eclosión) no difiere entre los grupos experimentales (Tabla 6.8). Sin embargo, el éxito de la nidada en el día 13 después de la eclosión difiere significativamente entre los grupos experimentales (Tabla 6.8). Los pollos de las hembras "sin período de empolle", sufren una mortalidad ligeramente mayor cuando son criados por las hembras "con doble

**TABLA 6.7.** Tiempo de empolle por las hembras (media±DS, min/15 min) y tasas de ceba de la pareja (media±DS, visitas/15 min) con respecto al tratamiento experimental o días después de la eclosión, cuando la edad de los pollos criados era la misma. El número de días transcurridos desde la eclosión de sus pollos se presenta en paréntesis.

Edad de los pollos	Tratamiento (días tras la eclosión)		Tiempo de empolle		Cebas-hembra		Cebas-macho	
			t	P	t	P	t	P
2	Control	Doble empolle	0.52	0.61	0.76	0.45	1.19	0.25
	(2)	(2)						
2	Control	Doble empolle	1.58	0.13	0.07	0.94	4.05	<0.01
	(2)	(5)						
2	Doble empolle	Doble empolle	2.06	0.07*	0.72	0.49*	3.51	0.01*
	(2)	(5)						
5	Control	Sin empolle	0.26	0.80	3.11	<0.01	2.68	0.02
	(5)	(2)						

\* test pareado de la t.

**TABLA 6.8.** Peso (g) y longitud del tarso (mm) de los pollos en el día 8 y 13 de vida, éxito de la nidada (%) en el día 8, entre los días 9 y 13 y en el día 13 después de la eclosión con respecto al tratamiento experimental(ANOVA). Cuatro nidos no fueron medidos el día 8 de vida. Tamaños de muestra entre paréntesis. Valores bajo la misma línea horizontal no difieren significativamente (Bonferroni test). El número de días pasados en los distintos nidos se presenta sobre los valores (de= doble período de empolle; se= sin período de empolle).

	Tratamiento experimental			ANOVA	
	"sin empolle"	control	"doble empolle"	F	P
	7de+1se		3de+5se		
Peso pollos día 8	11.71±1.25 (9)	11.49±1.22 (24)	11.80±0.50 (5)	0.22	0.80
Tarso pollos día 8	15.70±1.04 (9)	15.82±0.99 (24)	16.06±0.26 (5)	0.23	0.80
	7 de+6se		3se+7de+3de		
Peso pollos día 13	14.15±0.56 (9)	14.46±0.76 (30)	14.43±0.46 (9)	0.72	0.49
Tarso pollos día 13	17.56±0.36 (9)	17.77±0.39 (30)	17.82±0.28 (9)	1.29	0.28
	7de+1ne		3de+5ne		
Exito nidada día 1-8	92.59±12.11 (9)	97.93±8.18 (29)	100.0±0.00 (9)	2.00	0.15
	5 ne		2ne+3deb		
Exito nidada día 9-13	95.37±9.42 (9)	99.28±3.78 (28)	100.0±0.00 (9)	2.44	0.10
	7de+6ne		3de+7ne+3de		
Exito nidada día 13	88.89±16.67 (9)	97.83±6.65 (30)	100.0±0.00 (9)	4.39	0.02

período de empolle" (primeros 8 días) y por sus propios progenitoras (los últimos días) (Tabla 6.8). Así pues, no está claro a qué tipo de hembras se le puede atribuir la mortalidad de estos pollos.

## DISCUSION

Jones (1987a) ha mostrado en un experimento de reemplazamiento de nidadas con Golondrinas comunes (*Hirundo rustica*), que las hembras parecen tener una respuesta al empolle programada y simplificada a una relación lineal decreciente en función de la edad de los pollos. Sin embargo, Winkler y Berndt (1972) han demostrado en otro experimento de reemplazamiento de nidadas con el Papamoscas cerrojillo, que la duración de la fase de empolle no está fijada endogenamente y que está influenciada por la edad de la nidada. En esta Tesis, se muestra que la respuesta de empolle de las hembras de Papamoscas cerrojillo en un experimento de reemplazamiento de nidadas, alcanza el nivel esperado por la edad de los pollos presentes en el nido como si estuvieran empollando su propia nidada durante un período de empolle (Tabla 6.7). Por lo tanto, las hembras de Papamoscas cerrojillo no parecen tener una respuesta de empolle programada, como ocurre en las Golondrinas comunes (Jones 1987a).

Distintos estudios sobre el ciclo reproductor en aves han mostrado una marcada diferencia entre sexos con respecto a los cambios de peso (como revisión ver Moreno 1989a). El sexo que no realiza la incubación (el macho en el Papamoscas cerrojillo) en especies con una incubación uniparental no experimenta cambios

de peso significativos durante el ciclo reproductor. El tratamiento experimental no tiene ningún efecto sobre el peso de los machos, porque los machos tienen un peso estable a lo largo del ciclo reproductor y no almacenan ni movilizan reservas (Moreno 1989a). Sin embargo, el sexo incubador (las hembras en el Papamoscas cerrojillo) frecuentemente tienen una pérdida de peso durante el ciclo reproductor (Winkler y Winkler 1976, Lundberg y Alatalo 1992). Durante el período de prepuesta, las hembras incrementan su peso principalmente debido al crecimiento de las gónadas y a la formación de los huevos (Moreno 1989a). Eso normalmente se continúa con una abrupta pérdida de peso mientras realizan la puesta hasta el momento que inicia la incubación y entonces mantiene o aumenta el peso a lo largo de la fase de incubación (Silverin 1981, Moreno 1989a). Después de la eclosión, el peso de la hembra disminuye bruscamente, alcanzando un nuevo período de estabilidad al final del ciclo de cría de los pollos (Figura 6.3; Tabla 6.1)

Existe una controversia sobre si la reducción en peso observada durante el ciclo reproductivo en muchas especies (ver Bryant 1979, Silverin 1981, Coulson *et al.* 1983, Jones 1987a, 1987b, Moreno 1989b, Moreno *et al.* 1991) representa un síntoma de stress fisiológico (Nice 1937, Ricklefs 1974, Bryant 1979, Drent y Daan 1980, Nur 1984, Moreno 1989a), o es una adaptación para reducir el gasto de energía durante el vuelo en un momento en el cual esta actividad se incrementa de forma importante (Freed 1981, Norberg 1981).

La hipótesis del "coste reproductivo" predice que las hembras "sin período de empolle" deberían disminuir menos su peso

durante el período de empolle y experimentar una menor pérdida total de peso durante la fase de cría de los pollos que las hembras "con doble período de empolle" y control. Esto es porque ellas no tienen restringido el tiempo dedicado a la búsqueda de alimento desde la eclosión de los pollos. La hipótesis de la "pérdida de peso adaptativa" predice que las hembras "sin período de empolle" deberían perder más rápidamente peso durante la fase de empolle y tener una pérdida de peso total durante la fase de cría de los pollos similar a la de los otros dos grupos experimentales de hembras. Esto es porque tienen que reducir el período para alcanzar el peso ideal para el vuelo cuando los pollos necesitan la mayor cantidad de comida (presumiblemente después del octavo día de edad) y porque el peso final alcanzado debe de ser el mismo para los tres grupos experimentales. En el presente experimento, el peso de las hembras el día 13 después de la eclosión y el cambio total de peso durante la cría de los pollos no difiere significativamente entre los grupos experimentales, como predice la hipótesis de la "pérdida de peso adaptativa". Sin embargo, las hembras "sin período de empolle" no pierden más peso durante los primeros 8 días de la fase de cría de los pollos que las hembras control. La tasa de pérdida de peso de forma voluntaria debe estar constreñida fisiológicamente bajo un cierto umbral, lo que determina la tasa observada.

La hipótesis del "coste reproductivo" predice que las hembras "con doble período de empolle" deben tener un fuerte descenso en la pérdida de peso en el momento en el cual se las aumenta el esfuerzo de empolle. Como alternativa, el coste podría

ser experimentado por la nidada, como indicaría un crecimiento peor o un aumento en la mortalidad. Sin embargo, las hembras "con doble período de empolle" tienen una pérdida de peso más lenta, ajustando su peso a la edad de los pollos que en ese momento están criando. No existe ninguna evidencia de un desarrollo defectuoso de los pollos que están criando. También, la pérdida de peso virtualmente se completa antes de que la demanda de los pollos sea la mayor (Freed 1981, Jones 1987a), y no ocurre necesariamente cuando las hembras están empollando a los pollos, lo cual no apoya la existencia de stress fisiológico debido a restricciones en el tiempo de búsqueda de alimento (Moreno 1989a, 1989b, Clutton-Brock 1991, Moreno y Hillström 1992). El hecho de que las hembras con mayor peso en el momento de la eclosión de sus pollos pierdan más peso hasta alcanzar un nivel común final (ver Moreno 1989c para un resultado similar) también apoya la hipótesis de la "pérdida de peso adaptativa". La mortalidad de los pollos en los nidos de las hembras "sin período de empolle" es difícil de atribuir al efecto de un simple tratamiento, ya que pasaron los primeros 8 días con las hembras "con doble período de empolle" y el resto con sus progenitoras. El presente estudio proporciona pruebas que parcialmente apoyan la hipótesis de la "pérdida de peso adaptativa", mientras que ninguna de las predicciones está de acuerdo con la hipótesis del "coste reproductivo".

Ciertos estudios han mostrado una correlación entre el tamaño de la nidada y el peso de la hembra y/o la pérdida de peso de la hembra (Hussell 1972, Winkel y Winkel 1976, Askenmo 1977, Bryant 1979, Nur 1984, Lessells 1986, Lindén y Møller 1989,

Hillström 1992). Estos estudios apoyan la idea que diferencias en el grado de pérdida de peso en las hembras puede ser indicador de costes reproductivos. Sin embargo, estos estudios no explican el por qué de la pérdida de peso de las hembras en el momento en el que lo realizan. De acuerdo con los resultados presentados aquí, las hembras ajustan su peso flexiblemente a la edad de los pollos, alcanzando el nivel más bajo cuando el tiempo de vuelo es presumiblemente el máximo. Así la pérdida de peso después de la eclosión de los pollos generalmente no refleja restricciones energéticas en las hembras de las aves nidícolas.

## **CONCLUSIONES.**

**CONCLUSIONES.**

1.- En condiciones desfavorables o hábitats con una baja disponibilidad de alimento, las restricciones energéticas durante la reproducción causan una reducción en el peso de las hembras que da, como consecuencia, una reducción del tamaño de puesta y del éxito reproductor. En un hábitat desfavorable, una buena condición de la hembra durante la incubación acorta la duración de ese período y aumenta el número y tamaño de los pollos al volar del nido. Los factores ambientales tienen una fuerte influencia en el éxito reproductivo y en la productividad de poblaciones en áreas marginales, y deben influir en la distribución de las poblaciones reproductoras.

2.- Para las hembras que realizan una puesta de 5 huevos en la población de Siete Picos, incubar un huevo más les supone un aumento del 11% en gasto energético diario. Las hembras que realizan la puesta más grande (6 huevos) no responden al aumento experimental del tamaño de puesta con un aumento del gasto energético diario. Ellas parecen incapaces de exceder un umbral energético, el cual podría suponer una reducción de reservas necesaria para el cuidado y cría de los pollos (Moreno 1989a), o afectar a su propia supervivencia o la realización de futuros intentos reproductivos.

3.- En un hábitat con una baja disponibilidad de alimento se observó que durante la incubación, el alimento tiene un efecto negativo sobre la duración del período de la incubación. Las consecuencias para el éxito reproductivo de la pareja pueden ser positivas, ya que significa una reducción en la exposición de los

huevos a los depredadores y un anticipo en la fecha de eclosión.

4.- El resultado de un experimento en el que se manipulaba el tamaño de nidada y se medía el gasto energético de los adultos, nos muestra que no necesariamente se provoca cambios en la tasa de esfuerzo de los adultos, como se evidencia con las hembras de este experimento. Así, realizar manipulaciones del tamaño de nidada y esperar costes reproductivos puede ser, en muchos casos, una empresa infructuosa, sin el conocimiento del gasto energético en ese momento. En este experimento se observa una diferencia en la respuesta de los dos sexos a la manipulación del tamaño de nidada. Las hembras no responden al incremento de las demandas de la nidada.

5.- El alimento durante el período de puesta puede inducir a la hembra a realizar una puesta mayor que después no será capaz de sacar adelante, apoyando la idea de que el tamaño de puesta en las aves nidícolas está ajustado a la capacidad de alimentar sus pollos. Aunque el alimento disponible durante la puesta puede ser utilizado para predecir las condiciones futuras en algunas circunstancias ambientales, condiciones específicas de ciertos individuos en ciertos años puede inducir a ajustes erróneos del tamaño de puesta.

6.- La pérdida de peso después de la eclosión de los pollos generalmente no refleja restricciones energéticas en las hembras de las aves nidícolas. Las hembras ajustan su peso flexiblemente a la edad de los pollos, alcanzando el nivel más bajo cuando el tiempo de vuelo es presumiblemente el máximo.

## **BIBLIOGRAFIA.**

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Afton, A.D. 1979. Incubation temperatures of the Northern Shoveler. *Can. J. Zool.* 57:1052-1056.
- Aparicio, J.M. 1993. The effect of clutch size errors on fitness: a hypothesis. *Oikos* 68:186-190.
- Alatalo, R.V., A. Lundberg, A. y Ulfstrand, S. 1985. Habitat selection in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. En: Cody, M. (ed.). *Habitat selection in birds*, 59-83. Academic press. Nueva York, Estados Unidos.
- Aldrich, T.W. y Raveling, D.G. 1983. Effects of experience and body weight on incubation behavior of Canada Geese. *Auk* 100:670-679.
- Arcese, P. y Smith, J.M.N. 1985. Phenotypic correlates and ecological consequences of dominance in Song Sparrows. *J. Anim. Ecol.* 54:817-830.
- y Smith, J.N.M. 1988. Effects of population density and supplemental food on reproduction in Song Sparrows. *J. Anim. Ecol.* 57:119-136.
- Askenmo, C. 1977. Effects of addition and removal of nestling weight, nestling survival, and female weight loss in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* (Pallas). *Ornis Scand.* 8:1-8.
- 1982. Clutch size flexibility in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ardea* 70:189-196.
- Baerends, G.P. 1959. The ethological analysis of incubation behaviour. *Ibis* 11:357-368.
- Baltz, M.E. y Thompson, C.F. 1988. Successful incubation of

- experimentally enlarged clutches by house wrens. Wilson Bull. 100:70-79.
- Bédard, J. y Meunier, M. 1983. Parental care in the savannah sparrow. Can J. Zool. 61:2836-2843.
- Benkman, C.W. 1990. Intake rates and timing of crossbill reproduction. Auk 107:376-386.
- Berglund, A. 1986. Sex change by a polychaete: effects of social and reproductive costs. Ecology 67:837-845.
- Berndt, R. y Winkel, W. 1967. Die Gelegegröße des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) in Beziehung zu Ort, Zeit, Biotop und Alter. Vogelwelt 88:97-136.
- Biebach, H. 1979. Energetik des Brütens beim Star (*Sturnus vulgaris*). J. Orn. 120:121-138.
- 1981. Energetic costs of incubation on different clutch sizes in starlings (*Sturnus vulgaris*). Ardea 69:141-142.
- 1984. Effect of clutch size and time of day on the energy expenditure of incubating starlings (*Sturnus vulgaris*). Physiol. Zool. 57:26-31.
- Blagosklonov, K.N. 1977. Experimental analysis of the rhythm of incubation in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). Soviet J. Ecol. 8:340-344.
- Blondel, J., Pradel, R. y Lebreton, J. 1992. Low fecundity insular blue tits do not survive better as adults than high fecundity mainland ones. J. Anim. Ecol. 61:205-213.
- Boggs, C.L. y Ross, C.L. 1993. The effect of adult food limitation on life history traits in *Speyeria mormonia* (Lepidoptera: Nymphalidae). Ecology 74:433-441.
- Bolton, M., Houston, D., y Monaghan, P. 1992. Nutritional

- constraints on egg formation in the lesser black-backed gull: an experimental study. *J. Anim. Ecol.* 61:521-532.
- Boyce, M.S. y Perrins, C.M. 1987. Optimizing Great Tit clutch size in a fluctuating environment. *Ecology* 68:142-153.
- Brown, J.L., Dow, D.P., Brown, F.R. y Brown, S.D. 1978. Effects of helpers on feeding of nestlings in the grey-crowned babbler, *Pomatostomus temporalis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4:43-59.
- Bryant, D.M. 1979. Reproductive costs in the House Martin *Delichon urbica*. *J. Anim. Ecol.* 48:655-676.
- 1988. Energy expenditure and body mass changes as measures of reproductive costs in birds. *Funct. Ecol.* 2:23-34.
- 1991. Constraints on energy expenditure by birds. *Proc. Int. Orn. Congr.* XX: 1989-2001.
- y Tatner, P. 1991. Intraspecies variation in avian energy expenditure: correlates and constraints. *Ibis* 133:236-245.
- Caldwell, P.J. y Cornwell, G.W. 1975. Incubation behavior and temperatures of the Mallard duck. *Auk* 92:706-731.
- Calow, P. 1979. The cost of reproduction - a physiological approach. *Biol. Rev.* 54:23-40.
- Carlson, A. 1989. Courtship feeding and clutch size in Red-backed Shrikes (*Lanius collurio*). *Am. Nat.* 133:454-457.
- Clutton-Brock, T. 1991. The evolution of parental care. *Monographs in Behavior and Ecology*. Princeton Univ. Press, Estados Unidos.
- , Guinness, F.E. y Albon, S.D. 1982. Red Deer- Behaviour and ecology of two sexes. Univ. of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.

- Coleman, R.M. y Whittall, R.D. 1988. Clutch size and the cost of incubation in the Bengalese finch (*Lonchura striata* var. *domestica*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23:367-372.
- Coulson, J.C., Monaghan, P., Butterfield, J., Duncan, N., Thomas, C. and Shedden, C. 1983. Seasonal change in the Herring Gull in Britain: weight, moult and mortality. *Ardea* 71:235-244.
- Cramp, S. (ed). 1993. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and north Africa. Vol. VII. Oxford University Press, Oxford, Inglaterra.
- Chanov, E.L. y Krebs, J.R. 1974. On clutch-size and fitness. *Ibis* 116:217-219.
- Daan, S., Dijkstra, C., Drent, R., y Meijer, T. 1988. Food supply and the annual timing of avian reproduction. *Proc. Int. Orn. Congr.* XIX:392-407.
- , Masman, D., Strijkstra, A. y Verhulst, S. 1989. Intraspecific allometry of basal metabolic rate: Relations with body size, temperature, composition and circadian phase in the Kestrel, *Falco tinnunculus*. *J. Biol. Rhyth.* 4:267-284.
- , Dijkstra, C. y Tinbergen, J.M. 1990. Family planning in the kestrel (*Falco tinnunculus*): The ultimate control of covariation of laying date and clutch size. *Behaviour* 114:83-116.
- Davies, N.B. y Lundberg, A. 1985. The influence of food on time budgets and timing of breeding of the Dunnock *Prunella modularis*. *Ibis* 127:100-110.
- Davis, W.J. y Graham, D.J. 1991. The influence of food on reproductive strategies in a monogamous kingfisher

- (*Chloroceryle amazona*). Auk 108:780-789.
- Depocas, F. y Hart, S.J. 1957. Use of the Pauling oxygen analyser for measurement of oxygen consumption of animals. J. Appl. Physiol. 10:388-392.
- De Steven, D. 1980. Clutch size, breeding success and parental survival in the Tree Swallow (*Iridoprocne bicolor*). Evolution 34:278-291.
- Dhondt, A.A. y Olaerts, G. 1981. Variations in survival and dispersal with ringing date as shown by recoveries of Belgian tits *Parus major*. Ibis 123:96-98.
- Dijkstra, C., Bult, A., Bijlsma, S., Daan, S., Meijer, T. y Zijlstra, M. 1990. Brood size manipulations in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): Effects on offspring and parental survival. J. Anim. Ecol. 59:269-286.
- Drent, R.H. 1972. Adaptive aspects of the physiology of incubation. Proc. Int. Orn. Congr. XV:231-256.
- 1975. Incubation. En: Farner, D.S. y King, J.R. (eds). Avian Biology, Vol. 5:333-420. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- y Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. Ardea 68:225-252.
- , Tinbergen, J.M. y Biebach, H. 1985. Incubation in the Starling, *Sturnus vulgaris*: resolution of the conflict between egg care and foraging. Netherlands J. Zool. 35:103-123.
- East, M. 1981. Aspects of courtship and parental care of the European robin *Erithacus rubecula*. Ornis Scand. 12:230-239.
- Ekman, J. y Askenmo, C. 1986. Reproductive cost, age-specific

- survival and a comparison of the reproductive strategy in two European tits (genus *Parus*). *Evolution* 40:159-168.
- El-Wailly, A. 1966. Energy requirements for egg-laying and incubation in the Zebra Finch, *Taeniopygia castanotis*. *Condor* 68:582-594.
- Finke, M.A., Milinkovich, D.J. y Thompson, D.F. 1987. Evolution of clutch size: an experimental test in the House Wren (*Troglodytes aedon*). *J. Anim. Ecol.* 56:99-114.
- Fogden, M.P.L. y Fodgen, P.M. 1979. The role of fat and protein reserves in the annual cycle of the Grey-backed Camaroptera in Uganda (Aves: *Sylviidae*). *J. Zool.* 189:233-258.
- Freed, L.A. 1981. Loss of mass in breeding Wrens: stress or adaptation?. *Ecology* 62:1179-1186.
- Fretwell, F.D. 1972. Populations in a seasonal environment. Princeton Univ. Press. Princeton, Estados Unidos.
- Gaines, S.D. y Rice, W.R. 1990. Analysis of biological data when there are ordered expectations. *Am. Nat.* 135:310-317.
- Glutz von Blotzheim, U. 1993. Handbuch der vögel mitteleuropas, Vol 13/I. AULA-verlag, Wiesbaden, Alemania.
- Grundel, R. 1987. Determinants of nestling feeding rates and parental investment in the Mountain Chickadee. *Condor* 83:319-328.
- Gustafsson, L. y Sutherland, W.J. 1988. The cost of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* 335:813-817.
- Haftorn, S. 1988. Incubating female passerines do not let the egg temperature fall below the "physiological zero temperature" during their absences from the nest. *Ornis Scand.* 19:97-110.

- y Reinertsen, R.E. 1985. The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free-living Blue Tit (*Parus caeruleus*). *Auk* 102:470-478.
- y Ytreberg, N.J. 1988. Incubation rhythm in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Fauna norv. Ser. C.* 11:71-88.
- y Reinertsen, R.E. 1990. Thermoregulatory and behavioral responses during incubation of free-living female Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scand.* 21:255-264.
- Hegner, R.E. y Wingfield, J.C. 1987. Effects of brood size manipulations on parental investment, breeding success and reproductive endocrinology of house sparrows. *Auk* 104:470-480.
- Hildén, O., Jävinen, A., Lehtonen, L. y Soikkeli, M. 1981. Breeding success of Finnish birds in the bad summer of 1981. *Ornis Fenn.* 59:20-31.
- Hillström, L. 1992. Patterns of hatching and adult body mass change in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: adaptations and constraints. Tesis doctoral. Univ. of Uppsala, Suecia.
- Hiom, L., Bolton, M., Monaghan, P. y Worrall, D. 1991. Experimental evidence for food limitation of egg production in gulls. *Ornis Scand.* 22:94-97.
- Hirshfield, M.F. y Tinkle, D.W. 1975. Natural selection and the evolution of reproductive effort. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 72:2227-2231.
- Hochachka, W. 1992. How much should reproduction cost? *Behav. Ecol.* 3:42-52.
- Högstedt, G. 1980. Evolution of clutch size in birds: Adaptive

- variation in relation to territory quality. *Science* 210:1148-1150.
- 1981. Effect of additional food on reproductive success in the Magpie *Pica pica*. *J. Anim. Ecol.* 50:219-229.
- Hörnfeldt, B. y Eklund, U. 1990. The effect of food on laying date and clutch size in Tengmalm's owl *Aegolius funereus*. *Ibis* 132:395-406.
- Houston, A.I. 1993. The efficiency of mass loss in breeding birds. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 254:221-225.
- Howard, R. y Moore, A. 1980. A complete checklist of the birds of the world. Oxford Univ. Press. Oxford, Inglaterra.
- y Moore, A. 1991. A complete checklist of the birds of the world. Academic Press. Londres, Inglaterra.
- Huggins, R.A. 1941. Egg temperatures of wild birds under natural conditions. *Ecology* 22:148-157.
- Hussell, D.J.T. 1972. Factors affecting clutch size in arctic passerines. *Ecol. Monogr.* 42:317-364.
- y Quinney, T.E. 1986. Food abundance and clutch size of tree swallows *Tachycineta bicolor*. *Ibis* 129:243-258.
- Järvinen, A. 1980. Population dynamics in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* at subarctic Kilpisjärvi, Finnish Lapland. *Ornis Fenn.* 57:17-25.
- 1982. Effect of exceptionally favourable weather on the breeding of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Finnish Lapland. *Ibis* 124:196-198.
- 1983. Breeding strategies of hole-nesting passerines in northern Lapland. *Ann. Zool. Fennici* 20:129-149.
- 1989. Clutch-size variation in the Pied Flycatcher *Ficedula*

- hypoleuca*. Ibis 131:572-577.
- 1990. Incubation and nestling periods in hole-nesting passerines in Finnish Lapland. Ornis Fenn. 67:65-72.
- 1991. A meta-analytic study of effects age on laying-date and clutch size in the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. Ibis 133:62-67.
- y Lindén, H. 1980. Timing of breeding and the clutch size in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Finnish Lapland. Ornis Fenn. 57:112-116.
- y Väisänen, R.A. 1983. Egg size and related reproductive traits in a southern passerine *Ficedula hypoleuca* breeding in an extreme northern environment. Ornis Scand. 14:253-262.
- y Väisänen, R.A. 1984. Reproduction of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in good and bad breeding seasons in a northern marginal area. Auk 101:439-450.
- y Ylimaunu, J. 1986. Growth of nestling Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in northern Lapland. Ornis Fenn. 63:17-25.
- Jones, G. 1987a. Parent-offspring resource allocation in Swallows during nestling rearing: an experimental study. Ardea 75:145-168.
- 1987b. Body condition changes of Sand Martins (*Riparia riparia*) during breeding, and a comparison with fledgling condition. J. Zool. Lond. 213:263-281.
- Jones, P.J., y Ward, P. 1976. The level of reserve protein as the proximate factor controlling the timing of breeding and clutch-size in the Red-billed *Quelea quelea quelea*. Ibis 118:547-574.

- Kacelnik, A. 1984. Central place foraging in the Starling (*Sturnus vulgaris*) I: patch residence time. *J. Anim. Ecol.* 53:283-299.
- Källander, H. 1975. Breeding data for the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in southernmost Sweden. *Ornis Fenn.* 52:97-102.
- , Karlsson, J., Rosenlund, N. y Svensson, S. 1987. Clutch-size and breeding success of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in two contrasting habitats in South Sweden. *Acta Regie Societatis Scientiarum et Litterarum Gothoburgensis Zoologica* 14:76-83.
- y Smith, H.G. 1990. Manipulation of the brood size of Pied Flycatchers. En: Blondel, J., Gosler, A., Lebreton, J.D. y McCleery, R. (eds.). *Population biology of Passerine birds*, 257-268. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Karlsson, L., Persson, K. y Walinder, G. 1986. Ageing and sexing in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Vår Fågelvärld* 45:131-146.
- Kendeigh, S.C. 1952. Parental care and its evolution in birds. *Ill. Biol. Monogr.* 22:1-358.
- 1963. Thermodynamics of incubation in the House Wren, *troglodytes aedon*. *Proc. Int. Orn. Congr.* XIII:884-904.
- , Dolnik, V.R. y Gavrilov, V.M. 1977. Avian energetics. En: Pinowski, J. y Kendeigh, S.C. (eds.). *Granivorous birds in ecosystems*, 127-204. Cambridge Univ. Press, Cambridge, Inglaterra.
- Kikkawa, J. 1980. Winter survival in relation to dominance classes among Silvereyes *Zosterops lateralis chlorocephala*

- of Heron Island, Great Barrier Reef. *Ibis* 122:437-446.
- King, J.R. 1973. Energetics of reproduction in birds. En: Farner, D.S. (ed.). *Breeding biology of birds*, 78-107. Nat. Acad. Sci. Washington, Estados Unidos.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch-size in birds. A review. *Ardea* 58:1-124.
- Kluyver, H.N., van Balen, J.H. y Cavé, A.J. 1977. The occurrence of time-saving mechanisms in the breeding biology of the Great Tit, *Parus major*. En: Stonehouse, B. y Perrins, C. (eds.). *Evolutionary Ecology*, 153-169. McMillan, Londres, Inglaterra.
- Korpimäki, E. 1988. Costs of reproduction and success of manipulated broods under varying food conditions in Tengmalm's Owl. *J. Anim. Ecol.* 57:1027-1039.
- Krebs, J.R. 1970. The efficiency of courtship feeding in the Blue tit *Parus caeruleus*. *Ibis* 112:108-110.
- Krieg, D. 1971. The behavioral patterns of the eastern bluebird (*Sialia sialis*). N.Y. State Mus. Bull. 415:1-139.
- Kuusisto, P. 1941. Studien über die Ökologie und Tagesrhythmik von *Phylloscopus trochilus acredula* (L.) mit besonderer Berücksichtigung der Brutbiologie. *Acta Zool. Fenn.* 3:1-120.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size in birds. Parts I and II. *Ibis* 89:302-352.
- 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon, Oxford, Inglaterra.
- 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, Londres, Inglaterra.
- Lessells, C.M. 1986. Brood size in Canada geese: a manipulation

- experiment. *J. Anim. Ecol.* 55:669-689.
- 1991. The evolution of life histories. En: Kerbs, J.R. y Davies, N.B. (eds.). *Behavioural Ecology*, 32-68. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Inglaterra.
- Lifjeld, J.T. y Slagsvold, T. 1986. The function of courtship feeding during incubation in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Anim. Behav.* 34:1441-1453.
- , Slagsvold, T. y Sternmark, G. 1987. Allocation of incubation feeding in a polygynuous mating system: a study on Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Anim. Behav.* 35:1663-1669.
- Lifson, N., Gorden, G.B., Visscher, M.B. y Nier, A.O. 1949. The fate of utilized molecular oxygen and the source of the oxygen of respiratory carbon dioxide, studied with the aid of heavy oxygen. *J. Biol. Chem.* 180:803.
- y McClintock, R. 1966. Theory of use of the turnover rates of body water for measuring energy and material balance. *J. theor. Biol.* 12:46-74.
- Lima, S.L. 1987. Clutch size in birds: a predation perspective. *Ecology* 68:1062-1070.
- Lindén, M. y Møller, A.P. 1989. Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends Ecol. Evol.* 4:367-371.
- Lundberg, A., Alatalo, R.V., Carlson, A. y Ulfstrand, S. 1981. Biometry, habitat distribution and breeding success in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scand.* 12:68-79.
- y Alatalo, R.V. 1992. *The Pied Flycatcher*. Poyser, Londres, Inglaterra.

- Lyon, B.E. y Montgomerie, R.D. 1985. Incubation feeding in snow buntings: female manipulation or indirect male parental care?. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17:279-284.
- Magrath, R.D. 1991. Nestling weight and juvenile survival in the Blackbird, *Turdus merula*. *J. Anim. Ecol.* 60:335-351.
- Martin, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:453-487.
- 1992. Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. En: Power, D.M., (ed.). *Current ornithology*, Vol. 9:163-198. Plenum Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Masman, D., Dijkstra, C., Daan, S. y Bult, A. 1989. Energetic limitation of avian parental effort: field experiments in the kestrel (*Falco tinnunculus*). *J. evol. Biol.* 2:435-455.
- McCause, R.A. y Widdowson, E.M. 1960. *The composition of foods*. H.M.S.O., London, Inglaterra.
- McGillivray, W.B. 1983. Intrasemestral reproductive costs for the House Sparrow (*Passer domesticus*). *Auk* 100:25-32.
- Meijer, T., Daan, S. y Dijkstra, C. 1988. Female condition and reproduction: effects of food manipulation in free-living and captive kestrels. *Ardea* 76:141-154.
- Mertens, J.A.L. 1987. The influence of temperature on the energy reserves of female Great Tits during the breeding season. *Ardea* 75:73-80.
- Michener, G.R. y Locklear, L. 1990. Differential costs of reproduction effort for male and female Richardson's ground squirrels. *Ecology* 71:855-868.

- Mock, P.J. 1991. Daily allocation of time and energy of Western Bluebirds feeding nestlings. *Condor* 93:598-611.
- Moreno, J. 1989a. Strategies of mass change in breeding birds. *Biol. J. Linn. Soc.* 37:297-310.
- 1989b. Variation in daily energy expenditure in nesting Northern Wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *Auk* 106:18-25.
- 1989c. Body-mass variation in breeding Northern Wheatears: a field experiment with supplementary food. *Condor* 91:178-186.
- 1993. Physiological mechanisms underlying reproductive trade-offs. *Etología* 3:41-56.
- y Carlson, A. 1989. Clutch size and the costs of incubation in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scand.* 20:123-128.
- , Gustafsson, L., Carlson, A. y Pärt, T. 1991. The cost of incubation in relation to clutch size in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Ibis* 133:186-193.
- y Hillström, L. 1992. Variation in time and energy budgets of breeding Wheatears. *Behaviour* 120:11-39.
- , Cowie, R.J., Sanz, J.J. y Williams, R.S.R. 1994. Differential response by males and females to brood manipulations in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: Energy expenditure and nestling diet. En preparación.
- Morton, M.L. y Pereyra, M.E. 1985. The regulation of egg temperature and attentiveness patterns in the dusky flycatcher (*Empidonax oberholseri*). *Auk* 102:25-37.
- Murphy, E.C. y Haukioja, E.. 1986. Clutch size in nidicolous birds. En Johnston, R.F., (ed.). *Current ornithology*, Vol.

- 4:141-180. Plenum Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Nagy, K.A. 1980. CO<sub>2</sub> production in animals: analysis of potential errors in the doubly labeled water method. *Am. J. Physiol.* 238:R466-R473.
- , Huey, R.B. y Bennett, A.F. 1984. Field energetics and foraging mode of Kalahari lacertid lizards. *Ecology* 65:588-596.
- Newton, I. y Marquiss, M. 1984. Seasonal trends in the breeding performance of Sparrowhawks. *J. Anim. Ecol.* 53:809-829.
- Nice, M.M. 1937. Studies in the life history of the Song Sparrow  
1. A population study of the Song Sparrow. *Trans. Linn. Soc.*  
4. Nueva York, Estados Unidos.
- Nilsson, J.Å. 1991. Clutch size determination in the Marsh Tit *Parus palustris*. *Ecology* 72:1757-1762.
- 1993. Energetics constraints on hatching asynchrony. *Am. Nat.* 141: 158-166.
- y Smith, H.G. 1988. Incubation feeding as a male tactic for early hatching. *Anim. Behav.* 36:641-647.
- y Svensson, E. 1993. Energy constraints and ultimate decisions during egg-laying in the Blue Tit. *Ecology* 74:244-251.
- Norberg, R.Å. 1981. Temporary weight decrease in breeding birds may result in more fledged young. *Am. Nat.* 118:838-850.
- Nur, N. 1984. The consequences of brood size for breeding Blue Tits. 1. Adult survival, weight change and the cost of reproduction. *J. Anim. Ecol.* 53:479-496.
- O'Connor, R.J. 1978. Growth strategies in nestling passerines. *Living Bird* 16:209-238.

- 1984. The growth and development of birds. John Wiley and Sons. Chichester.
- Ojanen, M., Orell, M. y Väisänen, R.A. 1978. Egg and clutch sizes in four passerine species in northern Finland. *Ornis Scand.* 55:60-68.
- Orell, M. y Koivula, K. 1990. Effects of brood size manipulations on adult and juvenile survival and future fecundity in the Willow Tit *Parus montanus*. En: Blondel, J, Gosler, A., Lebreton, J.D. y McCleery, R. (eds). *Population Biology of Passerine Birds*, 297-306. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Palmgren, P. 1932. Zur Biologie von *Regulus r. regulus* (L.) und *Parus atricapillus borealis* Selys. Eine vergleichend-ökologische Untersuchung. *Acta Zool. Fenn.* 14:1-113.
- Pärt, T., Gustafsson, L. y Moreno, J. 1992. "Terminal investment" and a sexual conflict in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Am. Nat.* 140:868-882.
- Perrins, C.M. 1965. Population fluctuations and clutch size in the Great Tit *Parus major*, L. *J. Anim. Ecol.* 34:601-647.
- Peterson, C.C., Nagy, K.A. y Diamond, J. 1990. Sustained metabolic scope. *Proc. Natl. Acad. Sci. Usa* 87:2324-2328.
- Peterson, M.R. 1992. Reproductive ecology of emperor geese: survival of adult females. *Condor* 94:398-406.
- Pettifor, R.A. 1993. Brood-manipulation experiments. I. The number of offspring surviving per nests in blue tit *Parus caeruleus*. *J. Anim. Ecol.* 62:131-144.
- , Perrins, C.M. y McCleery, R.H. 1988. Individual optimization of clutch size in the great tits. *Nature*

336:160-162.

- Pianka, E.R. y Parker, W.S. 1975. Age-specific reproductive tactics. *Am. Nat.* 109:453-464.
- Pinowska, B. 1979. The effect of energy and building resources of females on the production of House Sparrows *Passer domesticus* L. populations. *Ekologia Polska* 27: 363-393.
- Potti, J., Aguado, F.J.S., Blanco, D. y Montalvo, S. 1987. Breeding data for a population of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in Central Spain. *Ardeola* 34:105-110.
- y Montalvo, S. 1991a. Male arrival and female mate choice in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in Central Spain. *Ornis Scand.* 22:45-54.
- y Montalvo, S. 1991b. Return rate, age at first breeding and natal dispersal of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in central Spain. *Ardea* 79:419-428.
- y Montalvo, S. 1993. Polygyny in Spanish Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Bird Study* 40:31-37.
- Power, H.W. 1980. The foraging behavior of Mountain Bluebirds with emphasis on sexual differences. *Ornithol. Monogr.* 28. American Ornithologist's Union, Washington, Estados Unidos.
- Reid, W.V. 1987. The cost of reproduction in the Glaucous-winged Gull. *Oecol.* 74:458-467.
- Reyer, H.U. 1984. Investment and relatedness: a cost/benefit analysis of breeding and helping in the Pied Kingfisher (*Ceryle rudis*). *Anim. Behav.* 32:1163-1178.
- Reznick, D. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44:257-267.
- Ricklefs, R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds.

- Smithsonian Contr. Zool. 9:1-48.
- 1974. Energetics of reproduction in birds. En: Paynter, R.A. (ed). Avian energetics. Publ. Nutt. Orn. Club 15:152-252.
- 1977. On the evolution of reproductive strategies in birds: reproductive effort. Am. Nat. 111:453-478.
- 1983. Avian postnatal development. En: Farner, D.S., King, J.R. y Parkes, K.C. (eds). Avian Biology, Vol. 7:1-83. Academic Press, Nueva York, Estados Unidos.
- and Hussell, D.J.T. 1984. Changes in adult mass associated with the nestling cycle in the European Starling. Ornis Scand. 15:155-161.
- Röskaft, E. 1985. The effect of enlarged brood size on the future reproductive potential of the rook. J. Anim. Ecol. 54:255-260.
- Royama, T. 1966. A re-interpretation of courtship feeding. Bird Study 13:116-129.
- Schmidt-Nielsen, K. 1976. Fisiología Animal. Omega, Barcelons, España.
- Schoeller, D.A., van Santen, E., Peterson, D.W., Dietz, W., Jaspán, J. y Klein, P.D., 1980. Total body water measurement in humans with <sup>18</sup>O and <sup>2</sup>H labeled water. Am. J. Clin. Nutr. 33:2686-2693.
- Sibly, R. y McCleery, R. 1985. Optimal decision rules for herring gulls. Anim. Behav. 33:449-465.
- Silverin, B. 1981. Reproductive effort, as expressed in body and organ weights, in the Pied Flycatcher. Ornis Scand. 12:133-139.
- Simons, L.S. y Martin, T.E. 1990. Food limitation of avian

- reproduction: an experiment with the Cactus Wren. *Ecology* 71:869-876.
- Skutch, A.F. 1962. The constancy of incubation. *Wilson Bull.* 74:115-152.
- Slagsvold, T. 1984. Clutch size variation of birds in relation to nest predation: on the cost of reproduction. *J. Anim. Ecol.* 53:945-953.
- y Lifjeld, J.T. 1988. Ultimate adjustment of clutch size to parental feeding capacity in a passerine bird. *Ecology* 69:1918-1922.
- Smith, H.G. 1989. Larger clutches take longer to incubate. *Ornis Scand.* 20:156-158.
- , Källander, H., Fontell, K. y Ljungström, M. 1988. Feeding frequency and parental division of labour in the double-brooded great tit *Parus major*. *behav. Ecol. Sociobiol.* 22:447-453.
- , Källander, H., Hultman, J. y Sanzén, B. 1989. Female nutritional state affects the rate of male incubation feeding in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24:417-420.
- Staav, R. 1989. Åldersrekord för fåglar ringmärkta i Sverige- Aktuell lista 1989. *Vår Fågelvärld* 48:251-275.
- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Quart. rev. Biol.* 51:3-47.
- 1992. *The evolution of Life Histories*. Oxford Univ. Press, Oxford, Inghaterra.
- Svensson, L. 1984. Identification guide to European passerines. Estocolmo, Suecia.

- Tatner, P. y Bryant, D.M. 1989. The doubly-labelled water technique for measuring energy expenditure. En: Bridges, C.R. y Butler, P.J. (eds). Techniques in comparative respiratory physiology: an experimental approach, 77-112. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.
- Temrin, H. 1984. Why are some Wood Warbler (*Phylloscopus sibilatrix*) males polyterritorial? Acta Zool. Fenn. 21:243-247.
- Tinbergen 1987. Costs of reproduction in the Great Tit: intraseasonal costs associated with brood size. Ardea 75:111-122.
- y Boerlijst, M.C. 1990. Nestling weight and survival in individual Great Tit (*Parus major*). J. Anim. Ecol. 59:1113-1127.
- y Daan, S. 1990. Family planning in the Great tit (*Parus major*): optimal clutch size as integration of parent and offspring fitness. Behaviour 114:161-190.
- Török, J. y Toth, L. 1990. Costs and benefits of reproduction of the Collared Flycatcher, *Ficedula albicollis*. En: Blondel, J., Gosler, A., Lebreton, J.D. y McCleery, R. (eds.). Population biology of Passerine birds, 307-319. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Tye, A. 1992. Assessment of territory quality and its effects on breeding success in a migrant passerine, the Wheatear, *Oenanthe oenanthe*. Ibis 134:273-285.
- Tuomi, J. 1990. On clutch size and parental survival. Oikos 58:387-389.
- Valanne, K., Patomäki, J. y Kalela, O. 1968. Box-nesting birds

- in the timber-line forests at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. Ann. Zool. Fenn. 5:401-408.
- van Noordwijk, A.J. y De Jong, G. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence in variation in life history tactics. Am. Nat. 128:137-142.
- Vleck, C.M. 1981. Hummingbird incubation: female attentiveness and egg temperature. Oecol. 51:199-205.
- von Haartman, L. 1958. The incubation rhythm of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in the presence and absence of the male. Ornis Fenn. 35:71-76.
- 1967. Clutch size in the Pied Flycatcher. Proc. Int. Orn. Congr. XIV:155-164.
- Walsberg, G.E. 1983. Avian ecological energetics. En: Farner, D.S., King, J.R. y Parkes, K.C. (eds). Avian Biology, Vol. 7:161-220. Academic Press, Nueva York, Estados Unidos.
- y King, J.R. 1978. The energetic consequences of incubation for two passerine species. Auk 95:644-655.
- Waser, P.M. y Jones, W.T. 1991. Survival and reproductive effort in Banner-tailed kangaroo rats. ecology 72:771-777.
- Weathers, W.W. 1985. Energy cost of incubation in the canary. Comp. Biochem. Physiol.(A) 81:411-413.
- y Sullivan, K.A. 1989. Juvenile foraging proficiency, parental effort, and avian reproductive success. Ecology 59:223-246.
- Webb, D.R. 1987. Thermal tolerance of avian embryos: a review. Condor 89:874-898.
- Westerterp, K.R. y Bryant, D.M. 1984. Energetics of free existence in swallows and martins *Hirundinidae* during

- breeding: a comparative study using doubly labelled water. *Oecol.* 62:376-381.
- y Drent, R.H. 1985. Flighth energetics of the Starling *Sturnus vulgaris* during the parental period. *Proc. Int. Orn. Congr.* 18: 392-398.
- Wiggins, D.A. 1990. Clutch size, offspring quality and female survival in Tree Swallows -An experiment. *Condor* 92:534-537.
- Williams, G.C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.* 100:687-690.
- Williams, J.B. 1991. On the importance of energy considerations to small birds with gynelateral intermittent incubation. *Proc. Int. Orn. Congr.* 20: 1964-1975.
- Winkel, W. 1987. A general model for parental care. *Am. Nat.* 130:526-543.
- y Berndt, R. 1972. Beobachtungen und Experimente zur Dauer der Huderperiode beim Trauerschanäpper (*Ficedula hypoleuca*). *J. Orn.* 113:9-20.
- and Winkel, D. 1976. Über die brutzeitliche Gewichtsentwicklung beim Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*). *J. Orn.* 117:419-437.
- Wittenberg, J.F. 1982. Factors affecting how male and female Bobolinks apportion parental investments. *Condor* 84:22-39.
- Wright, J. y Cuthill, I. 1989. Manipulation of sex differences in parental care. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25:171-181.
- Zang, H. 1980. Der Einfluss der Höhenlage auf Siedlungsdichte und Brutbiologie höhlenbrutender Singvögel im Hartz. *J. Orn.* 121:371-386.