

Tesis doctoral: Dispersión juvenil y cuidado maternal en la avutarda (*Otis tarda*)
Doctorando: Enrique Matín
Directores: Dr. Juan C. Alonso y Dr. Javier A. Alonso
Año: 1997

Resumen

Técnicas de marcaje y seguimiento

El marcaje con placas alares y emisores de radio se considera el método óptimo para el estudio del comportamiento de las avutardas, al permitir obtener información precisa sobre movimientos, área de campeo y relaciones sociales entre individuos. Debido al amplio rango de movimiento de las aves en dispersión juvenil o estacional, es aconsejable para el estudio de dichos aspectos el seguimiento por radio mediante avionetas, o bien vía satélite.

No hemos observado incrementos de mortalidad, ni alteraciones en el comportamiento de los individuos marcados, imputables al marcaje con placas alares o radioemisores.

Los diferentes sistemas probados de sujeción de radioemisores muestran que, para los pollos machos y para los pollos hembras de mayor tamaño, el mejor método es el arnés elástico, mientras que para las hembras pequeñas se recomienda el tipo poncho.

Dimorfismo sexual en tamaño en los pollo

Se propone un índice biométrico (cola / peso), que permite distinguir el sexo ir de los pollos a una edad de entre uno y tres meses, con cerca de un 100% de confianza. Los pollos de sexo masculino presentan valores de dicho índice inferiores a 0.098, mientras que las hembras presentan valores superiores.

Comportamiento de madres y pollos durante el periodo de dependencia materna

La calidad (contenido energético y tamaño medio de los elementos consumidos) y la digestibilidad del alimento deben influir notablemente en la disponibilidad de tiempo y, por tanto, en el reparto estacional y horario de actividades. Las avutardas ingieren mayor cantidad de alimento y pasan inactivas menos tiempo en invierno. Ello seguramente se debe a la menor calidad media de la dieta vegetal durante esa estación, respecto a la dieta fundamentalmente a base de insectos del verano, así como a los mayores requerimientos energéticos ya la menor duración del fotoperiodo en la estación fría.

El modelo estacional de actividad de las madres es muy similar al de los pollos: durante los primeros meses de la vida de éstos, la familia pasa gran cantidad de tiempo oculta e inactiva, ya partir del invierno, el patrón de li comportamiento de las madres se asemeja al de las hembras que no tienen pollo.

Desde un punto de vista circadiano, el tiempo de inactividad es máximo durante las horas centrales del día, cuando hace más calor. Las distintas actividades presentan una distribución horaria bimodal, con valores máximos a primera y última hora del día, salvo en los meses invernales, en los que, debido a la corta duración del día, el tiempo de inactividad es mínimo, y la actividad más frecuente la de alimentación. El máximo de ingestión de última hora de la tarde es mayor que el de la mañana.

Las diferencias en el tiempo de búsqueda de alimento entre verano e invierno son más acusadas en las madres que en las hembras que no tienen pollos, debido al menor tiempo de que disponen las madres para comer durante los primeros meses de vida del pollo.

La presencia de pollos dependientes supone para la madre un considerable esfuerzo parental a lo largo de los seis primeros meses de vida de aquellos. La escasa habilidad de los pollos para encontrar alimento, junto con sus mayores necesidades energéticas derivadas del crecimiento, son compensadas con una mayor inversión de tiempo por su parte en la alimentación. El resultado es que, a costa de un mayor esfuerzo de vigilancia para las madres en relación con las hembras que no tienen pollo, la ingestión de alimento por los pollos es considerablemente mayor que la de sus madres.

Los pollos de sexo masculino ingieren, a su vez, más alimento que los de sexo femenino, como consecuencia del desarrollo temprano del dimorfismo sexual en esta especie.

Las familias se mantienen en general aisladas del resto de individuos hasta que los pollos cumplen, como mínimo, 4-6 meses de edad. A partir de ese momento, que coincide con el inicio del otoño, se van agrupando progresivamente en bandos mayores, compuestos de varias familias y hembras no reproductoras o que han perdido la cría.

La frecuencia de cebas recibidas por los pollos de sus madres es máxima en el primer mes de vida de aquellos, disminuyendo a lo largo del período de dependencia, hasta ser nula ya en la siguiente primavera, cuando las hembras inician una nueva estación reproductiva. No existen diferencias significativas en la cantidad media mensual de cebas que recibieron los pollos de uno y otro sexo a lo largo de todo el período de dependencia, salvo en el mes de febrero, en el que los pollos machos ya no reciben ninguna. Aquellos individuos a los que sus madres les cebaron muy frecuentemente en las fases más tempranas de su desarrollo muestran una pendiente muy pronunciada en la disminución estacional de la tasa de cebas recibidas y una fecha de independencia más temprana. Así, por ejemplo, la elevada frecuencia petitoria de los pollos machos respecto a los pollos hembras, y la de algunos pollos machos respecto a otros, en los primeros meses de su dependencia materna, seguramente incrementa el conflicto materno-filial y acelera la disminución de la tasa de cebas maternas y la fecha de emancipación de los machos, y especialmente, de los más cebados. Ello sugiere que las madres podrían ejercer un cierto control de la fecha de emancipación de sus pollos, mediante la regulación de la frecuencia de cebas a los mismos.

Mortalidad juvenil y sesgo en la proporción de sexos

La mortalidad juvenil es elevada a lo largo de los primeros cuatro meses de vida (los valores obtenidos en este estudio fueron de un 60-70 % entre julio y septiembre), descendiendo posteriormente a valores cercanos a los de la población adulta. La mortalidad es mayor en los pollos de sexo masculino que en los de sexo femenino, debido, por una parte probablemente a la mayor dificultad que encuentran los primeros en cubrir su mayor demanda energética, y por otra, a su mayor vulnerabilidad frente a los depredadores, según sugiere la mayor facilidad de su captura. Por ello, el sesgo sexual a favor de las hembras característico de la especie ya se empieza a producir desde edades muy tempranas, siendo más patente a dichas edades en aquellos años en los que la productividad es mayor.

La depredación por perros y zorros es la principal causa de mortalidad juvenil (83% de los casos de muerte por causa conocida). Es posible que la cosecha repentina (en pocos días o semanas) de la superficie de cereal, que constituye la principal cobertura vegetal de que dispone la especie, produzca un incremento artificial de la mortalidad juvenil natural de la especie durante el mes de agosto.

Diferencias en el cuidado maternal de los pollos según su sexo

A lo largo de los primeros seis meses de vida de los pollos, las madres invierten más recursos en sus hijos que en sus hijas. Los pollos de sexo masculino permanecen generalmente más cerca de su madre, reciben más cebas de ella, e ingieren también ellos mismos más alimento que los de sexo femenino. Asimismo, en las familias de dos pollos de distinto sexo, existe una tendencia por parte de la madre a cebar más al pollo macho. Los pollos machos no sólo se esfuerzan más en ser cebados, sino que tienen mayor éxito en sus peticiones de ceba a la madre, tanto en acercamientos a ella, bien en solitario, bien simultáneamente a sus hermanas, como cuando la ceba se produce sin acercamiento de los pollos a la madre. Estas diferencias en la inversión materna en los pollos de uno y otro sexo son, en realidad, aproximadamente proporcionales a las necesidades alimentarias de éstos, y vienen seguramente impuestas por su diferente tasa de crecimiento. Se demuestra así que es más costoso para una madre criar aun pollo macho que a un pollo hembra. Sin embargo, es posible que la mayor inversión materna en los hijos en las fases tempranas del período de dependencia se vea compensada por una inversión más prolongada en las hijas, como consecuencia del más dilatado período de dependencia de éstas, y de su tendencia filopátrica, frente ala tendencia dispersiva de los pollos machos (véase más abajo).

Duración del periodo de dependencia materna, dispersión juvenil y natal, y establecimiento de los jóvenes como adultos reproductores

Los jóvenes de sexo masculino se emanciparon de sus madres e iniciaron su dispersión juvenil antes que los de sexo femenino (como norma general, a los 6-11 meses, ya los 8-15 meses, respectivamente). El

período de dispersión juvenil fue más prolongado, y las distancias alcanzadas durante el mismo, más lejanas del lugar natal en los machos que en las hembras.

Una vez que se produce la emancipación, es frecuente que las avutardas jóvenes se agrupen temporalmente con otros individuos de su mismo sexo y edad. En los machos jóvenes el agrupamiento con individuos de su misma cohorte se produce a partir de los meses de enero-febrero, justo antes de realizar su primer movimiento dispersivo amplio, mientras que en el caso de las hembras jóvenes, se alcanza alrededor del mes de mayo, cuando las madres inician una nueva estación reproductiva.

La distancia de dispersión natal (entre el lugar natal y el de establecimiento como reproductor) es también más larga en los machos que en las hembras. Todos los machos se dispersaron de las inmediaciones de sus nidos natales, estableciéndose como adultos a distancias de entre 5 y 65 km de aquellos. Por el contrario, las hembras mostraron un comportamiento fuertemente filopátrico, estableciéndose a distancias de entre sólo 0.5 y 5 km de sus nidos natales.

La dispersión natal parece ser, en la avutarda, un comportamiento complejo determinado por la interacción de múltiples causas próximas y últimas. El mantenimiento de la diversidad genética en la población (o, dicho de otro modo, la evitación de una elevada endogamia), y la fuerte competencia intrasexual en los machos por la reproducción son, probablemente, las causas últimas más importantes de la marcada dispersión de los machos, pudiendo ambos factores haber actuado conjuntamente a lo largo de la evolución. De manera similar a como se ha sugerido para algunos mamíferos, el sesgo en la dispersión a favor de los machos puede haber evolucionado en la avutarda, originalmente, para prevenir una excesiva endogamia, aunque puede haber sido reforzado, simultáneamente, gracias a que mejora el acceso reproductivo de los machos a las hembras, dada la fuerte competencia intrasexual determinada por su sistema reproductor poligínico. Las hembras habrían desarrollado algún mecanismo para seleccionar determinados machos reproductores no emparentados con ellas. De esta manera, la dispersión natal de los machos jóvenes es, probablemente, un proceso adaptativo, tanto para los machos dispersados como para los individuos relacionados con ellos (madre, hermanas, padre).

Los jóvenes machos que habían ingerido mayor cantidad de alimento y recibido mayor número de cebas maternas durante los primeros cuatro meses de vida, se emanciparon antes y también mostraron una tendencia a dispersarse de las zonas natales antes que los que habían ingerido menos alimento o habían sido menos cebados. Los primeros se integraron antes en bandos de machos jóvenes y, posteriormente, en bandos de machos adultos (*leks*), y se establecieron como machos reproductores antes, y en lugares más cercanos y de mayor densidad de machos. Estos resultados sugieren que el cuidado maternal y la ganancia de peso durante las primeras fases del desarrollo de los pollos de sexo masculino ejercen una vital influencia sobre la futura capacidad competitiva del individuo y su aptitud como adulto reproductor. Los resultados concuerdan con el valor selectivo del gran tamaño en los machos en la avutarda, y sugieren un mecanismo evolutivo por el cual la especie ha podido desarrollar tan marcado dimorfismo sexual en peso.

En las hembras no se encontró ninguna de estas correlaciones. Ellas muestran menos variabilidad en su dispersión, regresando, en general, a sus áreas natales tras un período juvenil menos prolongado y que las lleva a lugares menos apartados del lugar donde nacieron. Su éxito reproductivo, una vez adultas, depende seguramente más de los recursos locales, pudiendo el mismo resultar quizá incrementado gracias a la asociación con otras hembras relacionadas con ellas. Seguramente por ello ha debido evolucionar en las hembras el comportamiento filopátrico y la facilidad para aceptar a descendientes de su mismo sexo en sus territorios natales. Una explicación alternativa sería que la dispersión de los machos fuese una consecuencia de la filopatria de las hembras, y ésta consecuencia a su vez de la poliginia de los machos y de su corta permanencia en las áreas natales. La evolución del comportamiento dispersivo en la avutarda es una excepción entre las aves, en la mayoría de cuyas especies, incluyendo a muchas con sistema reproductor basado en *leks* o arenas, el modelo normal presenta un sesgo a favor de las hembras. La avutarda representa, por tanto, en éste y otros aspectos de su comportamiento, un interesante caso de convergencia evolutiva con los mamíferos poligínicos.