

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE BIOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL I (ZOOLOGÍA)**

**ECOLOGÍA REPRODUCTIVA Y MOVIMIENTOS
ESTACIONALES EN LA AVUTARDA (*Otis tarda*)**

TESIS DOCTORAL

Manuel Borja Morales Prieto

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



* 5 3 0 9 8 7 9 0 8 8 *
UNIVERSIDAD COMPLUTENSE

X-53-386159-3

ECOLOGÍA REPRODUCTIVA Y MOVIMIENTOS
ESTACIONALES EN LA AVUTARDA (*Otis tarda*)

Memoria presentada por D. Manuel Borja Morales Prieto para optar al grado de Doctor en Biología. Dirigida por el Dr. Juan Carlos Alonso López, Investigador Científico del CSIC, y por el Dr. Javier Antonio Alonso López, Profesor Titular de Etología de la Facultad de Biología de la UCM.

Fdo: Manuel Borja Morales Prieto

Vº Bº Juan Carlos Alonso López

Vº Bº Javier A. Alonso López



ÍNDICE GENERAL

AGRADECIMIENTOS.....	1
-----------------------------	----------

I. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	5
-------------------------------------	----------

II. ÁREA DE ESTUDIO

Localización geográfica.....	13
Población humana.....	13
Climatología.....	15
Hidrología.....	17
Geología y edafología.....	18
Vegetación y cultivos.....	19
Fauna.....	21

III. METODOLOGÍA GENERAL

El marcaje individual.....	25
Captura y marcaje de pollos.....	27
Captura y marcaje de individuos adultos.....	29
Localización de individuos marcados.....	34
Equipo de recepción.....	34
Localización por tierra.....	34
Localización aérea.....	35
Calidad de la recepción.....	38
Censos.....	39

IV. LA POBLACIÓN DE AVUTARDAS DE LA RESERVA REGIONAL DE CAZA DE LAS LAGUNAS DE VILLAFÁFILA: DINÁMICA ESTACIONAL Y TENDENCIA INTERANUAL

Introducción.....	41
Métodos.....	42
Los censos.....	42
Análisis de los datos.....	44

Resultados y discusión.....	47
-----------------------------	----

V. MOVIMIENTOS ESTACIONALES I: PATRONES DE MIGRACIÓN EN LOS MACHOS

Introducción.....	59
Métodos.....	61
Resultados.....	67
Cambios estacionales en el número de machos.....	67
Movimientos estacionales de los machos marcados.....	68
Fidelidad al <i>lek</i> y al área de invernada.....	72
Diferencias respecto a las hembras.....	73
Discusión.....	73

VI. MOVIMIENTOS ESTACIONALES II: PATRONES DE MIGRACIÓN EN LAS HEMBRAS

Introducción.....	83
Métodos.....	84
Resultados.....	87
Cambios estacionales en el número de hembras.....	87
Patrones de movimiento de las hembras marcadas.....	88
Efecto del éxito reproductivo en los patrones de movimiento.....	93
Fidelidad al <i>lek</i> y a las áreas de nidificación e invernada.....	94
Discusión.....	95

VII. PRODUCTIVIDAD ANUAL Y ÉXITO REPRODUCTIVO INDIVIDUAL EN LAS HEMBRAS

Introducción.....	103
Métodos.....	105
Estimación de la productividad anual de la población de avutardas de la Reserva de Villafáfila.....	105
Seguimiento de hembras marcadas.....	106
Obtención de los datos meteorológicos.....	108
Tratamiento de los datos y análisis estadístico.....	108

Resultados.....	111
Productividad de la población.....	111
Éxito reproductivo individual.....	116
Discusión.....	119
Influencia de la meteorología en la productividad.....	119
Calidad de las hembras y productividad.....	123

VIII. CORRELACIONES FENOTÍPICAS Y SOCIALES DE LA ACTIVIDAD SEXUAL EN LOS MACHOS

Introducción.....	129
Métodos.....	134
Radioseguimiento y toma de datos.....	134
Categorización fenotípica de los machos.....	138
Categorización por edades.....	140
Estimación del éxito de cópula.....	141
Análisis estadísticos.....	144
Resultados.....	145
Correlaciones entre caracteres fenotípicos y peso.....	145
Correlaciones entre los caracteres fenotípicos y las tasa de exhibición sexual.....	146
Correlaciones entre caracteres fenotípicos, tasas de exhibición sexual y éxito de cópula.....	147
Diferencias de edad.....	149
Discusión.....	149
Relación entre actividad sexual, grado de desarrollo de los caracteres epigámicos y condición física.....	150
Relación entre caracteres epigámicos, actividad sexual y edad.....	156
Conclusión.....	158

IX. TENDENCIAS INTERANUALES Y ESTACIONALES DE LOS LEKS DE AVUTARDA EN LA RESERVA DE VILLAFÁFILA

Introducción.....	161
Métodos.....	164
Estudio poblacional.....	164
Estudio individual.....	167
Resultados.....	168
Estudio poblacional.....	168
Estudio individual.....	172
Discusión.....	177

X. LEKS Y DIMORFISMO SEXUAL EN AVUTARDAS Y SISONES: REVISIÓN COMPARATIVA

Introducción.....	184
Métodos.....	186
Resultados y discusión.....	192

XI. RESUMEN Y CONCLUSIONES.....196

XII. BIBLIOGRAFÍA.....210

AGRADECIMIENTOS

Los primeros y más importantes acreedores de mi agradecimiento, sin cuyo apoyo, a veces vehemente, otras silencioso, pero siempre constante, yo, posiblemente, no hubiese finalizado este trabajo, son mi ahora esposa María y mis padres. Los ánimos de mis amigos y compañeros de toda la vida, del colegio, de la facultad, han constituido, a su vez, un acicate y un estímulo fundamentales. No voy a enumerar su lista porque, sin duda, alguno dejaría injustamente fuera, pero todos ellos saben bien quienes quedan incluidos en ella.

Directamente implicados en el trabajo de campo, compartiendo conmigo horas de "patrol", de telescopio y AVM, de viajes por Castilla, de barro y eslinga, de cenas en Sibi (y en otros sitios no tan recomendables) y de pacharanes en Evaristo, así como no pocos cabreos y disgustos ("si no es por las jartás a reír que nos damos luego....."), han estado mis compañeros y amigos Enrique y Carlos. Nunca tan buen compañerismo ha compensado tantas otras cosas. No hace falta repetir una vez más que "¡somos los más grandes!".

Especial gratitud merece todo el pueblo de Villafáfila, y del resto de los términos municipales de la Reserva, cuya hospitalidad hizo más agradable mi estancia entre ellos, especialmente a Cayetano Caldero, por sus consejos y

ayuda durante la captura de los jóvenes, a su esposa Margarita por su amabilidad, a Tino y Pepe Use, por, entre otras muchas cosas, su inestimable ayuda al reparar sin demora nuestros vehículos, a Sibi y Toño, por haberme tratado como a un miembro más de su familia, a Angel Rodríguez y Tomás del Teso, entrañables amigos de la "Ruta de los Carros", a Fernando, Antonio, Jesús, Manolo, Pedro, Tanito, Rafael, Toño y demás personal de la Reserva por haberme comunicado localizaciones de individuos marcados y por haberme ayudado a salir del barro en más de una ocasión, y a tantos otros con los que alguna vez compartí algún café, copichuela o, simplemente, una charla amigable.

Por último, agradecer a todos mis compañeros del Museo por su disposición, muy especialmente a Luismi por sus continuas sugerencias e inmediato apoyo para solucionar cuantos problemas informáticos y estadísticos me surgiesen, y, como no, a mis directores de tesis, Juan Carlos y Javier Alonso por su esfuerzo y dedicación para que el trabajo saliese adelante. Quiero desear a Simon lo mejor en su nuevo trabajo en Australia (de las avutardas a los anfibios, menudo salto) y agradecerle, no sólo sus revisiones del inglés de los manuscritos, sino también más de un buen consejo y algún que otro esclarecedor comentario sobre el "Big Game".

La realización del presente estudio ha sido posible gracias a la financiación de la Consejería de Educación de la Comunidad de Madrid que, desde 1994 hasta 1998, me concedió una beca predoctoral, enmarcada en el

convenio CAM-CSIC-Museo Nacional de Ciencias Naturales. La Dirección General de Investigación Científica y Técnica, mediante la concesión de los proyectos PB 91-0081 y PB 94-0068, y el ICONA, hoy Dirección General de Conservación de la Naturaleza, gracias al entusiasmo de D. Cosme Morillo y D. Juan Manuel de Benito, hicieron posible, con su financiación, la mayor parte del trabajo de campo. Asimismo deseo agradecer los permisos que, para la captura y marcaje de los pollos, nos fueron concedidos desde la Dirección General del Medio Natural de la Junta de Castilla y León.

De inestimable ayuda ha resultado la colaboración del Ejército del Aire, sin la cual no hubiese sido posible seguir el rastro a muchos de los individuos marcados. Nuestro agradecimiento al Teniente General Jefe del Estado Mayor del Aire, D. Ramón Fernández Sequeiros y a sus respectivos antecesores en dicho cargo, al Teniente General Jefe de la Primera Región Aérea y del Mando Aéreo del Centro, D. Gonzalo Gómez Bayo, y a su sucesor en el cargo, D. Casimiro Muñoz Pérez, al Jefe de la División de Operaciones, General Miguel Valverde y al Tte. Coronel Angel Sánchez, de la Sección de Transporte Aéreo de dicha División, al Jefe de la base aérea de Torrejón, Coronel Carretero, y a su piloto, el Capitán Juan Ignacio Alcusa, sin cuya pericia durante el accidente aéreo del 23 de abril de 1992 no hubiésemos podido escribir estas líneas. Gracias igualmente al Jefe de la base de Getafe, Coronel Ramos, y especialmente al Tte. Coronel Jefe del 42 Grupo, D. Joaquín Adsuar, al Capitán Fernando Acero y al Comandante Francisco Chamorro, pilotos en la mayor parte de los vuelos, al Capitán Jáimez, y al Subteniente Manuel Ronco, por sus ideas y

ayuda durante la instalación de las antenas en las avionetas, así como al resto del personal que, de una u otra forma, han hecho posibles los vuelos de localización de Avutardas radiomarcadas.

Finalmente, sería injusto olvidar que el marcaje individual de avutardas en la Reserva de Villafáfila fue iniciado a comienzos de los años ochenta por Vicente Ena, de la Universidad de León. Algunas de las aves marcadas por él han rendido buenos datos durante la realización de esta tesis y siguen haciéndolo hoy en día.

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

La avutarda (*Otis tarda*) es una de las comparativamente pocas especies de aves en las que la monogamia social no es el patrón de apareamiento dominante (ver Oring, 1982, para una revisión exhaustiva de los sistemas de apareamiento en aves). Por el contrario, su biología reproductiva se basa en los vínculos poligínicos o en la relación promiscua, habiendo sido tradicionalmente descrita como una especie cuyos machos forman *leks* o *leks* dispersos (Gewalt, 1959; Oring, 1982, Höglund & Alatalo, 1995), aunque algunos autores han sugerido la existencia en esta especie de poliginia basada en la defensa de recursos, o en la defensa directa de las hembras (Sterbezt, 1981; Carranza *et al.*, 1989). En cualquiera de estos contextos, los machos deben estar sometidos a una fuerte selección sexual, ya sea intersexual (causada por la elección de las hembras) o intrasexual (causada por la competencia directa entre ellos, p.e. agresiones), o bien una combinación de ambas, que ha favorecido la evolución de un marcado dimorfismo sexual, especialmente acusado en el tamaño. Así, los machos adultos pesan de 10 a 15 kg, mientras que las hembras se mantienen entre los 3 y los 4 kg, lo que representa alrededor de un 30% del peso de aquellos. La cría de los pollos corre exclusivamente a cargo de las hembras, que nidifican a distancias variables de las áreas de exhibición sexual de los machos, en cuyas cercanías suelen tener lugar las cópulas. Buena parte de los machos abandona

las áreas de exhibición y se dispersa, llevando a cabo migraciones posreproductivas cuya duración y alcance han sido poco estudiados hasta la fecha (ver, sin embargo, Alonso *et al.*, 1995). Cuando los pollos han alcanzado los 3 meses de edad, las hembras se reúnen en bandos formados por madres, pollos y hembras que no han tenido éxito en la cría, realizando, igualmente, desplazamientos posreproductivos de carácter estacional. Los pollos, normalmente uno, y menos frecuentemente dos, dependen de sus madres hasta, aproximadamente, un año de edad, dispersándose posteriormente y realizando, durante un tiempo variable, movimientos erráticos hasta que se establecen, alcanzada la madurez sexual, como adultos reproductores.

Como todos los miembros de la familia *Otididae*, la avutarda está característicamente adaptada a la vida en medios abiertos y desarbolados (Johnsgard, 1991). Originalmente pobladora de las estepas naturales del Paleártico, su hábitat principal en la actualidad lo constituyen las grandes extensiones de cultivo cerealista de secano, resultando especialmente favorables a la especie aquellas áreas en las que se mantienen los usos agrícolas tradicionales, así como cierto grado de heterogeneidad en el paisaje (p.e. presencia de viñedos, cultivos de leguminosas, arbolado disperso; ver Alonso *et al.*, 1990; Criado & Heredia, 1996).

El área de distribución de la avutarda se extiende desde la Península Ibérica y Marruecos, por el Oeste, hasta Asia Oriental, por el Este, aunque en los últimos dos siglos ha sufrido una importante regresión. En Europa, todavía está

presente en Austria, Bulgaria, República Checa, Alemania, Hungría, Moldavia, Portugal, Rumanía, Rusia, Eslovaquia, España, Turquía, Ucrania y Yugoslavia (Kollar, 1995).

La Península Ibérica, y en especial España, alberga la mayor parte de la población mundial de avutardas. Estas se distribuyen, principalmente, en dos grandes zonas, una en el noroeste y otra en el suroeste, con algunos otros núcleos menores distribuidos por el resto del territorio peninsular. Actualmente estimamos que la población española de avutardas oscila alrededor de las 19000 aves, siendo Castilla y León, Extremadura y Castilla-La Mancha, las regiones que albergan la mayor parte de la población con un 95 % del total (Alonso & Alonso 1996). Esta cifra es superior a las estimadas por otros autores (Trigo de Yarto, 1971; Palacios *et al.*, 1975; De la Peña, 1980; ICONA, 1982; Garzón, 1981; Purroy, 1982; Collar, 1985; Hidalgo, 1990). La diferencia, lejos de responder a un aumento reciente de la población, es debida al mejor conocimiento de las zonas avutarderas estudiadas y a una mayor precisión en la realización de los censos (Alonso *et al.*, 1990).

A pesar de estas cifras, la avutarda es un ave amenazada a escala mundial. Está considerada como "vulnerable" (Collar *et al.*, 1994) e incluida en el Anexo II del Convenio de Berna, Anexo I del Convenio de Bonn, en el Apéndice I del Convenio de Washington (CITES) y en el Anexo I de la Directiva Europea de Hábitats, así como de interés especial por la legislación española (Real Decreto 439/90). Un buen ejemplo de la regresión que actualmente experimentan las

poblaciones europeas lo constituye el caso de Hungría, que hasta hace pocos años albergaba la segunda población de avutardas más importante del continente, después de la ibérica. Los efectivos poblacionales de la avutarda en ese país han disminuído de más de 8000 individuos en 1941 a solamente 1100 en 1993 (Fodor *et al.*, 1971; Farago com. pers.).

Entre los principales problemas de conservación de la avutarda, tanto en España como a nivel mundial, cabe destacar el abandono de las formas tradicionales de agricultura extensiva, en favor de los sistemas intensivos, la conversión de secanos en regadíos, el sobrepastoreo, los trazados de líneas eléctricas, la reforestación no planificada y la caza furtiva (Glutz *et al.*, 1973; Cramp & Simmons, 1980; Collar, 1985; Johnsgard, 1991; Martín & Martín, 1990; Criado & Heredia, 1996).

En España, la especie está legalmente protegida desde 1980, siendo considerada, como ya se ha mencionado, especie de interés especial por el Real Decreto 439/90, que regula la catalogación de especies protegidas. La avutarda figura en el Libro Rojo de los vertebrados de España con la categoría de "Vulnerable". Además, algunas de las áreas avutarderas más importantes han sido declaradas Zonas de Especial Protección para las Aves (p. ej. Z.E.P.As. de Villafáfila, Madrigal-Peñaranda, y Tierra de Campos).

En respuesta a la precaria situación que afronta la avutarda a escala global, se ha elaborado un Plan de Acción europeo (Kollar, 1996) en el que se

establecen las medidas de conservación a adoptar en los distintos países. En el caso de España, dichas medidas contemplan la creación de Programas Zonales y el establecimiento de Zonas de Especial Protección, el diseño de planes de manejo de la especie, la lucha contra la caza furtiva, el apoyo a los sistemas tradicionales de cultivo y el estudio del impacto de los tendidos eléctricos, así como la cooperación con Portugal y el fomento de la investigación sobre aspectos básicos de la biología de la especie.

La presente memoria pretende contribuir, modestamente, al desarrollo de este último punto. Sólo en los últimos años se ha prestado atención, desde una perspectiva puramente científica, a la ecología y el comportamiento de la avutarda, lo que ha dado lugar a la publicación de diversos trabajos sobre la dispersión juvenil (Alonso & Alonso, 1992) y su causas últimas y proximales (Alonso *et al.*, 1998) y el cuidado parental (Alonso *et al.*, 1999), así como la variabilidad poblacional en el sistema de apareamiento (Carranza *et al.*, 1989), la características del cortejo sexual (Hidalgo de Trucios & Carranza, 1991) y las correlaciones fenotípicas de la intensidad de exhibición sexual en machos cautivos (Carranza & Hidalgo de Trucios, 1993). Este trabajo aborda tres aspectos fundamentales de la biología de la avutarda que, a pesar de ser tratados como apartados independientes, no dejan de estar estrechamente relacionados entre sí: los movimientos estacionales realizados por los individuos adultos, el éxito reproductor de las hembras, tanto a escala poblacional, como individual, y el sistema de apareamiento. Este último aspecto de la ecología reproductiva de la la avutarda se aborda desde tres enfoques diferentes. Por una

parte, se describe la dinámica poblacional de la especie en el área de estudio durante la época de apareamiento, poniendo especial énfasis en la distribución espacial de los individuos, la fenología reproductiva del comportamiento de los machos y la variación interanual en los patrones observados. Por otro lado, se estudia la relación entre el fenotipo de los machos de avutarda y su comportamiento durante la época de apareamiento, así como la influencia de ambos en su capacidad para atraer hembras e incrementar, eventualmente su éxito reproductor individual. Finalmente, se explora, mediante un enfoque comparado, la relación entre dimorfismo sexual y sistema de apareamiento en el conjunto de la familia *Otididae*.

La novedad en este estudio reside en el enfoque individual con el que se ha realizado, frente al enfoque puramente poblacional de los que le han precedido al tratar estos temas. Solamente el estudio de los animales individualizados en su medio natural permite apreciar la diversidad de presiones selectivas que actúan sobre ellos y las diferentes estrategias adaptativas que se pueden adoptar en respuesta a dichas presiones. Así pues, a lo largo del estudio que la presente memoria resume, se ha seguido a las avutardas capturadas por distintos procedimientos y marcadas mediante diversas técnicas con el fin de abordar en detalle los aspectos arriba mencionados.

Esta memoria de tesis consta de 11 capítulos. Los tres primeros están dedicados, respectivamente, a la presente Introducción, la descripción del área de estudio y la exposición de los métodos fundamentales utilizados a lo largo de

todo el estudio (la metodología empleada para abordar aspectos concretos se detalla en los correspondientes apartados de los respectivos capítulos). El capítulo IV describe las características generales de la población de avutardas del área de estudio, así como sus tendencias estacionales e interanuales. Los capítulos V y VI abordan, respectivamente, los movimientos estacionales de machos y hembras adultas, discutiendo las posibles causas evolutivas que podrían haber originado los patrones observados. El capítulo VII estudia la variación interanual de la productividad de la población estudiada en función de distintas variables meteorológicas, así como los distintos factores que pueden influir en la variabilidad individual del éxito reproductor de las hembras. El capítulo VIII explora las correlaciones fenotípicas individuales del comportamiento reproductivo de los machos de avutarda y su influencia en el éxito de cópula. El capítulo IX estudia la dinámica temporal y espacial del sistema de apareamiento de la avutarda en el área de estudio. Finalmente, el capítulo X analiza la relación entre tipo de sistema de apareamiento y dimorfismo sexual, a nivel filogenético, en la familia de las otíidas. Las principales conclusiones de cada uno de estos capítulos son resumidas en un capítulo final de conclusiones generales, con el que se cierra la presente memoria de tesis.

Para finalizar esta introducción quisiera puntualizar que, a todo lo largo de esta memoria, se ha empleado el nombre vernáculo castellano de *Otis tarda* tradicionalmente aceptado en la literatura ornitológica hasta su modificación en la última Lista Patrón, editada por la Sociedad Española de Ornitología, donde la especie es ahora denominada "avutarda común". Me ha parecido más sencillo

emplear la palabra "avutarda", sin más, en un trabajo prácticamente monográfico. El capítulo X representa la excepción, al aparecer en él la totalidad de especies que constituyen la familia de las avutardas y sisonas, por lo que, para evitar confusión de unas con otras, sí he optado por añadir en cada caso el "apellido" establecido por la Lista Patrón al utilizar el nombre vernáculo de esas especies.

II. ÁREA DE ESTUDIO

LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA

El presente estudio se llevó a cabo en la Reserva Regional de Caza de las Lagunas de Villafáfila y sus alrededores, en el cuadrante nororiental de la provincia de Zamora, cuyas 32682 ha de extensión albergan la población de avutardas de mayor densidad en todo el área de distribución de la especie (Alonso *et al.*, 1995). Situada en la Meseta Norte, y con una altitud media de unos 700 metros, forma parte de la comarca de Tierra de Campos, siendo sus coordenadas centrales 41° 50'N y 5° 36'W (Fig. 1).

POBLACIÓN HUMANA

Los límites de la Reserva Regional de Caza de las Lagunas de Villafáfila incluyen parte o la totalidad de los términos municipales de Cañizo, Cerecinos de Campos, Manganeses de la Lampreana, Revellinos, San Agustín del Pozo, San Martín de Valderaduey, Tapioles, Villafáfila, Villalba de la Lampreana, Villárdiga y Villarrín de Campos (D.G.M.N. 1994). En el padrón de 1991 figura una población de hecho de 4306 habitantes, residentes en los once núcleos de población que

comprende la Reserva. La densidad media es de 10.9 habitantes/km², siendo los términos de mayor densidad los correspondientes a Cerecinos, Manganeses de la Lampreana,

San Agustín del Pozo y Revellinos, y el de menor densidad al municipio de San Martín de Valderaduey. Sólo en tres poblaciones se superan los 500 habitantes: Manganeses de la Lampreana, Villafáfila y Villarrín de Campos.

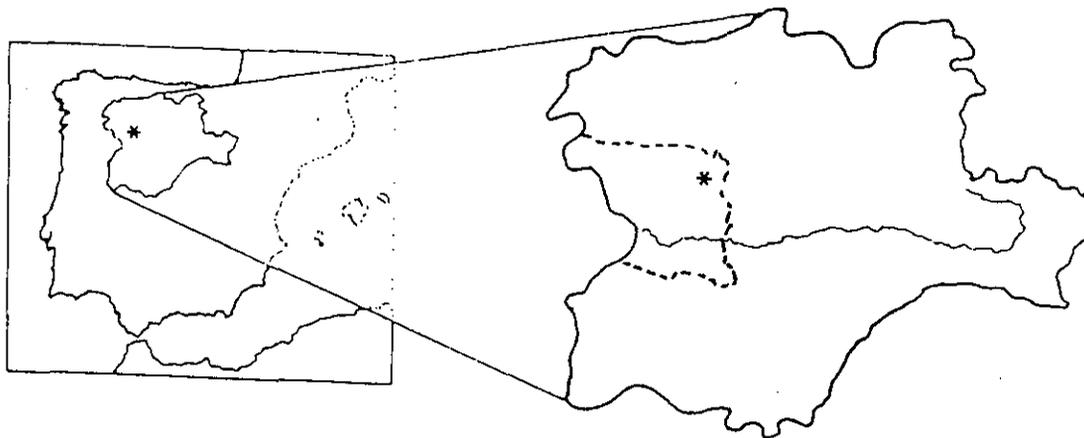


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio - Reserva Regional de Caza de las Lagunas de Villafáfila - en la Péninsula Ibérica y en la provincia de Zamora.

CLIMATOLOGÍA

Por las características de su clima, el área de estudio se puede incluir dentro del tipo climático "mediterráneo templado", con un régimen de humedad "mediterráneo seco" y un régimen térmico "templado cálido". Como consecuencia de este régimen climatológico, la zona está sometida una gran amplitud térmica, con grandes variaciones de las temperaturas extremas y, por consiguiente, de las medias. Los veranos son calurosos, con máximas en torno a los 35°C, mientras que los inviernos son fríos y prolongados, con heladas frecuentes, pudiéndose alcanzar los 10-12°C bajo cero. La temperatura media anual oscila alrededor de los 13°C (De la Granja & Pérez, 1996 y Tabla 1).

La pluviometría media anual oscila entre los 400 y 500 mm, que se reparten de una forma casi constante entre el invierno, la primavera y el otoño, siendo algo menor la precipitación en estas dos últimas estaciones. En verano la precipitación se reduce mucho, y se produce, en su mayor parte, en forma de tormentas, frecuentes en estos meses (ver Tabla 1). Las precipitaciones de nieve y de granizo se distribuyen en los meses de invierno y primavera respectivamente, siendo su frecuencia media de un día al mes (De la Granja & Pérez, 1996).

Tabla 1. Temperatura, precipitación y número de días de lluvia medios mensuales, así como sus correspondientes medias anuales, en la Reserva de Villafáfila (estación meteorológica de Tapioles) entre 1986 y 1998.

	Temperatura (°C)	Precipitación (mm)	Días de lluvia
Enero	3.65	43.46	9.69
Febrero	5.74	23.82	7.33
Marzo	8.95	32.62	5.53
Abril	10.30	38.55	8.90
Mayo	15.13	55.59	12.61
Junio	19.23	28.43	8.33
Julio	23.33	24.84	5.50
Agosto	22.62	21.8	4.42
Septiembre	17.76	30.57	7.00
Octubre	12.85	47.88	13.33
Noviembre	8.10	46.26	10.25
Diciembre	5.80	62.18	11.25
Media Anual	12.46	414.35	103.3

HIDROLOGÍA

La Reserva está enclavada en la cabecera de la cuenca hidrográfica del río Salado, y en su interior se pueden diferenciar, claramente, dos unidades hidrológicas con distinto régimen de funcionamiento: la cuenca lagunar, en la que destacan, por su extensión, la Laguna de la Salina Grande, la Laguna de Barillos y la Laguna de las Salinas que, junto con otras menores, ocupan unas 500 ha, y el resto de la zona, cuyos arroyos vierten a la cuenca del río Valderaduey por el Este y a la del Esla por el Oeste.

La cuenca lagunar es de funcionamiento semiendorreico, debido a que la anegación estacional de las lagunas tiene lugar por la conjunción de dos procesos distintos: el aporte directo de la lluvia y el afloramiento del nivel freático. Las precipitaciones en la cuenca lagunar dan lugar a flujos de agua en superficie que provocan el relleno de las depresiones. Este aporte se produce en una situación de esorrentía, más o menos típica, que desciende hasta las cotas inferiores de forma muy suave, debido a la escasísima pendiente, propia de un relieve tan llano. No existe ningún caudal importante que esté encauzado, aunque sí pequeños arroyos estacionales que mueren en las lagunas. El segundo proceso de inundación de las cuencas, mucho más importante que el anterior, es consecuencia del rebose del acuífero que empapa el terreno y cuyo nivel depende de las precipitaciones en todo el área de influencia del mismo. Dado que dicho área es mucho más amplia que la cuenca lagunar en sí, este aporte resulta fundamental para mantener el encharcamiento del terreno que, no

obstante, necesita cierto tiempo para acusar las consecuencias de las precipitaciones, debido a la lentitud del proceso de infiltración de las aguas a través del subsuelo. La cuenca está centrada en un eje que actúa de aliviadero, desaguando las lagunas por el Sur para dar lugar al arroyo Salado (D.G.M.N. Castilla y León, 1994).

GEOLOGÍA Y EDAFOLOGÍA

Los materiales del Terciario y Cuaternario son, con diferencia, los más representados en la zona de estudio, cubriendo a otros materiales paleozoicos de menor importancia. La naturaleza edafológica de la zona se caracteriza por la presencia de suelos pardo-calizos aptos para la explotación agrícola, mientras que alrededor del vaso lagunar proliferan los suelos gley en los que se conforman los terrenos para el aprovechamiento piscícola que permanecen semiinundados durante una época del año. Dadas las características endorreicas de la zona, también hay gran profusión de los suelos salinos, con extraordinaria abundancia inicial de sales muy solubles. Este tipo de suelos sólo permite el desarrollo de vegetación halófila especializada (D. G. M. N. Castilla y León, 1994).

VEGETACIÓN Y CULTIVOS

La Reserva de Villafáfila, como buen ejemplo de estepa cerealista, no destaca por el alto grado de estructuración de su cubierta vegetal. La vegetación que domina el paisaje es la constituida por los cultivos de las distintas especies de cereal de secano. Sin embargo, estos cultivos juegan un papel crucial a la hora de proporcionar el hábitat apropiado para sustentar la gran riqueza faunística de la zona y evitar los procesos de escorrentía. Por otra parte, las comunidades halófilas presentes en las cercanías de las lagunas y charcas están integradas por especies propias de litoral, que confieren al área una gran riqueza florística. Las superficie dedicada a la explotación agraria se incrementó sensiblemente como consecuencia del proceso de concentración parcelaria (que también supuso la construcción de una amplia red de caminos) emprendido por el Ministerio de Agricultura entre los años 1970 y 1976, provocando la consecuente reducción de la superficie ocupada por la vegetación ruderal, los setos y ciertos cultivos como los viñedos (D.G.M.N. Castilla y León, 1994).

Los cultivos más representativos son los de cereal, principalmente de trigo (*Triticum aestivum*), cebada (*Hordeum vulgare*) y, en menor medida, avena

(*Avena sativa*) y centeno (*Secale cereale*) que, en régimen de año y vez, cubren más de un 80% de la superficie del área estudiada (Martínez, 1989). La alfalfa (*Medicago sativa*) es el siguiente cultivo en importancia, con un 8% de cobertura. Los pastos naturales ocupan aquellas zonas de mayor salinidad, no aptas para el aprovechamiento agrícola, cubriendo un 9% de la superficie de la Reserva (Alonso *et al.*, 1990). Otros cultivos minoritarios representados en el área de estudio son el girasol (*Helianthus annuus*), la veza (*Vicia sativa*), los garbanzos (*Cicer arietinum*), y las viñas (*Vitis vinifera*).

El arbolado es, sin duda, el tipo de vegetación peor representado en el área de estudio, encontrándose reducido a pequeños rodales dispersos. Aunque la Reserva se encuentra en pleno dominio del encinar continental (en términos fitosociológicos, *Gesnisto hystrici-Querceto rotundifoliae sigmetum* y *Junipero thuriferae- Querceto rotundifoliae sigmetum*, Rivas Martínez, 1985) y antaño la cobertura de estas formaciones debió ser amplia, hoy quedan ya muy pocas encinas dentro de la Reserva. Los árboles más frecuentes son el álamo (*Populus spp*), especialmente en las proximidades de los cascotes urbanos y cauces de arroyos, el pino piñonero (*Pinus pinea*) y el olmo (*Ulmus spp*), este último también muy ligado a poblaciones y caños de agua. Recientemente, la representación de los pinares está aumentando debido a la reforestación. En algunos puntos de la Reserva, especialmente al borde de caminos, todavía se mantienen algunos pies de los arbustos que constituían los antiguos setos y linderos, principalmente escobas (*Cytisus spp*) zarzas (*Rubus spp*) y rosales silvestres (*Rosa spp*).

FAUNA

Las aves constituyen el grupo zoológico más representativo de la Reserva Regional de Caza de las Lagunas de Villafáfila, donde encuentran condiciones muy favorables para la alimentación y nidificación, gracias al mantenimiento de los usos agrícolas tradicionales y a la permanencia de las zonas encharcadas durante buena parte del año. En la Reserva coexisten dos comunidades orníticas principales, la acuática y la esteparia, ligadas a sendos ecosistemas bien definidos: el complejo lagunar y la estepa cerealista (Rodríguez & Palacios, 1993). En las lagunas y áreas encharcables de la Reserva llegan a invernar cerca del 50% de las aves acuáticas censadas en Castilla y León (Palacios & Rodríguez, 1996), así como un creciente contingente de ánsares comunes (*Anser anser*), que en 1996 superó los 25000 ejemplares (ver igualmente Palacios & Rodríguez, 1996). Asimismo, la Reserva de de Villafáfila constituye zona de paso otoñal (y muy excepcionalmente primaveral) regular de un contingente de alrededor de 400 grullas comunes (*Grus grus*, Alonso *et al.*, 1990b). En cuanto a la comunidad ornítica de carácter estepario, además de su importante población de avutardas, la Reserva y sus alrededores cuentan con una población todavía no bien cuantificada de sisonos (*Tetrax tetrax*), un número indeterminado de alcaravanes (*Burhinus oedicnemus*) y ortegas (*Pterocles orientalis*), 40 parejas de aguilucho cenizo (*Circus pygargus*) censadas en 1993, 273 parejas de cernícalo primilla (*Falco naumanni*) contadas en 1995 (Palacios

& Rodríguez, 1996), así como una población en declive de perdiz roja (*Alectoris rufa*, Palacios & Rodríguez, 1996) y una buena representación de paseriformes propios de las estepas herbáceas paleárticas de carácter mediterráneo (Suárez *et al.*, 1991), tales como la calandria común (*Melanocorypha calandra*), la cogujada común (*Galerida cristata*), la terrera común (*Calandrella calandra*), el triguero (*Emberiza calandra*), la collalba gris (*Oenanthe oenanthe*) y el bisbita campestre (*Anthus campestris*). En años de plaga de topillo campesino (*Microtus arvalis*), tienen lugar espectaculares explosiones demográficas de la, por otro lado, escasa (aunque invernante regular en la zona) lechuza campestre (*Asio flammeus*, obs. pers.) Dada la importancia que para las aves tiene la Reserva de Villafáfila, ésta ha sido declarada Zona de Especial Protección para las Aves (ZEPA) por la Unión Europea y su complejo lagunar incluido en el Convenio Mundial de Protección de Zonas Húmedas de Importancia Internacional (RAMSAR).

Respecto a otros vertebrados, la zona de estudio alberga efectivos de algunas especies de mamíferos de interés cinegético como la liebre ibérica (*Lepus granatensis*) y el conejo (*Oryctolagus cuniculus*), así como el omnipresente zorro (*Vulpes vulpes*). Constituye, asimismo, una importante zona de tránsito de lobos (*Canis lupus*) entre distintos núcleos poblacionales de esta especie en la provincia de Zamora (Rodríguez & Palacios, 1993). Entre las especies de reptiles más frecuentemente observadas en la Reserva, cabe citar al lagarto ocelado (*Lacerta lepida*) y la culebra bastarda (*Malpolon monspessulanum*).

Finalmente, estudios limnológicos han puesto de relieve la singularidad las comunidades de invertebrados del complejo lagunar de Villafáfila (Alonso, 1986).

III. METODOLOGÍA GENERAL

En el presente capítulo se introducen los métodos de trabajo que se han mostrado fundamentales en la realización de la mayoría de los estudios que constituyen esta memoria. Estos métodos son tres: el marcaje individual, la telemetría, es decir, la localización de los individuos marcados con emisores de radio, y los censos de la población de avutardas de la zona de estudio. El marcaje individual es la base metodológica de los principales capítulos de la memoria, con la excepción de los capítulos IV y X. Los resultados presentados en el capítulo IV sólo pueden ser correctamente interpretados a la luz de los datos procedentes de los individuos marcados. La misma afirmación cabe realizar en relación con la telemetría, la cual proporciona, además, plena justificación al marcaje individual, al permitir una localización continuada de los individuos. Los censos, por su parte, no solamente han proporcionado los datos necesarios para estudiar las tendencias demográficas descritas en el capítulo IV, sino que han facilitado el contexto poblacional en el que tienen lugar los procesos individuales estudiados en los capítulos V al IX. Los métodos de obtención, elaboración y análisis de datos exclusivos de capítulos concretos son descritos en los respectivos apartados de metodología. El capítulo X, por tratarse de un trabajo puramente bibliográfico, no comparte ningún elemento metodológico con el resto de la memoria, por lo que los métodos utilizados se describen su apartado correspondiente.

EL MARCAJE INDIVIDUAL

El marcaje individual se ha mostrado como un método fundamental en el estudio del comportamiento animal, especialmente para investigar aspectos tales como los movimientos dispersivos y migratorios, o el comportamiento social. El marcaje con anillas de colores ha sido, por su economía y simplicidad, el método tradicionalmente más utilizado en aves, aunque, en el caso de la avutarda, el peligro que para los pollos implica el anillamiento, debido al pronunciado crecimiento en grosor de las extremidades durante su desarrollo, especialmente en los machos, junto con la dificultad de visualización de las anillas en el campo, a causa de la vegetación que, con frecuencia, oculta completamente las patas de las aves, aconsejó la utilización de otro sistema de menos riesgo y más fácil visualización, como es el marcaje con placas alares (Anderson, 1963; Mathisen, 1966; Parry, 1967; Southern, 1971; Blackman, 1973; Morgenweck & Marshall, 1977). Del mismo modo, el marcaje con radioemisores ha sido reconocido como uno de los métodos más apropiados para el estudio de la biología y el comportamiento de animales en libertad, ya que permite su seguimiento continuo (Amlaner & McDonald, 1980; Bub & Oelke, 1985; White & Garrot, 1990; Bub, 1991).

No obstante, algunos autores han planteado objeciones metodológicas al marcaje con radioemisores. En primer lugar, ciertos estudios sugieren que los individuos radiomarcados pueden sufrir tasas de mortalidad más elevadas, modificar su comportamiento, restringir su movilidad, o ver alteradas sus condiciones físicas (Hessler *et al.*, 1970; Boag, 1972; Greenwood & Sargeant, 1973; Craighead & Dunstan, 1976; Lance & Watson, 1977; Snyder, 1985; Small & Rusch, 1985; Pekins, 1988). Otros autores consideran que, para reducir al máximo las posibles alteraciones del comportamiento derivadas de la captura y manejo de los individuos y con el fin de que la actividad de los animales marcados sea representativa de la población estudiada, es necesario incrementar la muestra de los mismos, con el consiguiente coste económico adicional (Cochram e Ior, 1963). Por otra parte, es conveniente tener en cuenta algunas dificultades de carácter técnico a la hora de fabricar y elegir el tipo de radioemisor más adecuado a las características de la especie objeto de estudio, asegurando, así, la mejor calidad de recepción posible y, sobre todo, la durabilidad requerida para cubrir las necesidades y objetivos del trabajo. Alonso *et. al* (1996) y Martín (1997) revisan extensamente los tipos de emisores, y sus correspondientes sistemas de sujeción, que mejor se ajustan a las características de la avutarda en función del sexo y la edad de los individuos.

El estudio de los distintos aspectos de la biología de la avutarda tratados en la presente memoria ha requerido el empleo de datos procedentes de la observación, tanto de individuos marcados a edad adulta, principalmente

machos, como de individuos marcados cuando aún eran pollos, tanto machos como hembras. En consecuencia, en este capítulo se describen los procedimientos de captura y marcaje de pollos, brevemente, y de adultos, con mayor extensión. Asimismo, se detallan los diferentes métodos utilizados en la localización de los individuos marcados.

Finalmente, algunos de los objetivos contemplados a lo largo de este trabajo han requerido la realización de censos completos del área de estudio con una frecuencia que varió en función del objetivo concreto a cubrir.

Captura y marcaje de pollos

Cada año, entre 1983 y 1993, de 6 a 40 jóvenes de avutarda fueron marcados con placas alares durante la segunda mitad de julio y la primera de agosto, cuando todavía se encontraban en pleno período de dependencia de la madre. A partir de 1991 los juveniles fueron dotados, además, de un emisor de radio. El procedimiento de captura consistió en la localización de las familias desde puntos prominentes del terreno, persiguiéndolas hasta conseguir que los pollos se separasen de sus madres y se ocultasen entre la vegetación, donde, gracias a su plumaje críptico, trataban de pasar desapercibidos. Todos los pollos capturados fueron pesados y medidos. El peso medio de los individuos marcados fue de 1950g (2400g de media en los machos y 1590g de media en las hembras). Aquellos individuos que pesaron menos de 1000g fueron

liberados sin marcar. Las medidas tomadas sirvieron para elaborar una relación biométrica que permite el sexado de los pollos en mano con una confianza del 98% (ver Alonso *et al.*, 1996 y Martín, 1997 para una relación completa de dichas medidas y una descripción detallada del sexado por biometría de los jóvenes de avutarda). Una vez liberados en la zona original donde la familia fue descubierta, los pollos se alejaban, casi siempre, caminando, aunque algunos volaron y muy pocos permanecieron echados. En todos los casos se pudo comprobar que se reunían de nuevo con sus madres, por lo general inmediatamente después de su liberación.

Por las razones aducidas más arriba, todos los individuos capturados como juveniles fueron marcados con placas alares. Dichas placas fueron fabricadas con plástico rígido (Gravoply) de distintos colores, sobre las que se grabaron diferentes símbolos para permitir la identificación individual (Ena *et al.*, 1985; Hellmich, 1991; Alonso *et al.*, 1996). Cada marca medía 65 x 65 mm, y en su parte superior presentaban una solapa perforada que permitía su sujeción al patagio del ave mediante un remache de los utilizados en zootecnia. La solapa se dobló ligeramente para su mejor adaptación a la curvatura del ala plegada. El peso total de la marca junto con el remache fue de 12g.

Los emisores de radio con los que se dotó a los jóvenes (de las marcas Biotrack y Telonics) pesaron entre el 1,5 y el 4% del peso total del ave en el momento de su captura. Dado el gran dimorfismo sexual de la especie, se

utilizaron diferentes métodos de sujeción de dichos emisores, con el fin de minimizar las posibles consecuencias negativas sobre el crecimiento de los pollos. En los pollos hembra se utilizaron, mayoritariamente, los métodos del "poncho" (Fischer *et al.*, 1993; Small *et al.*, 1993; Wilson *et al.*, 1992; Pekins, 1988; Amstrup, 1980), la banda alar (Alonso *et al.*, 1987) y la sujeción al patagio, mientras que en los pollos macho se empleó principalmente el método del arnés (Heinrich *et al.*, 1994; Ferrer, 1990; Kenward, 1980), siendo diferentes los tamaños de los radioemisores según el tipo de sujeción. Como ya se ha mencionado con anterioridad, Alonso *et al.* (1996) y Martín (1997) analizan con detalle la idoneidad de cada método de sujeción y modelo de emisor en el radiomarcaje de avutardas.

El número total de pollos de avutarda marcados fue de 188, de los cuales 101 fueron provistos de radioemisor.

Captura y marcaje de individuos adultos

Un total de 13 machos adultos de avutarda fue capturado con redes de cohetes a lo largo de dos campañas desarrolladas en febrero de 1993 y febrero-marzo de 1994, respectivamente. El éxito en la captura varió enormemente de la primera campaña a la segunda debido a la falta de experiencia previa en el empleo de redes con la especie. En el intento de 1993 se capturaron y marcaron 2 machos, y 11 en los intentos de 1994.

Las redes disparadas y extendidas por cohetes constituyen una innovación respecto al procedimiento de propulsión de redes mediante balas disparadas por cañones, previamente utilizado. Los cohetes son proyectiles no aerodinámicos constituídos por un cilindro hueco, achatado en su extremo anterior, una aleta estabilizadora en su extremo posterior en forma de larga barra de acero, que actúa como contrapeso, y unas toberas de escape en la base. Estos cohetes se conectan a la red mediante cuerdas de choque y son propulsados por explosivos de clase B, alojados en su interior e inflamados por iniciadores eléctricos (Dill, 1969; U. S. Fish & Wildlife Service Transmittal Sheet, 1987). Los cohetes pueden ser dispuestos en lanzaderas cuyo fin es, principalmente, el de proteger las cargas de la humedad (tal es el caso de la captura de aves acuáticas como anátidas y limícolas; véase, por ejemplo, Dill, 1950). En nuestro caso, el empleo de este dispositivo no fue necesario. Los cohetes utilizados fueron del modelo llamado "de impulso", fabricados en España a imitación de los cohetes WMI (Wildlife Materials, Inc.) de factura norteamericana y cuyas características técnicas concretas pueden ser consultadas en los catálogos de dicha compañía.

Las redes empleadas difirieron en las dos campañas de captura. En 1993 se emplearon dos redes modelo *Turkey*, fabricadas por WMI, de 15X12 m y malla de 2,5 cm, unidas y propulsadas por 3 cohetes cada una. En la campaña de 1994 se utilizó una red de 50X20 m y malla de 10 cm, de diseño propio y fabricada por encargo en España, siendo propulsada por 9 cohetes.

Esta red, además de poseer una mayor superficie que las dos primeras unidas, con el consiguiente aumento en las probabilidades de captura de individuos, ofrece la ventaja de presentar menos resistencia al aire, por lo que su caída al suelo, una vez desplegada, es más rápida. Por el contrario, presentó el inconveniente de tardar más en desplegarse y el de resultar más fácilmente enredable en las aves. El material textil empleado en la fabricación de ambos tipos de red fue el *nylon*.

A fin de paliar el estrés al que, como consecuencia de su captura y manejo, se encontraron sometidos los machos adultos, se instaló en el lugar de marcaje un tunel de lona, a modo de tienda de campaña, en el que se introdujeron las avutardas y del que se las sacaba a medida que eran marcadas. Las aves fueron provistas, además, de capuchas de tela a imitación de las empleadas en cetrería y de chalecos sujetos con velcro para impedir que aleteasen, con el consiguiente riesgo de lesiones.

Con el objeto de minimizar el tiempo de manejo de las aves, las medidas biométricas tomadas se limitaron al peso (en kilogramos), la longitud del tarso (distancia entre la muesca posterior de la articulación intertarsiana y el extremo inferior del tarso-metatarso, en mm), la cuerda y el arco alares (en mm) y la longitud de las barbas (distancia del nacimiento de las barbas en la base del pico hasta el extremo de las mismas, en mm, ver Tabla 1)

Tabla 1. Valores y media \pm desviación estándar de las variables biométricas medidas en los 13 machos capturados mediante redes de cohetes

Individuo	Peso (kg)	Longitud del tarso (mm)	Longitud del arco alar (mm)	Longitud de la cuerda alar (mm)	Longitud de las barbas (mm)
1	13	165	630	565	260
2	8	155.5	600	535	210
3	11	150	645	580	210
4	9.5	156	615	570	230
5	10	150.5	640	610	230
6	10.75	166.5	655	585	230
7	10.5	161.5	640	570	240
8	9.25	154.5	610	570	200
9	10	146.3	610	565	235
10	10	154.5	610	540	200
11	11	160	640	570	240
12	13	159.5	635	595	255
13	7	153	570	540	150
Media \pm DE	10.23 \pm 1.68	156.37 \pm 5.93	623.1 \pm 23.23	568.85 \pm 21.62	221.54 \pm 29.61
Media \pm DE excluyendo individuo 13 (joven del año)	10.5 \pm 1.43	156.65 \pm 6.10	627.5 \pm 17.65	571.25 \pm 20.68	227.5 \pm 21.27

Con el mismo propósito de minimizar el tiempo de manejo de los adultos capturados, se optó por no utilizar placas alares e incorporar la marca al mismo emisor de arnés (de la compañía Biotrack, en todos los casos) con que se dotó a las aves. Así, las dos placas de plástico rígido, sin solapa, se pegaron una a la otra de modo que se obtenía una única placa doble con el mismo símbolo y color en sus dos caras. Esta placa doble se pegó, a su vez, al dorso del emisor mediante resina *epoxi* (ver Figura 1). Los emisores con marca incorporada fueron preparados con anterioridad al marcaje para ser rápidamente colocados en las avutardas.

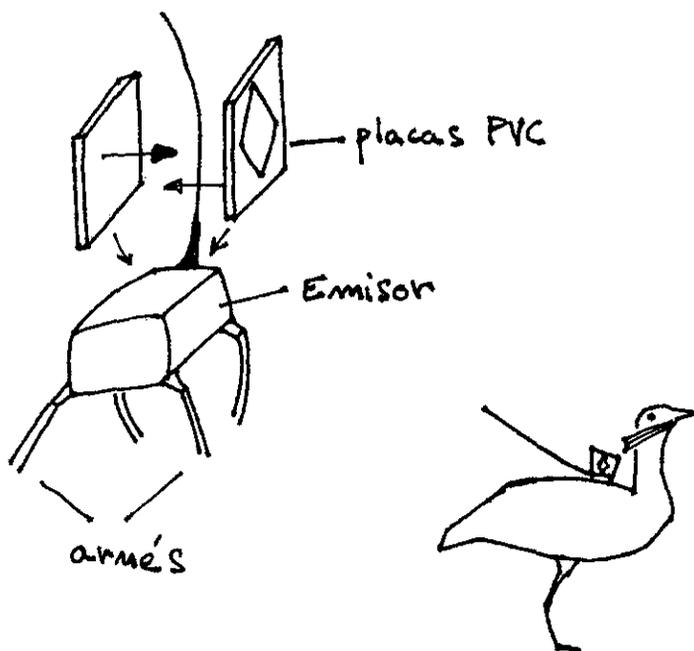


Figura 1. Dibujo esquemático del montaje de las placas dorsales sobre el emisor de arnés y aspecto de una avutarda marcada mediante dicho sistema.

LOCALIZACIÓN DE LOS INDIVIDUOS MARCADOS

Equipo de recepción

Se utilizaron equipos de recepción de las marcas AVM (modelo LA 12-DS) y Telonics (modelo TR 2, con escáner TS-1), alimentados por pilas alcalinas o recargables de Ni-Cd, conectados mediante cables coaxiales a antenas direccionales, de tipo yagui, de tres (WMI) o de dos elementos (Telonics).

Localización por tierra

Los individuos provistos de placas alares, pero no de emisor (bien por pérdida del mismo o bien por haber sido marcados únicamente con placas), fueron localizados, con éxito variable, durante censos completos de la Reserva (ver más abajo) y por observación al azar, a lo largo del seguimiento de día completo de los individuos radiomarcados. Los individuos provistos de emisor fueron localizados, fundamentalmente, mediante los siguientes procedimientos:

- 1- A lo largo de censos, durante los cuales se instalaron equipos de radiorrecepción en vehículos todoterreno. Estos equipos constaron de dos antenas dirigidas a 45° a izquierda y derecha, respectivamente, del sentido de la marcha del vehículo y conectadas a un receptor provisto de un escáner de frecuencias.

2- En el transcurso de controles realizados con una frecuencia entre quincenal y mensual de todos los individuos radiomarcados. En cada control se anotó la localización del individuo marcado en coordenadas UTM, el tamaño y la composición del bando en que estaba integrado y el tipo de terreno en que se encontraba.

3- A lo largo del seguimiento de día completo de los adultos. El propósito de estos seguimientos fue el de describir el comportamiento de las avutardas marcadas. Los métodos de muestreo empleados difirieron en función de las variables concretas a estudiar, por lo que serán detallados en los capítulos correspondientes.

Las localizaciones se llevaron a cabo mediante triangulaciones desde puntos prominentes del terreno (Cochran e Ior, 1963; Kenward, 1980; White & Garrot, 1990), lo que permitió eludir problemas en la recepción provocados por la topografía del terreno o la escasa vegetación arbórea del área de estudio.

Localización aérea

Las avutardas radiomarcadas que realizaron movimientos dispersivos fuera de la zona de estudio, o que simplemente desaparecieron de su área conocida de campeo, fueron relocalizadas desde avionetas (el rango de recepción de la señal de radio desde un avión es de 10 a 20 veces mayor que desde el suelo).

Para ello, y gracias a un convenio entre el CSIC y el Ministerio de Defensa, se emplearon avionetas del Ejército de Aire. El modelo utilizado fue el Bonanza E-24 de la casa Beechcraft. Las alas de este aparato se disponen en su plano inferior, lo que le permite alcanzar mayores velocidades que las avionetas con alas situadas en su plano superior como la Dornier E-9, muy utilizadas en la localización de animales que requieren ser contactados visualmente (Gilmer *et al.*, 1981). Además, las bajas velocidades a las que se desplazan estos aviones les confieren gran maniobrabilidad, lo que permite la triangulación con dos antenas direccionales, cada una en el extremo de un ala. En el caso de la localización de avutardas, por el contrario, no fue necesaria la visualización de los individuos, constituyendo la velocidad una ventaja adicional cuando se volaba con un alto número de frecuencias en el escáner, por lo que se optó por el modelo Bonanza, en el extremo de uno de cuyos planos se instaló una antena direccional (modelo Yagi de tres elementos) y, en la cara inferior del mismo, otra omnidireccional. Las dos antenas se conectaron, al igual que en los vehículos todoterreno, a un receptor con escáner. El procedimiento de localización aérea se inició habitualmente con un vuelo circular de unos 2 km de radio, a una altura de entre 500 y 800 m sobre el nivel del suelo, sobre la última localización del individuo a buscar (Alonso, 1996 *et al.*; Harrison, 1992). Una vez detectada la señal del emisor (la máxima distancia de recepción mientras se realizaba la aproximación a la última coordenada conocida fue de 20 km) se fijaba la línea de vuelo del avión en la dirección de recepción de mayor intensidad. Al aproximarse al individuo marcado, la intensidad de la señal recibida iba aumentando hasta que, en su vertical, la señal disminuía de

manera más o menos brusca, instante en el que se fijaba la coordenada mediante un GPS.

En ocasiones fue necesario prospectar grandes extensiones de terreno en busca de individuos perdidos durante largos periodos de tiempo y para cuya localización las últimas coordenadas conocidas dejaron de ser referencias útiles. En este tipo de búsquedas la altura de vuelo se mantuvo entre los 350 y 450 m sobre el nivel del suelo y el escaneo de las frecuencias se realizó a través, tanto de la antena direccional, como de la omnidireccional. La anchura de los transectos cubiertos a dicha altura varió entre 10 y 15 km a cada lado del avión, ligeramente menor a la obtenida desde avionetas con alas en el plano superior (24 km, Melvin & Temple, 1987). Esta altura de vuelo constituye un buen compromiso entre rango de recepción y tiempo requerido para fijar la posición de un emisor y retomar la búsqueda de las frecuencias restantes. Algunos autores consideran que la ganancia de la señal no se incrementa a partir de los 300 m de altura en áreas abiertas (Gilmer *et al.*, 1981), aunque para obtener una buena recepción sobre zonas montañosa o boscosas son necesarias mayores alturas de vuelo. En el caso de las avutardas provistas de arnés, se asumió que el rango de altitudes mencionado más arriba (350-450 m) fue el adecuado para la localización de todas las frecuencias, incluso cuando el ave se encontraba echada o en un área ligeramente accidentada, dada la posición constantemente vertical de la antena en este tipo de emisores. En el caso de las avutardas provistas de poncho, por el contrario, fue necesario aumentar el rango de alturas en algunas ocasiones.

Las localizaciones aéreas tuvieron éxito en casi el 100 % de los intentos. El error medio entre la localización real del individuo y la coordenada anotada desde la avioneta osciló entre los 500 y los 600 m.

Calidad de la recepción

La duración y el rango de recepción de los diferentes tipos de emisor dependió del número de baterías que llevasen y de la frecuencia e intensidad de la emisión. La frecuencia de señales se fijó en torno a 35-40 pulsaciones / minuto. Se empezó trabajando con modelos de dos baterías, que luego fueron sustituidos por emisores de tres baterías, de mayor duración.

Aunque la recepción de la señal ha sido aceptable en todos los tipos de emisor, los que se colocaron mediante arneses, por la posición e inclinación de la antena, han sido los más efectivos, al no variar la intensidad de la recepción como consecuencia de los movimientos de los individuos al realizar diferentes actividades. La temperatura y la humedad del aire afectaron, en ocasiones, a la calidad de la recepción. Como era de esperar, los problemas de recepción se acentuaron en las últimas fases de la vida funcional de los emisores, disminuyendo, tanto el alcance como la intensidad de la señal.

Excepcionalmente, el valor de la frecuencia de emisión de algún emisor osciló a lo largo de varios meses, debido a la deficiente calidad de sus cristales de cuarzo, pudiendo incluso llegar a interferir con otras frecuencias cercanas correspondientes a otros individuos, lo que causó alguna dificultad de localización.

CENSOS

Los censos, realizados a lo largo de 11 años (1987-1998), aportaron información complementaria sobre movimientos estacionales de individuos marcados, pero sin radioemisor, oscilaciones estacionales e interanuales de la población, proporción de sexos, productividad, mortalidad juvenil, formación y evolución temporal de los *leks*, inicio de la fase de incubación, etc. Aunque los resultados de los censos son utilizados en la interpretación de los datos discutidos en distintos capítulos de la presente memoria, la metodología empleada en su realización se presenta, junto con los resultados obtenidos y la discusión de los mismos, en un capítulo con entidad propia, dado el volumen y la relevancia de la información sobre las tendencias de población de avutardas de la Reserva de Villafáfila que una serie temporal semejante proporcionan.

Finalmente, la probabilidad de contactar con un individuo marcado con placas alares durante un censo resultó ser algo mayor que la probabilidad de contactar con él y, además, leer sus marcas, dependiendo de la posición y actividad del mismo en el momento de ser visto. Además, muchas aves pierden una de las dos marcas alares, por lo que, si son observadas desde el lado carente de marca, pueden pasar inadvertidas. No sucedió así, sin embargo, con los machos adultos marcados con placas dorsales, las cuales eran leídas prácticamente en el 100% de las ocasiones en que uno de dichos machos era contactado. Del mismo modo, la probabilidad de detección durante un censo de las aves radiomarcadas fue prácticamente del 100%, ya que siempre se censó con las antenas de radiorrecepción instaladas en el vehículo. Por lo tanto, los censos sirvieron, a su vez, como controles del total de individuos marcados existentes en el área de estudio.

IV. LA POBLACIÓN DE AVUTARDAS DE LA RESERVA REGIONAL DE CAZA DE LAS LAGUNAS DE VILLAFÁFILA: DINÁMICA ESTACIONAL Y TENDENCIA INTERANUAL

INTRODUCCIÓN

Los primeros datos fiables sobre el tamaño de la población de avutardas de la Reserva de Villafáfila ya indicaron que el número total de aves censadas fluctuaba estacionalmente entre los 1000 y 1800 individuos (Alonso *et al.*, 1990). Las cantidades publicadas con anterioridad a dicho estudio eran más bien confusas (ICONA, 1982; Otero *et al.*, 1982; Ena & Martínez, 1988, Grimmet & Jones, 1989) y repetidamente subestimaban el tamaño real de la población, debido a deficiencias metodológicas durante la realización de los censos (ver Alonso *et al.*, 1990; Alonso & Alonso, 1996).

En este primer capítulo se presentan los resultados de los censos de avutarda realizados en la Reserva de Villafáfila durante el trabajo llevado a cabo ininterrumpidamente desde 1987 hasta 1998 y se discuten las oscilaciones estacionales en el número de efectivos de la población y en la proporción de sexos, así como la tendencia interanual de aquella a lo largo de dicho periodo de estudio. Estos resultados serán de utilidad en la interpretación

de los presentados en capítulos posteriores, especialmente los relativos a la fenología y dinámica del sistema de apareamiento y a los movimientos estacionales de las aves marcadas.

MÉTODOS

Los censos

Entre enero de 1987 y septiembre de 1998 se realizaron 49 censos completos de la Reserva Nacional de Caza de las Lagunas de Villafáfila, distribuidos más o menos regularmente a lo largo de dicho período. En cada censo participaron cuatro personas repartidas en dos coches. La duración media de un censo fue de dos días. Los coches seguían itinerarios prefijados que cubrían la totalidad de la superficie de la Reserva. Se dio prioridad a la determinación correcta de la cantidad de aves, así como de su sexo y edad (diferenciando pollos todavía dependientes de sus madres, jóvenes independientes menores de un año y aves mayores de un año), aunque ello supusiera reducir la velocidad del censo. La velocidad media de los censos fue de 21 km/h, con un recorrido medio de 360 km y una duración media de 17 horas. En los censos de mayo y junio, cuando la gran mayoría de las hembras está incubando, la cantidad de éstas obtenida no refleja la realidad, ya que la incubación reduce notablemente su detectabilidad. Por lo tanto, el número de hembras en estos meses se sumió igual al obtenido en septiembre, cuando la siega del cereal y el grado de

desarrollo de los pollos permite detectar de nuevo a la práctica totalidad de ellas. Así pues, la cantidad de hembras censadas en septiembre se considera la más aproximada a la de mayo-agosto, si bien aquella puede resultar algo mayor que la de este último periodo, debido al posible retorno de algunas hembras que se dispersan para nidificar fuera de la Reserva y que, posteriormente, pierden la puesta o los pollos (ver capítulo VI de la presente memoria). Para asegurar la visualización de la totalidad de los individuos es necesario maximizar la relación entre la longitud del recorrido y la superficie a censar, lo que, en la práctica supuso recorrer la mayoría de los caminos de la Reserva. La relación media en los censos llevados a cabo fue de 1.1 km lineales recorridos por km² prospectado. El horario de censo abarcó desde la salida del sol hasta la puesta, con una interrupción a medio día que varió, según la época del año, de dos a ocho horas (entre las 11 y las 13 horas como mínimo en invierno y las las 8:30 y las 17 horas como máximo en primavera-verano). Esta interrupción era necesaria debido a la notable disminución de la actividad de las aves en el centro del día, lo que reduce sensiblemente su detectabilidad. La prolongación de los censos en las horas centrales del día ha dado lugar, en algunos estudios, a la subestima de las cantidades reales de avutardas, especialmente en el caso de las hembras (Alonso *et al.*, 1990). En los censos se utilizaron prismáticos de 8x, 10x ó 12x, y telescopios de 20-40x ó 20-60x, cartografiándose los bandos de avutardas en mapas de la Reserva a escala 1:50000.

Las clases de sexo y edad empleadas para categorizar a las aves fueron las siguientes:

- machos adultos e inmaduros: todos los machos mayores de un año
- machos jóvenes: machos menores de un año
- hembras: todas las hembras mayores de unos 5 meses, edad máxima a la que aún se pueden distinguir las hembras jóvenes
- hembras jóvenes: reconocibles sólo entre agosto y octubre, mes a partir del cual se incluyen en la categoría anterior
- indeterminados: individuos vistos en condiciones precarias de visibilidad o en vuelo
- jóvenes de sexo indeterminado: en julio-agosto todavía se ven pollos difíciles de sexar, debido a su corta edad

Dado el gran tamaño de las avutardas, la excelente visibilidad horizontal en el área de estudio, el hecho de que la máxima distancia entre caminos fuese de aproximadamente 1 km, y la experiencia acumulada por los observadores, se asumió que en los censos se observaba entre el 95 y el 100% de las avutardas existentes en la Reserva, con la ya mencionada excepción de las hembras entre de mayo a agosto.

Análisis de los datos

Con el fin de simplificar el análisis de los datos, los escasos individuos que no pudieron ser sexados durante los censos (el 0.02% en promedio y sólo el

0.001% en los últimos 35 censos) fueron considerados hembras , ya que, por una parte, éstas doblan en número, aproximadamente, a los machos y, consecuentemente, la probabilidad de que un individuo sin sexar sea hembra es muy superior al 50%, y, por otra parte, los machos resultan generalmente más fáciles de identificar, especialmente cuando el observador carece de la suficiente experiencia en el sexado de individuos en condiciones difíciles, tales como en vuelo, con poca luz, etc. En el mes de septiembre, cuando los juveniles de ambos sexos son todavía similares en tamaño y apariencia a las hembras adultas, los pocos individuos de sexo y edad indeterminados fueron distribuidos entre las categorías de hembras y pollos de cada sexo en proporción a las cantidades censadas para cada una de ellas (ver Alonso *et al.*, 1990).

En el presente capítulo se analizan y discuten únicamente las cantidades correspondientes a individuos mayores de un año para evitar, de esta manera, variaciones irregulares en el número total de avutardas debidas al desigual éxito reproductor de cada temporada, así como a la alta tasa de mortalidad juvenil encontrada en la zona de estudio durante los 2-3 primeros meses de vida de los pollos (Martín, 1997). En consecuencia, el número de machos empleado a lo largo de este capítulo es igual al número total de machos menos el número de machos jóvenes del año que pueden ser reconocidos en el campo. Respecto a los machos de dos y tres años, aunque éstos pueden presentar aún una considerable movilidad propia de individuos en dispersión juvenil (Alonso & Alonso, 1992 y Alonso *et al.*, 1998), y, por

tanto, su número en la Reserva oscila de forma poco previsible, éste es muy bajo en comparación con el de machos adultos establecidos definitivamente en sus áreas de reproducción dentro de la misma. Además, una buena parte de estos machos inmaduros realizan ya el mismo tipo de movimientos estacionales que los machos de más edad (observaciones propias basadas en individuos marcados), por lo que su inclusión en el total de machos adultos no afecta a las conclusiones del trabajo.

En cuanto a las hembras, el reconocimiento de los individuos del año sólo fue posible hasta finales de septiembre, por lo que se asumió que el número de hembras jóvenes contadas en ese mes permaneció constante hasta el mes de junio siguiente, restando dicha cantidad del total de hembras contadas cada mes en la Reserva, entre octubre y junio. Esta es la aproximación más ajustada al número real de hembras mayores de un año en la zona de estudio en esos meses, ya que, después de septiembre, el porcentaje de hembras del año que mueren o abandonan la Reserva es despreciable (Martín, 1997).

La variación mensual en el número medio de avutardas durante el periodo de estudio fue analizada mediante ANOVA simple, mientras que la significación de las diferencias entre dos medias mensuales cualesquiera fue evaluada mediante el correspondiente test a posteriori de diferencia menos significativa (test DMS). Los cambios mensuales en la proporción de sexos (número de hembras/ número de machos) a lo largo del año fueron estudiados,

igualmente, mediante ANOVA simple y las posibles diferencias mes a mes analizadas, de nuevo, mediante tests DMS.

Respecto a las tendencias interanuales de la población de avutardas de la Reserva de Villafáfila, se analizó, por una parte, la evolución a lo largo del período de estudio de las cantidades medias censadas correspondientes al número total de aves mayores de un año, al número de hembras y al número de machos, durante la temporada invernal, entendiendo como tal, en este caso, el periodo incluido entre el 1 de octubre y el 15 de abril del año siguiente. Y, por otra parte, se analizó la variación interanual del número de hembras que intentaron la reproducción cada temporada en la Reserva durante los años de estudio, definido éste como el número de hembras mayores de 2 años censadas a primeros de septiembre. La estimación de esta cantidad se realizó sustrayendo a las hembras adultas contabilizadas en septiembre el número de hembras vistas a finales de mayo, es decir, aquellas que no se encontraban incubando, asumiendo que éstas eran, en su práctica totalidad, las hembras que cumplían un año en dicho mes (observaciones propias basadas en individuos marcado). En todos los casos se realizó un análisis de correlación de rangos de Spearman entre las cantidades correspondientes y los años de estudio.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Cambios estacionales en el número de aves

Durante el período de estudio el número de avutardas censadas en la Reserva a lo largo del año varió entre un máximo de unas 1700-2200 aves, de octubre a abril (invierno), y un mínimo de unas 1000-1300 individuos, de mayo a septiembre (verano; todas la diferencias entre las medias mensuales de invierno y verano basadas en 3 o más censos fueron estadísticamente significativas, $p < 0.05$, Figura 1 y Tabla 1). Exceptuando diciembre, con un único censo, todas las muestras mensuales de octubre a abril mostraron valores máximos superiores los 1700 individuos, con un máximo absoluto de 2174 avutardas, correspondiente a marzo de 1998. Marzo fue también el mes con la mayor concentración de aves, arrojando los valores medio y mínimo (1713 individuos) más elevados.

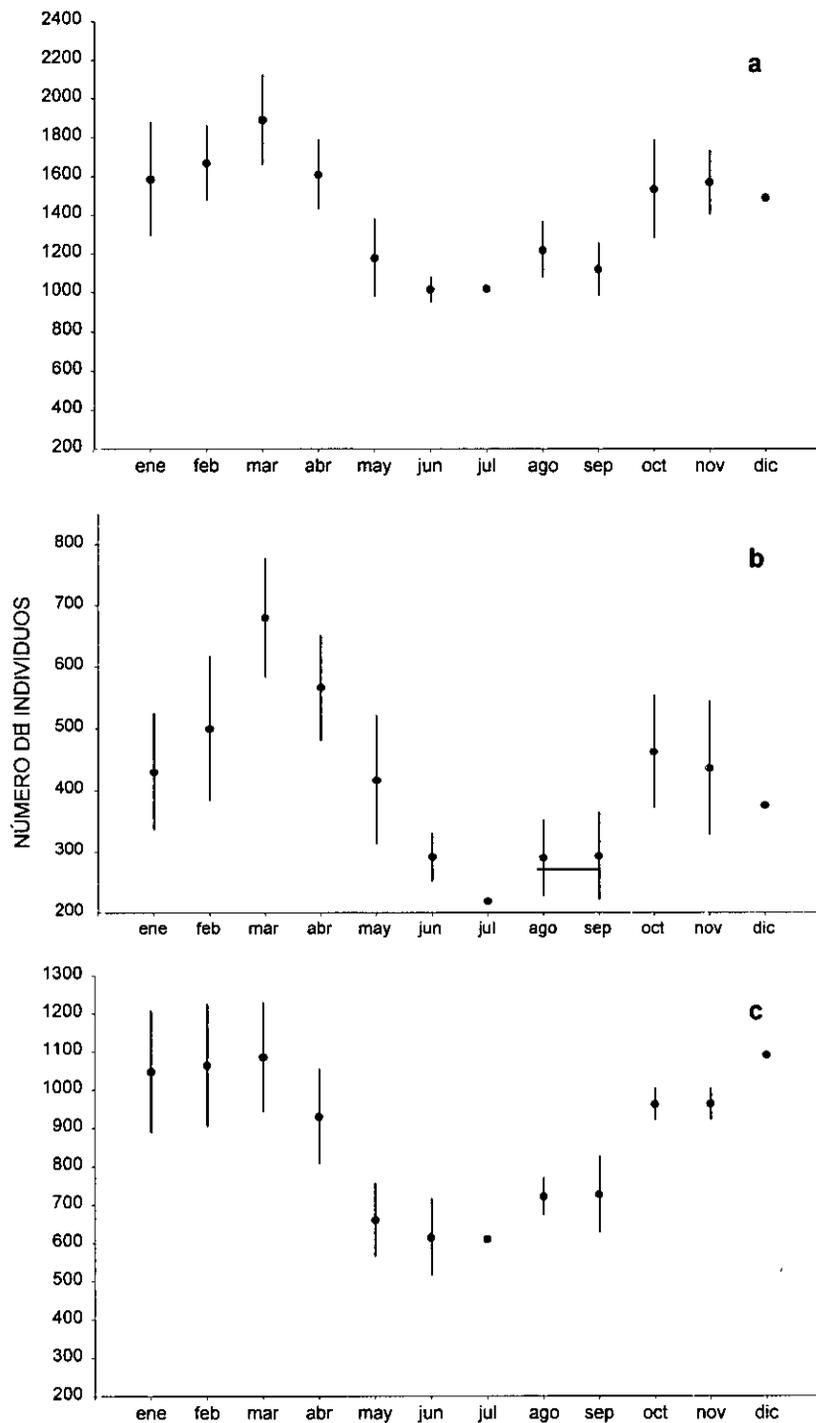


Figura 1. Variación mensual de las cantidades medias (\pm DE) de avutardas censadas en la Reserva de Villafila entre enero de 1987 a septiembre de 1998. La significación de las diferencias mencionadas en el texto entre medias mensuales se comprobó mediante tests DMS de los respectivos ANOVAs, realizados con medias basadas en 3 o más censos (a: número total de individuos, $F_{11,34} = 9.06$, $p=0.000$; b: número de machos, $F_{11,34} = 9.69$, $p=0.000$; c: número de hembras, $F_{11,34} = 8.25$, $p=0.000$).

Tabla 1. Cantidades mensuales medias y máximas (entre paréntesis) de avutardas censadas en la Reserva de Villafáfila (periodo de enero 1987-septiembre 1998).

Mes	No. de censos	No. total de aves	No. total de aves > 1 año	
			Machos	Hembras
Enero	5	1587 (2013)	430 (526)	1048 (1272)
Febrero	5	1670 (1907)	500 (666)	1065 (1225)
Marzo	6	1955 (2174)	696 (810)	1133 (1258)
Abril	7	1611 (1793)	563 (675)	930 (1138)
Mayo	4	1115 (1346)	382 (493)	635 (717)
Junio	3	1016 (1070)	291 (315)	616 (717)
Julio	1	1020 (1020)	219 (219)	611 (611)
Agosto	3	1222 (1355)	290 (360)	722 (775)
Septiembre	9	1121 (1293)	293 (406)	727 (948)
Octubre	2	1535 (1714)	463 (527)	963 (991)
Noviembre	3	1571 (1728)	436 (523)	963 (1003)
Diciembre	1	1492 (1492)	375 (375)	1091 (1091)

Además de las variaciones estacionales en las cantidades totales de avutardas censadas, en la Figura 1 es posible apreciar la existencia de diferencias entre sexos en dicho patrón estacional. Si se excluyen los individuos nacidos en el año con el fin de evitar variaciones debidas las diferentes productividades anuales, el máximo número de machos censados en la Reserva corresponde al mes de marzo, cuando se concentran en las arenas de exhibición para atraer a las hembras (todas las diferencias entre marzo y el resto de los meses fueron significativas, $p < 0.05$, excepto con abril). A juzgar por el descenso registrado en su número, a partir de mediados de abril, una vez que ha finalizado el período de máxima frecuencia de cópulas (ver Capítulo IX), más de la mitad de los machos abandonan progresivamente la Reserva. La cantidad mínima de machos en la Reserva de Villafáfila se alcanza, pues, durante el verano (las diferencias entre los meses de verano, de junio a septiembre, y el resto de los meses fueron igualmente significativas, $p < 0.05$). Entre el 20-30% de los machos que abandonan la Reserva tras las cópulas vuelven a ella en otoño, mientras que el resto no retorna hasta comienzos de la primavera (marzo) para realizar un nuevo intento reproductivo.

Respecto a las hembras, el patrón es ligeramente diferente. El número de hembras reproductoras, tengan éxito en la cría o no, en la Reserva es de 600 a 700 (conteos de mayo, Tabla 1 y Figura 1). Esta cantidad permanece aproximadamente estable hasta septiembre y es significativamente menor que la del resto del año. Entre septiembre y octubre la población de hembras en el

área de estudio se incrementa significativamente debido a la llegada, desde zonas adyacentes, tanto de hembras que han perdido sus pollos, como de otras que han criado exitosamente (datos confirmados con aves marcadas, ver Capítulo VI). El máximo número de hembras se alcanza en diciembre (entre 1000 y 1100 individuos), manteniéndose sin cambios hasta finales de marzo, cuando comienza la nueva estación reproductora.

En capítulos posteriores se argumentará que las variaciones estacionales de las cantidades de machos y hembras de avutarda en la Reserva de de Villafáfila no son sino el reflejo a escala poblacional de distintos patrones de movimiento que siguen diferentes individuos como respuesta a diversas causas evolutivas y proximales y que, en conjunto, determinan un patrón general de movimientos que podría clasificarse como migratorio parcial y sexualmente diferencial.

La proporción de sexos (hembras/machos) global en el área censada también varió, consecuentemente, a lo largo del ciclo anual (Tabla 2). Como en otras especies poligínicas, la proporción de sexos estuvo sesgada a favor de las hembras en todos los meses. El valor medio obtenido, en aves mayores de un año, para la estación reproductiva fue significativamente menor que el correspondiente al resto del año: 1.7 hembras por macho de marzo a mayo frente a 2-2.5 hembras por macho de junio a febrero ($p < 0,05$). Esta diferencia obedece a la entrada masiva de machos en la Reserva a finales de marzo y primeros de abril para aparearse en los leks. La proporción de sexos registrada

en la estación reproductiva (1.7 hembras por macho) es, por consiguiente, la estima que más se aproxima a la proporción de sexos operacional (proporción de hembras fertilizables en relación al número de machos sexualmente activos) para esta población. Sin embargo, el número de machos que, de hecho, copulan exitosamente es notablemente inferior al expresado por esta estima (ver Capítulo IX), mientras que la práctica totalidad de las hembras de dos o más años son probablemente fecundadas por algún macho, por lo que la proporción de sexos operacional real deberá estar mucho más sesgada hacia las hembras.

Tendencia interanual de la población

La población de avutardas que permanece en la Reserva entre el comienzo del otoño y la primavera temprana se ha mantenido estable a lo largo de los once años cubiertos por el estudio, con una leve, aunque no significativa, tendencia al aumento (Figura 2). Lo mismo sucedió para cada uno de los sexos al analizarlos por separado, siendo la ligera tendencia al incremento poblacional marginalmente significativa en el caso de los machos (Figura2). Esta leve tendencia no obedeció, en cualquier caso, a la inclusión en el análisis de los censos de marzo, lo cuales arrojan, como ya se ha visto, las máximas cantidades mensuales, ya que dichas cantidades se mantuvieron igualmente estables a lo largo de los sucesivos censos correspondientes a ese mes (total: $r_s = 0.7$, $p = 0.08$, $n = 6$; hembras: $r_s = 0.43$, $p = 0.4$, $n = 6$; machos: $r_s = 0.6$, $p = 0.4$, $n = 6$).

Tabla 2. Variación mensual de la proporción de sexos (hembras/macho) a lo largo del año. Los años de estudio y el número de censos para cada mes corresponden a los especificados en la Tabla 1. Los valores de marzo, abril y mayo son significativamente menores que los de otros meses (test DMS, $p < 0.05$).

Mes	Media mensual incluyendo aves < 1 año		Media mensual para aves > 1 año	
	Media	Desviación estándar	Media	Desviación estándar
Enero	2.35	0.22	2.47	0.31
Febrero	2.19	0.58	2.21	0.61
Marzo	1.58	0.11	1.64	0.13
Abril	1.64	0.26	1.67	0.29
Mayo	1.77	0.39	1.70	0.21
Junio	2.22	0.35	2.17	0.66
Julio	2.70	0.00	2.79	0.00
Agosto	2.24	0.43	2.57	0.58
Septiembre	2.48	0.72	2.65	0.84
Octubre	2.07	0.36	2.11	0.33
Noviembre	2.15	0.48	2.31	0.64
Diciembre	2.87	0.00	2.91	0.00

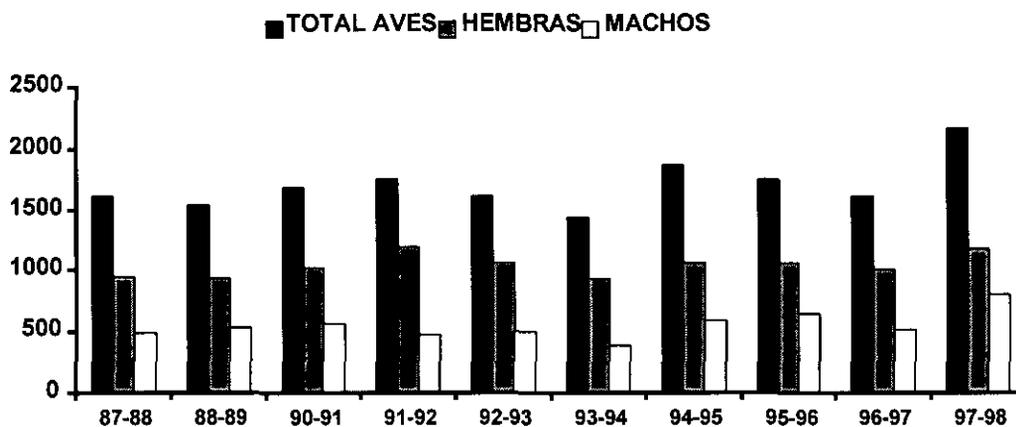


Figura 2. Variaciones en las cantidades anuales medias de avutardas mayores de un año de edad censadas durante la temporada invernal en la Reserva de Villafáfila entre 1987y 1998 (cada temporada invernal abarca desde el 1 de octubre de cada año del eje de abcisas hasta el 15 de abril del año siguiente). La tendencia al aumento insinuada por el número total de aves, el número de hembras y el número de machos no fue significativa (respectivamente $r_s = 0.30$, $p = 0.14$; $r_s = 0.21$, $p = 0.28$; $r_s = 0.31$, $p = 0.09$). Los individuos menores de un año fueron omitidos para evitar el efecto de las oscilaciones interanuales en la productividad y la dispersión y mortalidad juveniles. La ausencia de valores correspondientes al invierno 89-90 se debe a la falta de datos en dichos meses.

Por otra parte, el número de hembras que crían en la Reserva sí parece haberse incrementado significativamente, desde las 600 de mediados de los años 80 a las 948 registradas en septiembre de 1995, último censo fiable de dicho mes en el periodo de estudio (Figura 3).

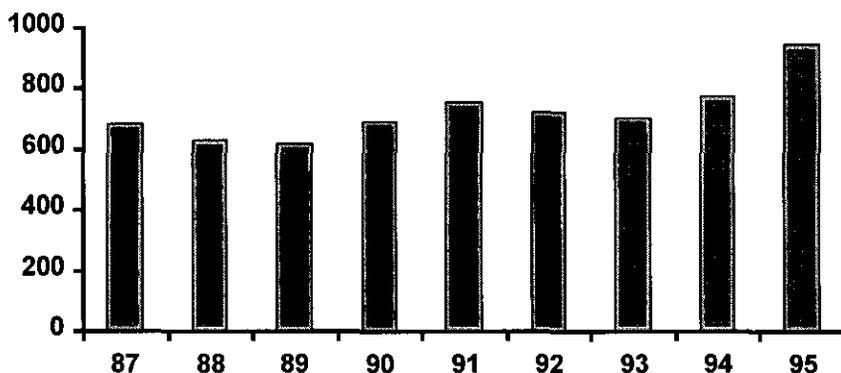


Figura 3. Número de hembras reproductoras censadas entre 1987 y 1995 (hembras > 2 años de edad censadas a primeros de septiembre). La tendencia al aumento es significativa ($r_s = 0.87$, $p = 0.0025$).

Aunque la serie de censos aquí presentada es todavía insuficiente para afirmar la existencia de un claro incremento poblacional, sí respalda la conclusión de que no se ha producido ningún retroceso evidente en de la población avutardera de la Reserva de Villafáfila en la última década. Por otra parte, si futuros censos terminasen por confirmar la tendencia al aumento en Villafáfila, ello podría significar simplemente que avutardas originarias de otras zonas de la Tierra de Campos se están trasladando a la Reserva desde sus áreas de reproducción y de invernada a causa de la pérdida de hábitat adecuado en dichas áreas. Así, el último censo de la especie en Castilla y León (ETI, 1998) ha constatado la reducción o total desaparición de los núcleos avutarderos más pequeños y periféricos de la región, a la vez que registra la mayor cantidad de avutardas censada hasta el momento en dicha comunidad autónoma (alrededor de 10000 aves). De igual forma, la población

de avutardas se ha mantenido más o menos constante a escala nacional durante la última década, a pesar del declive continuo de muchas poblaciones marginales (Alonso & Alonso, 1996). La consecuencia de esta tendencia general, junto con la capacidad de movimiento entre zonas alejadas que poseen las avutardas (ver Hellmich, 1991; Alonso *et al.*, 1995 y Capítulos V y VI de la presente memoria) tiene que haber sido, forzosamente, el aumento de la densidad de aves en las áreas óptimas para la especie. Un incremento poblacional de estas características se ajusta a las predicciones de diversos modelos que estudian el fenómeno de atracción coespecífica en aves, según los cuales, en numerosas especies, los individuos emplean la cantidad y la localización de sus coespecíficos como criterios para la subsiguiente selección de lugares de cría (Reed & Dobson, 1993; Danchin & Wagner, 1997). Los efectos de este mecanismo se ven, además, acentuados por la fragmentación del hábitat, la cual reduce las probabilidades de que los individuos procedentes de las zonas afectadas se integren en grupos pequeños y aislados (Smith & Peacock, 1990 y discusión Capítulo IX de esta memoria). El efecto que esta concentración podría tener en la supervivencia de las poblaciones de avutarda están todavía por evaluar.

La proporción de sexos en la Reserva al comienzo de la época reproductiva (censos de Marzo, ver Tabla 2), por su parte, mostró una cierta tendencia internannual, no significativa, a la reducción ($r_s = -0.6$, $p = 0.21$, $n = 6$). Es necesario, por tanto, contar con una serie más larga de datos para determinar si existe una tendencia poblacional clara en la proporción de sexos que indique una posible recuperación del efecto presumiblemente ejercido por

la caza selectiva a la que tradicionalmente se sometió a los machos de la especie, tal y como han sugerido algunos autores (Gewlat, 1959; Cramp & Simmons, 1980).

V. MOVIMIENTOS ESTACIONALES I: PATRONES DE MIGRACIÓN EN LOS MACHOS

INTRODUCCIÓN

El comportamiento migratorio de las aves es altamente variable e incluye desde desplazamientos regulares y obligados de larga distancia hasta *movimientos de carácter irruptivo e irregular* (Terrill & Able, 1988). En términos generales, se pueden considerar como migradores aquellos individuos que realizan un desplazamiento anual desde sus áreas de cría, a las que posteriormente retornarán para llevar a cabo el siguiente intento reproductivo (Sinclair, 1983; Terrill, 1990). Las aves pueden desplegar una gran variabilidad en su comportamiento migrador. Muchas especies son migradoras en aquellas partes de sus áreas de cría en las que las condiciones climáticas invernales son particularmente duras, siendo sedentarias en el resto de su distribución. Esta variabilidad puede ser encontrada, igualmente, en el seno de una misma población. En las poblaciones *parcialmente* migradoras, algunos individuos migran y otros permanecen sedentarios (Lack, 1944; Gauthreaux, 1982; Smith & Nilsson, 1987). El estatus migratorio de un individuo puede obedecer a un dimorfismo puramente genético (Greenwood *et al.*, 1979; Greenwood & Harvey, 1982) o, por el contrario, ser el resultado de diversas asimetrías individuales como la edad o la condición corporal, las cuales determinan, a su

vez, la posición social del individuo (Gauthreaux, 1982; Smith & Nilsson, 1987; Lundberg, 1988). En las poblaciones en las que los movimientos migratorios tienen un carácter *diferencial*, éstos difieren en el tiempo en que se producen, la distancia a cubrir, o ambos factores, entre distintas clases de individuos (clases de edad, sexo, razas, ver Gauthreaux, 1982; Ketterson & Nolan, 1983). Migración parcial y migración diferencial pueden coexistir en la misma población, de forma que los migradores parciales presentarían, por tanto, patrones diferenciales en tiempo y distancia (Terrill & Able, 1988). Así por ejemplo, los miembros de un sexo pueden presentar una mayor tendencia a permanecer sedentarios, mientras los miembros del otro sexo pueden tender a realizar movimientos migratorios con mayor frecuencia y de mayor alcance, exhibiendo, entre ellos, diferencias en la distancia recorrida (ver, por ejemplo, Schroeder, 1985; Badyaev *et al.*, 1996). Distintos estudios recientes han mostrado que algunas especies o poblaciones tradicionalmente consideradas estrictamente sedentarias o migradoras presentan, de hecho, una notable variabilidad interindividual en sus patrones estacionales de movimiento (Schroeder & Brown, 1993; Cade & Hoffman, 1993).

Como se ha comentado con anterioridad en la presente memoria (ver Introducción General) la avutarda presenta una amplia distribución paleártica, desde la Península Ibérica y Marruecos, en su extremo occidental, a China, en su extremo oriental. La especie ha sido tradicionalmente considerada como sedentaria en el oeste y sur de su distribución y migradora en el norte y este de la misma (Gewalt, 1959; Glutz *et al.*, 1973; Cramp &

Simmons, 1980). Diversos estudios han demostrado, sin embargo, la existencia de cambios estacionales en el tamaño de las poblaciones en distintas áreas avutarderas de la Península Ibérica (Hidalgo & Carranza, 1990; Alonso *et al.*, 1995). En un trabajo previo, Alonso *et al.* (1995) presentaron los primeros resultados preliminares sobre los movimientos estacionales de las avutardas en la Reserva de Villafáfila. Sin embargo, ningún estudio se ha centrado hasta la fecha en los patrones mensuales de movimiento de una muestra individualmente marcada de machos de avutarda. En el presente capítulo se describen y discuten, pues, dichos patrones en relación con las siguientes cuatro preguntas: (1) ¿Pueden estos patrones explicar los cambios estacionales descritos en el número de machos (ver Capítulo IV) en nuestra zona de estudio, así como en otras poblaciones de avutarda? (2) ¿Exhiben los machos migradores fidelidad a sus zonas tradicionales de cortejo y reproducción (*leks*), así como a sus áreas de dispersión posreproductiva? (3) ¿Existe alguna semejanza entre los movimientos de dispersión juvenil y la migración adulta en los machos de avutarda? (4) ¿Realizan los machos de avutarda desplazamientos significativamente mayores que las hembras en sus movimientos estacionales? Finalmente, se discuten los resultados aquí presentados a la luz de las diferentes hipótesis sobre la causalidad de la migración parcial y diferencial.

MÉTODOS

Como se detalla en Metodología General, cada verano entre 1983 y 1993, se procedió a la captura de jóvenes de avutarda cuando todavía dependían de su madre y pesaban entre 1 y 3,5 kilogramos. Se marcó un total de 105 machos jóvenes con placas alares y, en los últimos tres años, se dotó adicionalmente a 58 de ellos con un emisor de radio sujeto al ave mediante el sistema de arnés (Kenward, 1980). La vida media de los emisores se situó entre los 3 y los 4 años, lo que permitió el seguimiento regular de los individuos, al menos hasta su establecimiento definitivo como adultos reproductores, normalmente a partir de su tercer año de vida (Alonso *et al.*, 1998). Una vez estabilizados como adultos, los individuos podían ser regularmente localizados *de visu*, incluso tras el agotamiento de los emisores, en el transcurso de censos periódicos de la Reserva y sus alrededores (ver Capítulo IV). Adicionalmente, en febrero de 1993 y febrero-marzo de 1994, se capturaron 13 machos adultos de avutarda mediante el empleo de una red de cohete, a los que se dotó de los correspondientes emisores de arnés con una placa dorsal de PVC adherida a los mismos para su identificación individual. Uno de estos machos colisionó contra un cable algunas semanas después de ser capturado. Otro de ellos resultó ser un joven del año y, por lo tanto, no fue incluido en el presente estudio. Se siguió a los restantes machos durante tres años, obteniéndose, al menos, una localización mensual para cada uno de ellos durante la duración del estudio (febrero de 1993 a marzo de 1996, en un caso, y de marzo de 1994 a mayo de 1997, en ocho de ellos). Así pues, para la elaboración del presente capítulo, se han empleado datos procedentes de dos grupos distintos de individuos: (a) machos adultos marcados como jóvenes que continuaron siendo

localizados en edad adulta (4 o más años), bien porque sus emisores seguían funcionando, o bien porque se establecieron dentro de los límites de la zona regularmente censada y, por lo tanto, pudieron ser localizados durante los transectos, y (b) machos capturados como adultos y dotados de radioemisores. Estos dos grupos sumaron 26 individuos, de los cuales se obtuvo un total de 800 localizaciones en días diferentes. Algunos individuos marcados como juveniles se establecieron como residentes en la Reserva y pudieron ser localizados, al menos, mensualmente. Estos machos, junto con los marcados de adultos y posteriormente radioseguidos, totalizan 13 machos adultos para los que fue posible obtener un patrón mensual de movimientos. Los restantes 13 individuos se comportaron como visitantes estacionales en la zona de estudio y, consecuentemente pudieron ser avistados únicamente en los *leks* durante la época de apareamiento, aportando información exclusivamente sobre su presencia o ausencia en la Reserva. Cada vez que una avutarda era localizada, bien gracias a su radioemisor, bien *de visu* durante los transectos, se anotaba su localización en coordenadas UTM, con un margen de error de 100 metros, sobre mapas 1:50000.

Las coordenadas de localización de las avutardas fueron representadas en un mapa a escala 1:50000 de la Reserva conteniendo todos los *leks* que existen en la misma y sus correspondientes áreas de influencia tras su explosión (Morales, 1996), basado en datos propios (ver Capítulo IX). Para cada macho marcado, se mapearon todas las coordenadas correspondientes al pico en la frecuencia de cópulas, en cada uno de los años de estudio,

durante la época de apareamiento, que en la Reserva de Villafáfila tiene lugar entre el 25 de marzo y el 15 de abril (Carranza *et al.*, 1989; Morales *et al.*, 1996; Capítulo IX, en esta misma memoria). La *coordenada de lek* de cada macho fue definida como la media de todas las coordenadas de localización del mismo durante el mencionado pico de cópulas. Se calculó entonces la distancia lineal desde dicha coordenada de *lek* a cualquier otra coordenada de localización registrada durante el periodo de estudio, obteniéndose, de este modo, una distancia media mensual al *lek* para cada individuo. Como se ha especificado anteriormente, fue posible calcular dicha distancia media para un total de 13 machos (11 machos radioseguidos más dos individuos regularmente avistados durante los transectos). La variación mensual en la distancia media a la coordenada de *lek* fue estudiada mediante ANOVA simple tras la transformación logarítmica de los datos. Las restantes 13 avutardas solamente pudieron ser avistadas mientras permanecieron en la Reserva, en las inmediaciones de sus correspondientes *leks*, por lo que fueron considerados como no residentes.

La fidelidad interanual al *lek* y a la zona de dispersión posreproductiva fue estimada a través del porcentaje de machos que fueron vistos año tras año exhibiéndose en el mismo *lek* o utilizando la misma zona posreproductiva. Se definió como perteneciente a la misma zona de dispersión posreproductiva toda localización contenida en un radio de 3 km desde la coordenada de invernada media en cada uno de los años de estudio. Para determinar los porcentajes globales de machos sedentarios y dispersivos se contaron los

individuos en la muestra total ($n=26$) que fueron detectados en la Reserva únicamente durante la época de apareamiento y los individuos que fueron localizados en las inmediaciones de sus correspondientes *leks* a lo largo de todo el año.

Con el fin de investigar hasta qué punto la migración en los machos de avutarda refleja en algo la dispersión juvenil de los mismos, se contabilizó, entre los 7 machos para los cuales se disponía de los suficientes datos, el número de individuos que visitaron como adultos migradores las mismas áreas en las que fueron localizados durante su dispersión juvenil y el número de los que no cumplieron dicha condición. Ambos porcentajes fueron comparados mediante el test de la diferencia entre dos porcentajes (Sokal & Rohlf, 1979).

Se utilizó el test de Fisher de probabilidad exacta (Sokal & Rohlf, 1979) para analizar la influencia de la edad como factor determinante del comportamiento migratorio, tras dividir la muestra total en dos clases de edad: respectivamente, machos entre los 3 y los 6 años y machos mayores de 6 años. La edad exacta era conocida en aquellos machos capturados como juveniles ($n= 15$), mientras que los individuos capturados ya de adultos fueron asignados a las clases de edad arriba definidas según los criterios especificados en Gewalt (1959; ver igualmente Capítulo VIII).

El grado de desarrollo de los caracteres sexuales secundarios como resultado, bien de la selección intra-sexual, es decir, la selección mediante la

competencia directa entre machos (por ejemplo, el tamaño corporal), o bien de la selección sexual epigámica, esto es, la selección que opera a través de la elección por parte de las hembras (por ejemplo, las plumas ornamentales) puede ser empleado como una medida indirecta del estatus social entre los machos (Andersson, 1994). Se utilizó el peso, como medida del tamaño corporal y, por tanto, de la condición física individual (Johnston, 1967; Johnston *et al.*, 1972; Johnson *et al.*, 1980; Boag & Grant, 1981) y el desarrollo de las barbas (ver Gewalt, 1959 e Hidalgo & Carranza, 1990, así como el Capítulo VIII de la presente memoria, para una descripción detallada de los caracteres sexuales secundarios y el *display* sexual en la avutarda) para investigar la influencia de la dominancia social en el comportamiento migratorio entre los machos de avutarda. Puesto que el peso corporal no era conocido para la totalidad de la muestra marcada, se estudiaron en, este caso, únicamente aquellos machos marcados en edad adulta ($n= 11$). Se dividió esta submuestra en dos grupos: aquellos individuos cuyo peso de captura fue menor de 10 kg (valor de la mediana para el peso) y aquellos machos que pesaron en el momento de la captura 10 o más kilogramos. Se testeó la posible asociación entre categoría de peso y estatus migratorio mediante el test de probabilidad exacta de Fisher. Respecto al desarrollo de las barbas, éstas fueron categorizadas *de visu* en cada macho según los criterios expuestos en el Capítulo VIII de la presente memoria. La muestra de machos en los cuales fue posible realizar dicha categorización fue de 15 individuos. Se obtuvo un valor medio de categoría de barbas para cada macho a partir de la categorización realizada en cada primavera de estudio. Posteriormente, los machos fueron

repartidos en dos grandes grupos, aquellos con un valor medio de barbas igual o superior a 2,5 y aquellos con un valor medio de barbas inferior a 2,5, siendo éste límite el valor de la mediana para la categoría de barbas. El grado asociación entre estatus migratorio y desarrollo de las barbas fue nuevamente analizado mediante el test de probabilidad exacta de Fisher.

Finalmente, con el objeto de testear las diferencias sexuales en la distancia de migración, se compararon las distancias medias al lugar de invernada de aquellas hembras marcadas consideradas migradoras en el Capítulo VI con los correspondientes valores medios de los machos no sedentarios estudiados en el presente capítulo mediante el test de la U de Mann-Whitney (Sokal & Rohlf, 1979).

RESULTADOS

Cambios estacionales en el número de machos

Como se ha expuesto en el Capítulo IV, el máximo número de machos es registrado en la Reserva en el mes de marzo. De mediados de abril en

adelante, una vez concluido el período de máxima frecuencia de cópulas, más de la mitad de los machos de avutarda de la Reserva abandonan sus áreas de *lek* hasta alcanzar su número los valores mínimos durante el verano. Como igualmente se indica en el Capítulo IV, entre un 20 y un 30% por ciento de los machos retornan a las áreas de *lek* en Octubre, mientras que el resto lo hacen entre febrero y marzo siguientes.

Movimientos estacionales de los machos marcados

Considerando la muestra de 13 machos regularmente radioseguidos, se obtuvo un patrón significativo de alejamiento del *lek* (Figura 1, arriba). Estudiando, sin embargo, la variación mensual de la distancia al *lek* de cada macho por separado, se encontraron dos patrones claramente distinguibles: un patrón sedentario, correspondiente a aquellos machos que permanecieron durante todo el año en la cercanías del *lek*, sin realizar movimientos significativos (a menos de 3 km de su coordenada de cópula, Figura 1, centro), y un patrón migratorio, correspondiente a aquellos machos que realizan movimientos estacionales significativos entre un área de reproducción, donde permanecen desde febrero hasta mayo (4 machos) o desde octubre hasta mayo (2 machos) y un área posreproductiva, o de invernada, más o menos distante, que utilizarán durante el resto del año (Figura 1, abajo). Ningún cambio significativo de área de invernada a lo largo de un mismo periodo posreproductivo fue registrado. Las distancias entre *lek* y áreas de invernada variaron entre individuos, desde 7 km a más de 20 km. Algunos machos

dotados únicamente con placas alares, pero no con radioemisores fueron avistados a más de 35 km de sus *leks* (ver Figura 2). Un caso particular en nuestra muestra de individuos radioseguidos lo constituye un macho que visitó dos *leks* diferentes, separados por más de 10 km, repitiendo regularmente este movimiento en cada estación reproductora.

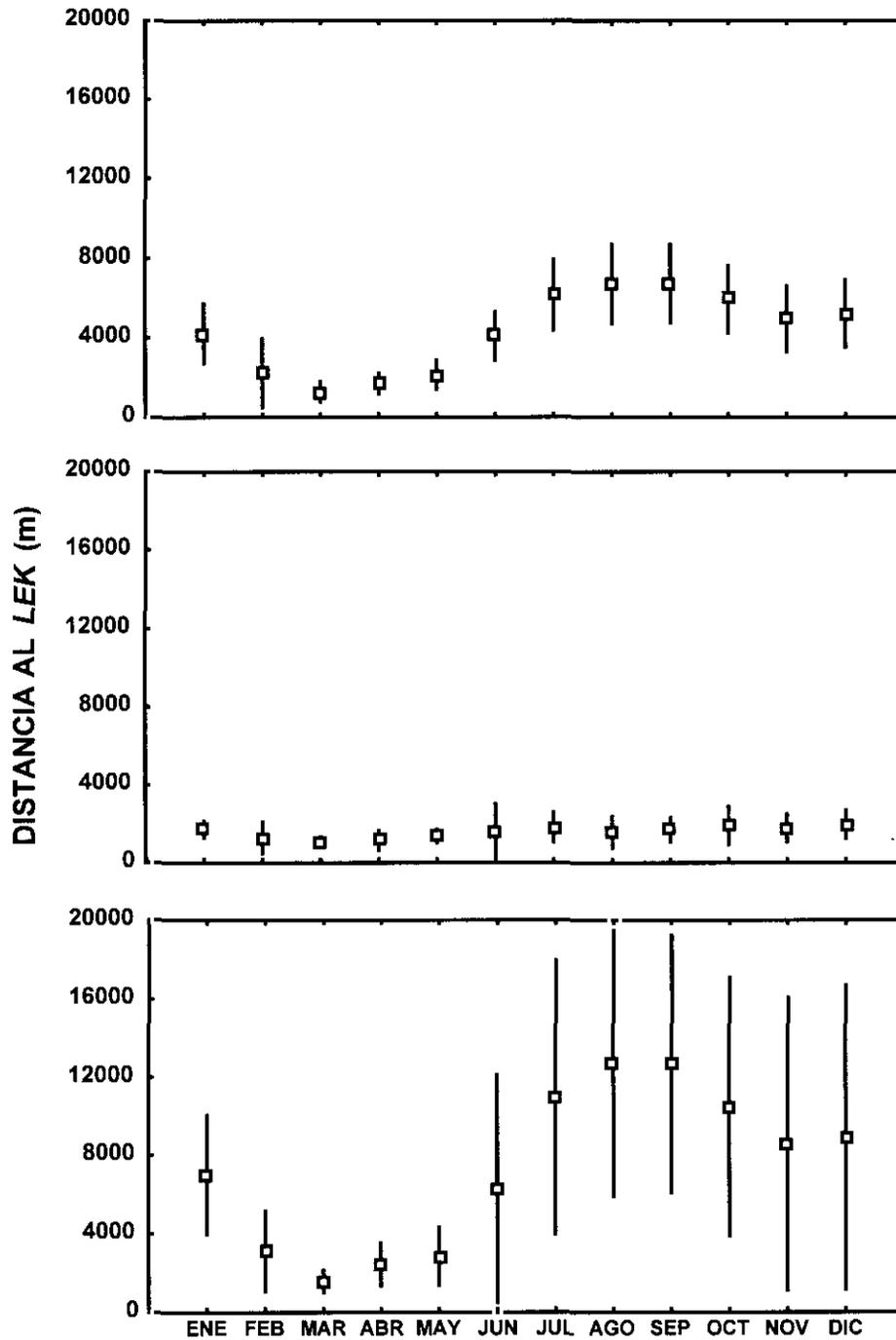


Figura 1. Variación mensual de la distancia media al *lek* (\pm DE) de 11 machos marcados de los cuales se obtuvo, al menos, un contacto mensual. Arriba: patrón global, incluyendo todos los individuos ($F_{11, 143} = 2.86$, $p = 0.002$); centro: machos sedentarios ($n = 5$, $F_{11, 70} = 1.22$, $p = 0.29$); abajo: machos migradores ($n = 6$, $F_{11, 60} = 3.87$, $p < 0.001$). Los machos migradores retornaron a los *leks*, bien en octubre (2 machos) o febrero (4 machos).

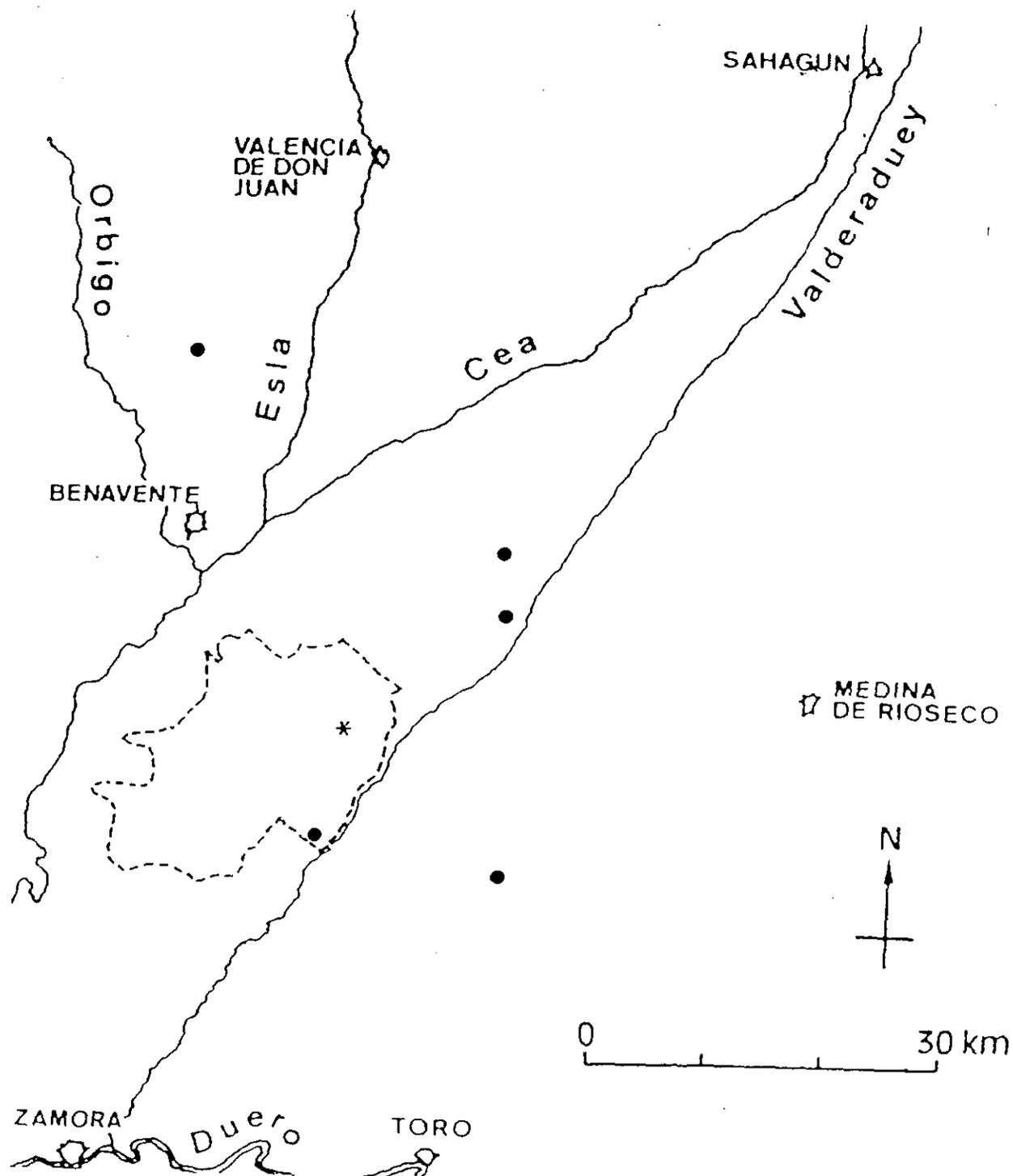


Figura 2. Mapa de la Reserva de Villafáfila (línea discontinua) mostrando las localidades de invernada (círculos negros) de 6 machos adultos de avutarda radiomarcados y la localización del lek que visitan en la estación de apareamiento (asteriscos).

Si se considera la muestra global de 26 individuos (11 radioseguidos y 15 marcados únicamente con placas alares), el 31% se comportó como sedentario y el 69% restante realizó movimientos estacionales significativos entre los *leks* y las áreas de invernada, generalmente situadas fuera de la Reserva, en las que permaneció, bien durante el verano, bien durante el verano-invierno.

No se encontraron diferencias significativas en las proporciones respectivas de cada patrón de movimiento entre los machos menores o mayores de 5 años ($p= 1,00$, $n= 26$). Tampoco hubo diferencias significativas en el porcentaje de machos pertenecientes a cada clase migratoria entre los individuos cuyo peso se situó por debajo de los 10 kg y aquellos que pesaron más de 10 kg ($p= 1,00$, $n= 11$), como no las hubo entre los machos con un escaso desarrollo de las barbas y aquellos que presentaron las barbas más desarrolladas ($p= 1,00$, $n= 15$).

Fidelidad al *lek* y al área de invernada

Todos los machos incluidos en la muestra total ($n= 26$) fueron regularmente avistados en el mismo *lek* cada estación reproductora del periodo de estudio. Incluso el individuo mencionado arriba que visitó dos *leks* diferentes, repitió consistentemente este patrón año tras año. Respecto a las áreas de dispersión posreproductiva o de invernada, todos los machos que realizaron movimientos estacionales significativos y que pudieron ser regularmente radioseguidos

visitaron las mismas zonas todos los años del periodo de estudio (n= 6 individuos). Más aún, ningún macho cambió su estatus de migrador a sedentario o viceversa durante el periodo de estudio. Por otra parte, los 6 machos mostraron constancia interanual en las fechas de retorno a los *leks* y abandono de los mismos (Tabla 1).

Siete de los machos estudiados aportaron datos suficientes para comparar las respectivas áreas visitadas durante la dispersión juvenil y las áreas a las que acudían como invernantes. Ambas áreas coincidieron en seis casos (86%) y sólo en uno (14%) las zonas fueron diferentes. Dichos porcentajes difirieron significativamente ($p= 0,01$).

Diferencias respecto a las hembras

La distancia de migración desde la coordenada de cópula fue significativamente mayor en los machos que en las hembras, siendo los valores respectivos: mediana= 12483 m, rango= 5946-20062 m, n= 6 y mediana= 3981 m, rango= 2405-10892 m, n= 10 ($Z= 3.04$, $p= 0.002$).

DISCUSIÓN

Dos patrones de movimiento estacional en los machos de avutarda fueron, por tanto, claramente identificados en la muestra total estudiada: los machos

sedentarios, que permanecieron, en promedio, dentro de un radio de 2-3 kilómetros de su coordenada media de *lek* durante todo el año y que no mostraron, consecuentemente, un patrón definido de movimientos, y los machos migratorios, que se desplazaron anualmente desde sus *leks* a sus áreas de dispersión posreproductiva o de invernada, más o menos distantes y claramente diferenciadas, donde pasaron, bien el verano, bien el periodo verano-invierno. La distinción entre estos dos patrones no es arbitraria (por ejemplo, un límite sobre una distancia lineal), sino que se basa en la presencia o ausencia de cada individuo marcado durante la época posreproductiva en el área ocupada por el *lek* disperso del que forma parte cada primavera. Los dos patrones de movimiento se ajustan a la variación estacional del número de machos de avutarda censados en la Reserva, el cual alcanza su valor máximo en marzo, reflejando la llegada a los *leks* existentes en la misma de individuos procedentes de otras zonas avutarderas. De marzo en adelante, el número de machos de avutarda decrece de nuevo hasta alcanzar el mínimo entre junio y septiembre, cuando la distancia de alejamiento de los *leks* alcanza sus máximos valores (Figura 1, abajo). La cantidad de machos en la Reserva se incrementa significativamente en octubre y, de nuevo, entre febrero y marzo, coincidiendo con las dos principales fechas de retorno de los individuos marcados. La proximidad entre ambos valores correspondientes a la proporción de machos sedentarios, uno, el porcentaje arrojado por la muestra marcada (31%) y, otro, el estimado a partir de los censos (39%, número de machos de Junio a Septiembre entre número de machos en Marzo) apoya la validez de este intervalo como cálculo fiable del

porcentaje de machos sedentarios en la población de avutardas de la Reserva de Villafáfila. Los escasos datos publicados procedentes de otras poblaciones de la especie en la porción más occidental de su área de distribución (Alonso & Alonso, 1990; Hidalgo & Carranza, 1990) sugieren que el patrón de movimientos estacionales arriba descrito puede representar el comportamiento migratorio general de la especie, en el que las distancias medias recorridas variarían en función de las características particulares del hábitat.

Todas las aves marcadas mostraron fidelidad, tanto al *lek* como a las áreas de invernada, y ningún individuo cambió su patrón de movimientos de migratorio a sedentario o viceversa. Más aún, cada individuo fue constante en sus respectivas fechas de abandono del *lek* y retorno al mismo, lo que sugiere que los movimientos estacionales en la avutarda pueden considerarse independientes de las condiciones ambientales particulares de cada año. Incluso el macho que se exhibió en dos *leks* diferentes en el curso una misma estación repitió este patrón consistentemente todos los años. Aunque hemos observado otro macho desplegando el mismo tipo de comportamiento en otra población muy distinta (observaciones personales), este patrón de movimientos podría estar asociado a una estrategia de apareamiento más bien infrecuente, quizás análoga a la de los machos satélites de otras especies formadoras de *leks* como el combatiente (*Philomachus pugnax*, van Rhijn, 1991; Höglund *et al.*, 1993) o la agachadiza (*Gallinago media*, Höglund & Robertson, 1990), la cual ha de ser estudiada todavía en detalle.

La coexistencia de individuos sedentarios y migradores en la misma población corresponde a una situación de migración parcial según ha sido definida por Terrill & Able (1988) siguiendo, a su vez, a distintos autores previos (Lack, 1944; Shüz & Meise, 1968; Gauthreaux, 1982). La migración parcial ha sido descrita en otras especies formadoras de *leks* y poligínicas en general, muchas de las cuales fueron originalmente consideradas sedentarias, como es el caso de diversas especies de *Tetraonidae* (ver, por ejemplo, Schroeder, 1985; Rolstad, 1989, Cade & Hoffmann, 1993; Schroeder & Braun, 1993). Podría incluso tratarse del patrón predominante en otras especies de *Otididae* como el sisón (*Tetrax tetrax*, Cramp & Simmons, 1980) y la hubara (*Chlamydotis undulata*, Cramp & Simmons, 1980; Osborne, 1997), las cuales son consideradas sedentarias en amplias regiones de sus respectivas áreas de distribución.

Aunque las causas últimas y próximas de los mecanismos de migración parcial no son actualmente bien conocidas, probablemente impliquen factores tanto ambientales como hereditarios (Greenwood & Harvey, 1982; Schroeder, 1988). En este sentido, Lundberg (1988) señaló la existencia de diferencias significativas en las historias de vida de los individuos en las poblaciones parcialmente migratorias en las que una fracción de la población es sedentaria y la otra migradora, como parece suceder en la avutarda. Uno de los aspectos de la historia de vida de los individuos que puede conducir a aparición de diferencias en los patrones migratorios es la dispersión juvenil. Se ha sugerido que los movimientos migratorios en algunas especies de *Tetraonidae*

reproducen los movimientos de dispersión juvenil de los individuos desde su primera zona de invernada a su primera zona de primavera (Cade & Hoffman, 1993, Schroeder & Braun, 1993). Los resultados obtenidos en el presente estudio indican que éste podría ser, al menos parcialmente, el caso en los machos de avutarda, aunque la muestra manejada es pequeña y una comprobación definitiva de esta hipótesis requeriría un radioseguimiento intensivo de un gran número de individuos desde su fase juvenil a lo largo de una serie más larga de años, que incluya el establecimiento de las aves como adultos (lo que no ocurre, como muy pronto, hasta los 3 años de edad) y los subsiguientes inviernos.

Las asimetrías individuales han sido igualmente propuestas para explicar las diferencias en el comportamiento migrador (von Haartman, 1968). De acuerdo con esta idea, la migración parcial puede ser contemplada como una pura estrategia con dos estados (migrador y sedentario) dependientes de una condición individual determinada por la edad, la condición corporal, el estatus social o el sexo, entre otros factores (Lundberg, 1988). Dos evidencias parecen descartar la edad como factor determinante del estatus migrador en los machos de avutarda: primero, el hecho de que no se detectara ningún cambio de una estrategia a otra, esto es, de migrador a sedentario o viceversa, por parte de ninguno de los individuos marcados a lo largo de todos los años durante los que fueron monitorizados, y, segundo, la ausencia de diferencias significativas entre las proporciones de cada patrón en las dos clases de edad.

El tamaño corporal es buen un correlato del estatus social del individuo en aves (Gauthreaux, 1982; Smith & Nilsson, 1987). En especies poligínicas y sexualmente dimórficas la dominancia o la subordinación social es, a menudo, determinada a través de comportamientos agonísticos por parte de los machos, en los cuales la masa corporal, junto con otros caracteres sexuales secundarios, juega un papel central (ver, por ejemplo, Clutton-Brock, 1988; Andersson, 1994). En las las especies con migración parcial es esperable que los individuos dominantes permanezcan cerca de sus territorios de reproducción mientras que los subordinados migren como consecuencia de la competencia interespecífica (Gauthreaux, 1982; Smith & Nilsson, 1987). Sin embargo, la falta de una asociación significativa entre estatus migrador y, bien peso corporal, bien grado de desarrollo de las barbas, encontrada en este estudio no parece apoyar esta hipótesis en los machos de avutarda. Esta ausencia de significación debe ser tomada, en cualquier caso, con precaución, dado que el tamaño de muestra manejado es reconocidamente pequeño, no sólo como consecuencia de las dificultades que entraña la captura de una especie protegida como la avutarda, sino por la limitada duración de los radiomisores comparada con la tardía edad de maduración sexual de los machos de avutarda marcados como juveniles, y, finalmente, por las dificultades intrínsecas a la medida de la condición corporal de grandes animales en libertad. Carranza e Hidalgo (1993) encontraron en machos de avutarda criados en cautividad que el peso corporal se incrementaba en un 30% en las semanas previas al pico de máxima actividad sexual. Este resultado, obtenido en condiciones diferentes a las realmente existentes en el

campo, reduciría, de ser aplicable a individuos silvestres (ver también Discusión en Capítulo VIII), la fiabilidad de las estimas de la condición corporal basadas en valores recogidos en ocasiones únicas como la captura durante el invierno de un individuo para su marcaje.

Como alternativa a la edad o la dominancia social resultante de la condición corporal, hay que considerar, por consiguiente, el determinismo genético de las dos estrategias, esto es, migradora o sedentaria, que concurren en la migración parcial en los machos de avutarda.

En relación con las diferencias sexuales, puesto que entre las hembras se han encontrado, igualmente, distintos patrones de movimiento estacional, con hembras migradoras y sedentarias coexistiendo en la misma población (ver Capítulo VII), puede afirmarse que la avutarda exhibe un patrón de migración parcial y sexualmente diferencial, que ya ha sido descrito en otras especies de aves poligínicas como las tetraónidas *Dendragapus canadensis* (Schroeder, 1985) y *D. obscurus* (Cade & Hoffmann, 1993).

Tres hipótesis han sido propuestas con el fin de explicar la migración diferencial de los sexos en aves (Myres, 1981; Gauthreaux, 1982; Ketterson & Nolan, 1983, Smith & Nilsson, 1987). De acuerdo con la *hipótesis de dominancia*, si un sexo resulta dominante respecto al otro en la competencia intersexual por los recursos durante la estación no reproductora, el sexo subordinado se desplazará mayores distancias para tener acceso a esos

recursos. Carecemos de evidencia directa de que los machos de avutarda sean dominantes respecto a las hembras. Sin embargo, asumiendo que el tamaño corporal predice razonablemente las relaciones de dominancia en aves (Gauthreaux, 1982; Smith & Nilsson, 1987), las hembras de avutarda, que pesan menos de la mitad que los machos (Gewalt, 1959; Cramp & Simmons, 1980, datos propios) deberían recorrer distancias mayores que los machos en sus movimientos estacionales, lo que contradice los resultados aquí presentados. La *hipótesis del tamaño corporal* sugiere que, si los individuos de un sexo son de menor tamaño que los del otro y, por consiguiente, están peor preparados para soportar condiciones climáticas extremas, como inviernos especialmente fríos, los miembros de ese sexo deberían migrar hacia zonas más templadas. No existen diferencias climáticas entre las áreas de reproducción y las áreas de invernada utilizadas por las avutardas de la población estudiada y, por supuesto, los inviernos en la zona de estudio no son en absoluto comparables en crudeza a los propios de Asia central y nororiental, donde las avutardas llevan a cabo migraciones de largo alcance en dirección norte-sur (Cramp & Simmons, 1980). La *hipótesis del tiempo de retorno* sugiere, finalmente, que si uno de los dos sexos experimenta una mayor competencia intrasexual por la pareja o por los territorios de cría (por ejemplo, territorios de nidificación, en el caso de las hembras, o territorios en el *lek*, en el caso de los machos), los miembros de ese sexo deberían invernar más cerca de las áreas de reproducción con el fin de regresar antes que sus competidores potenciales del mismo sexo. El sistema de apareamiento de la avutarda es una particular modalidad de *lek* explotado o disperso en el que no

existe defensa de territorios basados en recursos por parte de los machos (Morales, 1996, Capítulo IX de esta misma memoria). En consecuencia, el retorno temprano a los *leks* puede no constituir para los machos de avutarda un factor determinante del comportamiento migratorio. Por el contrario, las hembras normalmente nidifican dentro de los límites de las áreas cubiertas por los *leks* en los que copulan, o en sus inmediaciones (ver Capítulo VI y Morales *et al.*, enviado), por lo que la competencia intrasexual por los territorios de nidificación debe ser presumiblemente alta. Una evidencia indirecta de la existencia de fuerte competencia entre las hembras por los territorios de nidificación es el incremento en las tasas de agresión hacia hembras jóvenes al comienzo de la época de apareamiento. Estas agresiones se convierten, a su vez, en uno de los disparadores del proceso de dispersión juvenil en las hembras (Alonso *et al.*, 1998).

Así pues, las hembras migradoras se beneficiarían de un retorno temprano a los *leks* para aparearse y adquirir un territorio de nidificación antes de que lo hagan otras hembras. Una vez transcurrida la época de cópulas, los movimientos de machos y hembras se ven constreñidos por condicionantes muy distintos. Los machos, por su parte, tienen poco que ganar en términos de éxito reproductor ya que no contribuyen en absoluto al cuidado de los pollos. Por otro lado, aunque la densidad de avutardas en la zona de estudio decrece de mayo a septiembre, la competencia por los recursos tróficos puede aumentar como resultado de la presencia de nuevas familias alimentándose en territorios más o menos extensos, coincidiendo, además, con el periodo de

máximos requerimientos nutricionales de los jóvenes (Martín, 1997) y mínima capacidad de carga del hábitat como consecuencia de la desecación de la vegetación herbácea durante el verano. Por lo tanto, puede ser rentable para muchos machos el desplazamiento a zonas alejadas de las áreas de reproducción siempre y cuando el hábitat allí sea el adecuado y los costos de dicho desplazamiento sean asumibles en términos de supervivencia (Ketterson & Nolan, 1983). Adicionalmente, los machos mudan justo después de la época de apareamiento (Gewalt, 1959; Glutz *et al.*, 1973) y durante esta fase en la que son especialmente vulnerables tienden a buscar zonas con muy baja densidad humana y mínimas molestias y, en ocasiones, con cierta cobertura vegetal como viñedos, cultivos arbóreos (almendros, olivares) o encinares adhesados, hábitats prácticamente ausentes de la Reserva, pero con presencia significativa en numerosas áreas de invernada visitadas por los machos estudiados (datos propios).

Un esfuerzo continuado de estudio es necesario para comprender en toda su complejidad los mecanismos que han conducido a la evolución de los distintos patrones de movimiento en la avutarda. Una radiomonitoreización intensiva a lo largo de todo el periodo de dispersión juvenil de los machos, así como durante su posterior vida adulta, y una caracterización detallada de los hábitats de cría e invernada constituyen objetivos principales para futuros estudios.

VI. MOVIMIENTOS ESTACIONALES II: PATRONES DE MIGRACIÓN EN LAS HEMBRAS

INTRODUCCIÓN

Como se ha visto en el capítulo anterior, entre los machos de avutarda en la zona de estudio existen dos patrones de movimiento estacional claramente diferenciados, uno migrador y otro sedentario, que apuntan, pues, a un modelo de migración parcial (Lack, 1944; Shüz & Meise, 1968; Gauthreaux, 1982; Lundberg, 1988; Terrill & Able, 1988). Asimismo, en ese capítulo se analizan y discuten las diferencias en distancia de dispersión posreproductiva entre machos y hembras, que resultó ser significativamente mayor en los primeros que en las últimas, por lo que el patrón de migración puede ser considerado, además, diferencial en función del sexo (Gauthreaux, 1982; Ketterson & Nolan, 1983; Terrill & Able, 1988).

En el presente capítulo se describen los diferentes patrones de movimiento estacional encontrados en las hembras de avutarda de la población estudiada. Dichos patrones son discutidos, a su vez, en relación con las siguientes preguntas: (1) ¿Pueden estos patrones de movimiento explicar, como de hecho ocurre en el caso de los machos, las fluctuaciones en la cantidad de hembras censadas a lo largo del año en el área de estudio? (2)

¿Ejerce la distribución de los *leks* influencia alguna sobre los movimientos estacionales de las hembras de avutarda? (3) ¿Afecta el éxito, o el fracaso, reproductivo a las fechas y el alcance de los movimientos? (4) ¿Puede la dispersión juvenil de las hembras, como se apunta el caso de los machos, influir de alguna forma en sus posteriores tendencias migratorias?

MÉTODOS

Como se explica en el capítulo anterior, cada verano entre 1983 y 1993, se procedió a la captura y marcaje con placas alares de jóvenes de avutarda cuando todavía dependían de su madre y pesaban entre 1 y 3,5 kilogramos. Un total de 126 de los pollos capturados fueron hembras, 43 de las cuales, capturadas en las tres últimas campañas de marcaje fueron dotadas de radioemisores de tipo "poncho" (Amstrup, 1980) o arnés (Kenward, 1980), cuya duración media se situó en los 2 y entre los 3 y 4 años, respectivamente, lo que permitió el seguimiento regular de las aves al menos hasta su establecimiento como adultos reproductores, lo que sucede, en promedio, a los dos años de edad en el caso de las hembras (Alonso *et al.*, 1998). Una vez establecidas, las hembras pudieron ser avistadas regularmente, incluso después del agotamiento de los emisores, durante el transcurso de los censos periódicos de la Reserva y sus alrededores realizados a lo largo del periodo de estudio (ver Metodología General).

Para el análisis de los movimientos estacionales de las hembras, se utilizó el *lek* visitado en primavera por cada individuo como referencia de origen de todas las localizaciones de dicho individuo a lo largo del estudio. Con el fin de determinar qué *lek* visitaba cada hembra, se calculó su coordenada UTM media durante el periodo de máxima frecuencia de cópulas de modo análogo al cálculo de la coordenada de *lek* de los machos (ver capítulo anterior). La localización de todos los *leks* de la Reserva y su área de influencia tras la explosión fue determinada durante los censos periódicos de la zona de estudio y con la ayuda de la localización de los machos marcados (ver Capítulo IX). Puesto que el propósito del estudio era describir los movimientos de las hembras adultas, se consideraron únicamente los datos procedentes de hembras mayores de dos años. Como se hizo en el caso de los machos, cada avistamiento de una hembra marcada era localizado en un mapa a escala 1:50000 y, cuando se realizaron varios avistamientos de un mismo individuo, se calculó la correspondiente coordenada UTM media, de forma que se obtuvo un total de 778 avistamientos en días diferentes. Posteriormente, se calculó la distancia media anual al *lek* visitado por cada hembra. Los individuos que carecieron de localizaciones durante uno o más meses no fueron incluidos en la muestra final, la cual quedó, pues, reducida a 24 hembras de las cuales se dispuso de datos suficientes para obtener el patrón estacional de distancia al *lek*. Para constatar la existencia de los cuatro patrones de movimiento estacional descritos en esta capítulo, se estudió visualmente la gráfica de alejamiento mensual del *lek* de cada una de las hembras. Siguiendo a Schroeder & Boag (1988; ver también Schroeder, 1985) los individuos cuya

distancia a la coordenada estimada de cópula fue igual o menor a 2 km fueron clasificados como sedentarios (patrón 4, ver Figura 1). El resto de las hembras fueron clasificadas en los patrones 1, 2 o 3, en función de la forma de las correspondientes gráficas. La variación mensual de la distancia al *lek* fue estudiada mediante ANOVA simple, tras la transformación logarítmica de los datos.

Con el propósito de evaluar la fidelidad al *lek* por parte de las hembras, se determinó, como se ha mencionado más arriba, qué *lek* era visitado por cada una de ellas en los sucesivos años de estudio. Se comparó la proporción de hembras que fueron detectadas todos los años en el mismo *lek* con la de aquellas localizadas en más de un *lek* en diferentes años mediante un test de la diferencia entre dos porcentajes (Sokal & Rohlf, 1979). Del mismo modo, se determinó la fidelidad al área de nidificación mediante el cómputo del porcentaje de hembras que fueron vistas en solitario en años diferentes en la misma o diferentes áreas (respectivamente a < 2 km o > 2 km de distancia entre localizaciones) durante el periodo de incubación (entre finales de abril y principios de junio) o acompañada de pollos durante el verano, ya que las familias no abandonan las áreas de nidificación hasta que los jóvenes alcanzan los cuatro meses de edad (Martín, 1997). Puesto que las hembras vecinas que han perdido los pollos se concentran en pequeños bandos en las cercanías de sus nidos, también se consideraron como localizaciones de nidificación aquellas correspondientes a avistamientos de hembras marcadas en grupos reducidos hasta primeros de septiembre. Se midió, pues, la distancia entre las

localizaciones registradas en este periodo en años consecutivos para calcular un valor medio. Finalmente, se computó el porcentaje de hembras en la muestra total que visitaron la misma o diferentes áreas de invernada en, al menos, dos años.

Para estudiar la posible relación entre el comportamiento migratorio de las hembras de avutarda y el alcance de los movimientos llevados a cabo por los individuos juveniles cuando se encontraban todavía en periodo de dependencia de sus madres, se compararon las distancias máximas recorridas desde la localización natal de las hembras durante su primer año de vida por hembras sedentarias y migradoras en 16 casos de la muestra final para los cuales existían suficientes datos en dicho periodo. Puesto que la coordenada exacta del nido natal no era normalmente conocida, se utilizó en su lugar la coordenada del sitio de captura del pollo, dado que la distancia entre ambos puntos puede ser considerada insignificante (< 500 m en aquellos casos en ambas eran conocidas, ver Alonso *et al.*, 1998). Se realizó dicha comparación mediante el test de la U de Mann-Whitney (Zar, 1984).

RESULTADOS

Cambios estacionales en el número de hembras

Como se muestra en el Capítulo IV, la cantidad media de hembras que nidifican cada año en la Reserva, incluyendo las que no consiguen sacar exitosamente la puesta adelante, se situó en torno las 635 aves (censos de mayo, ver Tabla X). Estos números permanecieron más o menos estables hasta el mes de octubre, cuando la población de hembras se incrementó significativamente debido a la llegada a la Reserva de numerosas hembras que han perdido sus pollos, y una cantidad menor de hembras acompañadas por jóvenes del año. Este incremento continuó hasta diciembre-enero, cuando el número de hembras alcanza su máximo de alrededor de 1100 hembras mayores de un año, manteniéndose sin variaciones significativas hasta finales de marzo, cuando empieza la cantidad de hembras en la Reserva de nuevo a disminuir significativamente.

Patrones de movimiento de las hembras marcadas

Considerando el conjunto total de las hembras marcadas, y a pesar de que la varianza total es significativa, no es posible diferenciar un patrón estacional claro de movimientos respecto al *lek*, dado el tamaño de los intervalos de confianza en todos los meses (Figura 1a). Sin embargo, tras el estudio por separado de cada patrón individual, éstos pudieron ser clasificados en 4 patrones bien diferenciados: patrón 1: hembras que se acercan al *lek* a principios de marzo o primeros de abril para copular y permanecen en sus inmediaciones para nidificar y criar a los pollos, desde mayo hasta septiembre, abandonando la zona del *lek* en otoño para formar los bandos invernales;

patrón 2 (Figura 1b.): hembras que se aproximan al lek para copular a finales de marzo o principios de abril, abandonándolo poco después para nidificar y criar a los pollos en una zona alejada del lek, donde permanecerán durante el resto del año; patrón 3 (Figura 1c.): hembras que viven dentro de los límites del lek o en sus inmediaciones la mayor parte del año, pero lo abandonan tras copular para nidificar en una zona no muy alejada pero claramente diferenciada (no solapante) en la que permanecerán también durante las primeras semanas de vida de los jóvenes (hasta finales de junio), para posteriormente retornar a sus áreas de residencia habituales en las cercanías inmediatas de los *leks*, donde se quedarán hasta la siguiente primavera; patrón 4 (Figura 1d.): hembras que se quedan a lo largo de todo el año en las inmediaciones de los *leks* sin llevar a cabo ningún movimiento significativo de alejamiento de los mismos y manteniéndose dentro de un estrecho rango de distancias respecto a su coordenada de *lek* (distancia media mensual a la misma ≤ 2 km). Los patrones 1, 2 y 3 presentaron una variación mensual significativa, mientras que el patrón 4 no lo hizo.

Con el objeto de ilustrar los cuatro patrones de movimiento descritos arriba, se presentan en la Figura 2 las áreas de campeo acumuladas de dos hembras representativas de cada uno de ellos. Las hembras A y B se comportan como dos individuos típicamente migradores, siguiendo el patrón 1 arriba descrito. Ambas presentan un área de cría que ocupan de marzo a octubre y que incluye el sitio de cópula en el *lek* y la localidad de nidificación, también dentro de los límites del mismo, y un área de invernada, distante y no solapante con la

anterior, que ocupan de noviembre a febrero. Resulta interesante el hecho de que las dos hembras de este ejemplo invernen en la misma zona al sudeste de la Reserva, mientras que sus respectivas áreas de cría difieren completamente. Las hembras C y D son dos hembras sedentarias que únicamente abandonan su área habitual de campeo en marzo-abril para acudir a leks relativamente distantes tal y como se describe para el patrón 2. Las hembras E y F fueron dos individuos migradores a corta distancia que se desplazaron a zonas de nidificación cercanas fuera de la Reserva durante mayo y junio para volver posteriormente a sus áreas de campeo habituales incluidas en los límites de los correspondientes leks, siguiendo, de esta forma, el patrón 3 de movimientos estacionales. El patrón 4 es ejemplificado por las hembras G y H las cuales constituyen sendos casos de individuos típicamente sedentarios que nunca abandonan las inmediaciones del lek y poseen un área de campeo relativamente pequeña.

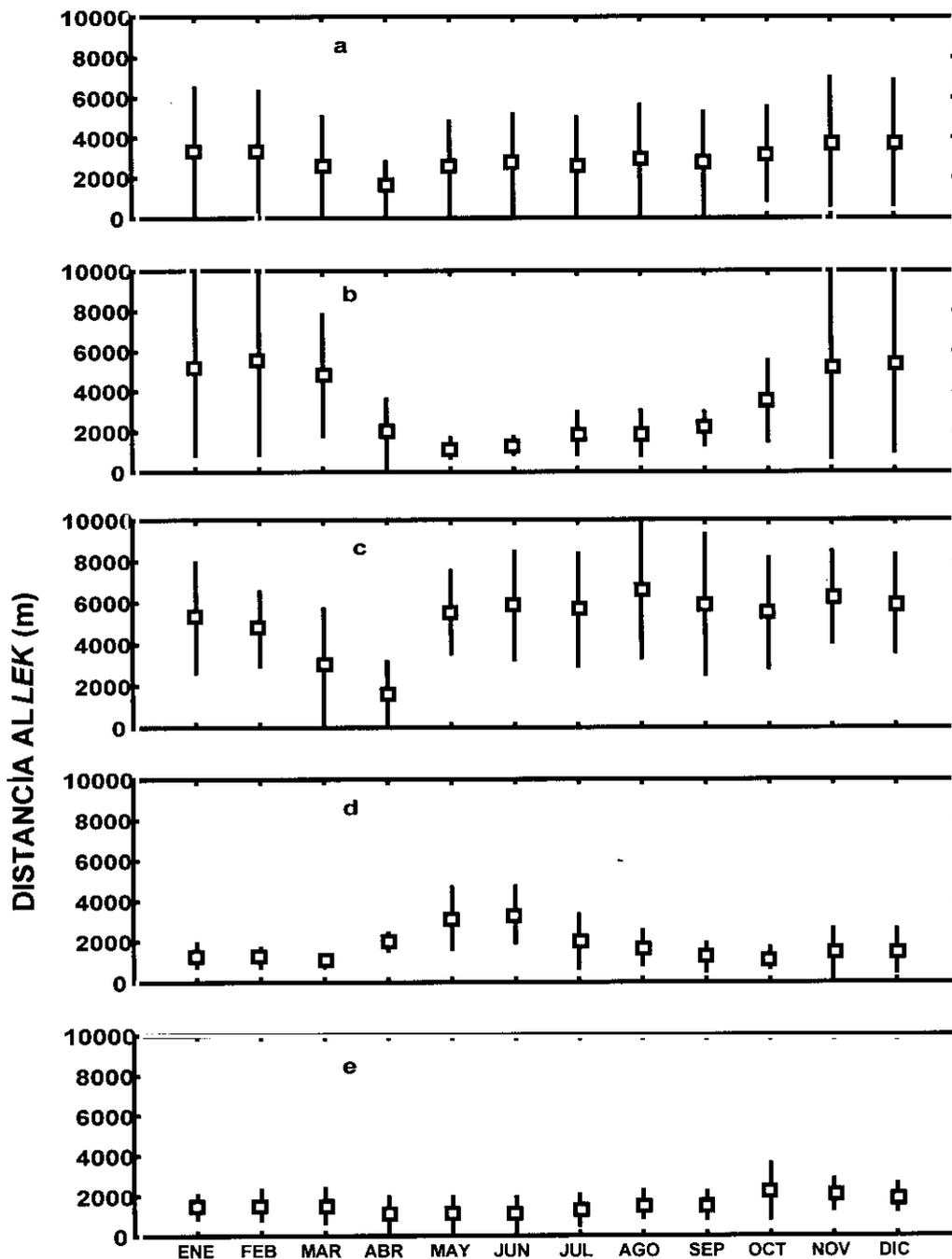


Figura 1. Patrones de variación mensual de la distancia media al *lek* (\pm DE) de 24 hembras adultas de avutarda marcadas. La variación mensual fue significativa (ANOVA simple) para el patrón global (Fig. 1a: $F_{11,276} = 2.83$, $p = 0.0016$, $n = 24$), el patrón 1 (Fig. 1b: $F_{11,60} = 3.4$, $p = 0.001$, $n = 6$) y el patrón 3 (Fig. 1c: $F_{11,36} = 2.4$, $p = 0.023$, $n = 4$). El patrón 4 (Fig. 1d), no mostró variación significativa ($F_{11,84} = 1.09$, $p = 0.38$).

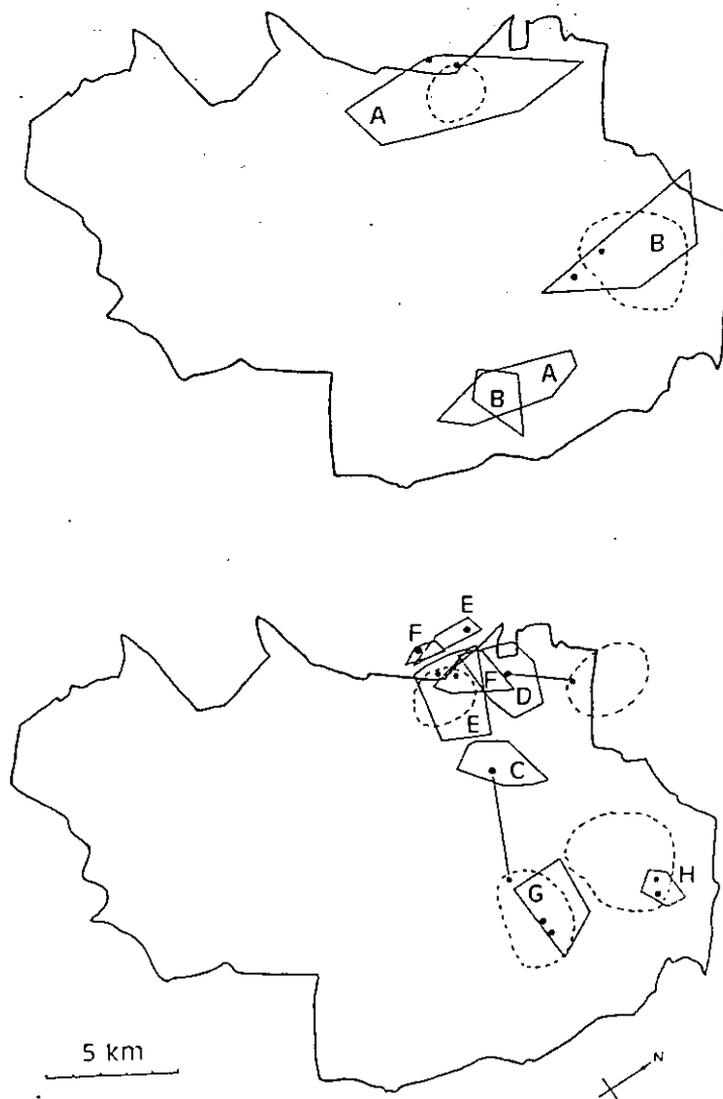


Figura 2. Mapa esquemático mostrando las áreas de campeo (líneas continuas), calculadas como el máximo polígono convexo de 8 hembras adultas de avutarda en la Reserva de Villafáfila seleccionadas para ilustrar los patrones 1-4 de movimiento estacional representados en la Figura 1. Los puntos representan los lugares de nidificación de cada hembra y los asteriscos, los lugares estimados de cópula en el *lek*, calculados en ambos casos como coordenadas medias para los años en los que se dispuso de datos suficientes. El *lek* disperso visitado por cada hembra es delimitado por una línea discontinua. Las hembras A (28 contactos, de abril de 1993 a marzo de 1996) y B (17 contactos, de abril de 1992 a octubre de 1996) presentaron un patrón típicamente migratorio con un área de cría y otra de invernada; las hembras C (41 contactos, de julio de 1992 a agosto de 1995) y D (17 contactos, de abril de 1991 a octubre de 1996) abandonaron su área de campeo habitual (de mayo a febrero) para copular en un *lek* distante; las hembras E (14 contactos, de marzo de 1994 a marzo de 1996) y F (54 contactos, de julio de 1993 a enero de 1997) se comportaron como migradoras de corta distancia, desplazándose a una zona cercana de nidificación (mayo y junio); y las hembras G (45 contactos, noviembre de 1987 a marzo de 1998) y H (19 contactos, de agosto de 1993 a marzo de 1998) fueron sedentarias.

Efecto del éxito reproductivo en los patrones de movimiento

Se compararon los patrones de movimiento de las hembras migradoras de larga (patrón 1) y corta distancia (patrón 3) entre años en los que las hembras correspondientes criaron con éxito y años en los que no lograron sacar adelante a sus pollos (Figura 3). Aunque los tamaños muestrales para los años con éxito de cría fueron demasiado pequeños (únicamente dos hembras exitosas en cada patrón), los patrones de movimiento no variaron sustancialmente en las fecha de los desplazamientos ni en las distancias recorridas entre una categoría de años y otra.

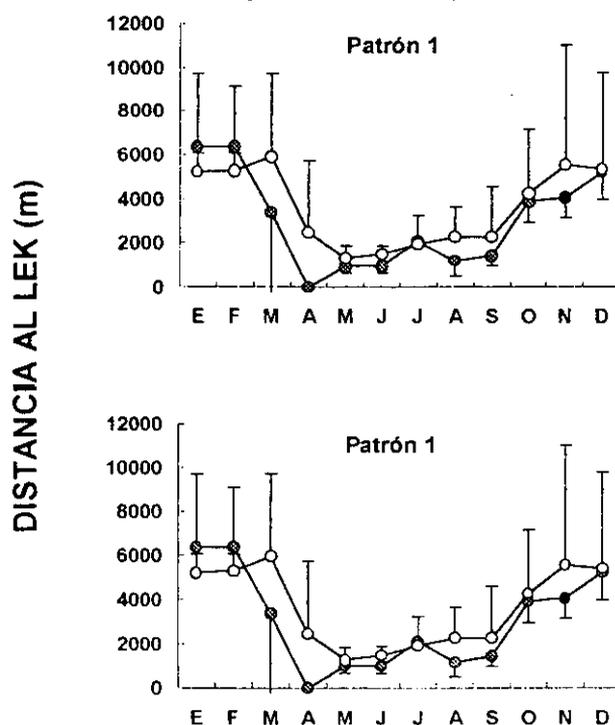


Figura 3. Patrones de variación estacional de la distancia media al *lek* (\pm DE) de las avutardas típicamente migradoras (patrón 1) y de corta distancia (patrón 3) en función del éxito reproductivo: las series de puntos negros representan los movimientos estacionales en años en los que sacan un pollo adelante ($n=2$ para cada patrón) y las series de puntos abiertos representan los movimientos en años en que no criaron con éxito (patrón 1: $n=4$ hembras, Chi-cuadrado de Kruskal-Wallis= 33.6, g.l.= 9, $p=0.0001$; patrón 3: $n=2$ hembras, Chi-cuadrado de Kruskal-Wallis= 17.4, g.l.= 9, $p=0.04$).

Fidelidad al *lek* y a las áreas de nidificación e invernada

Veinticinco de las 27 hembras marcadas para las que fue posible reunir datos suficientes al respecto visitaron repetidamente el mismo *lek* a lo largo del periodo de estudio, mientras que únicamente 2 cambiaron de *lek* una o más veces en años sucesivos. Respecto al área de nidificación, 21 hembras de un total de 24 fueron claramente fieles a sus respectivas localidades de anidamiento, al no ser la distancia entre las localizaciones del nido en años sucesivos superior a los 3 km. Los respectivos porcentajes de hembras que mostraron fidelidad al *lek* y al área de nidificación fueron estadísticamente significativos ($p= 0.003$, de 2 a 6 datos por hembra, media= 2.5 y $p= 0.014$, de 2 a 11 datos por hembra, media= 3.7). Por otra parte, la totalidad de las 10 hembras marcadas y regularmente localizadas que llevaron a cabo movimientos estacionales entre áreas de cría e invernada (patrones 1 y 3) visitaron las mismas áreas de invernada cada año (de 2 a 5 datos por hembra, media= 3.1). La distancia media entre las áreas de cría e invernada utilizadas por estas hembras fue de 4525 m, variando entre un mínimo de 2405 m y un máximo de 10892 m. Cuando se comparó la magnitud de los movimientos durante el primer año de vida entre las hembras migradoras (patrones 1 y 3) y las sedentarias (patrones 2 y 4), se encontró que la máxima distancia a la coordenada natal recorrida por las jóvenes aves en ese periodo fue significativamente superior en las hembras que más tarde serían migradoras (migradoras: mediana= 8706 m, DE= 4977 m, $n= 6$; sedentarias: mediana= 4299 m, DE= 3332 m, $n= 10$; Z de Mann-Whitney= 2.06, $p= 0.04$).

DISCUSIÓN

Como ya se ha comentado en capítulos precedentes, diversos autores han documentado la existencia de variaciones estacionales en los efectivos de diversas poblaciones de avutarda (Lukschanderl, 1971; Hutterer & Lütken, 1974; Sterbetz, 1981; Carranza *et al.*, 1989; Alonso *et al.*, 1990; Hidalgo & Carranza, 1990; Hellmich, 1990, 1991). La ausencia de individuos marcados, sin embargo, había impedido el estudio de los patrones de movimiento concretos que subyacen a dichas fluctuaciones estacionales en los números de individuos censados. Los resultados del presente capítulo, junto con los discutidos en capítulo anterior, relativos a los machos, confirman las tendencias, a nivel individual, sugeridas por los conteos poblacionales y aportan información novedosa sobre el alcance y la frecuencia, en el seno de la población, de tales movimientos estacionales.

Todos los patrones significativos de movimiento estacional realizados por hembras de avutarda en la Reserva de Villafáfila describen una aproximación al *lek* a finales de marzo y primeros de abril desde localidades de invernada situadas a distancias muy variables del mismo, así como un igualmente variable alejamiento o dispersión entre mayo y octubre hacia áreas donde las hembras podrán permanecer hasta febrero. Estos patrones de

movimiento se ajustan notablemente a las variaciones estacionales en el número de hembras censadas a lo largo de todo el año (ver Tabla 1, Capítulo IV). La población de hembras de avutarda en la Reserva de Villafáfila alcanza su máximo en invierno (1000-1100 hembras adultas de octubre a marzo), cuando se congregan en busca de las condiciones de alimentación óptimas proporcionadas por la alta concentración de parcelas de alfalfa, fuertemente seleccionadas como principal substrato de alimentación invernal (Alonso *et al.*, 1990; Lane *et al.*, 1999) en la zona de estudio. Este aumento de las cantidades invernales de hembras y su subsiguiente caída entre abril y mayo, hasta alcanzar el mínimo censado de mayo a septiembre (650-750 hembras adultas), es en buena medida explicado por los movimientos de las hembras que siguen los dos patrones de tipo migratorio discutidos en este capítulo, es decir, aquellas hembras que entran en la Reserva únicamente para permanecer en ella durante los meses de invierno (patrón 1), y aquellas que pasan el invierno y copulan en ella, pero la abandonan para nidificar y comenzar a criar a los pollos fuera de sus límites (patrón 3). Algunas hembras pertenecientes al patrón 2, es decir, aquellas que visitan el *lek* para abandonarlo tras copular, pueden, igualmente, contribuir al pico poblacional que se produce en la Reserva en marzo, debido al mayor número de *leks* que se forman dentro de los límites de la misma que en sus alrededores inmediatos. Aunque el periodo principal de cópulas se extiende durante la primera mitad de abril (ver Capítulo IX), el número medio de hembras contadas en ese mes en la Reserva es menor que el de marzo, ya que las hembras que siguen el patrón 2 abandonarían los *leks* poco después de copular.

Los resultados presentados en este capítulo muestran la diversidad de patrones de movimientos estacionales que pueden coexistir en las hembras de avutarda de una misma población. De los cuatro patrones descritos, dos pueden ser considerados migratorios (patrones 1 y 3, seguidos, respectivamente, por el 25% y el 17% de la muestra total de 24 hembras marcadas) y dos como sedentarios (patrones 2 y 4, el 25% y el 33%, respectivamente, de la muestra marcada). Sin embargo, entre ambos patrones migratorios, como entre ambos patrones sedentarios, existen marcadas diferencias que pueden constituir el reflejo de causas próximas diferentes, aunque en último término, evolutivamente hablando, los cuatro patrones estén probablemente determinados por una combinación de dos comportamientos alternativos (migrador frente a sedentario) bajo presiones relacionadas con la disponibilidad y selección del alimento (Lundberg, 1987, 1988; Terrill, 1990). Las hembras de avutarda pertenecientes al patrón 1 se mueven entre zonas de cría (que incluye los sitios de cópula y de nidificación) y de invernada (las cuales visitan repetidamente cada año) relativamente distantes (más de 5 km) y, por tanto, realizan verdaderos movimientos migratorios según la definición de Sinclair (1983; ver también Terrill & Able, 1988 y Terrill, 1990). Por otra parte, las hembras que pertenecen al patrón 3 pasan la mayor parte del año en la vecindad del *lek* y lo abandonan tras la cópula para nidificar en un área no lejana (a unos 3 km), pero claramente diferenciada, en la que permanecen durante el primer mes, aproximadamente, de vida de sus pollos, para retornar durante el verano a sus áreas. Aunque este tipo de movimiento también

recuerda a la migración, bien podría ser reinterpretado como un movimiento de dispersión para nidificar, probablemente determinado por la necesidad de territorios lo suficientemente extensos y carentes de competidores para la obtención de los recursos tróficos requeridos para el rápido crecimiento de los jóvenes en las fases más temprana de su desarrollo (ver, por ejemplo, Heinroth & Heinroth, 1928 y Martín, 1997). Tanto el menor número de hembras adultas que anidan en la Reserva en relación al número de ellas que invernán en la misma (600-700 aves frente a 1000-1100, respectivamente), como el comportamiento territorial de las familias durante los primeros 4 meses de vida de los pollos, cuando éstos se alimentan, fundamentalmente, de insectos (Martín, 1997 y Lane *et al.*, 1999), sugieren que la población de hembras de avutarda en esa época del año en la Reserva puede estar cercana a la capacidad de carga del hábitat. De acuerdo con esta interpretación, muchas hembras que invernán y copulan en la Reserva podrían verse forzadas a abandonar las inmediaciones de los *leks* para nidificar en zonas más apartadas.

Respecto a las hembras sedentarias, aquellas que integran el patrón 2 se aproximan a los *leks* (distantes entre 5 y 7 km) únicamente para aparearse volviendo rápidamente a sus áreas habituales de campeo. En consecuencia, este comportamiento no se puede calificar de verdaderamente migratorio según la definición de los autores más arriba citados. Los censos periódicos de la Reserva y la localización de los *leks* dentro de sus límites (ver Capítulos IV y IX) mostraron que la mayoría de estas hembras residen en áreas donde no se

detectan machos en ningún momento del año y que se encuentran relativamente distantes de cualquier *lek*, por lo que las aves se ven obligadas a recorrer distancias relativamente grandes para copular (ver hembras C y D en Figura 2). Las hembras pertenecientes al patrón 4 sí pueden, sin embargo, ser consideradas estrictamente sedentarias, llevando a cabo pequeños movimientos que no superan los 3 km de radio respecto al *lek*.

En relación con la fidelidad al *lek*, se puede concluir que las hembras adultas de avutarda exhiben fidelidad al *lek* que primero visitan al establecerse como individuos adultos a la edad de dos años. Alonso *et al.* (1998) muestran que la mayoría de las hembras presentan un fuerte carácter filopátrico y normalmente se aparean en *lek* más próximo, tanto a su lugar natal, como a su lugar de nidificación. La fidelidad al área de nidificación parece, igualmente, constituir el comportamiento más frecuente en las hembras de avutarda, dado que la distancia media entre localizaciones consecutivas del nido de un mismo ave fue menor que el radio medio estimado del área de campeo de las familias (Martín, 1997). Ambas tendencias, esto es, la fidelidad al *lek* y la fidelidad al área de nidificación, contribuyen fuertemente a la significación de los primeros tres patrones de movimiento, tanto para las hembras que visitan fugazmente el área del *lek*, volviendo tras la cópula, como para aquellas anidan en sus inmediaciones. Además la fidelidad al *lek* en los patrones 1, 3 y 4 tiene como consecuencia, obviamente, el que las hembras visiten siempre el *lek* más cercano. Este resultado es contrario a las predicciones del modelo *hotspot* de evolución del *lek* (Bradbury & Gibson, 1983; Bradbury *et al.*, 1986), según el

cual el area de campeo de las hembras debería incluir más de un *lek* y éstas deberían visitar más de un *lek* en cada estación reproducción reproductora. Por el contrario, dicho resultado apoya la hipótesis sobre la evolución del sistema de apareamiento en *lek* conocida como *female preference* (Bradbury, 1981; Bradbury & Gibson, 1983; Beehler & Foster, 1988), según la cual las hembras visitan únicamente un *lek* durante la estación reproductora, y siempre el más cercano a sus zonas de nidificación. Por otra parte, las hembras que integran el patrón 2, a pesar de la larga distancia recorrida desde sus áreas de nidificación para visitar sus *leks* no visitaron, en ningún caso, distintos *leks*, sino que viajaron directamente al mismo todos los años, el cual solía, igualmente, ser el más cercano a sus áreas de campeo habituales (ver Capítulo IX). Sin embargo, puede ocurrir, como de hecho fue constatado, que varias hembras marcadas, que viven habitualmente en una zona relativamente alejada de cualquier *lek*, visiten cada una un *lek* diferente, situado a una distancia comparable a la de los otros de dicha zona. Esta fuerte fidelidad al *lek* puede ser, en buena medida, el principal factor limitante del rango de movimientos estacionales en las hembras de avutarda y puede estar, a su vez, influido por la marcada filopatria natal mostrada por las hembras jóvenes que, mayoritariamente, se establecen como reproductoras en las cercanías del *lek* más próximo a sus lugares natales (Alonso *et al.*, 1998).

La coexistencia de hembras migradoras y sedentarias señala, de nuevo, a la migración parcial (Terrill & Able, 1988) como patrón principal de movimientos en la población de avutardas de la Reserva de Villafáfila. Como

se comentó en el capítulo precedente, la migración parcial es común en otras especies de aves poligínicas terrestres, como, por ejemplo, diversas especies de *Tetraonidae* y podría, igualmente, constituir el patrón dominante en otras de *Otididae*. Las diferencias intersexuales en la magnitud de los movimientos discutidas, igualmente, en capítulo anterior, apuntan, a su vez, hacia un modelo sexualmente *diferencial* de migración (Ketterson & Nolan, 1983; Terrill & Able, 1988). A este respecto, cabe comentar que en las correspondientes muestras de hembras (24 individuos) y machos marcados (26 individuos) el porcentaje total de aves que realizaron movimientos estacionales significativos fue, respectivamente, el 42% y el 69%, es decir, que en la muestra de hembras predominaron los individuos sedentarios, mientras que en la muestra de machos predominaron los individuos migradores. En consecuencia, al carácter sexualmente diferencial de la migración en la población de avutardas de Villafáfila no sólo contribuyen las distintas magnitudes en los movimientos, sino también las distintas proporciones en que individuos de uno y otro sexo participan en los mismos.

¿Cómo pueden, por otra parte, ser explicadas las diferencias intrasexuales en los movimientos estacionales de las hembras de avutarda? En diversas especies de *Tetraonidae* se ha sugerido la posibilidad de que los movimientos migratorios de las aves adultas reproduzcan en alguna forma los movimientos de los jóvenes del año durante la dispersión juvenil (Schroeder, 1985; Schroeder & Braun, 1993; Cade & Hoffmann, 1993). Como ya se ha discutido en el capítulo anterior en el caso de los machos, este mecanismo

podría actuar igualmente en la avutarda. Así, el período de dependencia materna de las hembras jóvenes dura prácticamente un año (Martín, 1997 y Alonso *et al.*, 1998), durante el cual los pollos siguen a sus madres en sus movimientos. El hecho de que las máximas distancias recorridas durante el primer año de vida fuesen significativamente mayores en las hembras con un patrón migratorio de movimientos parece apoyar la importancia de los movimientos durante el período juvenil, en el que el aprendizaje de las madres puede jugar un papel determinante como factor que contribuye a definir el comportamiento migratorio de los individuos. De este modo, en años sucesivos cada hembra permanecerá fiel a las zonas visitadas durante su primer año de vida, de forma que ni la fidelidad a las mismas ni las fechas de los movimientos de abandono y retorno se verán afectados por factores como el éxito reproductor individual de cada año, el cual es, por otra parte, normalmente nulo (ver Capítulo VII). Estos resultados sugieren la existencia, bien de una estrategia mixta evolutivamente estable con dos estados fenotípicos, migrador y residente, basados en el aprendizaje de la madre (ver Lundberg, 1988), o bien de un dimorfismo genético en el que los comportamientos alternativos permanecen constantes a lo largo de la vida de los individuos, independientemente de las irregularidades ambientales (Biebach, 1983). Sin embargo, la hipótesis alternativa de una estrategia condicional basada en asimetrías individuales (edad, dominancia, etc., Swingland, 1983; Ketterson & Nolan, 1983, Lundberg, 1987, 1988) no puede ser descartada sin medidas precisas de tales asimetrías, así como de las correspondientes tasa de supervivencia y éxito reproductor.

VII. PRODUCTIVIDAD ANUAL Y ÉXITO REPRODUCTIVO INDIVIDUAL EN LAS HEMBRAS

INTRODUCCIÓN

El éxito reproductivo en las aves fluctúa en función de muy diversos factores. La disponibilidad de alimento juega un papel fundamental a la hora de explicar las variaciones en dicho parámetro, tanto interanuales, como a lo largo de una misma estación (Lack, 1966; Newton, 1989). Otros factores que influyen en el éxito reproductivo son la presión de depredación y las condiciones meteorológicas *per se* (independientemente del efecto que puedan tener en la disponibilidad trófica) de cada temporada (revisión en Cody, 1971). La variabilidad en la respuesta a la acción de dichos factores depende de una serie de parámetros exclusivamente individuales, entre los que cabe destacar la edad, el rango jerárquico, la condición fisiológica y el tamaño y calidad del territorio (Clutton-Brock, 1988). A su vez, la importancia relativa de cada uno de estos factores depende de la estrategia de vida de cada especie, definida por parámetros específicos tales como longevidad, tamaño medio de puesta, sistema de apareamiento (monogamia frente a poligamia), patrones de establecimiento de parejas (especies en las que los individuos forman una nueva pareja reproductora cada año frente a especies en las que los individuos mantienen el vínculo a lo largo de toda su vida), patrones de reparto de las tareas parentales entre macho y hembra, existencia de cría cooperativa, grado

de territorialidad o colonialismo, etc. (Clutton-Brock, 1988). En este sentido, diversos trabajos han analizado la influencia de distintas asimetrías (edad, estatus social, condición fisiológica) en el éxito reproductivo individual en el seno de una misma población y en relación con la variación interanual de las condiciones ambientales (ver, por ejemplo, Newton *et al.*; 1981, Clutton-Brock *et al.*, 1982, 1988).

En la avutarda el cuidado parental corre exclusivamente a cargo de las hembras, al igual que ocurre en la gran mayoría de las especies poligínicas (revisión en Clutton-Brock & Godfray, 1991). El comportamiento maternal de las hembras de avutarda durante el periodo de dependencia de los jóvenes, así como la inversión materna diferencial en función del sexo de los pollos y la evolución de la mortalidad juvenil a lo largo de dicho periodo han sido descritos en detalle por Martín (1997) y Alonso *et al.* (en preparación). Por su parte, Ena *et al.* (1987) estudiaron el éxito de cría en la población de Villafáfila durante una única temporada. Sin embargo, ningún trabajo previo sobre la biología reproductiva de esta especie ha analizado la productividad anual y la variación interindividual en el éxito reproductor, en condiciones de libertad, en una misma población y a lo largo de una serie razonablemente larga de años (ver revisiones por Johnsgard, 1991 y del Hoyo *et al.*, 1996).

En el presente capítulo se discuten distintos aspectos del éxito reproductor de las hembras de avutarda en la Reserva de Villafáfila, tanto a escala poblacional como a nivel individual, a lo largo de un periodo de estudio

de once años. Desde la perspectiva poblacional se estudia la influencia de distintos factores climatológicos en la productividad anual, particularmente la de aquellos que actúan en épocas críticas del año: la precipitación durante el otoño y el invierno inmediatamente anteriores a cada temporada de cría, como determinante principal de la disponibilidad trófica durante la misma, y la precipitación y la temperatura durante los días inmediatamente anteriores y posteriores a la fecha media de eclosión, como posible causa de pérdida de puestas y pollos jóvenes por inundación o enfriamiento. Asimismo, se analiza la importancia relativa de los dos componentes principales del éxito reproductor de la población: el tamaño medio de familia y el número de hembras que han criado con éxito.

Bajo el enfoque individual, se estudia la variabilidad en el número de pollos criados con éxito cada temporada en una muestra de hembras marcadas, en función de su edad y del éxito reproductivo en la temporada precedente. Finalmente, se exploran las diferencias entre hembras marcadas de distinta calidad como reproductoras en años de alta y baja productividad poblacional.

MÉTODOS

Estimación de la productividad anual de la población de avutardas de la Reserva de Villafáfila

La productividad anual se estimó a partir del número total de jóvenes de avutarda del año presentes en la Reserva de Villafáfila en el mes de septiembre (y que, por tanto, han superado el periodo de máxima mortalidad durante el verano, ver Capítulo IV). Se asumió que en septiembre es posible detectar la práctica totalidad de las familias existentes, debido a la casi total ausencia de cobertura vegetal suficiente para ocultarlas. A esa cantidad censada se añadió una pequeña cantidad estimada a partir del escaso número de hembras solitarias detectadas que exhibían un típicamente materno, cuyos pollos podían estar ocultos en la vegetación espontánea de lindes o barbechos, o en pequeñas depresiones del terreno. Para estimar el número de pollos correspondientes a esas hembras solitarias se multiplicó dicha cantidad por el tamaño medio de familia, el cual se calculó, a su vez, dividiendo el número total de pollos observados entre el número de familias censadas. En los meses de septiembre de 1996 y 1997 se encontró una cobertura de girasoles (aún no cosechado en esa época del año) anormalmente alta en relación con los años anteriores, lo que arrojó cantidades de hembras inusualmente pequeñas para ese mes, dada la facilidad con que éstas pasan inadvertidas en ese tipo de cultivo. Por lo tanto, no se consideró válido el censo de familias en esos dos años, debido a las altas probabilidades de subestimar dicha cantidad por ocultación de hembras y jóvenes en los campos de girasol.

Seguimiento de hembras marcadas

Las hembras estudiadas proceden de la muestra de aves marcadas como juveniles entre los años 1983 y 1993 que se maneja a lo largo de toda la presente memoria (ver Metodología General y Capítulo VI). La mayoría de ellas carecía de radioemisor y, por consiguiente, la constatación de sus respectivos intentos reproductivos a lo largo del periodo de estudio se llevó a cabo durante la realización de los censos periódicos de la Reserva (ver, igualmente, Metodología General y Capítulo Vi), una vez establecidas las aves como adultos reproductores, generalmente a los dos años de edad (Alonso *et al.*, 1998). En algunos casos en los que el emisor correspondiente continuó funcionando después del establecimiento de la hembra, está fue activamente buscada durante el verano (la fecha media de eclosión de los huevos en el área de estudio, se sitúa a primeros de junio, ver Martín, 1997) para la verificación del correspondiente intento reproductivo y su resultado final. Cada vez que una hembra marcada era localizada en el curso de los censos periódicos de verano (entre junio y septiembre, de 1987 a 1997) se comprobó la presencia o ausencia de pollos acompañando a dicha hembra. Se consideró que una hembra había sacado adelante con éxito a su pollo o pollos si era vista en su compañía durante el censo de septiembre, una vez superado el pico del 60-70% de mortalidad juvenil que se produce en los tres primeros meses de vida de los jóvenes (Martín, 1997). La mortalidad juvenil que tiene lugar a partir de septiembre y hasta la emancipación de los jóvenes, calculada a partir de la submuestra de 101 pollos marcados y radioseguidos entre 1991 y 1993, apenas alcanza el 10 % (Martín, 1997), por lo que la tasa de supervivencia juvenil a mediados de septiembre se puede considerar una

estima razonable de la tasa final de supervivencia juvenil (la identificación individual de los jóvenes del año resulta, además, mucho menos fiable una vez que las familias se integran en grandes bandos, compuestos por hembras con pollos, hembras inmaduras y hembras adultas que han fallado en la cría, a partir del mes de octubre, ver Alonso *et al.*, 1990a). De este modo, se obtuvieron registros de intentos exitosos o fallidos de cría entre 1987 y 1997 para un total de 32 hembras marcadas.

Obtención de los datos meteorológicos

Se solicitaron al Centro Meteorológico Territorial de Castilla y León (Instituto Nacional de Meteorología) los datos correspondientes a los años de estudio de precipitación media mensual, número mensual de días de lluvia, temperatura media mensual, precipitación diaria de mayo y junio de cada año, número de días de lluvia en ese periodo y temperaturas máxima y mínima diarias en los mismos meses, en la Reserva de Villafáfila. Todos los datos proceden de la única estación meteorológica existente en la Reserva, situada en la localidad de Tapioles (5°29'47"N y 41°51'20"W, 691 m s.n.m).

Tratamiento de los datos y análisis estadístico

Las variables empleadas en el estudio de la relación entre la productividad anual de la población de avutardas de Villafáfila y la climatología fueron el número medio de pollos censados por hembra, en septiembre, de 1987 a 1995, el tamaño medio anual de familia (ampliando la serie, en este caso, hasta 1997, al tratarse de un valor medio que no requiere del censo total de hembras para su cálculo), la precipitación media entre los meses de octubre y marzo (incluidos) inmediatamente anteriores a cada temporada de cría, o precipitaciones invernales, el número medio de días de lluvia en ese mismo periodo, la precipitación media recogida en la última semana de mayo y la primera semana de junio de cada temporada, o precipitaciones en la fase de eclosión, el número total de días de lluvia y la temperatura mínima media en el mismo periodo. Se estudió el efecto de cada una de las variables meteorológicas sobre la productividad y el tamaño medio de familia mediante las correspondientes correlaciones de Pearson, tras la transformación logarítmica de los datos. Por otro lado, con el fin de determinar cuál de los dos factores tiene mayor influencia en la productividad anual, se realizó una regresión múltiple de dicha variable con el tamaño medio de familia y el número de hembras que criaron con éxito cada año en la población.

Asimismo, se comparó la frecuencia de familias de dos pollos, como indicador de éxito reproductor poblacional, entre años de alta y baja productividad. Se consideraron como años de alta productividad aquellos en los que se censó una cantidad de pollos en septiembre superior al valor medio

correspondiente al periodo estudiado. Se analizó la diferencia entre ambos tipos de año mediante el test de la U de Mann-Whitney.

Respecto a las diferencias individuales en el éxito reproductivo, se estudió la influencia sobre el mismo de la edad. Para ello se clasificó a las hembras en tres categorías de edad: 1: hembras de 2 a 4 años; 2: hembras de 5 a 7 años; y 3: hembras de 8 o más años. Se analizaron las diferencias entre las tres clases de edad mediante ANOVA simple, tras la transformación logarítmica de número de pollos criados exitosamente por cada hembra marcada en cada temporada, entre 1987 y 1997. Adicionalmente, se asignó un valor de 0 ó 1 a cada hembra en cada temporada, dependiendo de si había criado con éxito o no. Se estudió la variación de la edad de las hembras entre las dos categorías de éxito reproductor mediante un test de la t de Student, previa transformación logarítmica de la edad. Por último, con el objeto de evaluar el efecto de la edad frente a otros factores individuales, se realizó un ANOVA de dos vías del número de pollos, previa transformación logarítmica, empleando como factores el individuo a lo largo de los años de estudio y la categoría de edad.

Se estudió, además, la asociación entre el número hembras con éxito en la cría y la calidad del año, en términos productividad poblacional (ver más arriba). Para ello, se clasificó a las hembras como buenas reproductoras si su índice de éxito reproductor (número de pollos criados exitosamente por una hembra entre el número de intentos reproductores constatados para la misma)

fue superior a 0.25 y como malas reproductoras si dicho índice fue igual o inferior a ese valor. Se evaluó la asociación entre estas dos clasificaciones mediante el test de probabilidad exacta de Fisher.

RESULTADOS

Productividad de la población

La Tabla 1 presenta los valores de productividad y los datos meteorológicos para cada uno de los años de estudio. La correlación de la productividad con las precipitaciones invernales resultó marginalmente significativa (Figura 1). Ninguna de las variables meteorológicas restantes presentó correlación con la productividad. Sin embargo, cuando los datos correspondientes al año 1995 (en que no se registró precipitación alguna durante el periodo de eclosión, según los datos del observatorio de Tapióles) fueron eliminados del análisis, la correlación, negativa, entre la productividad y el número de días de lluvia en la fase de eclosión resultó altamente significativa (Figura 2). Con el fin de discernir cuál de éstas dos variables ejercía un mayor efecto en la productividad se llevó a cabo una regresión múltiple por pasos con la precipitación invernal y el número de días de lluvia en la fase de eclosión (incluyendo el año 95) como variables independientes. El modelo de regresión únicamente aceptó la precipitación invernal, resultando ésta marginalmente significativa ($r_p = 0.61$, $p = 0.07$) y explicando un 30% de la varianza. No hubo



significación, por el contrario, en la correlación entre el tamaño medio anual de familia y las variables meteorológicas, aunque sí se mantuvo una tendencia de correlación positiva

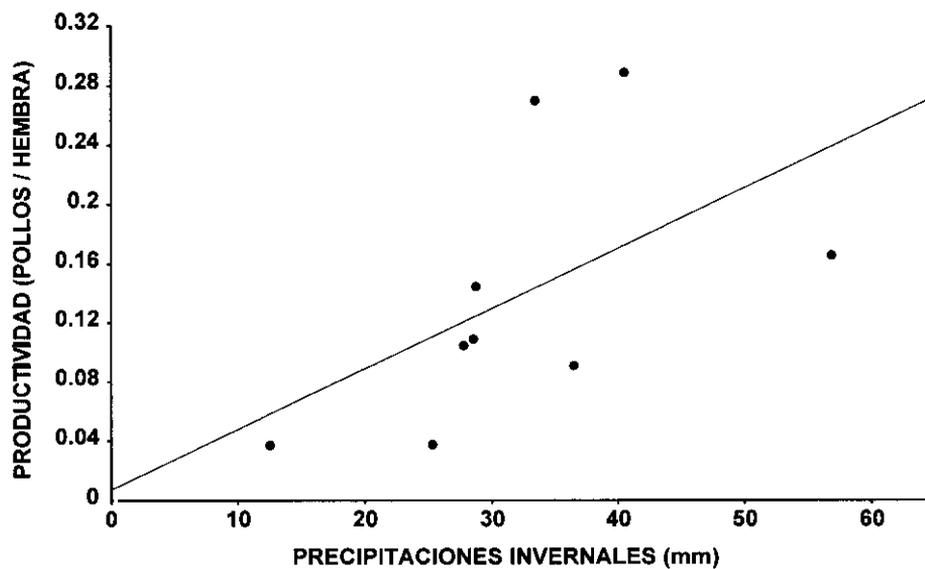


Figura 1. Relación entre la productividad de la población de avutardas de la Reserva de Villafáfila y las precipitaciones invernales previas a cada temporada de cría, entre 1987 y 1995 ($r= 0.61$, $p=0.08$, $n= 9$).

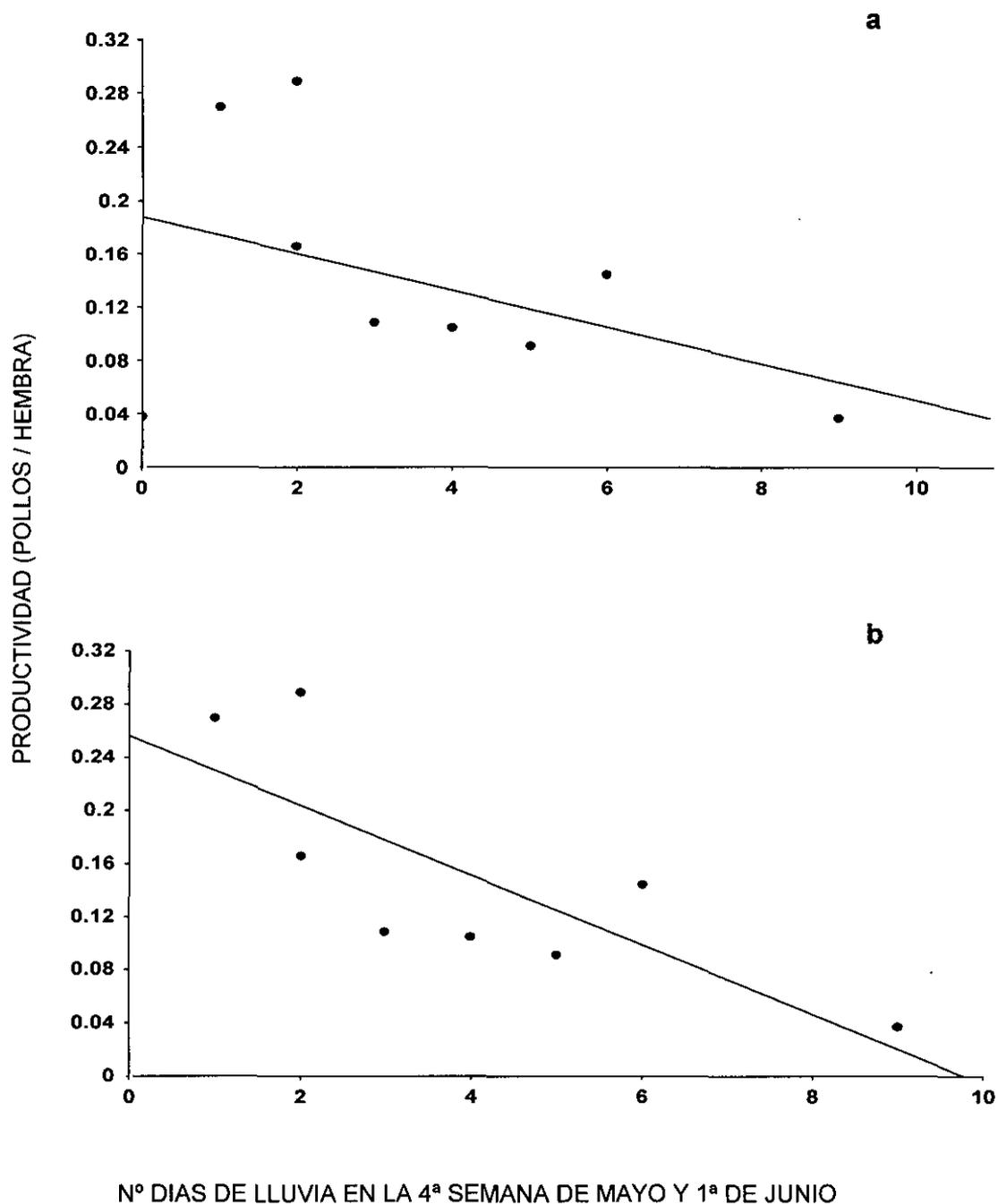


Figura 2. Relación entre la productividad de la población de avutardas de la Reserva de Villafáfila y el número de días de precipitación en la fase de eclosión de los huevos, a lo largo del periodo de estudio. a: análisis incluyendo los datos correspondientes a 1995 ($r = -2.24$, $p = 0.5$, $n = 9$). b: análisis excluyendo 1995 ($r = -0.84$, $p = 0.009$, $n = 8$).

Tabla 1. Número anual de pollos estimados en septiembre en la Reserva de Villafáfila entre 1987 y 1995, junto con la productividad anual de la población (n° de pollos septiembre/ n° estimado de hembras > 2 años), el número de familias en ese mes y el tamaño medio anual de la familia, además de los valores anuales correspondientes a las variables meteorológicas estudiadas: precipitación media de octubre a marzo (PPINV), número medio de días de lluvia en ese periodo (NPPINV), precipitación media en la última semana de mayo y primera de junio (PPECLO), número total de días de lluvia en ese periodo (NPPECLO) y temperatura mínima media en el mismo intervalo de tiempo (TECLO).

AÑO	Nº POLLOS	PRODUCTIVIDAD	Nº FAMILIAS	TAMAÑO DE FAMILIA	PPINV (mm)	NPPINV	PPECLO (mm)	NPPECL
1987	198	0.29	98	1.33	40.48	7.83	0.13	2
1988	69	0.11	32	1.22	28.55	11.67	0.22	3
1989	65	0.10	52	1.13	27.76	5.83	5.38	4
1990	115	0.27	68	1.22	56.85	12.67	0.08	2
1991	69	0.09	60	1.07	36.50	10.33	0.78	5
1992	27	0.04	25	1.08	12.52	4.67	2.27	9
1993	102	0.14	94	1.11	28.74	7.50	2.94	6
1994	209	0.27	178	1.16	33.47	10.67	0.47	1
1995	36	0.04	32	1.12	25.30	9.50	0	0
media±DE	99±65	0.15±0.10	71±48	1.16±0.08	32.24±12.13	8.96±2.69	1.36±1.83	3.6±2.8

frente a la precipitación invernal y negativa frente a la precipitación y el número de días lluvia en la fase de eclosión, tanto en las correlaciones independientes como en el modelo de regresión múltiple.

En el modelo de regresión múltiple que relaciona la productividad anual de la población con el tamaño medio de familia y con el número de hembras que crían con éxito cada año, ambas variables resultaron altamente

significativas (Tabla 2), explicando el número anual de hembras exitosas, es decir, el número de familias existentes en septiembre, un mayor porcentaje de la varianza. El número de familias de dos pollos fue, en cualquier caso, significativamente mayor en años de productividad superior a la media que en los años de bajo éxito reproductor poblacional (Figura 1).

Tabla 2. Resultado del análisis de regresión múltiple por pasos de la productividad media anual en relación con el número de familias censadas en septiembre en la Reserva y el tamaño medio anual de familia (nº medio de pollos por hembra con éxito).

	PRODUCTIVIDAD
NÚMERO DE FAMILIAS EN LA POBLACIÓN	$r_p = 0.69$ $p = 0.00002$ 68%
TAMAÑO MEDIO DE FAMILIA	$r_p = 0.46$ $p = 0.0003$ 32%

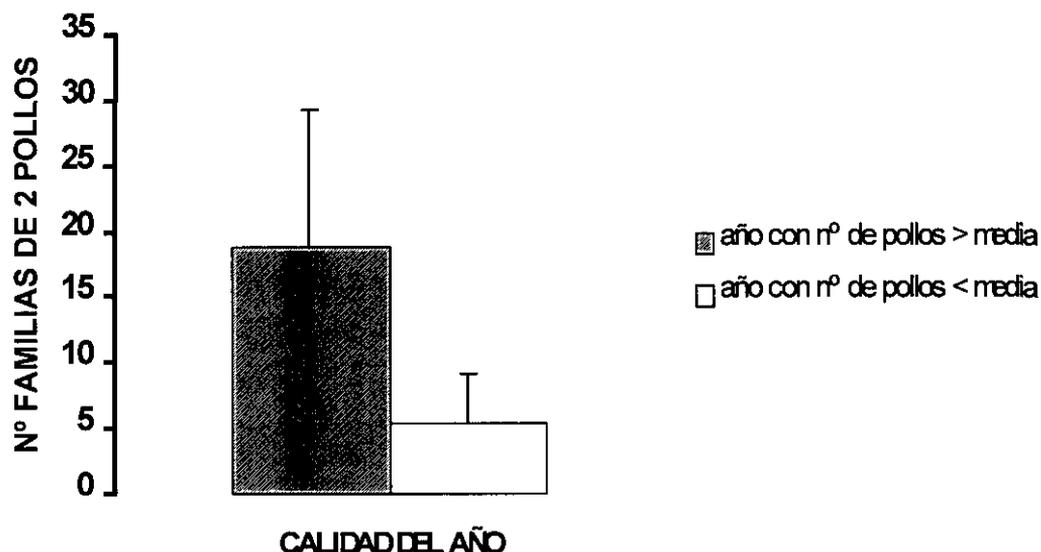


Figura 3. Distribución del número medio (+ DE) de familias de dos pollos censadas en septiembre según la calidad del año, estimada en función de la productividad en el conjunto de la población. La diferencia entre ambos tipos de año fue significativa (U de Mann-Whitney= 2.00, Z= 2.37, p= 0.02, n= 5 y 6 respectivamente).

Éxito reproductivo individual

La variación de éxito reproductivo en función de la clase de edad resultó significativa (Figura 2a). La significación de dicha variación obedece a las diferencias hembras de 8 o más años respecto a las de menor edad, siendo el número medio de pollos criados con éxito por las hembras de mayor edad significativamente superior al número de pollos criados por las hembras más jóvenes ($t_s = 3.021$, g.l. = 78, $p = 0.003$). La edad media de las hembras que

criaron con éxito en cualquiera de las temporadas fue, además, significativamente mayor que la de las que perdieron la puesta o los pollos (Figura 2b). Cuando se realizó el ANOVA de dos factores, la clase de edad resultó ser altamente significativa ($F_{2, 45} = 6.48$, $p = 0.003$) frente a la variable individuo, que se alejó claramente de la significación ($F_{17, 45} = 0.62$, $p = 0.8$).

La edad media a la que una hembra llevó a cabo su primer intento exitoso de cría, calculada en una muestra de 10 hembras marcadas, en las que se pudo constatar con certeza absoluta la fecha de dicho primer intento, fue de 4.20 años ($DE = 1.48$), aunque hembras de dos años de edad ya pueden acometer su primera tentativa, según demuestra la observación de una hembra marcada en junio con su pollo de pocos días, si bien éste murió posteriormente. Por otro lado, únicamente dos hembras del total de la muestra marcada (6.25%) criaron con éxito en dos o más años consecutivos a lo largo del periodo de estudio.

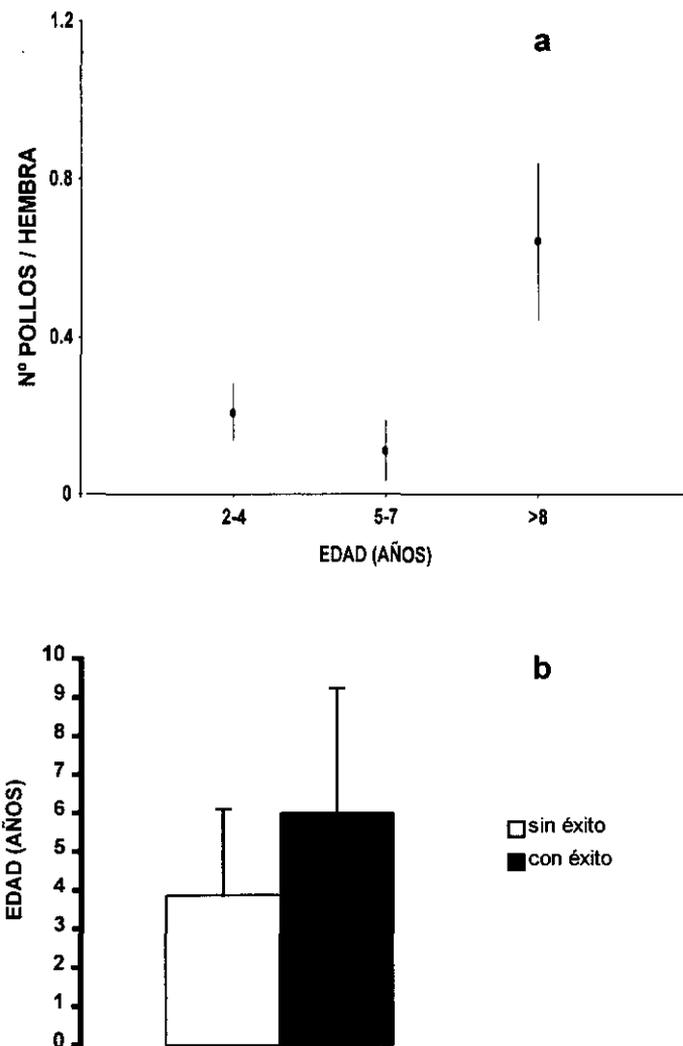


Figura 4. Diferencias de edad en el éxito reproductor individual de las hembras marcadas. a: Variación del número medio (\pm error estándar) de pollos criados exitosamente por hembra y temporada en cada una de las tres clases de edad establecidas ($F_{17, 45} = 4.88$, $p = 0.02$). b: Distribución de la edad media (\pm error estándar) entre las hembras que fracasan en la cría o crían con éxito en una temporada cualquiera del periodo de estudio (t de Student = 2.51, g.l. = 78, $p = 0.01$).

No se encontró una asociación significativa entre hembras marcadas con un alto o bajo índice de éxito en la cría y la calidad del año, estimada en función de la productividad poblacional (test de probabilidad exacta de Fisher, $p= 0.52$), lo que significa que una elevada proporción de las hembras con alto índice de éxito continúan criando en años de poca productividad, mientras que ninguna hembra con un índice de éxito igual o inferior a 0.25 pollos por intento tuvo éxito en la cría en los años con productividades inferiores a la media. El valor medio del índice de éxito para el conjunto de la muestra marcada fue de 0.15 pollos sacados exitosamente adelante por intento reproductivo y hembra (DE= 0.25, $n= 32$). Este valor fue muy similar al de la productividad media anual de la población (Tabla 1, test de la U de Mann-Whitney, $p> 0.5$).

DISCUSIÓN

Influencia de la meteorología en la productividad

El único factor climatológico que parece afectar de manera importante al éxito reproductor anual de la población de avutardas de Villafáfila es la precipitación durante el invierno previo a cada intento reproductivo. Aunque la significación en la regresión de esta variable es marginal, su influencia en la productividad anual puede ser considerada biológicamente significativa, al dar cuenta de un

30% de la variabilidad de la misma, siendo el efecto especialmente notable en los años de mayor sequía, que son los de menor éxito reproductivo, como es el caso de 1992 y 1995, y, en menor medida, de 1988 y 1989 (Tabla 1). Las lluvias caídas durante el otoño y el invierno determinan, en buena medida, la productividad vegetal, tanto de especies espontáneas como del cereal, en la primavera y, por tanto, la disponibilidad de artrópodos durante la fase de máximo crecimiento de los jóvenes de avutarda. La dieta de los pollos durante esta fase se basa, fundamentalmente, en ortópteros (Litzbarski & Litzbarski, 1996; Lane *et al.*, 1999), cuya abundancia en el medio depende, directamente, de la producción vegetal. El desarrollo primaveral de la vegetación puede contribuir, igualmente, al buen estado fisiológico de las hembras, el cual condiciona, a su vez, la viabilidad de las puestas (Lack, 1968). En este contexto, resulta interesante señalar el alto porcentaje de presencia en la dieta primaveral de la avutarda de plantas anuales espontáneas como *Papaver roheas* y *Brassica spp.*, positivamente seleccionadas por las aves (Lane *et al.*, 1999) y cuya contribución a la nutrición de los individuos en esta época del año está todavía por evaluar. La correlación entre precipitación y productividad probablemente queda debilitada a partir de un cierto nivel de precipitación que asegure un mínimo de disponibilidad trófica, tanto para las hembras antes de la puesta, como para los jóvenes durante el verano, interviniendo en la productividad final factores ajenos a los estudiados.

Respecto al número de días de lluvia durante el periodo de eclosión de los huevos y la fase de crecimiento temprano de los pollos, su influencia en la

productividad podría quedar ensombrecida por el efecto de las lluvias invernales, que actuarían como determinante de la disponibilidad de alimento en esa fase crítica. Así, un invierno especialmente seco bastaría para reducir considerablemente el éxito reproductor poblacional, ocultando el efecto positivo de una bonanza en la fase de eclosión. En consecuencia, las lluvias en esa fase únicamente actuarían como potenciadores del efecto negativo de la sequía invernal y su ausencia apenas contribuiría incrementar los beneficios que un invierno lluvioso implica por sí solo. Esto explicaría por qué la eliminación de 1995 del análisis de la relación entre productividad y días de lluvia en la fase de eclosión resulta en una correlación significativa, ya que se trata un invierno muy seco, seguido de ausencia de precipitaciones en dicha fase crítica. No parece, por el contrario, que la temperatura en dicha fase ejerza una influencia considerable en la productividad, a pesar de la importancia de este parámetro en la regulación térmica corporal de los jóvenes durante sus primeros días de vida, estudiada en numerosas especies de aves nidífugas (p. ej. Potts, 1988; Hudson & Rands, 1988) y del efecto perjudicial en la supervivencia de los pollos que, *a priori*, pudiera tener la conjunción de humedad y bajas temperaturas. La escasa variabilidad interanual y la suavidad de las temperaturas mínimas durante el periodo de eclosión en la zona de estudio (Tabla 1) pueden explicar la ausencia de influencia térmica en el éxito reproductor de la población.

Una elevada frecuencia de lluvias durante los días que siguen a la eclosión puede acarrear cierta mortalidad entre los pollos por pérdida de

capacidad termorreguladora, a pesar de la estabilidad de las temperaturas. Tales efectos en la supervivencia juvenil han sido descritos en otras especies de aves tanto nidifugas como nidícolas. Así por ejemplo, Slagsvold & Grasaas (1979) encontraron una correlación positiva entre el bajo número de días de lluvia y la escasez de precipitaciones durante los primeros días de vida de los pollos de urogallo (*Tetrao urogallus*) en el sur de Noruega y la densidad otoñal de aves en la misma zona. De igual forma, Carrascal *et al.* (1993) hallaron el mismo tipo de correlación entre éxito reproductor en una colonia de cigüeña blanca (*Ciconia ciconia*) del Valle del Tiétar (una zona caracterizada, precisamente, por la suavidad de sus temperaturas) y el número de días de lluvia en el periodo que sigue a la eclosión. Los resultados aquí presentados no son concluyentes a este respecto. Probablemente, las precipitaciones en esta fase crítica constituyan una causa real de mortalidad juvenil en la avutarda, aunque su efecto, como ya se ha comentado, quede oscurecido por el de las lluvias invernales. Una posible explicación puede residir en el hecho de que, aunque la fecha media de eclosión de las puestas de avutarda en la zona de estudio se sitúe a primeros de junio (Martín, 1997), los pollos nacen a lo largo de un periodo realmente mucho más prolongado que las dos semanas consideradas críticas, habiéndose encontrado pollos recién eclosionados incluso en la segunda mitad de julio (observaciones personales). Por lo tanto, dado el carácter irregular de las precipitaciones primaverales y estivales en la región, al igual que en toda la Iberia mediterránea, las probabilidades de que las lluvias afecten simultáneamente y por igual, es decir, en el mismo estado de desarrollo, a un porcentaje significativo de los pollos que nacen en la

Reserva son razonablemente bajas. Por el contrario, los efectos de las lluvias del invierno en la posterior disponibilidad de alimento son mucho más constantes y duraderos en el tiempo, de forma que sí pueden repercutir de manera detectable en la tasa de supervivencia de toda una cohorte.

La cantidad de pollos que nacen anualmente en la zona de estudio depende más estrechamente del número total de hembras que finalmente logran criar con éxito, es decir, del número de familias, que del tamaño medio de familia, el cual presenta una escasa varianza interanual, como muestra la Tabla 1. Esta diferencia puede explicar el alejamiento de la significación estadística que muestra el tamaño medio de familia en su correlación con las variables meteorológicas, aunque mantenga las mismas tendencias que la productividad. A este respecto, cabe destacar la significativamente mayor proporción de familias de dos pollos en años de alta productividad, lo que respaldaría la conclusión de que, a pesar de la falta de significación estadística de la correlación entre tamaño medio de familia y meteorología, en años buenos para la cría, sobreviven más familias de dos pollos y, por tanto, aumenta el tamaño medio de familia.

Calidad de las hembras y productividad

El número de pollos por intento reproductivo y hembra en la muestra marcada, a lo largo de los 11 años de estudio, puede ser considerado como bajo en relación con los índices de éxito reproductor encontrado en otras especies. No

existen estudios a largo plazo de éxito reproductor en otras poblaciones de avutarda, aunque los resultados preliminares de distintos núcleos poblacionales de la provincia de Madrid arrojan valores similares (datos propios). El bajo éxito reproductor en la avutarda está asociado, obviamente, con las altas tasas de mortalidad juvenil (60-70%) encontradas en la fase comprendida entre la puesta y la integración de las familias en los bandos, tal y como describen Ena *et al.* (1987) y Martín (1997) para la población de Villafáfila. Las causas de mortalidad son diversas, aunque cabe citar la depredación de huevos por córvidos y de huevos y pollos por zorros y perros (Ena *et al.*, 1987; Martín, 1997) y, fundamentalmente, la falta de alimento suficiente para suplir las grandes necesidades energéticas de los jóvenes en su fase de crecimiento más acelerado (Heinroth & Heinroth, 1928; Litzbarski, com. pers.), tal y como se deriva de la relación entre lluvias invernales y productividad, basada en la ulterior disponibilidad de alimento en dicha fase de crecimiento.

Otro factor que puede influir en el bajo éxito reproductor individual es el alto coste energético que, para una hembra de avutarda, supone llevar a buen término un intento reproductor, como se infiere del bajo porcentaje de hembras marcadas que han culminado exitosamente dos intentos de cría consecutivos. Una vez que las familias se integran en los grandes bandos invernales, los pollos continúan dependiendo de sus madres a lo largo del otoño e invierno, normalmente hasta el comienzo de la siguiente estación de apareamiento (Alonso *et al.*, 1998), prolongándose también, aunque con intensidad

decreciente, las cebas por parte de las madres (Martín, 1997). En algún caso extremo, la dependencia materna, incluyendo las cebas al pollo, se ha mantenido incluso después de la siguiente primavera (observaciones personales realizadas durante el seguimiento de familias con pollos marcados). En consecuencia, es razonable concluir que, tras realizar una inversión tan prolongada, las hembras que han criado exitosamente pierdan capacidad para repetir el éxito en la temporada siguiente, tal y como se ha observado en diversas especies de mamíferos con cuidado maternal prolongado (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Clutton-Brock & Godfray, 1991)

A pesar del bajo éxito reproductor, Alonso *et al.* (1996b) encontraron que la población de avutardas de la Reserva de Villafáfila se ha mantenido estable entre 1987 y 1995. Estos autores hallaron, igualmente, una tendencia ligera, aunque no significativa, al crecimiento de la población en su conjunto, así como una tendencia significativa al aumento del número de hembras que se reprodujeron en la Reserva entre 1987 y 1994. La ampliación de los años incluidos en el análisis hasta 1998 (ver Capítulo IV) no sólo ha confirmado la estabilidad poblacional, sino que ha constatado un aumento de la significación en la tendencia al crecimiento del número de hembras reproductoras. Esta tendencia podría simplemente reflejar, como ya se ha argumentado en el Capítulo IV, la concentración de avutardas procedentes de zonas de cría próximas, a causa de una pérdida de adecuación del hábitat en las mismas, más que un crecimiento intrínseco de la población estudiada.

El bajo éxito reproductor en la avutarda puede ser contemplado como parte de la estrategia de vida de la especie, en virtud de la cual el mantenimiento de las poblaciones depende, más que de una alta tasa de reclutamiento, de la supervivencia de los individuos, caracterizados por su longevidad. Por otra parte, tanto la ausencia de un claro patrón de varianza individual en el éxito reproductor, como el bajo valor de la desviación estándar correspondiente al índice de éxito de la muestra marcada, concuerdan con la hipótesis de que, en las especies poligínicas, las hembras presentan escasa varianza individual en el éxito reproductor en comparación con los machos, entre los cuales existe un fuerte sesgo en dicho parámetro, como resultado de la selección sexual (Clutton-Brock *et al.*, 1988; Andersson, 1994). Una de las pocas asimetrías individuales entre las hembras que parece afectar claramente al éxito reproductor es la edad, como se ha encontrado en este estudio. En la misma línea de evidencia, Gewalt (1959) informa del abandono general de las puestas por parte de hembras primerizas criadas en cautividad. Asimismo, Glutz *et al.* (1973) encontraron, en una población en libertad del este de Alemania, una mayor frecuencia de puestas de un único huevo entre las hembras que acometen su primer intento reproductivo. En el presente estudio, únicamente 2 de las 10 hembras marcadas en las que se constató el primer intento exitoso de cría sacaron los pollos adelante en dicho primer intento.

Por otro lado, la falta de asociación encontrada entre hembras buenas o malas reproductoras y la calidad del año, estimada en función de la productividad poblacional, esto es, el hecho de que las hembras que mejor

crían en años buenos sigan siendo las mejores en años malos, refuerza el papel de la edad como asimetría determinante en el éxito reproductor individual, dada su menor dependencia de oscilaciones interanuales en cualquier parámetro poblacional sujeto a la variación de factores ambientales como la meteorología o la disponibilidad de alimento. Sin embargo, no hay que olvidar otras asimetrías individuales, no consideradas explícitamente en este estudio, que podrían estar afectando al éxito reproductor de las hembras de avutarda. Un ejemplo de este tipo de asimetrías puede ser el rango social, cuyo papel se ha mostrado fundamental en diversas especies de mamíferos, si bien dicho factor suele estar, a su vez, correlacionado con la edad (ver revisión en Clutton-Brock, 1988).

Las diferencias asociadas a la edad pueden ser el resultado de la distinta condición fisiológica correspondiente a individuos de diversas edades, de la experiencia acumulada a lo largo de sucesivos intentos de reproducción, o de una combinación de ambos factores. El estado fisiológico puede limitar, hasta cierto punto, el número huevos puestos por una hembra, debido a su inmadurez, pero la pérdida generalizada de huevos tras la puesta por parte de hembras jóvenes debe ser atribuida a la falta de experiencia. Los resultados aquí discutidos se refieren únicamente a una serie de 11 años. La longevidad exacta de la avutarda no es conocida, pero se sabe que individuos en cautividad han alcanzado los 28 años de edad (Glutz *et al.*, 1973). Aunque la supervivencia media de las avutardas marcadas en Villafáfila es muy inferior (algo más de 10 años, habiendo alcanzado los 14 años la hembra marcada más

longeva, datos propios sin publicar), la mayoría de ellas puede tener aún varias temporadas de cría por delante. Si esto es así, la varianza interindividual en el éxito reproductor de las hembras de avutarda deberá disminuir a medida que aumenta su edad y, consiguientemente, su experiencia en la cría. Son necesarias, pues, series de datos más largas para confirmar estas predicciones.

VIII. CORRELACIONES FENOTÍPICAS Y SOCIALES DE LA ACTIVIDAD SEXUAL EN LOS MACHOS

INTRODUCCIÓN

La selección sexual que tiene lugar en las especies con sistemas de apareamiento poligínicos, en los que los machos compiten por copular con el mayor número posible de hembras y no participan en la cría y cuidado de la descendencia, se manifiesta, fundamentalmente, en dos fenómenos directamente observables y medibles en la naturaleza. Por un lado, se manifiesta en la evolución de un dimorfismo sexual más o menos pronunciado, tanto en tamaño corporal como como en morfología, y, por el otro, en un cierto sesgo en la distribución del éxito en la cópula entre los machos (Darwin, 1871; Payne, 1983, Andersson, 1994).

El desarrollo del dimorfismo sexual en tamaño a favor de los machos se ha venido atribuyendo, desde que fuera discutido por primera vez por Darwin (1871), a la competencia directa entre machos por monopolizar el mayor número de hembras posibles en un contexto agonístico, cuyo resultado suele ser el establecimiento de jerarquías de dominancia. Igualmente, la selección intrasexual ha conducido, en numerosas especies, a la evolución de órganos que actúan como "armas" en dichas interacciones agonísticas. Por otro lado, el desarrollo de caracteres en los machos sin aparente beneficio directo para la

supervivencia de los individuos fue asociado, ya por el mismo Darwin, con a elección para el apareamiento por parte de las hembras de aquellos machos que muestran un mayor grado de desarrollo de dichos caracteres. En el caso de las aves, esos caracteres morfológicos resultantes de la selección intersexual o *epigámica* suelen ser plumajes ornamentales y coloridos conspicuos, que actúan durante el cortejo o exhibición sexual en conjunción con determinadas pautas comportamentales y, en la mayoría de las especies, con la emisión de sonidos o cantos.

La mayoría de los estudios posteriores a Darwin, tanto teóricos como empíricos, coinciden en concluir que la elección de pareja por parte de la hembra es el factor responsable del mantenimiento de tales caracteres en los machos. Los mecanismos evolutivos mediante los cuales tiene lugar la elección de pareja por parte de las hembras en las especies animales poligínicas pueden clasificarse en dos grandes categorías (Kirkpatrick & Ryan, 1991; Maynard-Smith, 1991; Andersson, 1994): aquellos mecanismos accionados directamente por la selección natural y que proporcionan, por tanto, un beneficio directo, en términos de *fitness* o supervivencia, a la descendencia de las hembras, y aquellos que son activados por selección indirecta y que se traducen en beneficios genéticos para la descendencia (los denominados "buenos genes"). Como ejemplos incluidos en la primera categoría se pueden citar la elección de los machos que mejor proporcionen algún tipo de recurso importante en la supervivencia de la hembra o sus crías, la elección de aquellos machos cuya búsqueda resulte menos costosa en

tiempo y energía debido a su conspicuidad, o la elección de aquellos machos que ofrezcan el menor riesgo de contagio de enfermedades o parásitos durante la cópula. Entre los mecanismos accionados por los beneficios genéticos para la descendencia, es decir, los que conducen a la elección de aquellos machos que poseen ciertos caracteres no directamente relacionados con la supervivencia pero que están asociados a genes que incrementan la viabilidad de las crías (efecto pleiotrópico), o bien a la de aquellos machos que se muestren más vigorosos y saludables, como expresión fenotípica de su *fitness* global, se incluye el definido bajo la hipótesis de "viabilidad total" (Manning, 1984), la cual establece que las hembras tenderán a elegir a los machos que porten el menor número de genes deletéreos en su genoma. Otro mecanismo indirecto es el que utiliza la edad del macho como indicador de viabilidad (Manning, 1985, Andersson, 1994), según el cual las hembras elegirían aparearse con los machos que muestren un mayor desarrollo en ornamentos u otras características positivamente correlacionadas con la edad, ya que los machos más longevos presentarán una mayor *fitness* global, al haber sobrevivido durante más tiempo, que los machos más jóvenes, portando, presumiblemente, una menor cantidad de alelos indeseables.

Una de las principales dificultades en el desarrollo de la teoría de la selección sexual reside en la explicación de la evolución conjunta de los caracteres epigámicos de los machos y la tendencia de las hembras a seleccionar esos mismos caracteres en el proceso de elección de pareja. Para ello se han propuesto distintos modelos genéticos que pueden clasificarse en

dos grandes categorías conceptuales: los modelos fisherianos o de retroalimentación positiva y los modelos basados en el *handicap*. A continuación se resumen muy sucintamente dichos modelos (ver revisiones detalladas de todos ellos en Andersson, 1994 y Carranza, 1994, por ejemplo):

Modelos fisherianos

a.- La hembra selecciona, siguiendo sus preferencias comportamentales, un macho portador de un carácter o caracteres independientes de la viabilidad de la descendencia y que, eventualmente, puede reducir la viabilidad de dicha descendencia (proceso *runaway* o de retroalimentación positiva, Fisher, 1930).

b.- La hembra selecciona un carácter que puede reducir su propia fecundidad pero que aumenta el atractivo sexual de sus descendientes masculinos (hipótesis del "hijo sexy", Weatherhead & Robertson, 1979).

Modelos de handicap

a.- La hembra selecciona un carácter del macho que puede en sí mismo reducir la las posibilidades de supervivencia de su descendencia, pero que está correlacionado con una mayor viabilidad global del individuo que lo porta (hipótesis del *handicap*, Zahavi, 1975; Iwasa *et al.*, 1991).

b.- La hembra selecciona un carácter que en sí mismo contribuye directamente a la viabilidad global de su descendencia (selección directa de caracteres basados en la viabilidad, Kodric-Brown & Brown, 1984).

Como se ha visto en capítulos precedentes, la avutarda es un ave poligínica que presenta un fuerte dimorfismo sexual en tamaño: los machos pesan entre 10 y 15 kg y las hembras únicamente entre 4 y 5 kg. Machos y hembras viven separadamente en bandos unisexuales a lo largo de todo el ciclo anual. Hacia finales del invierno y comienzos de la primavera, los machos se concentran en arenas tradicionales (*leks*) donde establecen o revalidan la jerarquía social en el seno de los bandos mediante interacciones agonísticas en las que, tanto las peleas como las exhibiciones (“ruedas”, iguales a las realizadas para cortejar a las hembras, pero con distinto significado en función del diferente contexto social), juegan un papel central (Hidalgo & Carranza, 1991), para luego dispersarse sobre un área más extensa y exhibirse con el fin de atraer hembras (*lek* explotado o disperso, Gilliard, 1969). Los machos no defienden territorios de exhibición propios, sino que se van desplazando y realizando el display dentro de un área limitada de varias hectáreas que suele solapar con la de muchos otros machos. El sistema resultante, en el que los machos tratan de copular con el mayor número posible de hembras, es algo similar a lo que Johnsgard (1994) ha denominado “arena móvil” .

El presente capítulo, basado en datos procedentes del seguimiento de individuos marcados, pretende profundizar en el comportamiento de exhibición de los machos de avutarda tras la fase de establecimiento de jerarquías (estudiada bajo un enfoque poblacional en Hidalgo & Carranza, 1991) , es decir desde poco antes de la “explosión” de los *leks* (finales de marzo) hasta el final del periodo de cópulas (mediados de mayo), analizando las tasas de

exhibición sexual de los machos marcados y sus posibles correlaciones con variables fenotípicas y sociales a la luz de las distintas hipótesis sobre los mecanismos de selección sexual epigámica expuestas anteriormente. Aunque este aspecto de la biología reproductiva de la avutarda ha sido ya tratado con anterioridad a partir de datos procedentes de individuos en cautividad (Carranza & Hidalgo, 1993), nunca habían sido estudiados en aves marcadas en libertad y, por consiguiente, integradas en una dinámica social y ecológica real.

MÉTODOS

Radioseguimiento y toma de datos

Los machos capturados y radiomarcados (ver detalles en Metodología General) fueron seguidos durante 2-3 días completos por semana a lo largo de las primaveras de 1995, 1996 y 1997 (desde la última semana de marzo hasta la segunda semana de mayo), concentrándose el mayor esfuerzo de observación en los picos de actividad de mañana (desde el orto a las 11 hora solar) y de tarde (desde las 15 hora solar al ocaso), tras comprobar que la actividad, especialmente la actividad sexual, era comparativamente despreciable en las horas centrales del día (ver también Hidalgo & Carranza, 1990; Hellmich, 1991) y que, en días soleados, la calima impedía toda observación fiable, incluyendo la lectura de las marcas. El seguimiento se llevó

a cabo desde vehículos todoterreno y empleando telescopios de 20-40x o 20-60x. Entre tres y cuatro observadores siguieron, cada uno de ellos, a un macho diferente, de manera que cada macho no pasaba más de dos días a tres consecutivos sin ser seguido, distribuyendo, de este modo, el esfuerzo de observación uniformemente entre todos los individuos marcados en cada primavera. La toma de datos consistió en una anotación *ad libitum* (Martin & Bateson, 1993) de todas las pautas comportamentales significativas y su duración. Cada vez que el individuo marcado seguido comenzaba un periodo de exhibición sexual éste era cronometrado, anotándose la duración en segundos de cada una de las siguientes cuatro fases bien diferenciadas (ver Fig. 1):

Rueda cero (R0): macho con cuello, barbas y alas en reposo, pero cola plegada en abanico sobre el dorso haciendo conspicuo el plumaje ventral blanco de la cola.

Rueda uno (R1): macho con saco gular, y por tanto cuello, ligeramente inflado y barbas parcialmente erizadas. Carpos caídos mostrando las plumas ventrales de las alas, cola doblada sobre el dorso y vientre posterior ligeramente levantado.

Rueda dos (R2): macho con cuello notablemente inflado y ligeramente inclinado hacia atrás, barbas completamente erizadas y carpos parcialmente volteados. Las líneas de piel oscura desprovistas de plumas a ambos lados del cuello comienzan a ser visibles.

Rueda tres (R3): cuello completamente inflado e inclinado sobre el dorso, haciendo las líneas de piel desnuda conspicuas, barbas totalmente erizadas. Carpos completamente volteados, cola totalmente plegada sobre el dorso y vientre levantado, mostrando la región cloacal. Esta fase suele ir acompañada de movimientos rítmicos de los carpos cuando alcanza una larga duración, especialmente si hay hembras presentes, y, en los instantes previos a la cópula, de vueltas alrededor de la hembra por parte del machos.

Asimismo, se contabilizó el número de eventos de exhibición o *ruedas* que el macho observado llevaba a cabo. Se consideró que una rueda no concluía hasta que el ave no volvía a la actitud de reposo total (Fig.1a) y, consecuentemente, se consideró todo periodo de exhibición tal como una única rueda. Una rueda, sin embargo, no concluía necesariamente en la fase final (R3), sino que podía ser interrumpida en cualquier momento.

Al mismo tiempo que se databa la actividad de cada individuo, se anotaban, también *ad libitum*, las variaciones en tamaño y composición del bando en que se encontrase, mapeando, además, los sucesivos cambios en la localización del mismo, así como en la del resto de los bandos situados en un radio de 1 km respecto a él, sobre un mapa a escala 1:10000 de la zona correspondiente.

A la muestra de machos capturados y marcados de adultos se fueron añadiendo individuos marcados como pollos que se iban estableciendo en los *leks* y participando en la dinámica de la población adulta, a medida que finalizaban su dispersión juvenil (> 3 años de edad). La muestra total de machos adultos (definidos aquí como de 3 o más años de edad) seguidos durante al menos una primavera fue de 17 individuos y el número de machos seguidos en cada una de las primaveras fue, respectivamente, 10 en 1995, 14 en 1996 y 10 en 1997. El número medio de días de seguimiento por macho y temporada fue de 8. La disminución de la muestra, a pesar de la incorporación a ella de individuos marcados como pollos, entre 1996 y 1997 se debe a la muerte de algunos machos por causas diversas (dos por colisión con tendido eléctrico, uno por caza furtiva y otro por causa desconocida).

Para cada periodo horario de observación, y a lo largo de todas sus primaveras de seguimiento, se calculó el porcentaje de tiempo que cada individuo pasó en rueda. De este modo se obtuvieron dos porcentajes horarios de rueda distintos: un primer porcentaje que incluye desde R1 a R3 (R13) y un segundo porcentaje que además incluye R0 (R03). Dividiendo estos valores entre el tiempo total de observación en los correspondientes periodos horarios, se obtuvieron las respectivas tasas horarias de rueda, TR13 y TR03. Finalmente, se calculó la media total de TR13 y de TR03 para cada uno de los 17 machos de los que existe, al menos, una primavera de seguimiento. Otras variables utilizadas asociadas al *display* sexual fueron las duraciones medias de los periodos de exhibición (DR13 y DR03), calculadas como el promedio de

los respectivos porcentajes horarios de rueda divididos entre los correspondientes números de ruedas en cada periodo.

Categorización fenotípica de los machos

Con el fin de correlacionar las distintas variables comportamentales y sociales obtenidas a partir del radioseguimiento, fue necesario categorizar a los machos marcados en función de sus fenotipos, en concreto en función del grado de desarrollo individual de los distintos caracteres sexuales secundarios: el peso (como expresión del dimorfismo sexual en tamaño), las barbas y el cuello. Estos dos últimos caracteres se desarrollan únicamente durante la época de apareamiento, al igual que en otras especies de avutarda (ver, por ejemplo, *Tetrax tetrax*, Cramp & Simmons, 1980 y *Ardeotis australis*, Fitzherbert, 1983)

El peso sólo pudo conocerse en aquellos machos capturados de adultos y, por tanto, pesados durante el marcaje. De estos mismos machos se obtuvo, además, la longitud de las barbas en milímetros (ver Metodología General). No se contó el número de barbas de cada macho para minimizar el tiempo de proceso de las aves (en una muestra de machos marcados en la provincia de Madrid, número y longitud de barbas resultaron, sin embargo, significativamente correlacionados; datos propios sin publicar).

Todos los machos seguidos fueron categorizados, sin embargo, en función del grado de desarrollo de las barbas y el cuello. Esta categorización

se basó en la calificación *de visu*, tanto mediante observación directa en el campo, como a partir de fotografías, de dichos caracteres. Tanto para las barbas como para el cuello, se establecieron tres categorías básicas: 1, 2 y 3. Se calificó como barbas 1 aquellas que a penas presentaban un desarrollo incipiente, no sobrepasando la comisura del pico. Recibieron la calificación de barbas 2 aquellas que, en visión lateral, alcanzaron la línea posterior del cuello. Finalmente, se calificó como barbas 3 aquellas que sobresalían claramente de dicha línea posterior (ver Fig. 2a). Las situaciones intermedias fueron calificadas, respectivamente, como 1,5 y 2,5 de forma que, finalmente, se obtuvieron 5 categorías de barbas. Cada macho fue calificado independientemente por cuatro observadores distintos, obteniéndose un nivel de consenso del 95%, calculado mediante el coeficiente de concordancia W de Kendall (Siegel & Castellan, 1988). Finalmente, se calculó una calificación media para cada individuo con los valores asignados en cada uno de los correspondientes años de seguimiento. Se comprobó la fiabilidad de las calificaciones medias a través de una correlación de rangos de Spearman con las longitudes reales medidas en aquellos individuos capturados como adultos, siendo dicha correlación significativa ($r_s = 0.7$, $p < 0.05$, $n = 8$).

En cuanto a la calificación de los cuellos (ver Fig. 2b), se asignó el valor 1 a aquellos cuellos absolutamente grises, entreverados de castaño en la base. Estos cuellos son característicos de los jóvenes de un año y apenas se diferencian, excepto en el grosor, de los cuellos de las hembras, no existiendo en la muestra seguida, al ser todos los individuos de 3 o más años. Se calificó

como cuellos 2 a aquellos que presentaban ya una clara banda castaña en la base, por encima de la cual hay una banda de color amarillo crema que hace contacto con el gris de la mandíbula inferior. Finalmente, la calificación de cuellos 3 se asignó a aquellos con una banda castaña en la base, muy intensa (prácticamente color "caoba") pero relativamente estrecha bajo una ancha banda color marfil que llega hasta la mandíbula inferior sin transición de gris. Entre éstas dos bandas suele haber una estrecha franja de transición, más amarillenta. Las situaciones intermedias se calificaron, de nuevo, como 1,5 y 2,5 y el coeficiente de concordancia de Kendall entre los cuatro observadores fue de nuevo del 95%.

Categorización por edades

La edad exacta del individuo en años sólo era conocida, obviamente, en aquellos machos marcados de pollos, así como en uno de los machos capturados en edad adulta, pues pudo ser fácilmente identificable como un joven de segundo año (ver Gewalt, 1959; Cramp & Simmons, 1980 y datos propios basados en el seguimiento de jóvenes en dispersión). En total, se siguió a 10 machos de edad conocida al cabo de las tres primaveras de estudio, durante al menos una temporada. Las edades que tenían estos individuos en la primavera en la que cada uno de ellos comenzó a ser seguido variaron entre los 3 y los 9 años. Sin embargo, el hecho de que, precisamente, no se dispusiera del peso adulto de estos diez machos, por haber sido marcados como pollos, ha impedido un análisis conjunto de la edad exacta de

todos los machos de la muestra en relación a los caracteres fenotípicos y las frecuencias de exhibición, con el fin estudiar la importancia relativa de la edad, por una parte, y del peso, por otra, en la expresión de los caracteres fenotípicos y en el comportamiento de exhibición sexual.

De acuerdo con los patrones de edad para machos de avutarda publicados en Gewalt (1959, ver Fig. 3), se categorizó por clases de edad a la totalidad de la muestra marcada ($n= 17$), incluyendo los individuos de edad conocida. De las tres clases de edad diferenciables *de visu* establecidas por dicho autor, sólo resultaron representados en la muestra las dos mayores, ya que no se incluyó en el seguimiento ningún macho entre el primer y segundo año de vida. En consecuencia, las dos categorías de edad utilizadas en este estudio fueron la que comprende a los machos entre los tres y los seis años y la que incluye a los individuos mayores de seis años.

Estimación del éxito de cópula

En principio, la manera más directa de medir el éxito reproductivo anual de un individuo es la cuantificación del número de descendientes de dicho individuo que han sido exitosamente sacados adelante. Sin embargo, en especies poligínicas en las que el macho trata de aparearse con el mayor número posible de hembras con las que no comparte ningún tipo de esfuerzo parental ni mantiene vínculos sociales anteriores o posteriores a la cópula, este empeño resulta impracticable. En consecuencia, es necesario recurrir a variables

indirectas como el éxito de cópula. Esta medida indirecta del éxito reproductor individual ha sido utilizada ampliamente en los estudios de aves formadoras de leks (ver, por ejemplo, Wiley, 1978; Kruijt & de Vos, 1988; Höglund & Lundberg, 1989).

El número de observaciones de cópulas por parte de los machos marcados a lo largo de las tres primaveras de estudio ha sido, sin embargo, francamente bajo ($n= 5$; 2 de ellas por parte de un mismo macho y las cada una de las 3 restantes por parte de otros 3 individuos) y claramente insuficiente para establecer comparaciones interindividuales estadísticamente válidas. Esta falta de muestra no se debe, en cualquier caso, a una mala elección de los periodos de observación, ya que durante los mismos no era infrecuente presenciar alguna cópula en el campo por parte de machos no marcados, lo que permitió establecer el pico de cópulas en el área de estudio y la distribución diaria y estacional de las mismas (ver Capítulo IX). Más aún, los periodos diarios de actividad sexual observados en Villafáfila no difieren de los descritos en otras zonas de estudio (Hidalgo & Carranza, 1990; Hellmich, 1991). Esta baja frecuencia de observación de cópulas dentro la muestra marcada puede ser el reflejo de un pronunciado sesgo en el éxito de cópula entre los machos de avutarda, especialmente si parece razonable asumir que la práctica totalidad de las hembras mayores de dos años intenta la reproducción (ver Metodología general y Capítulo VII), de modo que las probabilidades de que una muestra como la manejada en este estudio incluya uno o más machos con una alta tasa de cópulas son realmente bajas. La

escasez de las observaciones de cópulas en el campo parece ser una característica común a otras especies de *Otididae*, como es el caso del sisón (*Tetrax tetrax*, Arroyo, 1998, comunicación personal).

Ante la imposibilidad de medir directamente el éxito de cópula, se ha recurrido a variables estimativas del mismo. El empleo de éstas variables se basa en la premisa de que los machos que realizan un mayor número de intentos de cópula tienen mayores probabilidades de conseguir cópulas efectivas. Igualmente, las probabilidades de copular serán mayores en aquellos machos que son vistos solos en compañía de hembras con mayor frecuencia. Bajo tales supuestos, se han utilizado las tasas siguientes, como medidas indirectas del éxito de cópula:

Cópula 1: número total de intentos de cópula, exitosos o fallidos, por temporada realizados por cada macho marcado, dividido entre el tiempo total de observación de dicho individuo. Se define *intento de cópula* como toda ocasión en la que una hembra se aproxima al macho, llegando a picotearle la cloaca, aunque en fases posteriores pueda interrumpirse el cortejo (ver Hellmich, 1991, para una descripción detallada del comportamiento de cópula en la avutarda)

Cópula 2: número de observaciones por temporada en que un macho es visto solo en compañía de hembras, es decir, formando con ellas un único bando, dividido entre el tiempo total de observación de dicho individuo.

Análisis estadísticos

Para el análisis de la relación de las diferentes variables comportamentales, expresadas como porcentajes horarios, con la categorización fenotípica de los distintos individuos seguidos, se empleó la correlación de rangos de Spearman (Siegel & Castellan, 1988). Cuando se estudió la relación entre diferentes variables biométricas, medidas directamente en los machos capturados, se utilizó la correlación paramétrica de Pearson (Sokal & Rohlf, 1979). Respecto a la edad, se analizaron las posibles diferencias, entre las dos clases incluídas en la muestra, en el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios (peso, barbas y cuello), así como en las variables asociadas a la exhibición sexual, mediante el test de la U de Mann-Whitney. En la muestra de 10 individuos de edad conocida, se analizó la variación de la edad media de cada uno de ellos frente a las calificaciones de barbas y cuello mediante correlaciones no paramétricas de Spearman. La variación de dicha edad media frente a las tasas de exhibición y frente a las variables estimativas de éxito de cópula se estudió mediante correlaciones paramétricas, previa transformación logarítmica de los datos.

El efecto en la duración de las ruedas y la tasa de exhibición de los diferentes tipos de contexto social se analizó, una vez más, mediante ANOVA simple.

Con el objeto de estudiar la relación entre las variables indirectas de éxito en la cópula y el grado de desarrollo de los distintos caracteres sexuales secundarios, se realizaron los correspondientes análisis de correlación de Spearman. Las diferencias entre las clases de edad para dichas variables fueron, de nuevo, analizadas mediante el test de la U de Mann-Whitney.

RESULTADOS

Correlaciones entre caracteres fenotípicos y peso

El peso resultó positiva y significativamente correlacionado con la longitud de las barbas medida durante el marcaje ($r = 0.70$, $p = 0.05$, $n = 8$), con los valores posteriormente asignados *de visu* a las barbas durante la observación ($r_s = 0.69$, $p = 0.05$, $n = 8$) y, marginalmente, con los valores asignado de igual modo al cuello ($r_s = 0.67$, $p = 0.07$, $n = 8$). La calificación de las barbas y la calificación del cuello resultaron altamente correlacionadas entre sí ($r_s = 0.75$, $p = 0.0004$, $n = 17$).

Correlaciones entre los caracteres fenotípicos y las tasa de exhibición sexual

La Tabla 1 resume todas las correlaciones estudiadas de las variables asociadas a la exhibición sexual. Las tasas de rueda resultaron significativa y positivamente correlacionadas con el peso y con la longitud de las barbas. La duración media de las ruedas también presentó una correlación significativa y positiva con el peso, aunque no con la longitud de barbas. Las tasas de rueda también resultaron significativa y positivamente correlacionadas tanto con la calificación de las barbas como con la del cuello. La duración media de las ruedas presentó, igualmente, correlación significativa y positiva con ambas categorizaciones fenotípicas.

Tabla 1. Correlaciones entre el peso (kg) y las variables fenotípicas de los machos estudiados y las correspondientes tasas de exhibición sexual.

	TR13 ¹			TR03 ²			Duración media de las ruedas		
	r _s	p	n	r _s	p	n	r _s	p	n
Peso	0.88	0.00	8	0.86	0.01	8	0.73	0.04	8
Longitud de las barbas	0.85	0.01	8	0.79	0.02	8	0.53	0.18	8
Calificación de las barbas ³	0.52	0.03	17	0.43	0.08	17	0.56	0.02	17
Calificación del cuello ³	0.64	0.01	17	0.53	0.01	17	0.47	0.05	17

¹ tasa horaria de ruedas, de R1 a R3.

² tasa horaria de ruedas, de R0 a R3.

³ según tres categorías en función del grado de desarrollo: 1, 2 y 3; los estados intermedios fueron calificados como 1.5 y 2.5 (ver Métodos, Categorización fenotípica de los machos).

Correlaciones entre caracteres fenotípicos, tasas de exhibición sexual y éxito de cópula

Las correlaciones de las variables estimativas del éxito de cópula (Cópula1 y Cópula2) con las distintas variables fenotípicas y asociadas a la exhibición sexual se detallan en la Tabla 2. Tanto *Cópula1* como *Cópula2* se correlacionan positivamente y de forma significativa con todas las variables fenotípicas y asociadas a la exhibición sexual.

Tabla 2. Correlación de las variables estimativas del éxito de cópula con los caracteres fenotípicos y las tasas de exhibición sexual.

	Cópula1 ¹			Cópula2 ²		
	r _s	p	n	r _s	P	n
Peso	0.79	0.02	8	0.74	0.04	8
Calificación de las barbas ³	0.62	0.01	17	0.56	0.02	17
Calificación del cuello ³	0.69	0.00	17	0.71	0.00	17
TR13 ⁴	0.57	0.02	17	0.76	0.00	17
TR03 ⁵	0.60	0.01	17	0.85	0.00	17
Duración de las ruedas	0.49	0.05	17	0.51	0.04	17

¹ número total de intentos de cópula, exitosos o fallidos, por temporada realizados por cada macho marcado, dividido entre el tiempo total de observación de dicho individuo.

² número de observaciones por temporada en que un macho es visto solo en compañía de hembras, es decir, formando con ellas un único bando, dividido entre el tiempo total de observación de dicho individuo.

³ según tres categorías en función del grado de desarrollo: 1, 2 y 3; los estados intermedios fueron calificados como 1.5 y 2.5 (ver Métodos, Categorización fenotípica de los machos).

⁴ tasa horaria de ruedas, de R1 a R3.

⁵ tasa horaria de ruedas, de R0 a R3.

Tabla 3. Diferencias en peso (kg), y calificaciones de barba y cuello (media \pm DE) entre machos de avutarda de 3 a 6 años de edad y machos mayores de 6 años.

	De 3 a 6 años	n		Test de diferencia ¹		
		De 3 a 6 años	Mayores de 6 años	Z	p	
Peso	9.19 \pm 0.85	4	11.31 \pm 1.15	4	2.31	0.02
Calificación barbas ²	2.08 \pm 0.74	12	2.80 \pm 0.27	5	1.84	0.06
Calificación cuello ²	2.08 \pm 0.36	12	2.80 \pm 0.45	5	2.27	0.01

¹ test de la U de Mann-Whitney.

² según tres categorías en función del grado de desarrollo: 1, 2 y 3; los estados intermedios fueron calificados como 1.5 y 2.5 (ver Métodos, Categorización fenotípica de los machos).

Tabla 4. Diferencias en las tasas de exhibición sexual, duración de la ruedas y tasas estimativas del éxito de cópula (media \pm DE) entre machos de 3 a 6 años de edad y machos mayores de 6 años.

	De 3 a 6 años (n= 12)	Mayores de 6 años (n= 5)	Test de diferencia ¹	
			Z	p
TR13 ²	5.19 \pm 2.1	10.90 \pm 2.14	3.16	0.00
TR03 ³	6.81 \pm 2.91	13.53 \pm 3.95	2.64	0.01
Duración ruedas	8.59 \pm 4.5	18.08 \pm 5.92	2.53	0.01
Cópula 1 ⁴	0.36 \pm 0.69	1.77 \pm 1.53	1.95	0.05

Cópula 2 ⁵	0.95 ± 0.91	4.30 ± 2.02	2.90	0.00
-----------------------	-------------	-------------	------	------

¹ test de la U de Mann-Whitney.

² tasa horaria de ruedas, de R1 a R3.

³ tasa horaria de ruedas, de R0 a R3.

⁴ número total de intentos de cópula, exitosos o fallidos, por temporada realizados por cada macho marcado, dividido entre el tiempo total de observación de dicho individuo.

⁵ número de observaciones por temporada en que un macho es visto solo en compañía de hembras, es decir, formando con ellas un único bando, dividido entre el tiempo total de observación de dicho individuo.

Diferencias con la edad

El peso y las calificaciones de barbas y cuello difirieron entre las dos categorías de edad establecidas, siendo los valores medios significativamente superiores (de modo marginal en el caso de la calificación de barbas) entre los machos mayores de 6 años (ver Tabla 3). Por su parte, tanto las tasas de *display* (TR13 y TR03), como la duración media de las ruedas, fueron significativamente superiores en la categoría de mayor edad, tal como muestra la Tabla 4. Los machos adultos mayores de 6 años presentaron, igualmente, valores medios significativamente más altos para las dos variables estimativas del éxito de cópula. Respecto a la edad conocida, ésta se correlacionó positivamente de manera significativa con las calificaciones fenotípicas de barbas ($r_s = 0.74$, $p = 0.01$, $n = 10$) y cuello ($r_s = 0.69$, $p = 0.03$, $n = 10$). Las correlaciones con las tasas de exhibición y las variables estimativas del éxito de cópula no resultaron, sin embargo, significativas.

DISCUSIÓN

Los resultados aquí presentados muestran cómo las variables que miden la frecuencia y duración de la exhibición sexual (tasas de exhibición y duración de las ruedas), así como las medidas indirectas del éxito en la cópula, se encuentran correlacionadas con la categorización fenotípica de los machos adultos de avutarda, basada en el grado de desarrollo de los caracteres sexuales secundarios (barbas y cuello), incluidos en la muestra estudiada. Del mismo modo, dichas variables resultaron correlacionadas con el peso y con la longitud de las barbas en la submuestra de individuos de peso y biometría conocidos. En definitiva, tales variables están correlacionadas con el grado de desarrollo de las características fenotípicas sometidas a selección sexual en los machos de avutarda. Asimismo, el grado de desarrollo de dichas características tiende a ser significativamente mayor en los machos mayores de seis años que son, a su vez, los que pasan, en promedio, un mayor porcentaje de tiempo en exhibición sexual y cuyas *ruedas* son las más duraderas. Estos machos son, además, los que presentaron valores medios de éxito de cópula significativamente más altos.

Relación entre actividad sexual, grado de desarrollo de los caracteres epigámicos y condición física

Numerosos estudios teóricos y empíricos sugieren que la mayoría de los caracteres sexuales secundarios se desarrollan en función de la condición física del macho (ver, por ejemplo, Williams, 1966; West-Eberhard, 1979; Kodric-Brown & Brown, 1984; Andersson, 1986; Folstad & Karter, 1992). Tal

desarrollo puede, por tanto, ser contemplado como parte del esfuerzo reproductor realizado por los machos, el cual es tanto mayor cuanto mejor es su condición fisiológica. En otras palabras, el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios implica un coste energético para el macho, el cual afrontará mejor, en términos de supervivencia, dicho coste, cuanto mejor sea su condición fisiológica. En consecuencia, es esperable una cierta plasticidad fenotípica en el crecimiento de los caracteres sexuales secundarios, como resultado del reparto del presupuesto energético de los individuos entre las distintas funciones de crecimiento, mantenimiento y reproducción (Andersson, 1994).

Carranza & Hidalgo (1993) compararon la composición aminoacídica de las proteínas procedentes de plumas de las barbas y del cuello de machos de avutarda criados en cautividad con la composición de las proteínas procedentes de otros tipos de pluma de los mismos individuos, concluyendo que no existen diferencias significativas en coste energético entre la producción de los caracteres sexuales morfológicos y otros tipos de plumaje. Este resultado no implica, sin embargo, que barbas y cuello no actúen como indicadores de la condición fisiológica del individuo. Así, dado su carácter par y su conspicua disposición simétrica, las barbas de los machos de avutarda podrían constituir un caso de asimetría bilateral fluctuante, la cual reflejaría la constitución fenotípica y genotípica de los individuos (Møller, 1990, 1992; Møller & Höglund, 1991; Andersson, 1994). El grado de simetría de este tipo de caracteres sexuales secundarios parece, en efecto, estar estrechamente

correlacionado con la viabilidad y el éxito reproductor de los machos en distintas especies de aves poligínicas (ver, por ejemplo, Mateos & Carranza, 1996; Badyaev, 1998).

En cuanto al cuello del macho de avutarda como indicador de condición física, existe una gran variabilidad interindividual en el grado de enrojecimiento de las plumas de la gola, llegando ésta en algunos casos a ser prácticamente de color caoba, como ya se ha mencionado. Dicha variabilidad podría obedecer a diferencias en el contenido de carotenoides en su constitución. Los colores carotenoides brillantes en las aves están relacionados con la calidad de la dieta (Ralph, 1969; Olson & Owens, 1998) y, por consiguiente, también con la condición física del individuo, como se ha demostrado en el caso del fringílido *Carpodacus mexicanus*, en cuyo estudio se ha constatado, igualmente, la importancia de esta coloración en la elección de pareja por parte de la hembra (Hill, 1991). Tanto la posible asimetría fluctuante de las barbas, como el papel del contenido en carotenoides de la gola del macho de avutarda son dos importantes aspectos a explorar en futuros estudios sobre la selección sexual en esta especie.

Al igual que los caracteres sexuales secundarios, la propia exhibición de cortejo implica un coste energético que puede llegar a ser considerable, como se ha mostrado en otras especies de aves formadoras de *leks*, como el gallo de las artemisas (*Centrocercus urophasianus*, Vehrencamp *et al.*, 1989), y poligínicas en general, como el pavo silvestre (*Meleagris gallopavo*, Badyaev

et al., 1998). Dado lo elaborado y “aparatoso” de la exhibición de cortejo, no hay razones para pensar que el *display* sexual en la avutarda es menos costoso que en otras especies de aves con similares sistemas de apareamiento, tal y como señalan, igualmente, Carranza & Hidalgo (1993). Tanto el descenso significativo del porcentaje horario de tiempo dedicado a la alimentación registrado en la segunda semana de abril, coincidiendo con un marcado incremento de las tasas de *display* y de la duración media de las ruedas (ver Capítulo IX), como el hecho de que algunos machos de avutarda sean incapaces de volar, por aparente agotamiento, a partir de la primera semana de mayo (observaciones propias), indican que el coste energético total de la actividad sexual en los machos de avutarda es elevado, dando lugar, además, a un incremento en el riesgo de muerte de los mismos, por depredación o desnutrición al final de la estación.

Si, como parece razonable, se asume la existencia de dicho coste, hay que esperar diferencias interindividuales, tanto en el desarrollo de los caracteres sexuales epigámicos, como en las tasas y duración del *display* sexual, en función de la capacidad de cada macho para afrontarlo, lo que depende, a su vez, de su condición física.

El tamaño corporal se ha utilizado frecuentemente como parámetro indicador de la condición física en aves y, por lo tanto, constituye una medida fiable de la viabilidad de los individuos (ver, por ejemplo, Johnston, 1967; Johnston *et al.*, 1972 , Johnson *et al.*, 1980; Boag & Grant, 1981). El tamaño

es, además, un componente fundamental del dimorfismo sexual en la avutarda. Por otro lado, distintos estudios han demostrado la heredabilidad del tamaño corporal en aves y, por consiguiente, su sujeción a la selección natural (Boag & Grant, 1978; Grant & Price, 1981, por ejemplo). El peso constituye, a su vez, una medida altamente fiable del tamaño corporal. En consecuencia, las correlaciones obtenidas en el presente estudio entre el peso y el grado de desarrollo de barbas y cuello, así como entre el primero y las variables de exhibición, parecen apoyar la importancia de la condición física en el desarrollo de los caracteres sexuales epigámicos y en la capacidad de *display* de los machos de avutarda. Asimismo, la capacidad fisiológica de los machos para hacer frente a los costes de la actividad sexual; es decir, en definitiva, la condición física del individuo, parece tener su recompensa en términos de elección de pareja, y por tanto, de éxito reproductor, como apunta la correlación con ambas variables de éxito en la cópula, tanto del peso y grado de desarrollo de los caracteres epigámicos, como de las variables de exhibición.

Por otra parte, el peso corporal de los machos juega, a su vez, un importante papel en la competencia intrasexual en especies poligínicas en las que los machos compiten por monopolizar el mayor número posible de hembras, ya sea mediante lucha directa entre ellos o a través del establecimiento de jerarquías (ver revisión en Andersson, 1994), de forma que las hembras tenderán, en principio, a aparearse con los machos dominantes (aunque un número creciente de estudios parece indicar que esta última

afirmación no siempre se cumple, tal y como revisan Qvarnström & Forsgren, 1998). En el caso de la avutarda, la fase agonística previa al inicio del cortejo, en la que la frecuencia de *displays* agresivos y peleas entre machos es particularmente elevada (Cramp & Simmons, 1980; Hidalgo & Carranza, 1990), parece dar lugar a una fuerte jerarquización de los bandos. Cabe, por lo tanto, esperar que la competitividad de los machos en este contexto agonístico dependa en gran medida de su tamaño y, consecuentemente, de su peso corporal.

La importancia del tamaño corporal para los machos de especies poligínicas que tienen que hacer frente a una fuerte competencia intrasexual se manifiesta ya en las fases juveniles del desarrollo. Así, diversos autores han señalado que la ingesta de alimento durante el periodo juvenil de la vida del individuo es determinante en su futuro peso adulto y, consecuentemente, su futuro éxito reproductor, ya que aquellos machos con una baja tasa de crecimiento en sus primeros meses de vida no pueden compensar dicha tasa en los años posteriores (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Green & Rothstein, 1991; Festa-Bianchet *et al.*, 1994). En este sentido, Alonso *et al.* (1998), encontraron que una mayor tasa de ingestión de los pollos macho de avutarda durante el periodo de dependencia materna determinaba una más temprana integración en los bandos de machos reproductores y, por tanto, un aumento de su capacidad competitiva en su periodo inmaduro, durante el cual pelean por escalar en la jerarquía de los bandos de machos para incrementar, así, sus expectativas de apareamiento.

Relación entre caracteres epigámicos, actividad sexual y edad

En numerosas ocasiones, el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios refleja la edad de los individuos (ver revisión en Manning, 1985). Esta relación puede obedecer, en parte, a una mejor condición física de los machos más viejos, como consecuencia del perfeccionamiento, con el tiempo, de sus capacidades para la consecución de alimento, entre otras, gracias al aprendizaje (Marchetti & Price, 1989; Wunderle, 1991). Por poner sólo un ejemplo entre las aves, las plumas ornamentales adultas del macho del manaquín de cola larga (*Chiroxiphia linearis*), una pequeña ave formadora de leks de tan sólo 20 g de peso, alcanzan su pleno desarrollo a los 4 años de edad del individuo, el cual, por término medio, no alcanza el estatus de macho dominante y, por tanto, posibilidades de apareamiento hasta los 10 años (McDonald, 1989). En consecuencia, si las hembras de aquellas especies en las que la dependencia de la edad en el desarrollo de los caracteres epigámicos actúa como mecanismo indicador en la elección de pareja eligen machos con un gran desarrollo de dichos caracteres, estarán escogiendo individuos con una alta capacidad de supervivencia que será heredada, previsiblemente, por su descendencia (Trivers, 1972; Halliday, 1983; Manning, 1985). El resultado de esta elección es la discriminación de los machos más jóvenes (Manning, 1989; Petrie *et al.*, 1991).

Las diferencias en el peso (Cramp & Simmons, 1980, por su parte, ya señalan diferencias de peso entre machos de distintas edades) y en el desarrollo de los caracteres epigámicos, así como en las tasas y duración de las ruedas, entre clases de edad presentadas en este capítulo señalan a la edad como probable mecanismo indicador de viabilidad en la avutarda. La correlación significativa encontrada entre la edad conocida y las respectivas calificaciones de barbas y cuello refuerza dicha conclusión. Los valores medios de las dos medidas de éxito de cópula, significativamente mayores en los machos más viejos, apuntan a que la edad del macho cumple, en efecto, un papel determinante en la elección de pareja en esta especie. Por otra parte, la falta de significación encontrada en la submuestra de machos de edad conocida entre dicha variable y las tasas de exhibición y cópula indica la alta variabilidad que puede existir, a su vez, dentro de cada grupo de edad. En concreto, esta muestra de 10 machos está claramente sesgada hacia las edades más tempranas, con 5 individuos entre los 3 y los 4 años de edad y 9 entre los 3 y los 6 años, no existiendo patrón significativo en ninguno de tales grupos de edad. Cabe concluir, por lo tanto, que dentro de un mismo subgrupo de edad existe una importante variabilidad en la intensidad de la actividad sexual y en las preferencias de las hembras, a pesar de que las diferencias entre las grandes clases de edad establecidas por Gewalt favorezcan, en promedio, al grupo más viejo. Una muestra lo suficientemente grande de machos de edad y peso conocidos permitiría determinar hasta qué punto las diferencias de peso originan la variabilidad en actividad sexual y éxito de cópula

Carranza & Hidalgo (1993), en un estudio realizado con machos adultos de avutarda criados en cautividad, no encontraron relación entre el peso y la edad de los individuos estudiados, descartando, así, un posible papel de ese último factor como indicador de viabilidad. Sin embargo, en dicho trabajo no se especifica el rango de edades utilizado, por lo que la falta de correlación entre ambas variables puede deberse a una insuficiente variabilidad en las edades manejadas en la muestra. En ese mismo estudio, la correlación entre la longitud de las barbas y el peso de los machos resultó inexistente. Sí encontraron correlación, en cambio, entre longitud de barbas y edad. Los autores concluyeron, por tanto, que la longitud de las barbas no constituye un buen indicador de la condición física de los individuos, lo que está en contradicción con los resultados presentados en este trabajo. Aunque la correlación aquí presentada entre longitud real de barbas y peso está al borde de la significación, se ha repetido con medidas procedentes de una muestra mucho mayor ($n= 34$) de machos capturados en otra zona de estudio, resultando, en esta ocasión, altamente significativa ($p<0.000$, datos propios sin publicar).

Conclusión

En conclusión, el peso corporal, como componente fundamental de la condición física, parece constituir un factor determinante en la capacidad de los machos de avutarda para hacer frente a los costes de la actividad sexual.

Asimismo, en la medida en que se manifiesta a través del grado de desarrollo de los caracteres sexuales epigámicos, ésto es, barbas y cuello, la condición física tiene consecuencias directas en el éxito de apareamiento. Por otra parte, tanto si se analiza el peso, como el desarrollo de los caracteres epigámicos, resulta difícil desligar condición física y edad. En el presente estudio resultó imposible determinar inequívocamente si existe una correlación edad-peso adulto, ya que no se disponía del peso los individuos de edad conocida ni fue posible conocer la edad exacta de los machos marcados y pesados como adultos. Sin embargo, a juzgar por las marcadas diferencias en peso, tasas de exhibición y estimas indirectas del éxito de cópula entre los individuos mayores y menores de 6 años, parece que la edad cumple un papel central como mecanismo indicador de viabilidad del macho en la elección de pareja en la avutarda, tal y como se ha descrito en otras especies de aves poligínicas como el argos real (*Argusianus argus*, Davison, 1981), el pavo real (*Pavo cristatus*, Manning, 1985, 1989) o el ave lira (*Menura superba*, Smith, 1982). Finalmente, si, como así parece, la actividad sexual representa un considerable coste energético para los machos de avutarda, un mecanismo genético de tipo *handicap* (ver introducción) debe haber dirigido la evolución de las preferencias de la hembra. Ahora bien, no se ha encontrado en el presente estudio ningún indicio de respuesta condicional en la actividad sexual del tipo "todo o nada" al estado físico del macho como la descrita en Carranza & Hidalgo (1993) para las aves criadas en cautividad. Todos los machos estudiados llevaron a cabo cierto grado de exhibición sexual, con mayor o menor intensidad, durante la época de apareamiento. Más aún, machos jóvenes de 2 años, no incluidos en

la muestra estudiada, fueron vistos haciendo la rueda en plena época de cópulas, si bien con una tasa muy baja y, posiblemente, con un alto porcentaje de componente agonístico.

IX. TENDENCIAS INTERANUALES Y ESTACIONALES DE LOS LEKS DE AVUTARDA EN LA RESERVA DE VILLAFÁFILA

INTRODUCCIÓN

El término “sistema de apareamiento” hace referencia, en su definición más amplia, a la forma en que los individuos se procuran pareja reproductiva. La descripción del sistema debe incluir cómo se obtiene la pareja, cuántas parejas obtiene cada individuo, cuáles son las características del vínculo entre los miembros de la pareja reproductiva y cuáles son los patrones de distribución del cuidado parental entre los sexos (Emlen & Oring, 1977). Para Vehrencamp & Bradbury (1984), el sistema de apareamiento de una población se puede definir, de manera más concisa, como el conjunto de adaptaciones físicas y comportamentales cuyo fin concreto es el apareamiento, así como algunas de las consecuencias sociales de dichas adaptaciones.

Desde el trabajo pionero de Lack (1968) hasta el presente, diversos autores han revisado los sistemas de apareamiento y su funcionamiento en aves (Oring, 1982; Wrangham & Rubenstein, 1986; Davis, 1991, entre otros). Debido a su carácter minoritario dentro de este grupo zoológico frente a las especies socialmente monógamas (Lack, 1968; Oring, 1982), las especies

poligínicas y sus diversas estrategias de apareamiento han sido objeto, a su vez, de exhaustivos estudios comparados (Höglund, 1989; Oakes, 1992; Johnsgard, 1994; Höglund & Alatalo, 1995).

La poliginia en harenes, mediante la defensa de las hembras o de los recursos, y el apareamiento promiscuo en *arenas* de exhibición comunal, o *leks*, son los sistemas de apareamiento habitualmente atribuidos a la avutarda por los distintos estudiosos de la especie (Gewalt, 1959; Glutz *et al.*, 1973; Sterbetz, 1981; Carranza *et al.*, 1989; Hidalgo & Carranza, 1990; Hellmich, 1991; Morales *et al.*, 1996). En términos generales, se considera que una especie presenta apareamiento en *lek* cuando los machos no proporcionan a las hembras más recursos que sus gemetos, su distribución espacial en época de apareamiento es agregada y los criterios empleados por las hembras en la elección de pareja excluyen la calidad del territorio y el cuidado parental (Höglund & Alatalo, 1995). Algunos de los referidos trabajos sobre el comportamiento reproductivo en la avutarda han puesto especial énfasis en la gran flexibilidad del sistema de apareamiento de la especie. Así, Sterbetz (1981) describe diversas estrategias de apareamiento para nueve poblaciones distintas en el sureste de Hungría, desde la monogamia hasta harenes basados en la defensa de las hembras, pasando por la exhibición comunal de machos promiscuos que limitan su vínculo con las hembras al momento de la cópula. Sin embargo, como señalan Hidalgo & Carranza (1990), la monogamia no parece ser una estrategia verosímil en una especie tan marcadamente dimórfica como la avutarda, en la que, además, no existe evidencia sólida

alguna de inversión parental por parte del macho (esta posibilidad ha sido, a pesar de todo, recogida en algunos trabajos de revisión, ver, por ejemplo, Johnsgard, 1994).

De acuerdo con Carranza *et al.* (1989) la variabilidad en el sistema de apareamiento de la avutarda, como en el de muchas otras especies, tendría su origen en la variación geográfica e interanual de condiciones ambientales como la climatología, la distribución espacial de los recursos tróficos, el grado de dispersión de machos y hembras, la estabilidad del hábitat o la presión cinegética sobre los machos. Esta variabilidad no existiría únicamente entre poblaciones, sino entre temporadas distintas en una misma población, e incluiría la poliginia en harenes con defensa de las hembras y/o los recursos y los sistemas de tipo *lek*, incluyendo los *leks* dispersos o "explotados" (Gilliard, 1969; Emlen & Oring, 1977), lo que permitiría a las avutardas maximizar su éxito reproductor al adoptar la estrategia de apareamiento que optimice la relación costes/beneficios en función de las condiciones ambientales prevalentes. Para estos mismos autores, el sistema de apareamiento dominante en la población de avutardas de la Reserva de Villafáfila es la poliginia en harenes mediante la defensa de las hembras y/o los recursos. Morales *et al.* (1996) critican esa conclusión argumentando lo inadecuado del método empleado por los primeros y, apoyándose en observaciones de individuos marcados y en censos de primavera en años sucesivos, defienden la existencia de un sistema de apareamiento basado en un comportamiento de *arena* (Johnsgard, 1994), asimilable a los denominados *leks* dispersos o

“explotados” (Gilliard, 1969; Emlen & Oring, 1977; Snow, 1985; Höglund & Alatalo, 1995). Siguiendo a estos últimos autores, en el presente capítulo se pretende dar cuenta del número de estas *arenas* o *leks* existentes en la Reserva, describiendo su funcionamiento general: tamaño, evolución interanual, variación estacional del nivel de agregación de los machos, fenología de las cópulas y evolución estacional de la actividad sexual de los machos individualmente marcados presentes en dichos leks.

MÉTODOS

Estudio poblacional

En la Reserva de Villafáfila existen 11 áreas en las cuales se produce una gran concentración de machos en bandos desde finales del invierno (febrero) hasta comienzos del mes de abril, es decir, durante la fase precopulatoria (Hidalgo & Carranza, 1991) y hasta el comienzo de la disgregación de los machos para exhibirse aisladamente. La máxima superficie cubierta por estos machos tras la dispersión de los bandos es muy variable, pero por regla general coincide con determinadas barreras fisiográficas, tanto naturales (alineaciones de cerros, localmente denominados “tesos”, y las propias lagunas y caños que mueren en ellas), como creadas por el hombre (carreteras entre poblaciones, grandes caminos de concentración parcelaria) que los machos no suelen cruzar (salvo excepciones, ver Capítulo VI) mientras dura la época de celo (ver, igualmente,

el Capítulo VI). Es el total de estas áreas y las agrupaciones de machos que las ocupan lo que ha sido tenido en cuenta a la hora de establecer el número de *leks* existentes en la Reserva (Figura 1).

A partir de los censos de primavera realizados entre 1987 y 1998, se determinó el número de machos que visitan cada *lek* anualmente. Se empleó para ello el censo más temprano disponible cada año a partir del 15 de marzo, ya que de esta manera se contabilizaba el máximo número posible de machos por *lek*. Con el fin de estudiar la variación interanual del tamaño de los *leks*, se analizó la cantidad de machos que forman cada *lek*, a lo largo del periodo de estudio, mediante correlaciones no paramétricas de Spearman (Zar, 1984). Se computó, igualmente, el número de hembras presentes en cada *lek*. Se calculó el número medio de machos y hembras por *lek* en cada año de la serie y se analizó, mediante correlación paramétrica (Zar, 1984), previa transformación logarítmica de los datos, la relación entre la cantidad media de machos por año en cada *lek* y la correspondiente cantidad media de hembras.

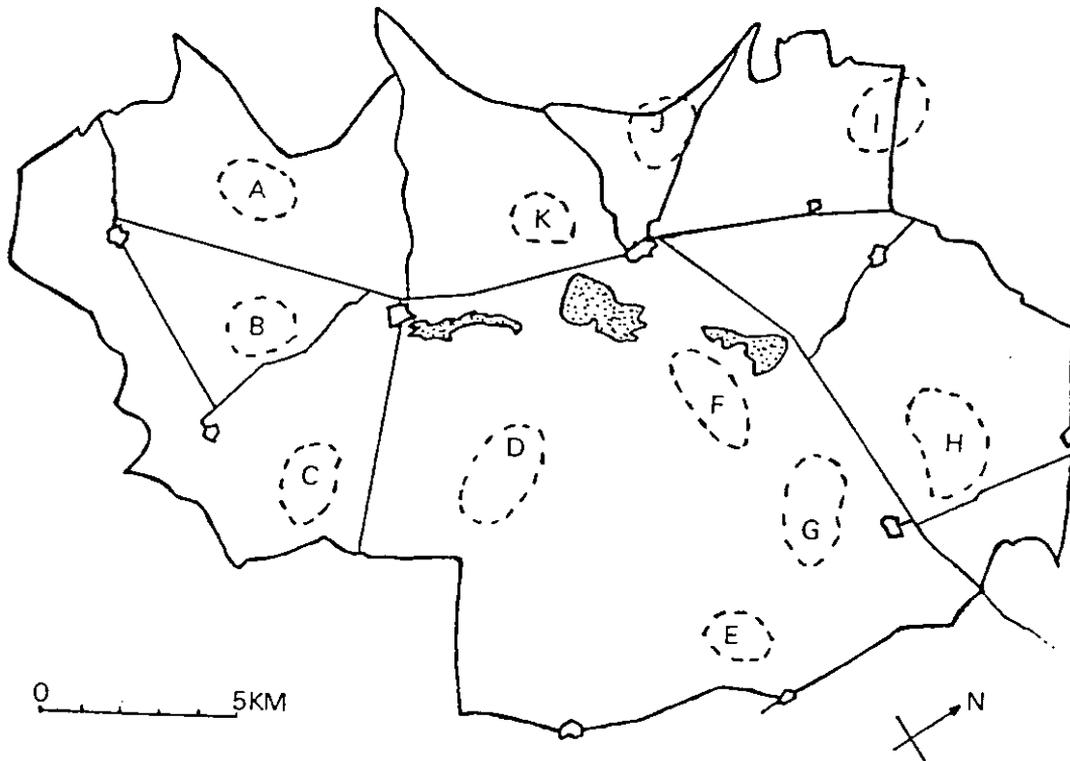


Figura 1. Mapa de la Reserva mostrando la localización de los 11 leks en ella existentes, así como las principales poblaciones y carreteras que las unen. Se muestran, igualmente, las tres grandes lagunas de la cuenca endorreica.

Empleando los censos de primavera correspondientes a los años 1994 y 1995, durante los cuales se censó la Reserva quincenalmente en marzo, abril y mayo, se estudió la evolución quincenal a lo largo de la estación reproductiva del tamaño de los bandos de machos mediante ANOVA simple, tras transformar logarítmicamente los datos.

Finalmente, y con el fin de estudiar su distribución temporal, durante las primaveras de 1994 a 1996 se registraron todas las cópulas e intentos de cópula (ver definición de "intento de cópula" en el Capítulo VIII) de avutarda observadas fortuitamente en el campo en el transcurso de los censos y del seguimiento de los individuos marcados. Se analizó la distribución quincenal de la frecuencia de cópulas entre la segunda mitad de marzo y la primera de mayo, de cada uno de esos tres años, mediante un ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis (Zar, 1984).

Estudio individual

Los datos basados en el seguimiento individual de machos marcados proceden de la anotación *ad libitum* de la actividad de las aves tal y como se expone en el Capítulo VIII, obteniéndose, de esta forma, un porcentaje horario de tiempo dedicado por cada macho a cada pauta comportamental significativa a lo largo de todos los días en que fue seguido (ver, igualmente, en el Capítulo VIII la distribución del esfuerzo de seguimiento). Se calculó una media semanal del

porcentaje horario correspondiente a cada pauta para cada macho de la muestra marcada y se analizó su variación a lo largo de la estación reproductiva, abarcando un total de 7 semanas, desde la última de marzo hasta la segunda de mayo, mediante los correspondientes ANOVAS simples, previa transformación angular de los datos. Las pautas estudiadas fueron EXHIBICIÓN (tiempo total dedicado a realizar la *rueda*, véase de nuevo el Capítulo VIII), ALIMENTACIÓN (incluyendo el tiempo dedicado a la búsqueda de alimento), VIGILANCIA, CUIDADO DEL PLUMAJE y DESCANSO (tiempo que pasa el individuo echado). Asimismo, se estudió la variación semanal de la duración media de las *ruedas* y del tamaño medio de bando en que se integraba el macho marcado, registrado también *ad libitum*, tras su transformación logarítmica.

Finalmente, con el fin de determinar en qué tipo de contexto social dedican los machos más tiempo a la exhibición sexual, se comparó la duración media de las *ruedas* realizadas por los machos marcados en tres tipos diferentes de situación: en compañía exclusiva de una o más hembras, en solitario y constituyendo un bando con otros machos. Las diferencias fueron estudiadas mediante ANOVA simple.

RESULTADOS

Estudio poblacional

La Tabla 1 muestra el número medio de machos que integran cada uno de los 11 *leks* de avutarda de la Reserva de Villafáfila entre 1987 y 1998. La Tabla 2 muestra, por su parte, la tendencia interanual del tamaño de dichos *leks*. En esta tabla se aprecia que 6 de los *leks* experimentaron un aumento significativo a lo largo de los 11 años estudiados (*leks* A, B, G, H, I y J), mientras que 1 (*lek* C) sufrió una disminución significativa de sus efectivos y 4 se mantuvieron más o menos estables (*leks* D, E, F y K).

Tabla 1. Número medio (\pm DE) de machos entre 1987 y 1998 en cada uno de los *leks* de avutarda contabilizados en la Reserva de Villafáfila

<i>Lek</i>	Nº de machos
A	38,55 \pm 9,38
B	11,91 \pm 6,56
C	11,91 \pm 6,56
D	37,27 \pm 15,27
E	34,27 \pm 18,58
F	106,36 \pm 40,20
G	75,27 \pm 24,07
H	157,82 \pm 44,86
I	52,55 \pm 29,63
J	27,09 \pm 1208
K	36,18 \pm 9,57

Tabla 2. Tendencia interanual del tamaño de los *leks* de avutarda de la Reserva de Villafáfila a lo largo de 11 años (1987-1998).

<i>Lek</i>	r_s	p
A	0.70	0.02
B	0.76	0.006
C	-0.60	0.05
D	0.26	0.45
E	0.31	0.31
F	0.19	0.57
G	0.69	0.02
H	0.76	0.006
I	0.90	0.0002
J	0.69	0.02
K	-0.28	0.40

Los *leks* que presentaron un mayor número medio de machos a lo largo del periodo estudiado fueron, igualmente, los que concentraron un mayor número de hembras (Figura 2).

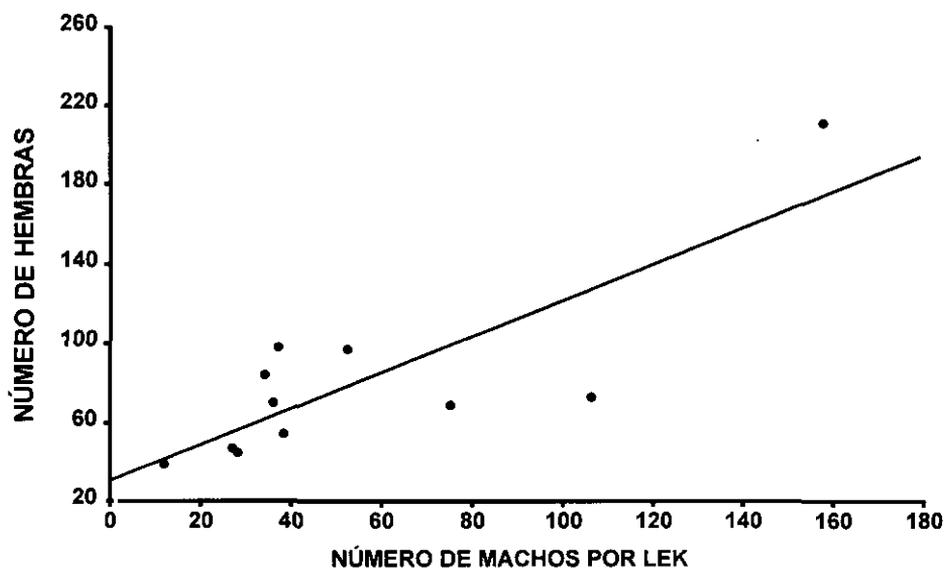


Figura 2. Relación entre el número de machos y el número de hembras en cada lek en la Reserva de Villafáfila ($r = 0.77$, $p = 0.005$, $n = 11$).

El tamaño de los bandos de machos disminuyó progresivamente hasta la segunda quincena de abril, recuperándose a partir de la primera semana de mayo (Figura 3).

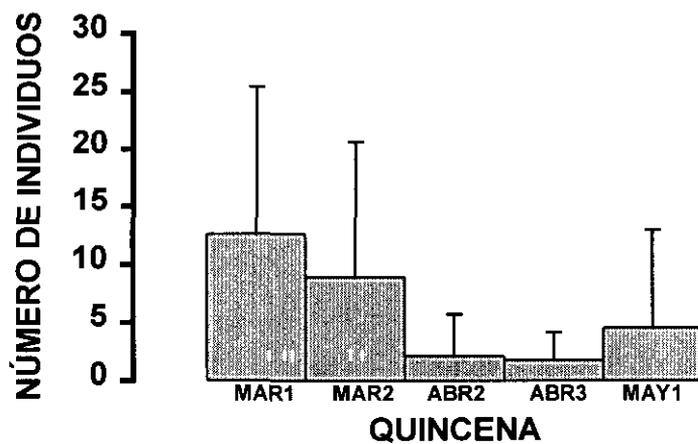


Figura 3. Variación quincenal del tamaño medio de los bandos de machos de avutarda (\pm desviación estándar) durante la estación reproductiva en la Reserva de Villafáfila. Las diferencias fueron altamente significativas ($F_{4, 1283} = 92.14$, $p < 0.001$).

Por su parte, la frecuencia de cópulas observadas en el campo varió significativamente entre la segunda quincena de marzo, cuando comenzaron a observarse las primeras cópulas, y la primera de mayo, cuando dejaron de ser detectadas (Figura 4).

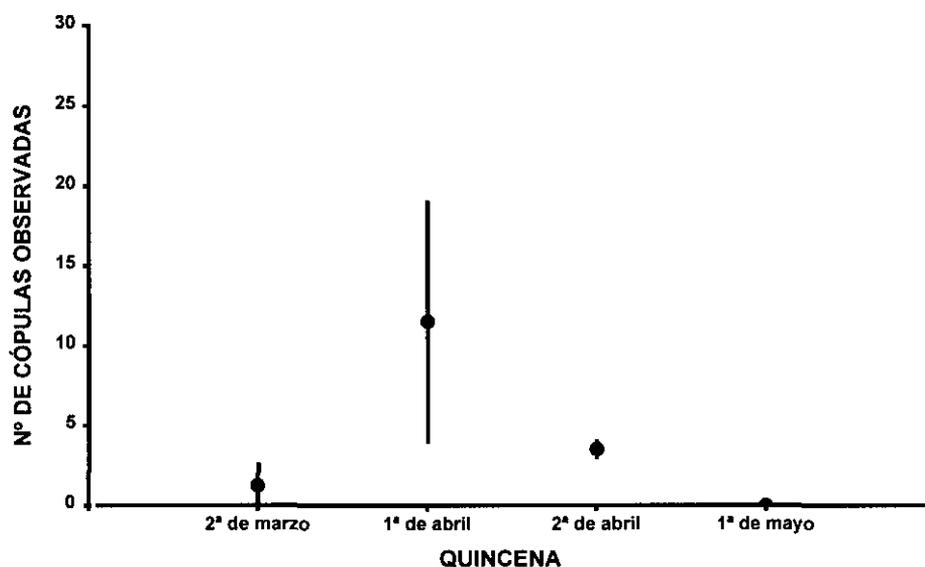


Figura 4. Variación quincenal de la frecuencia media (\pm desviación estándar) de cópulas observadas en el campo en las primaveras de 1994 a 1996. Las diferencias entre quincenas fueron estadísticamente significativas (χ^2 de Kruskal-Wallis = 10, g.l. = 3, $p = 0.02$, $n = 16$).

Estudio individual

La Figura 5 muestra la variación semanal de los porcentajes horarios de tiempo medios dedicados, por parte de los machos incluidos en la muestra marcada, a las distintas actividades estudiadas.

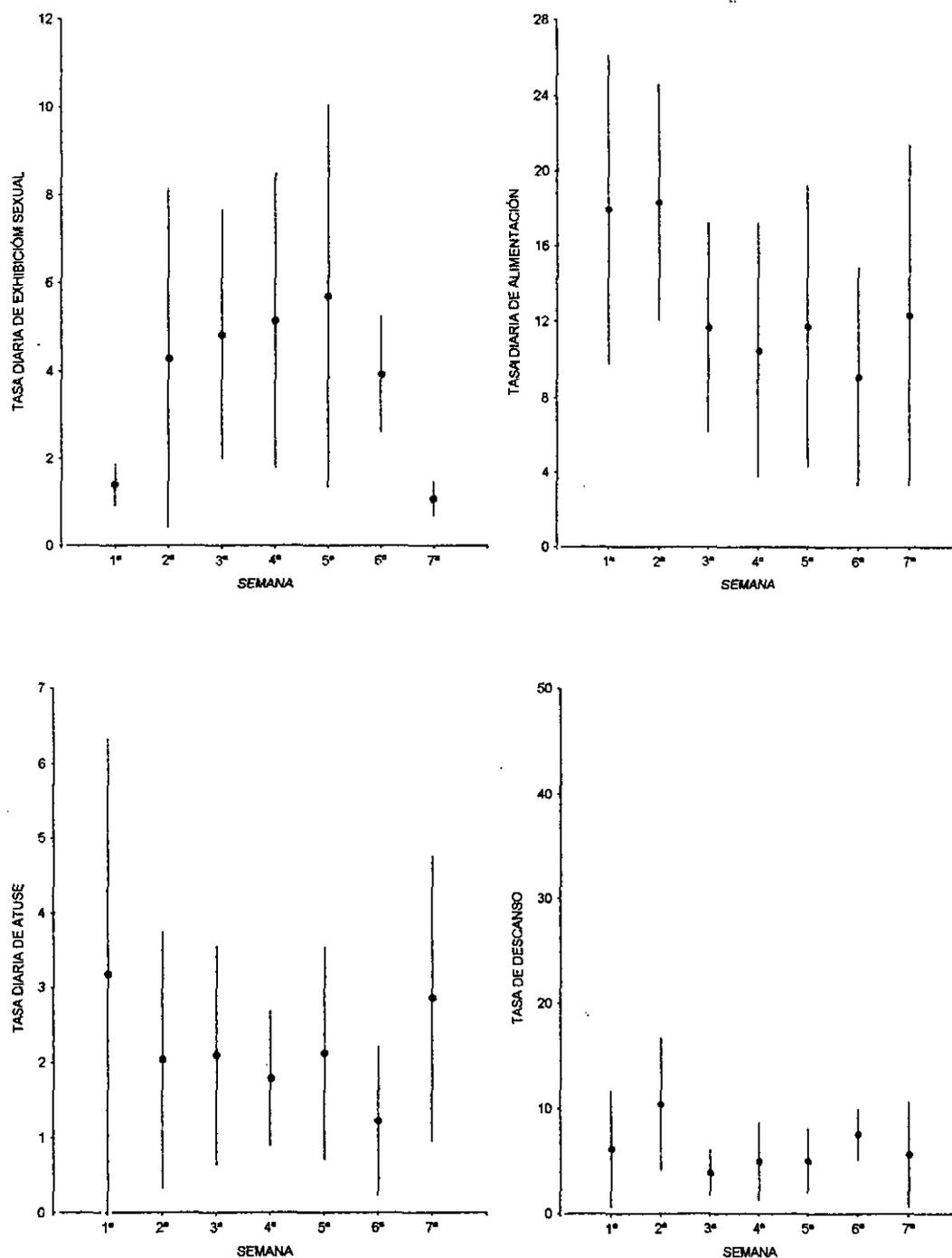


Figura 5. Variación semanal del porcentaje horario medio (\pm DE) de tiempo dedicado por los 17 machos adultos marcados a distintas actividades durante la estación reproductiva (de la última semana de marzo a la segunda de mayo). Las diferencias fueron muy significativas en la tasa de exhibición ($F_{6, 101} = 6.56$, $p < 0.001$) y en el tiempo de alimentación ($F_{6, 101} = 4.81$, $p < 0.001$), mientras que en el resto de las pautas no hubo variación significativa

En dicha figura se aprecia cómo la tasa de exhibición experimenta un salto significativo tras la última semana de marzo para mantenerse después en niveles muy similares desde la segunda semana de abril hasta la primera semana de mayo (ninguna de las comparaciones por pares de semanas entre la segunda de abril y la primera de mayo arrojaron diferencias significativas: test LSD, $p > 0.05$). Por su parte, el porcentaje de tiempo dedicado a la obtención de alimento disminuye significativamente a partir, precisamente de la segunda semana de abril, manteniéndose luego en niveles similares hasta la segunda semana de mayo (la diferencia entre la última semana de marzo y la primera de abril no fue significativa, pero ambas difirieron estadísticamente del resto, test DMS, $p < 0.05$). El porcentaje de tiempo dedicado por los machos marcados al resto de actividades no varió significativamente. La figura 6 muestra, por su parte, variación semanal de la duración media de las ruedas, la cual resultó estadísticamente significativa. Esta variable experimentó un aumento más escalonado que el porcentaje horario de exhibición, de manera que únicamente las comparaciones entre la segunda semana de abril y la primera de mayo no alcanzaron la significación (test DMS, $p > 0.5$).

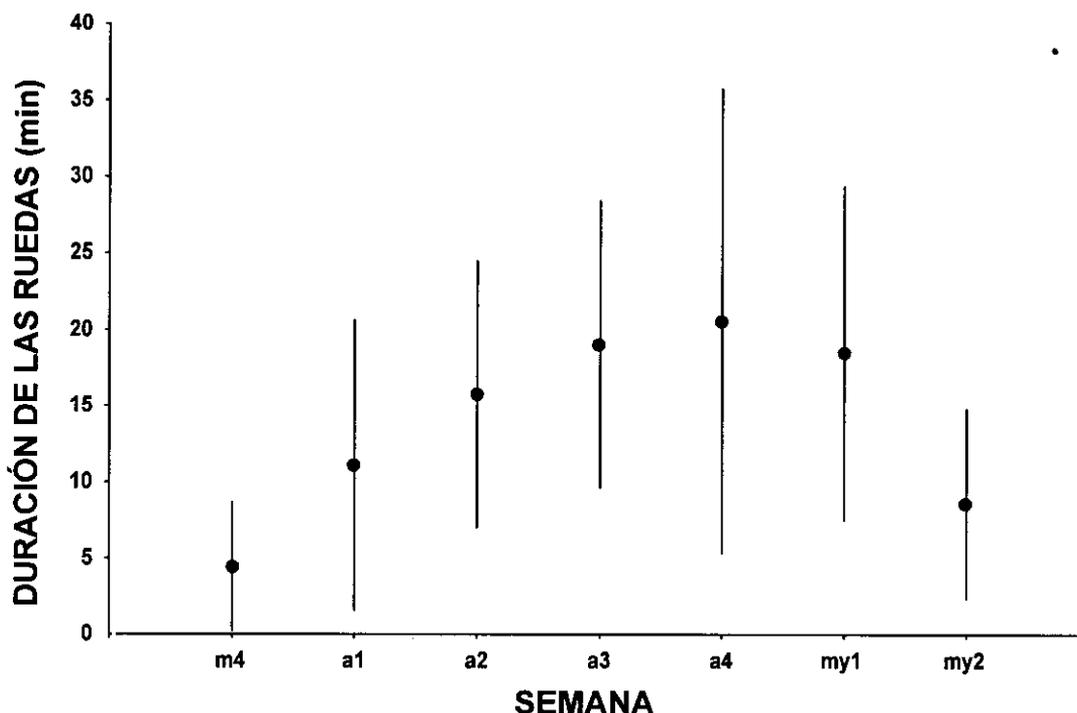


Figura 6. Variación semanal de la duración media de las ruedas realizadas por los 17 machos marcados a lo largo de la estación reproductiva (desde la última semana de marzo hasta la segunda de mayo). Las diferencias fueron muy significativas ($F_{6, 88} = 4.81$, $p < 0.001$).

La figura 7 describe la evolución del tamaño medio de bando en que los machos se integraban, a lo largo de las siete semanas en que se dividió la estación reproductiva. El tamaño medio de bando varió significativamente, hasta alcanzar valores mínimos entre la segunda semana de abril y la primera de mayo, periodo durante el cual no mostró diferencias significativas (test DMS, $p > 0.5$). Finalmente, la Figura 8 muestra cómo varía la duración de las ruedas llevadas a cabo por los machos marcados en función de los distintos contextos sociales arriba establecidos. Las ruedas fueron significativamente más duraderas cuando fueron realizadas en la única presencia de hembras que cuando el macho se encontraba completamente solo, siendo en este caso

más duraderas, a su vez, que cuando éste se encontraba integrado en un bando.

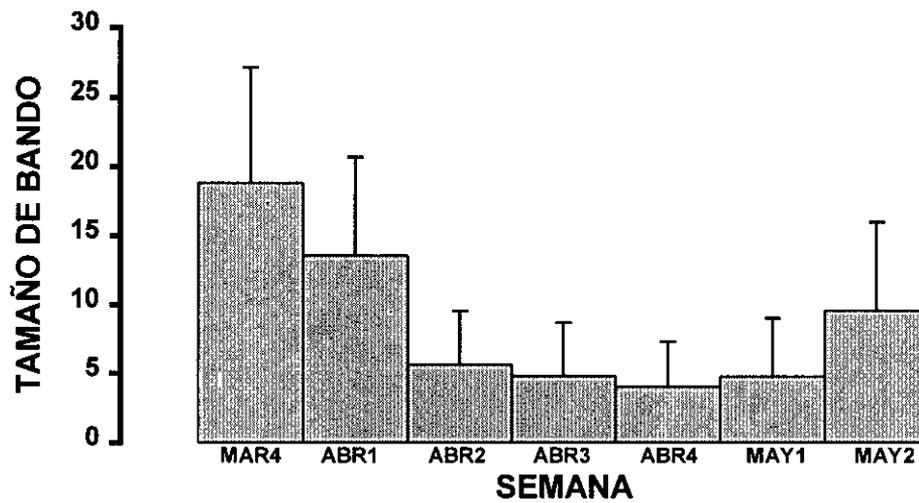


Figura 7. Evolución semanal del tamaño medio de los bandos de machos adultos a lo largo de la estación reproductiva, basada en el seguimiento de los individuos marcados. La variación fue altamente significativa ($F_{6, 101} = 11.55$, $p < 0.001$).

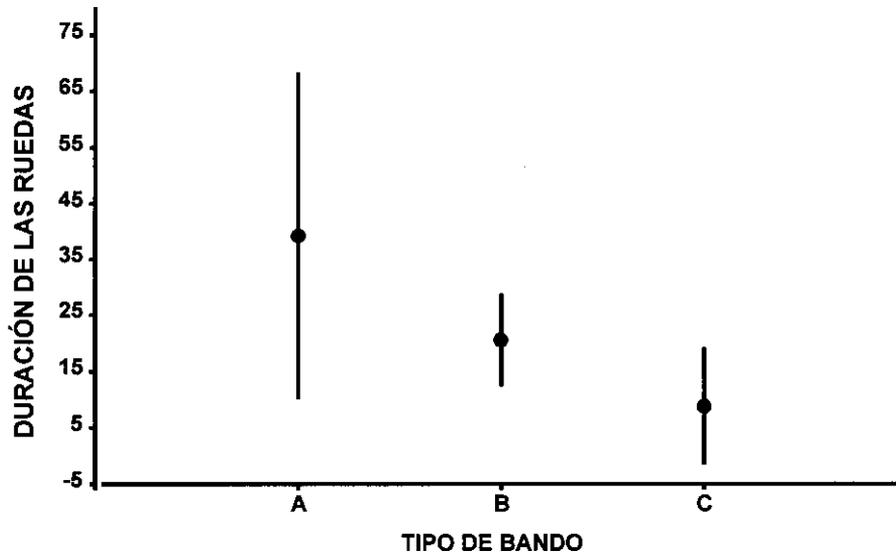


Figura 8. Duración media de las ruedas en función del tipo de bando en que se encuentran los machos estudiados. A: un único macho acompañado por una o varias hembras; B: machos solitarios; C: bando de machos. Las diferencias fueron altamente significativas ($F_{2, 36} = 12.46$, $p < 0.001$).

DISCUSIÓN

Como se menciona más arriba y puede apreciarse en la Tabla 2, el tamaño de 7 de los 11 *leks* estudiados aumentó o disminuyó significativamente entre 1987 y 1998, mientras que los restantes 4 *leks* permanecieron estables. La tendencia al aumento es mayoritaria y podría formar parte del fenómeno de concentración demográfica en zonas óptimas apuntado en el Capítulo IV de esta memoria. De los 6 *leks* que aumentan significativamente, 4 (A, B, I y J) son claramente periféricos, encontrándose muy próximos al límite de la Reserva, cuando no lo rebasan (ver Figura 1), y 2 (G y H) están entre los tres *leks* de mayor tamaño (junto con el lek F, Tabla 1). Si la mencionada tendencia a la concentración desde zonas aledañas a la Reserva es cierta, cabe esperar que sean, precisamente, los *leks* más exteriores los que reciban con preferencia los nuevos efectivos procedentes de otras áreas avutarderas de la comarca, especialmente de aquellas adyacentes, dada la marcada fidelidad de la avutarda a las zonas de reproducción, exhibida tanto por machos como por hembras (ver Capítulos VI y VII). Revisiones recientes del fenómeno de atracción coespecífica en aves concluyen que numerosas especies emplean la cantidad y localización de los individuos de su misma especie como criterios para la selección de subsiguientes zonas de reproducción (Reed & Dobson,

1993; Danchin & Wagner, 1997). El hecho de que dos de los *leks* de mayor tamaño de la Reserva hayan experimentado un sensible aumento en sus efectivos a lo largo de los 11 años estudiados es igualmente consistente con tales conclusiones. Este efecto coespecífico resulta, además, amplificado por la fragmentación y pérdida del hábitat, al reducirse las probabilidades de que los individuos dispersados, procedentes de los núcleos afectados, encuentren grupos aislados en los que integrarse (Smith & Peacock, 1990). Las causas de la disminución del tamaño del *lek* C no están claras (cambios en el régimen de cultivos, presencia de un muladar ilegal en las inmediaciones con la consecuente afluencia de personas que depositan allí animales muertos y de perros que acuden en busca de carroña, ocasionando molestias a la aves) aunque sí parece probable que la pérdida de individuos en dicho *lek* haya contribuido al crecimiento del adyacente *lek* B, el único vecino inmediato de C que ha experimentado un aumento significativo (Figura 1).

Por otra parte, Pulliam & Caraco (1984) mostraron que la regla general por la cual la densidad esperada de individuos de una misma especie presentes en un área concreta viene determinada por la calidad del hábitat, según un modelo de distribución libre ideal (Fretwell & Lucas, 1970), no se cumple en las especies gregarias, en las cuales la densidad de individuos puede superar el óptimo esperado hasta alcanzar el máximo soportable por el hábitat, punto a partir del cual los individuos comienzan a sufrir la excesiva densidad demográfica. Esto es especialmente cierto en aquellas especies en las que los individuos difieren significativamente en su capacidad competitiva

(Sutherland & Parker, 1985; Parker & Sutherland, 1986). En las especies que presentan apareamiento en *leks*, además, el alto sesgo en el éxito de apareamiento de los machos (ver, por ejemplo, Capítulo VIII) tiende a moderarse en los *leks* de mayor tamaño (Höglund & Alatalo, 1995), por lo que cabe esperar que, a igualdad de otros factores, los *leks* formados por un mayor número de machos sean seleccionados por los individuos dispersados con preferencia respecto a los más reducidos, tal y como parece haber sucedido en los *leks* G y H.

Los estudios y modelos teóricos más recientes que tratan de explicar la evolución de este tipo de sistemas de apareamiento contemplan los *leks* como parcelas que difieren entre sí en la tasa de encuentro de hembras (Alatalo *et al.*, 1992; Höglund *et al.*, 1993; Widemo & Owens, 1995; Widemo, 1998). Bajo esta perspectiva, los machos tenderían a congregarse, bien según un modelo *hotspot* (Bradbury & Gibson, 1983; Bradbury *et al.*, 1986), bien según un modelo *female preference* (Bradbury, 1981; Bradbury & Gibson, 1983; Beehler & Foster, 1988), en los lugares con mayor probabilidad de apareamiento, la cual depende, obviamente, del número de hembras presentes en la parcela. En definitiva, las preferencias de las hembras favorecerían el agrupamiento de los machos en los *leks* de mayor tamaño. Así, si los machos de alto rango jerárquico son capaces de obtener un elevado éxito de cópulas en las parcelas con mayor tasa de encuentro de hembras (ver, por ejemplo, Widemo, 1998), los machos subordinados podrían incrementar sus probabilidades de cópula aumentando el tamaño de los *leks* y generando, de este modo, un mecanismo

de agregación alrededor de los machos dominantes o *hotshots* (ver Beehler & Foster, 1988) en dichas parcelas (Widemo & Owens, 1995). Este tipo de mecanismo ha sido descrito, por ejemplo, en el combatiente (*Philomachus pugnax*, Widemo, 1998) y en el gallo lira (*Tetrao tetrix*, Alatalo *et al.*, 1992). En este segundo estudio, los *leks* de mayor tamaño recibieron mayor número de visitas por parte de las hembras, registrándose en ellos más cópulas que en *leks* de menor tamaño, con el resultado de un mayor éxito reproductor medio de los machos. Las hembras que visitaron los *leks* más grandes tuvieron también mayores oportunidades de copular. Los machos del año raramente copularon, pero su presencia en los *leks* aumentó las posibilidades de los machos maduros, lo que sugiere que el tamaño del *lek* en sí mismo, y no únicamente la calidad de los machos, influye en las preferencias de las hembras por los *leks* más grandes. La relación positiva encontrada entre el tamaño de los *leks* de avutarda en la Reserva de Villafáfila y el número de hembras que los visitan (Figura 2), obedecería a una situación similar, lo cual es consistente, además, con el funcionamiento de un modelo *female preference*, como se propone en el Capítulo VII, en base a los movimientos de las hembras durante la época de apareamiento.

En relación con la evolución estacional del tamaño medio del bando de machos en la población a lo largo la época de apareamiento, la Figura 3 muestra cómo el mínimo se alcanza durante la segunda mitad del mes de abril, aunque se mantiene muy bajo ya desde el comienzo de dicho mes (las diferencias entre ambas quincenas se alejaron claramente de la significación:

test MDS, $p > 0.1$). Es, precisamente, al alcanzarse ese mínimo, es decir, cuando la gran mayoría de los machos se han dispersado sobre todo el área ocupada por el *lek*, cuando se registra la mayor frecuencia de cópulas (Figura 4).

El reparto de las actividades directamente relacionadas con el cortejo por parte de los machos marcados sigue un patrón estacional semejante. Así, tanto la tasa de exhibición sexual, como la duración media de las ruedas, alcanzan su valores máximos en la segunda mitad de abril. Por su parte, el tiempo dedicado a la obtención de alimento disminuye significativamente a partir, precisamente, de la segunda semana de ese mes, manteniéndose luego en niveles similares hasta la segunda semana de mayo.

En conclusión, la actividad sexual epigámica se concentra, mayoritariamente, en la fase de explosión del *lek*, cuando el nivel de agregación de los machos es menor, lo que permite el acercamiento a los mismos por parte de las hembras que, presumiblemente, prefieren las condiciones de tranquilidad que proporciona la laxitud del *lek* al disminuir la frecuencia de agresiones entre machos y de interrupciones de cópulas (observaciones personales; ver también Hellmich, 1991). El acercamiento de las hembras tiene, además, un efecto potenciador de la intensidad de exhibición sexual, como se puede deducir de la Figura 7, la cual muestra cómo la duración media de las ruedas es mayor cuando el macho realiza el *display* en la compañía exclusiva de una o varias hembras (caso A) respecto a cuando

lo hace en solitario (caso B), siendo la duración de las ruedas en esta situación, a su vez, mayor que cuando tienen lugar en el seno de los bandos (caso C) donde éstas desempeñan una función fundamentalmente agonística (Hidalgo & Carranza, 1990, 1991). Respecto al tiempo dedicado a la alimentación, su disminución a partir de la tercera semana de abril puede ser considerada una consecuencia lógica del incremento del tiempo invertido en el cortejo y forma parte del coste energético de la reproducción que afrontan los machos (ver, por ejemplo, Andersson, 1994 y Capítulo VIII). Aunque cabría esperar un incremento significativo en el tiempo de alimentación ya en la segunda semana de mayo, cuando la actividad sexual disminuye hasta niveles mínimos, éste no se produce, en buena parte debido al agotamiento físico de muchos machos, lo que les obliga a permanecer echados durante largos periodos del día (observaciones personales basadas en el seguimiento de los machos marcados).

La concentración de la actividad sexual epigámica (directamente responsable de los procesos de elección de pareja y selección sexual) en la fase de dispersión de los machos es característica de los *leks* denominados dispersos o "explotados" (Gilliard, 1969; Emlen & Oring, 1977; Snow, 1985; Höglund & Alatalo, 1995) y ha sido igualmente descrita en numerosas especies de aves (recopilación en Johnsgard, 1994). En cualquier caso, la distinción entre *lek* clásico, según las definiciones de, entre otros, Bradbury (1981) y Oring (1982), y *lek* disperso no resulta siempre útil, ya que las diferencias entre ambos son de grado y no categóricas, de forma que,

finalmente, cabe englobar dentro de una definición más flexible de *lek* a todas las variantes que se den a lo largo de un gradiente continuo en el nivel de agregación. Una definición de estas características es la formulada por Lewis (1985), según la cual el comportamiento de *lek* se da siempre que un cierto número de machos adultos de una especie se congregan, con mayor o menor intensidad de agregación, regularmente para llevar a cabo la exhibición sexual en un área determinada o *arena*, cuya extensión puede variar en función de la especie en cuestión, de la estructura concreta de hábitat, de los cambios interanuales en dicha estructura, etc (ver también la discusión que, en el mismo sentido, hacen Höglund & Alatalo, 1995, y el comentario al respecto, en el caso de la avutarda, de Morales *et al.*, 1996). Teniendo en cuenta la gran variabilidad en el nivel de agregación observado en el conjunto de poblaciones de la especie (ver, por ejemplo, Cramp & Simmons, 1980; Sterbetz, 1981; Hidalgo & Carranza, 1990), cabe, razonablemente, incluir el comportamiento de exhibición sexual y apareamiento en *arena* realizado por los machos de avutarda en dicha definición.

X. LEKS Y DIMORFISMO SEXUAL EN AVUTARDAS Y SISONES: REVISIÓN COMPARATIVA

INTRODUCCIÓN

A lo largo de la presente memoria se han tratado dos de las principales características de la biología y el comportamiento reproductivos en la avutarda, esto es, el dimorfismo sexual y el apareamiento en *leks*. Diversos autores han postulado una relación directa entre apareamiento en *leks* y dimorfismo sexual (ver, por ejemplo, Darwin, 1871; Lack, 1968; Payne, 1984). Sin embargo, en un extenso estudio comparativo que examinaba la asociación del dimorfismo sexual en tamaño y en plumaje con el apareamiento en *leks*, sobre una filogenia reconstruida de las diferentes familias de aves en las cuales se dan especies dimórficas y/o formadoras de *leks* y empleando el método de Ridley (1983) para determinar si existe o no independencia en la aparición de ambos caracteres, Höglund (1989) no encontró asociación significativa alguna entre la evolución del dimorfismo sexual y del apareamiento en *leks*. Por otra parte, Oakes (1992) reanalizó los datos de Höglund y obtuvo una relación significativa entre los dos caracteres estudiados, concluyendo que la evolución del comportamiento de *lek* ha favorecido la posterior aparición del dimorfismo

sexual en las aves, de forma que los taxones en los que existe el apareamiento en *leks* son, en promedio, más dimórficos que aquellos en los que no existe ese sistema de apareamiento. En un reanálisis ulterior de la misma información, Höglund & Sillén-Tullberg (1994) emplearon el método de Maddison (1990) para comparar las medias genéricas de los taxones hermanos que diferían en el sistema de apareamiento (*leks* frente a ausencia de *leks*) y analizar la concentración de dimorfismo sexual y apareamiento en *lek* a lo largo de los distintos clados, sin encontrar, de nuevo, una asociación significativa entre los dos.

La familia *Otididae* (avutardas y sisonos) constituye un taxón relativamente homogéneo y, con toda probabilidad, monofilético, incluido en el orden *Gruiformes* (Osborne *et al.*, 1985; Sibley *et al.*, 1988; Del Hoyo *et al.*, 1996). Se trata, igualmente, de una familia que parece haber experimentado escasa modificación y diversificación morfológica durante los últimos 40-50 millones de años. El total de especies que constituyen la familia *Otididae* varía entre 22 y 25, en función de qué autores se consideren (ver Johnsgard, 1991 y Del Hoyo *et al.*, 1996 para sendas revisiones completas de la sistemática de la familia). Todas las *Otididae* son aves terrestres, marchadoras, de tamaño mediano o grande y restringidas en su distribución al Viejo Mundo donde habitan estepas, tanto naturales como antropógenas, sabanas y desiertos. Aunque la mayoría de las especies de avutardas y sisonos han sido muy escasamente estudiadas, tanto morfológica como comportamentalmente, se sabe que muchas de ellas son sexualmente dimórficas en tamaño y/o plumaje

y que, al menos algunas de ellas, presentan un sistema de apareamiento de tipo *lek* (Osborne *et al.*, 1985; Johnsgard, 1991; Del Hoyo *et al.*, 1996). En relación con el tipo de exhibición sexual que realizan los machos de cada especie, ésta puede ser clasificada, *grosso modo*, en dos categorías distintas, según se trate de una exhibición exclusivamente terrestre o presente un componente variable de exhibición aérea (Johnsgard, 1994).

Debido, probablemente, a la referida falta de información, únicamente dos especies de avutardas (una formadora de *leks* y la otra no) fueron consideradas en los trabajos arriba mencionados. En el presente capítulo, se revisa el la categoría dada por Höglund (1989, 1994) a las *Otididae* como familia en la que el apareamiento en *leks* constituye una excepción, por lo que se trataría, consiguientemente, de un taxón escasamente informativo respecto a la relación entre apareamiento en *lek* y dimorfismo sexual. Se aplica, además, el método de Ridley (1983, ver también Harvey & Pagel, 1991), controlando, por tanto, el efecto de la ascendencia común, para estudiar el grado de asociación dichos caracteres en la familia *Otididae*.

MÉTODOS

Se recopilaron de la literatura las citas existentes sobre presencia o ausencia de dimorfismo sexual en tamaño y apareamiento en *lek*, así como sobre el tipo de exhibición sexual (terrestre frente aéreo) en las distintas especies de

avutardas y sisonas. Se clasificaron como sexualmente dimórficas en tamaño todas aquellas especies en las que los machos son de mayor tamaño que las hembras y como monomórficas todas aquellas en las que los machos son del mismo o menor tamaño que las hembras. No se consideró el dimorfismo sexual inverso como una categoría independiente, ya que lo que se pretendía comprobar es si el dimorfismo sexual masculino es el resultado de una fuerte selección sexual en los *leks*. Para incluir cada especie en una de las dos categorías se siguió el criterio empleado por Höglund (1989) que considera como dimórficas aquellas especies en las que los machos fueron, en promedio, más de un 10% más pesados que las hembras o cuya longitud alar fue más de un 5% mayor que la de las hembras. Lamentablemente, los datos disponibles para ciertas especies fueron más bien escasos: alguno pesos faltaron por completo y los datos de longitud alar se basaron en muestras muy pequeñas.

Para clasificar a las especies de *Otididae* como formadoras de *leks* o no, se utilizó la definición amplia empleada por diversos autores como Lewis (1985) y Höglund & Alatalo (1995) y discutida en el Capítulo IX, es decir, aquellas especies en las que los machos no proporcionan a las hembras más recursos que sus gametos, su distribución espacial en época de apareamiento es agregada y los criterios empleados por las hembras en la elección de pareja excluyen la calidad del territorio y el cuidado parental fueron consideradas como formadoras de *leks*. Esta definición amplia incluye, pro tanto, los *leks* clásicos (Bradbury, 1981) y los *leks* explotados o dispersos (Gilliard, 1969; Emlen & Oring, 1977). En numerosas especies de avutardas y sisonas (por

ejemplo, la avutarda común, el sisón común y todas las especies de *Ardeotis* y *Neotis*, ver Tabla 1) las distancias entre los machos en exhibición es típica de los *leks* dispersos, manteniéndose, además, el contacto visual entre los machos gracias lo conspicuo de su parada, ya sea de tipo "bola blanca", como en el caso de la avutarda común y otras grandes avutardas, o de tipo "cohetes" como en el caso de sisón común, y a las buenas condiciones de visibilidad que suelen imperar en los hábitats abiertos (Johnsgard, 1994). En relación con el tipo parada o exhibición sexual, ésta fue clasificada como terrestre, si se desarrolla exclusivamente en el suelo, y tanto si se trata de una exhibición fundamentalmente visual como como sonora, y como aérea, si tiene lugar, total o parcialmente, en el aire (saltos, vuelos, persecuciones). La Tabla 1 muestra grado de dimorfismo sexual, el sistema de apareamiento y tipo de parada atribuidos en la bibliografía a cada una de las especies consideradas.

Tabla 1. Dimorfismo sexual en tamaño, sistema de apareamiento y tipo de exhibición sexual en las 22 especies de Otididae. Las especies en las cuales la diferencia de peso entre macho y hembra es mayor del 10%, o en las cuales la diferencia en longitud del ala entre macho y hembra es mayor del 5%, fueron consideradas dimórficas. Los valores se dan con signo negativo en las especies en las que el dimorfismo es inverso. En aquellas especies en las que el sistema de apareamiento y el tipo de exhibición únicamente se suponen, las categorías se dan entre paréntesis.

	Dimorfismo (%)		Sistema de apareamiento		Tipo de exhibición			
	Peso	Longitud del ala						
<i>Otis tarda</i>	58.85	datos propios	21.26	Johnsgard, 1991	<i>lek</i> disperso	Gewalt, 1959, etc	terrestre	Gewalt, 1959, etc
<i>Ardeotis arabs</i>	42.67	Del Hoyo <i>et al.</i> , 1996	13.04	Johnsgard, 1991	(<i>lek</i> disperso)		(terrestre)	
<i>A. kori</i>	48.03	Osborne & Osborne, 1998	16.12	Osborne & Osborne, 1998	<i>lek</i> disperso	Hellmich 1988	terrestre	Hellmich 1988
<i>A. nigriceps</i>	54.4	Del Hoyo <i>et al.</i> , 1996	27.00	Johnsgard, 1991	<i>lek</i> disperso	Ali & Rahmani, 1984	terrestre	Ali & Rahmani, 1984
<i>A. australis</i>	56.52	Del Hoyo <i>et al.</i> , 1996	11.5	Johnsgard, 1991	<i>lek</i> disperso	Fitzherbert, 1978	terrestre	Fitzherbert, 1978
<i>Chlamydotis undulata</i>	42.00	Del Hoyo <i>et al.</i> , 1996	8.7	Johnsgard, 1991	machos aislados	Collins, 1984	terrestre	Collins, 1984
<i>Neotis ludwigii</i>	53.93	Del Hoyo <i>et al.</i> , 1996	15.97	Johnsgard, 1991	(<i>lek</i> disperso)		(terrestre)	
<i>N. demhami</i>	68.42	Del Hoyo <i>et al.</i> , 1996	17.35	Johnsgard, 1991	<i>lek</i> disperso	Tarboton, 1989	terrestre	Tarboton, 1989
<i>N. heuglinii</i>	53.33	Del Hoyo <i>et al.</i> , 1996	14.53	Johnsgard, 1991	(<i>lek</i> disperso)		(terrestre)	
<i>N. nuba</i>	-		15.25	Johnsgard, 1991	(<i>lek</i> disperso)		(terrestre)	
<i>Eupodotis senegalensis</i>	-		8.26	Johnsgard, 1991	monogamia	Johnsgard, 1991	sonora	Johnsgard, 1991
<i>Eupodotis caerulescens</i>	-		0.99	Johnsgard, 1991	monogamia	Johnsgard, 1991	sonora	Johnsgard, 1991
<i>E. vigorsii</i>	15.62	Del Hoyo <i>et al.</i> , 1996	6.5	Johnsgard, 1991	monogamia	Johnsgard, 1991	sonora	Johnsgard, 1991
<i>E. rueppellii</i>	-		4.76	Johnsgard, 1991	monogamia	Johnsgard, 1991	sonora	Johnsgard, 1991
<i>E. humilis</i>	-		1.96	Johnsgard, 1991	monogamia	Johnsgard, 1991	(sonora)	
<i>Lophotis ruficrista</i>	-		2.91	Johnsgard, 1991	<i>lek</i> disperso	Johnsgard, 1991	aérea	Johnsgard, 1991
<i>Afrotis afra</i>	-		3.03	Johnsgard, 1991	machos aislados	Johnsgard, 1991	aérea	Johnsgard, 1991
<i>Lissotis melanogaster</i>	37.77	Del Hoyo <i>et al.</i> , 1996	7.4	Johnsgard, 1991	<i>lek</i> disperso	Schulz, 1986	aérea	Schulz, 1986
<i>L. hartlaubii</i>	-		8.26	Johnsgard, 1991	(<i>lek</i> disperso)		(aérea)	
<i>Houbaropsis bengalensis</i>	-33.9	Del Hoyo <i>et al.</i> , 1996	-19.04	Johnsgard, 1991	<i>lek</i> disperso	Rahmani <i>et al.</i> , 1990	aérea	Rahmani <i>et al.</i> , 1990
<i>Sypheotides indica</i>	-		-6.38	Johnsgard, 1991	<i>lek</i> disperso	Rahmani <i>et al.</i> , 1990	aérea	Rahmani <i>et al.</i> , 1990
<i>Tetrax tetrax</i>	8.14	Del Hoyo	0.99	Johnsgard,	<i>lek</i>	Schultz, 1985	aérea	Schultz, 1985

et al.,
1996

1991

Aunque el último trabajo de recopilación (Del Hoyo *et al.*, 1996) contabiliza 25 especies para la familia *Otididae* y reconoce las antiguas tres subespecies de *Lophotis ruficrista* (sisón moñudo austral) y las dos de *Afrotis afra* (sisón negro alioscuro) como especies independientes, en el presente capítulo se ha considerado a cada uno de esos taxones como una única especie, siguiendo a autores previos como Osborne *et al.* (1984), Urban *et al.* (1986) y Johnsgard (1991). La razón de esta clasificación es que se trata de taxones escasamente conocidos y sobre los que la poca información disponible hace referencia solamente a una de las antiguas subespecies, de modo que los datos existentes sobre *Lophotis* proceden únicamente de dos subespecies y los relativos a *Afrotis* proceden sólo de una. Por otra parte, se han mantenido los géneros *Lophotis*, *Lissotis*, *Houbaropsis* y *Sypheotides* como taxones independientes en reconocimiento de su singularidad frente a *Eupodotis* (Del Hoyo *et al.*, 1996).

Para aplicar el método de Ridley (1983) se empleó la filogenia de la familia publicada en Johnsgard (1991), la cual es hipotética (no existe, por ejemplo, una filogenia de avutardas y sisonos basada en hibridación de ADN u otra técnica molecular) pero la única disponible en la bibliografía. Se asignó un estado a los caracteres "dimorfismo en tamaño" y "apareamiento en lek" a cada una de las especies que constituyen la filogenia y se determinó el estado ancestral de cada carácter mediante comparaciones *outgroup* (Ridley, 1983; Harvey & Pagel, 1991), como se muestra en la Figura 1. Se determinó el

número de ramas de la filogenia en las cuales se ha producido una transición de estado de cualquiera de los dos caracteres estudiados y se asignó cada rama a una de las cuatro combinaciones posibles (dimorfismo y apareamiento en *lek*, monomorfismo y apareamiento en *lek*, dimorfismo y ausencia de *leks* y monomorfismo y ausencia de *leks*). Estas combinaciones dieron lugar a una tabla de contingencia de 2x2 (ver Tabla 2) en la cual la asociación de los dos caracteres estudiados fue comprobada mediante un test de Fisher de probabilidad exacta (Siegel & Castellan, 1988).

Tabla 2. Número de transiciones de estado de los caracteres estudiados ocurridas independientemente en la filogenia de las Otididae, calculadas según el método de Ridley (1983).

Se aparean en <i>leks</i> y poseen dimorfismo	Se aparean en <i>leks</i> y no poseen dimorfismo
1	2
No se aparean en <i>leks</i> y poseen dimorfismo	Ni se aparean en <i>leks</i> ni poseen dimorfismo
2	1

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El test de Fisher de probabilidad exacta de la asociación entre apareamiento en *lek* o no y dimorfismo o monomorfismo sexual en tamaño no fue significativo ($p= 0.40$), lo que significa que las transiciones de estado en cada uno de los caracteres ocurrieron independientemente.

Puesto que el dimorfismo sexual está presente en 14 de las 22 especies de la familia (ver Tabla 1 y Figura 1), es razonable asumir que ese es el estado ancestral del carácter (ver también Johnsgard, 1991). La Figura 1 muestra, igualmente, que el dimorfismo se habría perdido dos veces y que el apareamiento en *lek* habría aparecido una única vez en la familia *Otididae*. En un caso, el dimorfismo en tamaño se habría perdido en una especie formadora de *leks* como el sisón común (*Tetrax tetrax*), mientras que, en el segundo caso, habría desaparecido en una rama completa incluyendo los géneros *Eupodotis*, *Afrotis*, *Lophotis*, *Houbaropsis* y *Sypheotides*. Dentro de este clado, el apareamiento en *lek* se habría mantenido en una de las dos ramas principales (*Houbaropsis* -*Sypheotides*). La segunda rama se habría separado, a su vez, en dos líneas: una, *Eupodotis* - *Afrotis*, en la que ese sistema de apareamiento se habría perdido y otra, *Lophotis*, en la que se habría conservado. Finalmente, dentro de la línea *Eupodotis* - *Afrotis* el dimorfismo sexual habría evolucionado una vez de forma independiente en sisón del Karoo (*E. vigorsii*). Por su parte, la rama de la avutarda hubara (*Chlamydotis undulata*) se habría mantenido como no formadora de *leks*, manteniendo el dimorfismo sexual. Hay que señalar, por otro lado, que algunas de las ramas en las que habría evolucionado el apareamiento en *leks* son, precisamente, las que presentan un mayor grado de dimorfismo sexual (*Otis*, *Ardeotis* y *Neotis*, ver Tabla 1).

Cabe concluir, por tanto, que el apareamiento en *lek* no ha actuado como un régimen selectivo común a todas las especies de la familia *Otididae*, dando necesariamente lugar al desarrollo de un marcado dimorfismo sexual. Como

Höglund (1989) y Höglund & Alatalo (1995) han sugerido, este puede ser el caso en la gran mayoría de las familias de la clase Aves en las que ambos caracteres están presentes. Es más, en algunos casos el apareamiento en *lek* ha coincidido con la pérdida del dimorfismo sexual en tamaño y dicha coincidencia también ha tenido lugar en algunas *Otididae* (por ejemplo, *Tetrax*, *Houbaropsis*, *Sypheotides* y *Lophotis*). En consecuencia, es necesario buscar explicaciones alternativas al desarrollo del dimorfismo sexual en tamaño. Höglund & Alatalo (1995) proponen el tipo de exhibición sexual como una explicación plausible para distintos taxones de aves. Así, en las especies que se exhiben en el aire o sobre ramas de árboles, los machos tienden a ser del mismo o menor tamaño que las hembras, debido sus mayores requerimientos de agilidad. Tal parece ser el caso en algunas especies de *Otididae* que presentan algún grado de exhibición aérea, como el sisón común, cuyos machos son conocidos, además, por sus persecuciones en el aire (ver, por ejemplo, Cramp & Simmons, 1980 y Schulz, 1985) o los sisones bengalí (*Houbaropsis bengalensis*) y de penacho (*Sypheotides indica*). Estas dos últimas especies presentan, además, dimorfismo sexual inverso en tamaño (Johnsgard, 1991; Del Hoyo, 1996; ver también Tabla 1). El tamaño de los machos puede haber sido favorecido, por otra parte, como un mecanismo para potenciar el efecto de señalización a larga distancia en aquellas especies con exhibición terrestre de tipo "globo" o *balloon*, lo cual puede explicar, en parte, por qué los géneros que presentan ese tipo de exhibición (*Otis*, *Ardeotis* y *Neotis*) son los más dimórficos. Sin embargo, no puede olvidarse el papel que desempeñan las agresiones en la determinación del estatus social y, por

consiguiente, del éxito reproductivo entre los machos de algunas de esas especies (la avutarda común, por ejemplo, Hidalgo y Carranza, 1990), por lo que el dimorfismo sexual puede haber sido favorecido, en buena medida, por la selección intrasexual (Andersson, 1994).

Una de las razones por las que cabe esperar un mayor dimorfismo sexual en las especies formadoras de *leks* es el mayor campo libre que este tipo de apareamiento deja a la acción de la selección sexual a través de la elección de la hembra. Sin embargo, tales oportunidades para la selección sexual epigámica están, a menudo, limitadas por distintos factores como el riesgo de depredación, acoso por parte de machos indeseados, interrupciones de cópulas, cópulas infértiles, o contracción de enfermedades y parásitos (ver revisión en Andersson, 1994). Adicionalmente, en algunas especies el tamaño de los machos depende de la edad. En el caso de las especies más dimórficas de la familia *Otididae*, como aquellos pertenecientes a los géneros *Otis* y *Ardeotis*, los machos crecen continuamente a lo largo de toda la vida (Gewalt, 1959; Cramp & Simmons, 1980; Johnsgard, 1991). No existe evidencia directa de la relación entre el tamaño corporal del macho y la elección de la hembra en estas especies (ver, sin embargo, Capítulo VIII), pero si tal relación se diese, las hembras podrían estar simplemente eligiendo a los machos de mayor tamaño porque son viejos y, por tanto, presentan una alta capacidad de supervivencia cuya descendencia puede, en buena medida, heredar. En consecuencia, el dimorfismo sexual en tamaño no sería el resultado directo de una fuerte selección sexual epigámica en los *leks*.

XI. RESUMEN Y CONCLUSIONES

Técnicas de marcaje y seguimiento

El marcaje con emisores de radio, bien acompañado de placas alares, o bien con placas dorsales incorporadas, se ha revelado como el método óptimo para el estudio del comportamiento de las avutardas, al proporcionar información precisa sobre movimientos, áreas de campeo y comportamiento individual durante series cada vez mayores de años. La localización de los individuos marcados mediante avionetas puede considerarse como el método más aconsejable para determinar el rango de movimientos de las avutardas adultas, las localidades de invernada de los individuos adultos y las fechas de abandono de *leks* y de retorno a los mismos. Una alternativa que, en el futuro, puede resultar rentable para la consecución de estos mismos objetivos es la telemetría por satélite.

Los censos

Los transectos realizados para censar la población de avutardas de la Reserva de Villafáfila constituyen el método idóneo para contabilizar la práctica totalidad de las aves presentes en el área de estudio en cualquier época del año, excepto entre los meses de mayo a agosto. La metodología de censos descrita, correctamente aplicada, es válida para cualquier otra población de

avutarda, como ya han demostrado diversos estudios anteriores al presente (Alonso & Alonso, 1990). Este método proporciona información precisa sobre oscilaciones estacionales de la población, localización y extensión de los leks, variaciones en el grado de cohesión de los machos, productividad, reclutamiento, etc.

Variaciones estacionales de la población

Durante el período de estudio el número de avutardas censadas en la Reserva a lo largo del año varió entre un máximo de unas 1700-2200 aves, de octubre a abril (invierno), y un mínimo de unas 1000-1300 individuos, de mayo a septiembre (verano). Prácticamente todas las muestras mensuales de octubre a abril mostraron valores máximos superiores los 1700 individuos, con un máximo absoluto de 2174 avutardas, correspondiente a marzo de 1998. Marzo fue también el mes con la mayor concentración de aves, arrojando los valores medio y mínimo (1713 individuos) más elevados.

Se encontraron diferencias sexuales en dicho patrón estacional. El máximo número de machos mayores de un año corresponde al mes de marzo, cuando se concentran en los leks. Su número comienza a disminuir a partir de mediados de abril hasta alcanzar el mínimo de junio a septiembre. Aproximadamente el 70% de los machos adultos abandonan la Reserva tras la época de apareamiento. Entre el 20 y el 30% de éstos retornan a ella en otoño mientras que el resto no lo hace hasta comienzos de primavera (marzo).

Respecto a las hembras, en la Reserva se reproducen entre 600 y 700. Esta cantidad se mantiene hasta septiembre y constituye el mínimo anual. Entre septiembre y octubre la población de hembras comienza a crecer debido a la llegada de aves que han perdido sus pollos y de familias procedentes de zonas aledañas. Las cantidades máximas de hembras se dan entre diciembre y finales marzo, cuando comienza la nueva estación reproductiva.

La proporción de sexos en la población varía, consecuentemente, a lo largo del ciclo anual y se mantiene sesgada a favor de las hembras en todos los meses, siendo el valor correspondiente a la estación reproductiva (1.7 hembras/macho, de marzo a mayo) significativamente inferior al correspondiente al resto del año (2-2.25 hembras/macho). El valor correspondiente a la estación reproductiva puede ser considerado como la mejor aproximación a la proporción de sexos operacional de la población de la Reserva.

Tendencias interanuales de la población

La población de avutardas presentes en la Reserva entre comienzos del otoño y finales de marzo se ha mantenido estable a lo largo de los 11 años de estudio, con una leve, pero no significativa, tendencia al aumento. La estabilidad se mantuvo al estudiar la tendencia de cada sexo por separado, presentando los machos un incremento marginalmente significativo. Por otro lado, el número de hembras que crían anualmente en la Reserva sí parece

haberse incrementado significativamente a lo largo del estudio. Estas tendencias podrían ser resultado de cambios en el hábitat avutardero a escala regional, cuya consecuencia habría sido la concentración de individuos procedentes de las zonas afectadas en las áreas con mejores condiciones de hábitat o, simplemente, en las que presentaban de antemano mayor densidad de población, obedeciendo, por tanto, a un efecto de atracción coespecífica. El incremento debido a un aumento en la tasa de reclutamiento no resulta verosímil por varias razones: 1º, la gran mayoría de los pollos macho que nacen en la Reserva no se establecen en *leks* dentro de ella, sino en *leks* alejados de sus áreas natales (Alonso et al., 1998), 2º la productividad media anual es muy baja y presenta una alta variabilidad de año en año (véase más abajo), y 3º, la mayoría de las hembras no crían con éxito antes de su cuarto año de edad (véase, igualmente, más adelante), por lo que el tiempo necesario para que se percibiese un posible efecto del reclutamiento superaría con creces el abarcado por este estudio.

La proporción de sexos muestra una ligera tendencia, no significativa, a disminuir. Hoy por hoy, por tanto, no es posible hablar de una supuesta recuperación del efecto ejercido antaño sobre la población de machos por la caza selectiva.

Movimiento estacionales de los machos

Una proporción mayoritaria de los machos de avutarda de la Reserva (entre el 61% y el 69%) llevan a cabo anualmente movimientos estacionales regulares de alejamiento y retorno a los *leks*. Esta conclusión es apoyada, tanto por las oscilaciones estacionales en la cantidad de machos presentes en la Reserva (véase más arriba), como por los datos procedentes de la muestra marcada. Los machos que realizan estos movimientos muestran fidelidad interanual a sus *leks*, así como a sus zonas de dispersión posreproductiva o invernada. Algunas de estas zonas se encuentran a más de 20 km del *lek* correspondiente, según ha sido posible averiguar a partir de machos rediomarcados, aunque algunos individuos portadores de marcas alares, pero no de emisor, pueden haber alcanzado áreas más alejadas. Los machos sedentarios (31-39% de la población) suelen permanecer a no más de 3 km del centro de sus zonas de reproducción.

Este patrón de movimientos corresponde, según diversos autores, a una migración parcial. Parece existir una cierta grado de coincidencia entre las áreas visitadas por los machos durante su dispersión juvenil y las zonas a las que, posteriormente, acudiran como invernantes. No se encontró una asociación clara entre el estatus migrador de un macho y el grado de desarrollo de sus caracteres sexuales secundarios (barbas, masa corporal) como predictores de su rango social. El determinismo genético es otra posibilidad a considerar como explicación de las diferencias individuales en estatus migrador.

Movimientos estacionales de las hembras

Un porcentaje significativo de la población de hembras realiza, al igual que los machos, movimientos estacionales regulares. La diversidad de patrones de movimiento es, sin embargo, mayor que en los machos debido, en buena medida, a los condicionantes particulares que afectan a las hembras. Los más importantes de son la necesidad de buscar un lugar de nidificación y la explotación de un territorio para alimentación de los pollos durante sus primeros meses de vida (Martín, 1997). Los patrones de movimiento respecto al *lek* encontrados a partir de la muestra de hembras marcadas son cuatro: (1) hembras sedentarias que no se alejan, en promedio, más de 2 km de su lugar de cópula en todo el año, nidificando en sus inmediaciones. (2) hembras que nidifican y crían a los pollos durante sus primeros tres meses de vida en la inmediaciones del lek donde copulan para, a partir de septiembre, alejarse de éste y pasar el invierno en áreas más o menos distantes a las que son fieles año tras año, retornando en época de celo al mismo *lek*. (3) hembras que viven durante todo el año en un área más o menos reducida que incluye su lugar de nidificación, pero que en época de cópulas se desplazan para aparearse en *leks* distantes y volver rápidamente a su zona de campeo habitual. (4) hembras que viven durante la mayor parte del año en la inmediaciones del *lek* donde copulan, el cual abandonan para nidificar fuera de ese área de campeo habitual, a la que vuelven hacia finales de verano para continuar la cría de los pollos. Los patrones (1) y (3) se pueden considerar sedentarios, mientras que los patrones (2) y (4) pueden ser considerados como migratorios, independientemente de las distancias recorridas. La existencia de estos cuatro patrones es respaldada por la variación mensual en el número de hembras

censadas y por las fechas en las que se detecta la entrada y salida de individuos. Se puede concluir, por tanto, que las hembras presentan también un patrón de migración parcial. Por otro lado, el hecho de que las hembras visiten un único lek cada temporada y siempre el mismo cada año, siendo éste, además, siempre el más cercano a la localidad de nidificación, se ajusta a las predicciones del modelo de *preferencia de las hembras* de evolución del apareamiento en leks.

Las hembras que recorren mayores distancias en su dispersión juvenil tienden a ser migradoras cuando son adultas, mientras que las que menos se desplazan en ese periodo tienden a ser sedentarias. Así, cada hembra permanece fiel, en años sucesivos, a las zonas visitadas durante su primer año de vida, independientemente del éxito reproductor de cada año, el cual es normalmente nulo (véase más abajo).

El origen evolutivo de este patrón de migración parcial puede estar en una estrategia mixta evolutivamente estable con dos variante fenotípicas (migradora y sedentaria), basadas en el aprendizaje de la madre, o en un dimorfismo genético. Tampoco se puede descartar una estrategia condicional basada en asimetrías individuales (edad, dominancia, etc.). Los resultados aquí presentados no son concluyentes a este respecto.

Diferencias sexuales en la migración

Los machos migradores realizan desplazamientos significativamente mayores, en promedio, que las hembras, lo que, dados los condicionantes de estas últimas durante la época de cría, se ajusta a lo predicho por la hipótesis del *tiempo de retorno* sobre la evolución de la migración sexualmente diferencial.

Productividad de la población

El éxito reproductor poblacional medio durante el periodo estudiado es de 0.15 pollos por hembra ($DE= 0.1$). Este valor puede ser considerado como muy bajo, teniendo en cuenta que la práctica totalidad de las hembras mayores de un año (alrededor 700) intentan anualmente la reproducción en la Reserva. La productividad anual depende de la cantidad de precipitaciones invernales (entre Octubre y Marzo, incluidos) previas a cada temporada de cría, las cuales determinan la disponibilidad de alimento en la fase de máxima tasa de crecimiento de los pollos. El número de días de precipitación en la fase de eclosión actuaría únicamente como potenciador de efecto negativo de una sequía invernal y su ausencia apenas contribuiría a aumentar los beneficios de un invierno lluvioso. La temperatura en esta fase no parece tener efectos significativos, debido a la escasa variabilidad interanual y suavidad de las mínimas en esta época del año.

La productividad anual depende más estrechamente del número de familias exitosas que del tamaño medio de familia, resultando éste

significativamente mayor en años de productividad superior a la media. Es decir, en años buenos sobreviven más familias de dos pollos.

Éxito reproductor individual en las hembras

Las hembras más viejas tienen mayor éxito reproductor, especialmente a partir de los ocho años de edad. Asimismo, la edad media de las hembras marcadas que criaron con éxito en cualquier temporada durante el periodo de estudio es significativamente superior a la de las hembras que perdieron los pollos. Ningún otro factor individual parece tener un efecto significativo sobre el éxito reproductor. La edad media a la que una hembra realiza su primer intento reproductor con éxito es de algo más de cuatro años, aunque las hembras de dos años ya pueden acometer su primera tentativa. Únicamente el 6% de las hembras marcadas criaron con éxito en dos o más años consecutivos. Las hembras que tienden a tener un mayor éxito reproductivo (las más viejas) mantienen esa tendencia en años de baja productividad poblacional, mientras que ninguna de las hembras con bajo éxito reproductivo (las más jóvenes) cría en dichas temporadas. Es decir, en años malos sólo tienen éxito las hembras buenas.

Todo lo anterior refleja el alto coste energético que para las hembras supone criar con éxito un pollo y la importancia de la experiencia, adquirida a lo largo de un periodo vital prolongado, como determinante del éxito reproductivo individual. Por otra parte, la baja varianza en este parámetro

encontrada en la muestra marcada coincide con lo esperado en una especie poligínica sometida a una fuerte selección sexual.

Correlaciones fenotípicas y sociales de la actividad sexual en los machos

El peso corporal, como componente fundamental de la condición física, parece constituir un factor determinante en la capacidad de los machos de avutarda para hacer frente a los costes de la actividad sexual. Asimismo, en la medida en que se manifiesta a través del grado de desarrollo de los caracteres sexuales epigámicos, ésto es, barbas y cuello, la condición física tiene consecuencias directas en el éxito de apareamiento. Por otra parte, tanto si se analiza el peso, como el desarrollo de los caracteres epigámicos, resulta difícil desligar condición física y edad. En el presente estudio resultó imposible determinar inequívocamente si existe una correlación edad-peso adulto, ya que no se disponía del peso los individuos de edad conocida ni fue posible conocer la edad exacta de los machos marcados y pesados como adultos. Sin embargo, a juzgar por las marcadas diferencias en peso, tasas de exhibición y estimas indirectas del éxito de cópula entre los individuos mayores y menores de 6 años, parece que la edad cumple un papel central como mecanismo indicador de viabilidad del macho en la elección de pareja en la avutarda. Finalmente, si, como así parece, la actividad sexual representa un considerable coste energético para los machos de avutarda, un mecanismo genético de tipo *handicap* debe haber dirigido la evolución de las preferencias de la hembra. No se ha encontrado en el presente estudio, sin embargo, ningún indicio de

respuesta condicional en la actividad sexual del tipo “todo o nada” al estado físico del macho. Todos los machos estudiados llevaron a cabo cierto grado de exhibición sexual, con mayor o menor intensidad, durante la época de apareamiento.

Evolución interanual de los leks

En la Reserva de de Villafáfila existen actualmente 11 grandes arenas de apareamiento o *leks*. Los *leks* más periféricos aumentaron sus efectivos (número de machos contabilizados en la segunda mitad de Marzo) entre 1987 y 1998. Los dos *leks* de mayor tamaño de la Reserva también aumentaron significativamente. Este patrón de incremento se ajusta a lo esperado en un proceso de atracción coespecífica cuando se producen perturbaciones o destrucción de hábitat en núcleos poblacionales vecinos y concuerda con las ligeras tendencias al crecimiento poblacional encontradas. Asimismo, el incremento de los *leks* de mayor tamaño concuerda con las predicciones de los modelos de distribución libre ideal para especies gregarias, cuando los individuos difieren en su capacidad competitiva. Del mismo modo, coincide con lo esperado según diversos modelos de formación de los *leks* que predicen que los individuos dispersados seleccionarán las arenas más concurridas al ser en ellas menor el sesgo en el éxito de cópula.

Los *leks* formados por un mayor número machos son, a su vez, visitados por un mayor número de hembras. Es decir, estas arenas se forman en las

zonas de mayor tasa de encuentro de hembras, lo cual favorece el crecimiento de los *leks* por acumulación de machos alrededor de los individuos de alto rango jerárquico que intentan incrementar sus probabilidades de cópula en esas zonas. Esta conclusión es consistente con el modelo de *preferencia de las hembras*, propuesto en esta memoria para la evolución de los *leks* de avutarda a partir de los movimientos de las hembras marcadas.

Los *leks* de avutarda experimentan una variación significativa en su nivel de agregación a lo largo de la estación reproductiva, de forma que los machos comienzan a exhibirse en el seno de grandes bandos y terminan realizando el cortejo en solitario, aunque a distancia visual del resto de los machos que constituyen el lek, los cuales se dispersan por todo el área de exhibición, delimitada normalmente por determinadas barreras como carreteras y grandes caminos o zonas alomadas. Esta fase de explosión del lek tiene lugar en la segunda semana de abril. Es en esta fase cuando la intensidad de exhibición alcanza su máximo y tienen lugar la mayoría de las cópulas. Durante este periodo los machos reducen significativamente el porcentaje de tiempo que dedican a la alimentación. Esta reducción puede ser empleada como medida del coste energético de la reproducción. Esta evolución estacional es característica de los denominados *leks* dispersos o explotados y las características fundamentales del sistema de apareamiento de la avutarda en la zona de estudio se ajustan a las definiciones aceptadas de lek de carácter menos restrictivo, como las de Lewis (1985) y Höglund & Alatalo (1995).

Relación entre dimorfismo sexual y apareamiento en *lek* en las Otídidias

Según los resultados de la aplicación del método de Ridley a la única filogenia disponible hasta el momento de la familia *Otididae*, no parece existir una asociación clara entre existencia, en una especie dada, de apareamiento en *lek* y la presencia o ausencia en la misma especie de dimorfismo sexual en tamaño. Este resultado puede variar, sin embargo, cuando se disponga de un árbol filogenético más fiable, basado, por ejemplo, en hibridación de ADN u otras técnicas moleculares. El resultado coincide, no obstante, con el obtenido por Höglund (1989) al aplicar la misma metodología, tanto a la familia *Tetraonidae*, como al conjunto de la clase Aves, así como el obtenido posteriormente por Höglund & Sillén-Tullberg al reanalizar los datos mediante el método de Maddison. La conclusión que se deriva es, por tanto, que el apareamiento en *lek* no ha actuado como un régimen selectivo común a todas las especies de la familia que, necesariamente, haya dado lugar al desarrollo de un marcado dimorfismo sexual. Una hipótesis alternativa es que el tipo de exhibición sexual haya favorecido una disminución de las diferencias de tamaño entre los sexos, de manera que las especies que realizan exhibiciones aéreas han reducido el dimorfismo a cambio de una mayor agilidad, mientras que el gran tamaño de los machos de aquellas especies que realizan exhibiciones visuales terrestres, puede haber sido favorecido por la selección al proporcionar mayor conspicuidad a gran distancia. Por otra parte, si, como parece ser el caso en la avutarda común, tamaño corporal y edad están correlacionados en las especies más dimórficas, éste puede estar actuando

como indicador de capacidad de supervivencia para las hembras, capacidad que pueden transmitir a su descendencia mediante la elección de los machos mayores.

BIBLIOGRAFÍA

- Alatalo, R. V., J. Höglund, A. Lundberg & W. J. Sutherland. 1992. Evolution of black grouse leks: Female preferences benefit males in larger leks. *Behav. Ecol.*, 3: 53-59.
- Alonso, M. 1986. Las comunidades de entomostráceos de las Lagunas de Villafáfila (Zamora). *Actas del primer Congreso Español de Limnología*, 61-67.
- Alonso, J.C., L.M. González, B. Heredia & J.L. Gonzalez. 1987. Parental care and the transition to independence of Spanish Imperial Eagle (*Aquila heliaca*) in Doñana National Park. Southwest. Spain. *Ibis*, 129: 212-224.
- Alonso, J. C. & J. A. Alonso (eds.), 1990. *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la avutarda en tres regiones españolas*. ICONA, Colección técnica. Madrid.
- Alonso, J. A. & J. C. Alonso. 1990. Selección de hábitat de la avutarda en el área de Villafáfila y Raso de Villalpando. Págs. 33-50. En J. C. Alonso y J. A. Alonso (eds.), *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la avutarda en tres regiones españolas*. ICONA, Colección técnica. Madrid.

Alonso, J. C. & J. A. Alonso. 1992. Male-biased dispersal in the Great Bustard (*Otis tarda*). *Ornis. Scand.*, 23: 81-88.

Alonso, J. C. & J. A. Alonso. 1996. The Great Bustard (*Otis tarda*) in Spain: present status, recent trends and an evaluation of earlier censuses. *Biol. Conserv.*, 77: 79-86.

Alonso, J. A., J. C. Alonso & J. Hellmich. 1990. Metodología propuesta para los censos de avutardas. Págs. 86-98. En J. C. Alonso & J. A. Alonso (eds.), *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la avutarda en tres regiones españolas*. ICONA, Colección técnica. Madrid.

Alonso, A., J. C. Alonso & E. Martín. 1990. La población de avutardas de la provincia de Madrid. Págs. 58-72. En J. C. Alonso & J. A. Alonso (eds.), *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la avutarda en tres regiones españolas*. ICONA, Colección técnica. Madrid.

Alonso, J. A., J. C. Alonso & R. Muñoz-Pulido. 1990. Areas de invernada de la grulla común *Grus grus* en España. Págs 7-163. En J. A. Alonso & J. C. Alonso (eds.), *Distribución y demografía de la grulla común (Grus grus) en España*. ICONA, Colección técnica. Madrid.

- Alonso, J. C., J. A. Alonso, E. Martín & M. B. Morales. 1995a. Range and patterns of Great Bustard movements at Villafáfila, NW Spain. *Ardeola*, 42: 69-76.
- Alonso, J. C., J. A. Alonso, E. Martín & M. B. Morales. 1995b. *La Avutarda en la Reserva de Las Lagunas de Villafáfila*. Instituto de Estudios Zamoranos Florian de Ocampo (CSIC)- Fundación para la Ecología y la Protección del Medio Ambiente. Zamora.
- Alonso, J. C., J. A. Alonso, M. B. Morales & E. Martín. 1996. Seasonal and interannual population dynamics of the Great Bustard (*Otis tarda*) at Villafáfila Reserve, NW Spain. Págs. 191-200. En J. Fernández Gutiérrez & J. Sanz-Zuasti (eds.), *Conservación de las aves esteparias y su hábitat*. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- Alonso, J. A., M. B. Morales, E. Martín & J. C. Alonso. 1996. Aerial tracking of great bustards (*Otis tarda*) in Spain. Págs. 283-286. En J. Fernández Gutiérrez & J. Sanz-Zuasti (eds.), *Conservación de las aves esteparias y su hábitat*. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- Alonso, J. A., E. Martín, J. C. Alonso & M. B. Morales. 1996. Verleigchende Analyse der Markierungsmethoden für juvenile Großtrappen (*Otis tarda* L., 1758) im Feld. *Natursch. Land. Brand.*, 1/2: 80-84.

- Alonso, J.C., E. Martín, J.A. Alonso & M.B. Morales 1996b. Neues Verfahren zur praktischen Geschlechtsbestimmung junger Großtrappen (*Otis tarda* L., 1758) im Feld. *Natursch. Land. Brand.*, 1/2: 84-87.
- Alonso, J. C., J. A. Alonso, E. Martín & M. B. Morales. 1998. Proximate and ultimate causes of natal dispersal in the Great Bustard. *Behav. Ecol.*, 9: 243-252.
- Amlaner, C. J. & D. W. McDonald. 1980. *A Handbook on Biotelemetry and Raditracking*. Pergamon Press. Oxford.
- Amstrup, S.C. 1980. A radio-collar for game birds. *J. Wildl. Manage.*, 44: 214-217.
- Anderson, A. 1963. Patagial tags for waterfowl. *J. Wildl. Manage.*, 27: 284-288.
- Andersson, M. 1986. Evolution of condition-dependence sex ornaments based on viability differences. *Evolution*, 40: 804-16
- Andersson, M. 1994: *Sexual Selection*. Monographs in Ecology and Behaviour. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Badyaev, A. V., W. J. Etjes & T. E. Martin. 1996. Age-biased spring dispersal in male Wild Turkeys. *The Auk*, 113: 240-242.

- Badyaev, A. V., W. J. Etjes, J. D. Faust & T. E. Martin. 1998. Fitness correlates of spur length and spur asymmetry in male wild turkeys. *J. Anim. Ecol.*, 67: 854-852.
- Beehler, B. M. & M. S. Foster. 1988. Hotshots, hotspots and female preferences in the organization of lek mating systems. *Am. Nat.*, 131: 203-219.
- Blackman, J. G. 1973. Marking methods for studying Australian Cranes. *Australian Bird Bander*, 56-57.
- Biebach. 1983. Genetic determination of partial migration in the European Robin (*Erithacus rubecula*). *The Auk*, 100: 601-606.
- Boag, D. A. 1972. Effect of radio packages on behavior of captive red grouse. *J. Wildl. Manage.*, 36: 511-518.
- Boag, P.T. & P. R. Grant. 1978. Heritability of external morphology in Darwin's finches (Geospizinae) in the Galapagos. *Science*, 214: 82-85.
- Bradbury, J. W. 1981. The evolution of leks. Págs. 138-169. En R. D. Alexander and D. W. Tinkle (eds), *Natural Selection and Social Behaviour*. Chiron Press, New York, pp. 138-169.

- Bradbury, J. W. & R. M. Gibson. 1983. Leks and mate choice.-. En P. Bateson (ed.), *Mate Choice*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 109-138.
- Bradbury, J. W., R. M. Gibson & I. M. Tsai. 1986. Hotspots and and the dispersion of leks. *Anim Behav.*, 34: 1694-1709.
- Bub, H. 1991. *Bird Trapping and Bird Banding*. Cornell Univ. Press. New York.
- Bub, H. & H. Oelke. 1985. *Markierungsmethoden für Vögel*. Brehm Büchrei. Wittemberg-Lutherstadt.
- Cade, S. B. & R. W. Hoffman. 1993 Differential migration of blue grouse in Colorado. *The Auk*, 110: 17-77.
- Carranza, J., S. J. Hidalgo de Trucios & V. Ena. 1989. Matig system in the Great Bustard: a comparative study. *Bird Study*, 36: 192-198.
- Carranza, J. & S. J. Hidalgo de Trucios. 1993. Condition-dependence and sex traits in the male great bustard. *Ethology*, 94: 187-200.
- Carranza, J. 1994. Sistemas de apareamiento y selección sexual. Págs, 363-406. En J. Carranza (ed.), *Etología. Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Universidad de Extrenadura. Cáceres.

- Carrascal, L. M., L. M. Bautista & E. Lázaro. 1993. Geographical variation in the density of the white stork *Ciconia ciconia* in Spain: influence of habitat structure and climate. *Biol. Conserv.*, 65: 83-87.
- Clutton-Brock, T. H. 1988 (ed.), *Reproductive success*. University of Chicago Press, Chicago.
- Clutton-Brock, T. H. & C. Godfray. 1991. Parental Investment. Págs, 234-265 .En J. R. Krebs & N. B. Davies (eds.), *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach* (3ª edición). Blackwell Scientific Publications. Oxord.
- Clutton-Brock, T.H., Guinness, F. E. & Albon, S. D. 1982. *Red deer: The beaviour and ecology of two sexes*. University of Chicago Press. Chicago.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S. D. & Guinness, F. E. 1988. Reproductive success in Male and Female Red Deer. Págs. 472-486. En T.H. Clutton-Brock (ed.), *Reproductive success*. University of Chicago Press. Chicago.
- Cochram, W.W. & R.D. Ior. 1963. A Radio-tracking system for wild animals. *J. Wildl. Manage.* 27: 9-24.

- Cody, M. L. 1971. Ecological aspects of Reproduction. Págs. 461-512. En Parkes (eds.), *Avian Biology*, vol. 1. Academic Press. New York .
- Collar, N. J. 1985. The world status of Great Bustard. *Bustards Studies*, 2: 1-120.
- Collar, N. J. & Andrew, P. 1980. *Birds to watch: the ICBP world checklist of threaten birds*. ICBP Technical Publ. no. 7. Cambridge.
- Collar, N. J., M. J. Crosby & A. J. Stattersfield. 1994. *Birds to Watch 2: The World List of Threatened Birds*. Birdlife Conservation Series, nº 4. Birdlife International. Cambridge.
- Craighead, F.C. & T.C. Dunstan. 1976. Progress towards tracking migrating raptors by satellite. *Raptor Res.*, 10: 112-120.
- Cramp, S. K. & E. L. Simmons (eds), 1980. *The Birds of the Western Palearctic*, vol. 2. Oxford University Press. Oxford.
- Criado, J. & B. Heredia. 1996. Planes de acción para la conservación de tres aves esteparias globalmente amenazadas: la avutarda, la hubara y el cernícalo primilla. Págs. 43-50. En J. Fernández Gutiérrez & J. Sanz-Zuasti (eds.), *Conservación de las aves esteparias y su hábitat*. Junta de Castilla y León. Valladolid.

- Danchin, E. & R. Wagner. 1997. The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *TREE*, 12: 342-347.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man and Selection in relation to Sex*. John Murray. Londres.
- Davis, N. B. Mating systems. Págs. 263-300. En J. R. Krebs & N. B. Davies (eds.), *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach* (3ª edición). Blackwell Scientific Publications. Oxord.
- Davison, G. W. H. 1981. Sexual selection and the mating system of *Argusianus argus* (Aves: Phasianidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 15: 91-104.
- Dill, H. H. & W. R. Thornsberry. 1950. A cannon projected net trap for capturing waterfowl. *J. Wildl. Manage.* 14: 132-137.
- Dill, H. H. 1969. *A field guide to cannon net trapping*. U. S. Dept. of the Interior Bureau of Spt. Fisheries and Wildl.
- Dirección General del Medio Natural. 1994. *Plan de Ordenación de los Recursos Naturales del Espacio Natural de Las Lagunas de Villafáfila* (informe inédito). Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Castilla y León. Valladolid.

Dornbusch, M. 1983. Status, ecology and conservation of the Great Bustard (*Otis tarda*) in the German Democratic Republic. Págs. 89-90. En *Bustards in decline*, de. Goriup, P.D. & Vardhan, H. Tourism & Wildlife Society of India, Jaipur.

Emlen, S. T. & L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223.

Ena, V., A. Martínez & C. Martínez. 1985. Marcaje con placas alares en Avutarda (*Otis tarda* L.). *Actas V Encuentro Anilladores Españoles*. Ruidera.

Ena, V. Martínez, A. & Thomas, D. H. 1987. Breeding success of the Great Bustard *Otis tarda* in Zamora Province, Spain, in 1984. *Ibis*, 129: 364-370.

E.T.I. 1998. Censo Regional de Avutarda en Castilla y León. Dirección General del Medio Natural, Servicio de Vida Silvestre. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Castilla y León. Valladolid.

Fatér, Y. & Nagy, Sz. 1993. *Javaslat tűzokkíméleti területek kialakítására a környezetileg érzékeny területek rendszerében*. Magyar Mádartani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest.

Ferrer, M. 1990. *Dispersión juvenil de las Águilas Imperiales en el Parque Nacional de Doñana*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Sevilla.

Festa-Bianchet, M., J. T. Jorgenson & W. D. Wishart. 1994. Early weaning in bighorn sheep, *Ovis canadensis*, affects growth of males but not of females. *Behav. Ecol.*, 5:21-27.

Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press. Oxford.

Fischer, R.A., A.D. Apa, W.L. Wakkinen & K.P. Reese. 1993. Nesting-area fidelity of sage grouse in southeastern Idaho. *The Condor*, 95: 1038-1041.

Fitzherbert, K. 1983. Seasonal weight changes and display in captivity of Australian bustard. Págs. 210-226. En P. D. Goriup & H. Vardhan (eds.), *Bustards in decline*. Tourism and Wildlife society of India. Jaipur.

Flint, V. E. & Mishchencko, A. L. 1991. *The Great Bustard in the USSR: status and conservation of lowland dry grassland birds in Europe*. Págs 89-90. En P. D. Goriup, L. A. Batten & J. A. Norton (eds), Joint Nature Conservation Committee. Reading.

- Fodor, T., L. Nagy e I. Sterbetz. 1971. *A túzok*. Mezôgazdasági Kiadó. Budapest.
- Folstad, I. & A. J. Karter. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *Am. Nat.*, 139: 603-622.
- Fretwell, S. & H. L. Lucas Jr. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.*, 19: 16-36.
- Garzón, J. 1981. El censo de avutardas confirma la regresión de esta especie. *Quercus* 1: 17-19.
- Gauthreaux, S. A., Jr. 1982. The ecology and evolution of avian migration systems. Págs 93-168. En D. S. Farner, J. R. King & K. C. Parkes (eds), *Avian Biology*, vol. 6. Academic Press, New York.
- Gewalt, W. 1959. *Die Großtrappe*. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittemberg-Lutherstadt
- Gilmer, D. S., L. M. Cowardin, R. L. Duval, L. M. Mechlin, C. W. Schaiffer & V. B. Kuechle. 1981. Procedures for the use of aircraft in wildlife biotelemetry studies. U. S. Dept. Interior, *Fish and Wildlife Serv. Res. Publ.* 140.

- Gilliard, E. T. 1969. *Birds of paradise and bowerbirds*. Weidenfeld & Nicholson, London.
- Glutz, U. N., K. M. Bauer & E. Bezzel. 1973. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Vol. 5. Akademische Verlagsgesellschaft. Frankfurt am Main.
- Granja, M. de la & C. Pérez. 1996. *Villafáfila: Historia y Actualidad de una Villa Castellano-Leonesa*. Junta de Castilla y León. Zamora.
- Grant, P. R. & T. D. Price. 1981. Population variation in continuously varying traits as an ecological genetics problem. *Am. Zool.*, 21: 795-811.
- Green, W. C. H. & A. Rothstein. 1991. Sex bias or equal opportunity? Patterns of maternal investment in bison. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29: 373-384.
- Greenwood, P. J. 1984. Mating systems and the evolutionary consequences of dispersal. Págs. 116-131. En I. R. Singland & P. J. Greenwood (eds.), *The ecology of animal movement*. Clarendon Press. Oxford.
- Greenwood, P. J., P. H. Harvey & C. M. Perrins. 1979. The role of dispersal in the great tit (*Parus major*): the causes, consequences and heritability of natal dispersal. *J. Anim Ecol.*, 48: 123-142.

- Greenwood, P. J. & P. H. Harvey. 1982. Natal and breeding dispersal in birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 131: 1-21.
- Greenwood, R. J. & A. B. Sargeant. 1973. Influence of radio packs on captive mallards and blue winged teal. *J. Wildl. Manage.*, 37: 267-274.
- von Haartman, L. 1968. The evolution of resident versus migratory habits in birds. Some considerations. *Ornis Fenn.*, 45:1-6.
- Halliday, T. R. 1983. The study of mate choice. Págs. 3-32. En P. Bateson (ed.), *Mate Choice*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Harrison, D.J. 1992. Dispersal characteristics of juvenile coyotes in Maine. *J. Wild. Manage.*, 56: 129-139.
- Heinrich, B., D. Kaye & K. Schaumburg. 1994. Dispersal and association among Common Ravens. *The Condor*, 96: 545-551.
- Heinroth, O. & Heinroth, M. 1928. Die Vögel Mitteleuropas, III.- Bermühler, Berlin, Lichterfelde.
- Hellmich, J. 1990. La población de avutardas de las áreas de Sierra de Fuentes y de Torrecillas de la Tiesa (Cáceres). Págs. 72-81. En J. C. Alonso & J. A. Alonso (eds.), *Parámetros demográficos, selección de*

hábitat y distribución de la avutarda en tres regiones españolas. ICONA, Colección técnica. Madrid.

Hellmich, J. 1991. *La Avutarda en Extremadura*. Monografías Alytes 2. Adenex.

Herzog, P. W. & D. M. Keppie. 1980. Migration in a local population of Spruce Grouse. *The Condor*, 82: 366-372.

Hessler, E., J. R. Tester, D. B. Sniff & M. M. Nelson. 1970. A biotelemetry study of survival of pen-reared pheasant released in selected habitats. *J. Wildl. Manage.*, 34: 267-274.

Hidalgo de Trucios, S. J. 1990. World status of the Great Bustard (*Otis tarda*) with special attention to the Iberian Peninsula populations. *Misc. Zool.*, 14: 167-180.

Hidalgo de Trucios, S. J. & J. Carranza. 1990. *Ecología y comportamiento de la avutarda (Otis tarda)*. Universidad de Extremadura. Cáceres.

Hidalgo de Trucios, S. J. & J. Carranza. 1991. Timing, structure and functions of the courtship display in male Great Bustard. *Ornis Scand.*, 22: 360-366.

- Hill, G. E. 1991. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature*, 350: 337-339.
- Hoffman, R. W. & C. E. Braun. 1975. Migration of a wintering population of White-tailed Ptarmigan in Colorado. *J. Wildl. Manage.*, 39: 485-490.
- Höglund, J. 1989. Size and plumage dimorphism in lek-breeding birds: A comparative analysis. *Am. Nat.*, 134: 72-87.
- Höglund, J. & A. Lundberg. 1989. Plumage color correlates with body size in the ruff (*Philomachus pugnax*). *The Auk*, 106: 336-38.
- Höglund, J. & J.G.M. Robertson. 1990. Spacing of leks in relation to female home ranges, habitat requirements and male attractiveness in the great snipe (*Gallinago media*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 26: 173-180.
- Höglund, J., R. Montgomerie & F. Widemo. 1993. Costs and consequences of variation in the size of ruff leks. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 32: 31-39.
- Höglund, J. & R. Alatalo. 1995. *Leks. Monographs in behavior and ecology.* Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Del Hoyo, J., A. Elliott & J. Sargatal (eds.), 1996. *Handbook of the Birds of the World. Hoatzin to Auks.* Ediciones Lynx. Barcelona.

Hudson, P. & M. Rands (eds.), 1988. *Ecology and management of gamebirds*.
BSP Professional Books. Oxford.

Hutterer, R. & R. Lütken. 1974. Über Bestandsentwicklung,
Geschlechtsverhältnis und Dispersionsverhalten der Großtrappen im
Marchfeld im Jahre 1973/74. *Egretta*, 17: 28-33.

ICONA. 1982. *Censo Nacional de Avutardas* (Manuscrito inédito). ICONA.
Madrid.

Iwasa, Y., A. Pomiankowski & S. Nee. 1991. The evolution of costly mate
preferences. II. The "handicap" principle. *Evolution*. 45: 1431-42.

Johnsgard, P. A. 1991. *Bustards, Hemipodes and Sandgrouse. Birds of Dry
Places*. Oxford Univ. Press. Oxford.

Johnsgard, P. A. 1994. *Arena Birds. Sexual Selection and Behaviour*.
Smithsonian Institution Press. Washington.

Johnson, D. M., A. L. Stewart, M. Corley, R. Ghrist, J. Hagner, A. Ketesses, B.
McDonnell, W. Newson, E. Owen & P. Samuels. 1980. Brown-headed
Cowbird (*Molothrus ater*) mortality in an urban winter roost. *The Auk*, 97:
299-320.

Johnston, R. F. 1967. Some observations on natural mass mortality of House Sparrows. *Kans. Ornithol. Soc. Bull.*, 18: 9-10.

Johnston, R. F., D. M. Niles, & S. A. Rohwer, 1972. Herman Bumpus and natural selection in the House Sparrow, *Passer domesticus*. *Evolution*, 26: 30-31.

Kenward, R.E. 1980. Radiomonitoring Birds of prey. Págs. 97-105. En Amlaner, C.J. & D.W. Mc Donald (eds.), *A Handbook on Biotelemetry and Radiotracking*. Pergamon Press, Oxford.

Ketterson, E. D. & V. Nolan, Jr. 1983. The evolution of differential bird migration. *Curr. Ornithol.*, 1: 357-402.

Kirkpatrick, M. & M. J. Ryan. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*, 350: 33-38.

Kollar, H. P. 1995. *Action Plan for the Great Bustard* (informe inédito). ICBP-Birdlife International. Cambridge.

Kodric-Brown, A. & J. H. Brown. 1984. Truth in advertsing: the kind of traits favoured by sexual selection. *Am. Nat.*, 124: 309-23.

- Kruijt, J. P. & de Vos, G. J. 1988. Individual variation in reproductive success in male black grouse. *Tetrao tetrix* L. Págs. 279-290 .En T. H. Clutton-Brock (ed.), *Reproductive Success*. University of Chicago Press. Chicago.
- Lack, D. 1944. The problem of partial migration. *Br. Birds*, 37: 122-130.
- Lack, D. 1966. *Population Studies of Birds*. Oxford University Press (Clarendon). London & New York.
- Lack, D. 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methnen Editors. London.
- Lance, A.N. & A. Watson. 1977. Further tests of radio-marking on red grouse. *J. Wildl. Manage.*, 41: 579-582.
- Lane, S.J., J.C. Alonso, J.A. Alonso & M.A. Naveso. 1999. Seasonal changes in diet and diet selection of great bustards in north-west Spain. *J. Zool.*, 247: 201-214.
- Lewis, R. A. 1985. Do blue grouse form leks? *The Auk*, 102: 180-184.
- Litzbarski, H. 1993. Das Schutzproject "Großtrappe" in Brandenburg. *Berichte zum Vogelschutz*, 31: 61-66.

Litzbarski, B. & H. Litzbarski. 1996. Einfluß von Habitatstruktur und Entomofauna auf die Kükenaufzucht bei der Großtrappe (*Otis tarda* L., 1758). *Natursch. Land. Brand.*, 5: 59-64.

Lucio, A. & F. J. Purroy. 1990. La población de avutardas de la provincia de León. Págs. 53-58. En J. C. Alonso & J. A. Alonso (eds.), *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la avutarda en tres regiones españolas*. ICONA, Colección técnica. Madrid.

Lukschanderl, L. 1971. Zur Verbreitung und Ökologie der Großtrappe (*Otis tarda* L.) in Österreich. *Journal für Ornithologie*, 112: 70-93.

Lundberg, P. 1987. Partial bird migration and evolutionary stable strategies. *J. theor. Biol.*, 125: 351-360.

Lundberg, P. 1988. The evolution of partial bird migration. *TREE*, 3: 172-175.

Manning, J. T. 1984. Males and the advantage of sex. *J. Theor. Biol.*, 108: 215-20.

Manning, J. T. 1985. Choosy females and correlates of male age. *J. Theor. Biol.*, 116: 349-54.

- Manning, J. T. 1989. Age-advertisement and the evolution of the peacock's train. *J. Evol. Biol.*, 2: 379-384.
- Marchetti, K. & T. Price. 1989. Differences in the foraging of juvenile and adult birds: the importance of developmental constraints. *Biol. Rev.*, 64: 51-70.
- Martín, E. 1997. *Dispersión juvenil y cuidado maternal en la avutarda (Otis tarda)*. Tesis doctoral Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- Martin, P. & Bateson, P. *Measuring Behaviour. An introductory guide* (2ª edición). Cambridge University Press. Cambridge.
- Martín, L. J. e I. Martín. 1990. Situación de la Avutarda en La Moraña, zona norte y oeste (Ávila). *El Cervunal*, 3: 12-25.
- Mateos, C. & J. Carranza. 1996. On the intersexual selection for spurs in the ring-necked pheasant. *Behav. Ecol.*, 7: 362-369.
- Mathisen, J. 1966. Patagial tags on Evening Grosbeaks. *IBBA News*, 38:129.
- Maynard-Smith, J. M. 1991. Theories of sexual selection. *TREE*, 6: 146-51.

- McDonald, D. B. 1989. Cooperation under sexual selection: Age-graded changes in a lekking bird. *Am. Nat.* 134: 709-730.
- Melvin, S. M. & S. A. Temple. 1987. Radiotelemetry techniques for international crane studies. Págs. 481-492. En Archibald, G. W. & R. F. Pasquier (eds.), *Proc. Intl. Crane Workshop*. Intl. Crane Found. Baraboo, Wisconsin.
- MØller, A. P. 1990. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality. *Anim. Behav.*, 40: 1185-1187.
- MØller, A. P & J. Höglund. 1991. Patterns of fluctuating asymmetry in avian feather ornaments: Implications for models of sexual selection. *Proc. Roy. Soc. London*, 245: 1-5.
- Morales, M.B., J.C. Alonso, E. Martín & J.A., Alonso. 1996. Mating system in the Great Bustard: a review of published work in light of recent radiotracking results. Págs. 131-136. En J. Fernández Gutiérrez & J. Sanz-Zuasti (Eds.) *Conservación de las Aves Esteparias y su Hábitat*. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- Morgenweck, R. O. & W. H. Marshall. 1977. Wing marker for American Woodcock. *Bird Banding*, 48: 224-227.

- Mussehl, T. W. 1960. Blue Grouse production, movements and populations in the Bridger Mountains, Montana. *J. Wildl. Manage.*, 24: 60-68.
- Myers, J. P. 1981. A test of three hypothesis for latitudinal segregation of the sexes in wintering birds. *Can. J. Zool.* 59: 1527-1534.
- Newton, I. 1989 (ed.), *Lifetime reproduction in Birds*. Academic Press. London.
- Oakes, E. J. (1992). Lekking and the evolution of sexual dimorphism in birds: Comparative approaches. *Am. Nat.*, 140: 665-684.
- Olson, V. A. e I. P. F. Owens, 1998. Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *TREE*, 13: 510-514.
- Osborne, P. E., M. Al Bowardi & T. Bailey. 1997. Migration of the houbara bustard *Chlamydotis undulata* from Abu Dhabi to Turkmenistan: the first results from satellite tracking studies. *Ibis*, 139: 192-196.
- Oring, L. W. 1982. Avian mating systems. Págs. 1-92. En D. S. Farner, J. R. King & K. C. Parkes (eds.), *Avian Biology*. Academic Press. New York
- Palacios, F., J. Garzón & J. Castroviejo. 1975. La alimentación de la Avutarda (*Otis tarda* L.) en España, especialmente en primavera. *Ardeola* 21: 347-406.

- Palacios, J. & M. Rodríguez. 1996. La gestión en la Reserva "Las Lagunas de Villafáfila". Págs. 315-325. En J. Fernández Gutiérrez & J. Sanz-Zuasti (eds.), *Conservación de las aves esteparias y su hábitat*. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- Parker, G. A. & W. J. Sutherland. 1986. Ideal free distribution when individuals differ in competitive ability: phenotype-limited ideal free models. *Animal Behaviour*, 34: 1222-1242.
- Parry, U. A. 1967. The patagial method for tagging birds. *Austral. Bird Band.*, 48: 224-227.
- Payne, R. B. 1984. Sexual selection, lek and arena behavior and sexual size dimorphism in birds. *Ornithol. Monogr.* 33.
- Peña, J. de la. 1980. The Great Bustard in Spain. *Symposium papers on the Great Bustard Otis tarda (Sofía, Bulgaria, 1978) and the Houbara Bustard Chlamydotis undulata*. FSIG/CIC/Game Conservancy. Athens.
- Pekins, J.P. 1988. Effects of Poncho-mounted radios on Blue Grouse. *J. Field Ornithol.* 59: 46-59.

- Petrie, M., T. Halliday & C. Sanders. 1991. Peahens prefer peacocks with elaborated trains. *Anim. Behav.*, 41: 323-331.
- Potts, G. R. 1980. The effects of modern agriculture, nest predation and game management on the population ecology of partridges. *Advanced Ecology Research*, 11: 1-79.
- Pulliam, H. R. & T. Caraco. 1984. Living in groups: Is there an optimal group size? Págs. 122-147. En J. R. Krebs & N. B. Davies (eds.), *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach* (2ª edición). Blackwell Scientific Publications. Oxord.
- Purroy, F. J. 1982. Simposio internacional sobre conservación de avutardas en Europa occidental. *Quercus* 7, 13-16.
- Qvarnström, A. & E. Forsgren, 1998. Should females prefer dominant males? *TREE*, 13: 498-501.
- Ralph, C. L. 1969. The control of colors in birds. *Am. Zool.*, 9: 521-530.
- Reed, M. J. & A. P. Dobson, 1993. Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment. *TREE*, 8: 253-256.

- Rolstad, J. 1989. *Habitat and range use of Capercaillie Tetrao urogallus L. in southcentral Scandinavian forests*. Tesis doctoral. Agricultural Univ. As, Noruega.
- Rodríguez, M & J. Palacios. 1993. *Guía de la Reserva Nacional de Caza de las Lagunas de Villafáfila*. Junta de Castilla y León. Valladolid.
- Schroeder, M. A. 1985. Behavioral differences of female Spruce Grouse undertaking short and long migrations. *The Condor*, 87: 281-286.
- Schroeder, M. A. & D. A. Boag. 1988. Dispersal in Spruce Grouse: is inheritance involved? *Anim. Behav.*, 36: 305-307.
- Schroeder, M. A. & C. E. Braun. 1993. Partial migration in a population of greater prairie-chickens in northeastern colorado. *The Auk*, 110: 21-28.
- Shüz, E. & W. Meise. 1968. Zum Begriff des Teilziehers. *Vogelwarte*, 24: 213-217.
- Siegel, S. & Castellan, N. J. 1988. *Non Parametric Statistics for the Behavioral Sciences* (2ª edición). Mc Graw & Hill. Nueva York.

- Sinclair, A. R. E. 1983. The function of distance movements in vertebrates. Págs. 240-258. En I. R. Swingland & P. J. Greenwood (eds.), *The ecology of animal movements*. Clarendon Press. Oxford.
- Slagsvold, T. & T. Grasaas. 1979. Autumn population size of Capercaillie in relation to weather. *Ornis Scand.*, 10: 37-41.
- Small, R.J. & P.H. Rusch. 1985. Backpacks vs. Ponchos: Survival and movements of radio-marked Ruffed Grouse. *Wild. Soc. Bull.*, 13:163-165.
- Small, R.J., Holzward J.C. & Rusch P.H. 1993. Are Ruffed Grouse vulnerable to mortality during dispersal? *Ecology*, 74: 2020-2026.
- Smith, L. H. 1982. Moulting sequences in the development of the tail plumage of the Superb lyrebird *Menura novaehollandiae*. *Aust. Wild. Res.*, 9: 311-330.
- Smith, H. G. & J. Nilsson. 1987. Intraspecific variation in migratory pattern of a partial migrant, the Blue Tit (*Parus caeruleus*): An evaluation of different hypothesis. *The Auk*, 104: 109-115.
- Smith A. T. & M. M. Peacock, 1990. Conspecific Attraction and the determination of metapopulation colonization rates. *Conserv. Biol.*, 4: 320-323.

- Snow, D. W. 1985. Lek. Págs. 326-328. En B Campbell & E. Lack (eds.), *A dictionary of birds*. T & A. D. Poyser, Carlton.
- Snyder, W.D. 1985. Survival of radio-marked hen ring-necked pheasants in colorado. *J. Wildl. Manage.*, 49: 1045-1046.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1969. *Biometry* (1ª edición) W. H. Freeman and Company. New York.
- Southern, W. E. 1971. Evaluation of a plastic wingmarker for full studies. *Bird Banding*, 42: 88-91.
- Sterbetz, I. 1980. Present situation of Great Bustard *Otis tarda* in Hungary. Págs. 114-117. En Goriup, P.D. & V. Harsh. (eds.), *Bustards in decline*. Tourism & Wildlife Society in of India, Jaipur.
- Sterbetz, I. 1981. Comparative investigations into the reproductive behaviour of monogamous, polygamous and unmated Great Bustard populations in Southeastern Hungary. *Aquila*, 87: 31-47.
- Suárez, F., H. Sáinz, T. Santos & F. González Bernáldez. 1991. *Las Estepas Ibéricas*. MOPT. Madrid.

- Sutherland, W. J. & G. A. Parker. 1985. Distribution of unequal competitors. Págs. 255-274. En R. M. Sibly & R. H. Smith (eds.), *Behavioural Ecology: Ecological consequences of Adaptive Behaviour*. Blackwell. Oxford.
- Tapias, A. 1980. La Avutarda en Cáceres. *Caza y Pesca*, 449: 309-310.
- Terrill, S.B. 1990. Food availability, migratory behavior, and population dynamics of terrestrial birds during the nonreproductive season. *Studies in Avian Biology*, 13: 438-443.
- Terrill, S. B. & K. P. Able. 1988. Bird migration terminology. *The Auk*, 105: 205-206.
- Trigo de Yarto, E. 1971. La avutarda en España (informe inédito). *XVIII Triennial Genral Meeting of the international Council for Hunting*. Federación Española de Caza. Madrid.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. Págs. 136-179. En B. Campbell (ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971*. Heinemann. London.
- U. S. Fish and Wildlife Service Transmittal Sheet. 1987. U. S. Dept. of the Interior Bureau of Spt. Fisheries and Wildl.

van Rijn, J.G. 1991. *The Ruff*. T. and A.D. Poyser. London.

Vehrencamp, S. L. & J. W. Bradbury. 1984. Mating system and Ecology. Págs. 251-278. En J. R. Krebs & N. B. Davies (eds.), *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach* (2ª edición). Blackwell Scientific Publications. Oxord.

Vehrencamp, S. L., J. W. Bradbury & R. M. Gibson. 1989. The energetic cost of display in male sage grouse. *Anim. Behav.*, 38: 885-896.

Weatherhead, P. J. & R. J. Robertson. 1979. Offspring quality and the polygyny threshold: "The sixty son hypothesis. *Am Nat.*, 113: 201-208.

West-Eberhard, M. J. 1979. Sexual selection, social competition, and evolution. *Proc. Am. Phil. Soc.*, 123: 222-234.

White, G. C. & R. A. Garrot. 1990. *Analysis of wildlife radio-tracking data*. Academic Press. New York.

Widemo, F. 1998. Competition for females on leks when male competitive abilities differ: empirical test of a model. *Behav. Ecol.*, 9: 427-431.

- Widemo, F. & Y. P. F. Owens. 1995. Lek size, male mating skew and the evolution of lekking. *Nature*, 373: 148-151.
- Wilson, R.J., R.D. Drobney & D.L. Hallet. 1992. Survival, dispersal, and site fidelity of wild female ring-necked pheasants following translocation. *J. Wildl. Manage.* 56: 79-85.
- Wiley, R. H. 1978. The lek mating system of the sage grouse. *Sci. Amer.* 238: 114-25.
- Williams, G. C. 1966. *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought*. Princeton University Press. Princeton.
- Wing, L. 1947. Seasonal movements of the Blue Grouse. *Trans. N. Am. Wildl. Conf.*, 12: 504-510.
- Wunderle, J. M. 1991. Age-specific foraging proficiency in birds. *Curr. Ornithol.*, 8: 273-324.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection: a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.*, 53: 205-14.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis* (2^a edición). Prentice-Hall. New Jersey.

Zwickel, F. C., I. O. Buss & J. H. Brigham. 1968. Autumn movements of Blue Grouse and their relevance to populations and management. *J. Wildl. Manage.*, 32: 456-468.

