

Tesis doctoral: Ecología reproductiva y movimientos estacionales en la avutarda (*Otis tarda*)
Doctorando: Manuel Morales
Directores: Dr. Juan C. Alonso y Dr. Javier A. Alonso
Año: 2000

Resumen

Técnicas de marcaje y seguimiento

El marcaje con emisores de radio, bien acompañado de placas alares, o bien con placas dorsales incorporadas, ha resultado ser un método apropiado 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 fue de gran utilidad 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.

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 real de la población estudiada, estando la operacional más sesgada hacia las hembras.

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 marginal mente 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.

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

Movimientos 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 postreproductiva 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 radiomarcados, 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 un cierto grado de coincidencia entre las áreas visitadas por los machos durante su dispersión juvenil y las zonas a las que, posteriormente, acudirán 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, peso) 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. 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 las 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, y los patrones (2) y (4) 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, 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 reproductivo 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 variantes 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 (d.e.= 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 parece estar asociada a la cantidad de precipitaciones invernal es (entre octubre y marzo, incluidos) previas a cada temporada de cría, las cuales influyen en la disponibilidad de alimento en la fase de máximo crecimiento de 1 los pollos. Las precipitaciones en la fase de eclosión actuarían como potenciadoras del efecto negativo de una sequía invernal; 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, aunque éste es también significativamente mayor en años de productividad superior a la media.

Éxito reproductivo individual en las hembras

Las hembras más viejas tienen mayor éxito reproductivo, 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 reproductivo. La edad media a la que una hembra realiza su primer intento reproductivo 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 con un mayor éxito reproductivo medio (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 que son buenas reproductoras.

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, esto 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 10.5 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 de los individuos de edad conocida ni viceversa. 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 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 toda 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 (1994) 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.