

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSTGRADO

FUNCIÓN DEL CANTO Y EL TERRITORIO EN MACHOS DE LA CODORNIZ DE
MONTE *Colinus leucopogon* (ODONTOPHORIDAE: AVES) DURANTE EL
PERIODO REPRODUCTIVO

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Estudios
de Posgrado en Biología para optar al grado de Magister Scientiae en
Biología

LUIS ANDRÉS SANDOVAL VARGAS

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2008

DEDICATORIA Y AGRADECIMIENTOS

Les dedico esta tesis a mis padres por todo su apoyo incondicional estos años. Agradezco en primer lugar a mi comité de tesis Gilbert Barrantes, William Eberhard y Edgardo Arévalo por sus valiosos comentarios que me ayudaron a mejorar sustancialmente los capítulos que componen esta tesis. A Gilbert Barrantes por todo el tiempo que me dedico para discutir todas las dudas que me surgieron a lo largo del proceso de investigación y elaboración de la tesis, así como por su paciencia. Quisiera agradecer a Cesar Sánchez por apoyarme y aclararme las dudas con los análisis en bioacústica, y a Ideawild por financiar parte del equipo utilizado para la realización de la tesis. También agradezco al Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica, por facilitarme los datos de precipitación y temperatura.

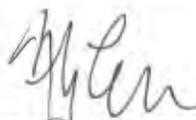
“Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae en Biología.”



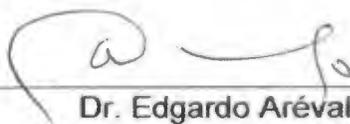
M.Sc. Henriette Raventós Vorst
**Representante de la Decana a.i
Sistema de Estudios de Posgrado**



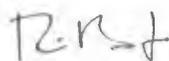
Dr. Gilbert Barrantes Montero
Director de Tesis



Dr. William Eberhard Cabtree
Asesor



Dr. Edgardo Arévalo
Asesor



Dr. Ramiro Barrantes Mesen
Director
Programa de Estudios de Posgrado en Biología



Luis Andrés Sandoval Vargas
Candidato

INDICE

Dedicatoria y agradecimiento.....	ii
Hoja de aceptación.....	iii
Resumen	vii
Lista de Cuadros	viii
Lista de Figuras	ix
Lista de Ilustraciones.....	xi
Introducción general	1
Capítulo 1. Estacionalidad, permanencia territorial en machos y éxito de atraer hembras en <i>Colinus leucopogon</i> (Odontophoridae: Aves)	
Resumen.....	9
Introducción.....	9
Métodos.....	10
Análisis Estadístico.....	13

Resultados.....	14
Discusión.....	15
Literatura citada.....	17

Capítulo 2. Características territoriales y variación del canto en machos de *Colinus leucopogon* durante la época reproductiva y la relación con la adquisición de parejas.

Resumen.....	28
Introducción.....	28
Métodos.....	30
Análisis Estadístico.....	32
Resultados.....	34
Discusión.....	36
Literatura citada.....	40

Capítulo 3. Comportamiento y variación en las vocalizaciones de respuesta de machos de la Codorniz de Monte Pechimanchada (*Colinus leucopogon*) a vocalizaciones de machos y hembras dentro de sus territorios.

Resumen.....	52
Introducción.....	53
Métodos.....	53

Resultados.....	56
Respuesta a la vocalización del macho.....	56
Respuesta a la vocalización de la hembra.....	57
Cambios en el canto del macho.....	58
Discusión.....	58
Literatura citada.....	61

Capítulo 4. Descripción del comportamiento de cuidado parental en la Codorniz de Monte (*Colinus leucopogon*).

Resumen.....	67
Introducción.....	67
Métodos.....	68
Resultados.....	69
Comportamiento del macho.....	70
Comportamiento de la hembra.....	70
Discusión.....	72
Literatura citada.....	74

RESUMEN

La selección sexual en Galliformes esta influenciada por características como el tamaño de los individuos, color de las crestas, intensidad del despliegue y el canto, siendo esta última una de las características menos estudiadas. Mis objetivos fueron a) estudiar la relación entre las características del territorio y las vocalizaciones de los machos; b) la relación entre las características del canto con la fecha de establecimiento, permanencia dentro del territorio y la adquisición de pareja; y c) describir el comportamiento de cuidado parental frente a un posible depredador en *Colinus leucopogon*.

El estudio lo realicé en Getsemaní, Costa Rica, durante los periodos reproductivos de 2005 y 2006, grabando las vocalizaciones emitidas por machos territoriales y las respuestas vocales a vocalizaciones de machos y hembras conespecíficos. Las variables territoriales no influyeron en la permanencia de los 30 machos estudiados dentro de su territorio, ni en la adquisición de pareja. Las variables acústicas no influyeron en la permanencia de los machos en su territorio, pero si en la fecha de establecimiento. Machos que se establecieron después del tercer mes presentaron valores mayores de la frecuencia baja del canto y fueron favorecidos por la escogencia de las hembras. Los machos se aproximaron más y en menor tiempo a las vocalizaciones de las hembras que de los machos. La hembra fue la que presento un mayor grado de cuidado parental de los pichones en presencia a depredadores, que el macho.

LISTA DE CUADROS

Capítulo 1

Cuadro 1. Relación entre la duración del territorio de los machos de *Colinus leucopogon* con características territoriales y del canto, durante los periodos reproductivos de 2005-2006.....21

Capítulo 2

Cuadro 1. Promedio (\pm DS) de las características del territorio de los machos de *Colinus leucopogon*, a lo largo de la época reproductiva.....46

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

Fig. 1. Precipitación mensual en Getsemaní, Heredia de 1982-2005.....22

Fig. 2. Precipitación diaria durante el mes de marzo en cinco años, y la fecha cuando se observó el primer macho territorial de *Colinus leucopogon* cantando (punto).....25

Fig. 3. Duración promedio (+DS) de los machos de *Colinus leucopogon* dentro de sus territorios, según el mes en que se establecieron dentro de su territorio, durante los periodos reproductivos de 2005-2006.....26

Fig. 4. Número de machos con territorios y parejas promedio de *Colinus leucopogon* observadas por mes durante los periodos reproductivos de 2005-2006.....27

Capítulo 2

Fig. 1. Espectrograma del canto del macho de *Colinus leucopogon*, donde se indican los dos elementos harmónicos que lo constituyen (1, 1a y 2).....47

Fig. 2. Promedios (\pm DS) de las características del canto de los machos de *Colinus leucopogon* según el mes en que comenzaron a cantar, durante la época reproductiva.51

Capítulo 3

Fig. 1. Variación en las características acústicas medidas en los cantos de machos de *Colinus leucopogon* como respuesta a cantos de otro macho y vocalizaciones de hembras, durante el periodo reproductivo.....65

Fig. 2. Variación de la desviación estándar en los cantos de machos de *Colinus leucopogon* como respuesta a vocalizaciones de machos y hembras, respecto al control, durante el periodo reproductivo.....66

Capítulo 4

Fig. 3. Sonograma de la llamada de silencio de la hembra de *Colinus leucopogon* a los pichones, y llamada de los pichones79

LISTA DE ILUSTRACIONES

Capítulo 4

Fig. 1. Posición de ala rota exhibida por las hembras de *Colinus leucopogon*, en presencia de un depredador cuando se encuentra cerca de las crías.....77

Fig. 2. Posición de pata quebrada exhibida por las hembras de *Colinus leucopogon*, en presencia de un depredador cuando se encuentra cerca de las crías.....78

Fig. 4. Posición de acercamiento de la hembra de *Colinus leucopogon* al depredador cuando se les reproduce la llamada de un pichón.....80

INTRODUCCION GENERAL

La selección sexual muchas veces resulta en la evolución de caracteres que difieren entre sexos y que afectan la probabilidad de acceso del macho a la hembra (Darwin 1871, Andersson 1994, Calkins y Burley 2003). Estos caracteres se despliegan de dos formas: en luchas directas de macho contra macho, y para poder ser elegidos por las hembras (Kodric-Brown y Brown 1984, Hagelin y Ligon 2001, Hagelin 2002, Calkin y Burley 2003), contextos conocidos como selección intra-sexual y selección inter-sexual, respectivamente.

En los enfrentamientos entre dos machos, estas interacciones pueden escalar desde despliegues (Hagelin 2002), hasta persecuciones y agresiones físicas (Brodsky 1988, Alatalo *et al.* 1991, Petrie *et al.* 1991). Los ganadores de estos encuentros aumentan su probabilidad de acceso a la hembra y por ende la de reproducirse (Alatalo *et al.* 1991).

Por otra parte en la selección inter-sexual, los machos no se enfrentan directamente. En estas interacciones los machos despliegan comportamientos y características físicas, cuyo objetivo es mostrar las cualidades distintivas individuales a las hembras y competir por la elección de ellas (TenCate y Batenson 1988, Basolo 1990, Ryan *et al.* 1990, Kirkpatrick y Ryan 1991, Beani y Dessi-Fulgheri 1995, Ligon y Zwartjes 1995a, Córdoba-Aguilar 1999, Hagelin y Ligon 2001, Calkins y Burley 2003).

Ambos tipos de selección han sido estudiadas en varias especies del orden Galliformes, principalmente en aquellas con dimorfismo o dicromatismo sexual, como por ejemplo la Perdiz Común, *Perdix perdix* (Dahlgren 1990, Beani y Dessi-Fulgheri 1995); los Gallos Salvajes, *Gallus gallus* (Ligon *et al.* 1990, Zuk *et al.*

1990a, 1990b, 1992; Ligon y Zwarjes 1995a, 1995b); el Faisán Collarejo, *Phasianus colchicus* (von Schantz *et al.* 1989, Hillgarth 1990, Mateos y Carranza 1995); el Urogallo de Rocas, *Lagopus mutus* (Brodsky 1988); el Urogallo Negro, *Tetrao tetrix* (Alatalo *et al.* 1991); el Pavo Silvestre, *Meleagris gallopavo* (Buchholz 1995); la Codorniz de California, *Callipepla californica* (Calkins y Burley 2003); y la Codorniz de Gambel, *C. gambelii* (Hagelin y Ligon 2001, Hagelin 2002); pero también en una especie con poco dimorfismo, la Codorniz Escamada, *C. squamata* (Hagelin y Ligon 2001, Hagelin 2002). Sin embargo determinar cuales características son las que brindan información a las hembras para elegir a un macho, ha sido un problema (Córdoba-Aguilar 1999, Ligon y Zwartjes 1995b), ya que es difícil discernir y cuantificar el efecto de los diferentes caracteres en la selección que ellas hacen (Calkins y Burley 2003).

En este orden los machos de muchas especies poseen plumajes muy elaborados (Kimball y Ligon 1999, Madge y McGowan 2002). Sin embargo, esta no es necesariamente una característica determinante en las competencias entre machos (Ligon *et al.* 1990, Hagelin y Ligon 2001), ni en la escogencia de los machos por hembras (Beani y Dessi-Fulgheri 1995, Buchholz 1995, Ligon y Zwarjes 1995a, Hagelin y Ligon 2001, pero ver Calkin y Burley 2003). Las características que influyen en la selección sexual en este grupo están relacionadas con el tamaño de los individuos (Hagelin 2002), color de las crestas (Zuk *et al.* 1990a), intensidad del despliegue (Vehrencamp *et al.* 1989, Alatalo *et al.* 1991) y el canto (Vehrencamp *et al.* 1989, Beani y Dessi-Fulgheri 1995), siendo esta última una de las características menos estudiadas.

Los estudios antes citados, se han enfocado principalmente en especies polígamas (Madge y McGowan 2002), a excepción de la Perdiz Común, *P. perdix*, (que forma territorios después de formar parejas, Beani y Dessi-Fulgheri 1995), y las tres especies de codornices *Callipepla* (estudiadas en cautiverio, Hagelin y Ligon 2001, Hagelin 2002, Calkins y Burley 2003), por lo que se desconoce la importancia del territorio en la selección de la hembra, como si ocurre en otros grupos de aves (Alatalo *et al.* 1989).

En el Valle Central y el Bosque Seco de la costa Pacífica de Costa Rica hasta los 1600 m (Leber 1975, Stiles y Skutch 1998, obs. pers.), es común encontrar una sub-especie endémica de Codorniz de Monte (*Colinus leucopogon dickeyi*) (Conover 1932, Madge y McGowan 2002). Esta es una especie que habita principalmente los suelos de las zonas abiertas, pastizales, crecimientos secundarios y cafetales del país. Además, esta es una especie altamente social fuera de la época reproductiva, formando grupos de hasta 15 individuos (Stiles y Skutch 1998, Madge y McGowan 2002). Estos grupo se desplazan en una o dos filas dependiendo del tamaño del grupo, guiados siempre por machos (obs. pers.), y se observan desde finales de julio hasta mediados de mayo en el Valle Central, traslapándose con la época reproductiva (datos sin publ.).

Durante la época reproductiva los machos de la Codorniz de Monte Pechimanchada (*Colinus leucopogon*) cambian su comportamiento hasta llegar a ser altamente territoriales (obs.pers.). Según Leber (1975) y observaciones personales, los territorios de los machos de esta especie abarcan una zona de entre 20-30 m de radio alrededor de la percha principal. Esta estimación se basa

en que la distancia mínima a la que se han observado un par de machos en territorios continuos ha sido de entre 50-60 m aproximadamente.

Estos territorios defendidos por machos contienen pastizales altos que van de 20 a 40 cm, y que aparentemente son utilizados para construir el nido por parte de la hembra. Además estos territorios contienen perchas que son utilizadas para cantar por parte de los machos, desde donde posiblemente atraen las hembras y defienden el territorio contra machos intrusos (obs. pers., Leber 1975). La actividad vocal de estos machos durante periodo reproductivo es más o menos constante. La gran mayoría de los machos comienzan a cantar después de las 0700 h, y lo hacen hasta las 1100 h, para dejar de cantar durante las horas de mayor temperatura (datos sin pub.). La actividad de canto es reanudada cerca de las 1500 h y hasta el anochecer, pero en un menor grado que en las horas de la mañana.

Aunque los machos de la Codorniz de Monte Pechimanchada (*Colinus leucopogon*) son altamente vocales durante el periodo reproductivo, se desconoce si estas vocalizaciones influyen o están involucradas en el establecimiento de los territorios y la selección del macho por parte de la hembra. Así como el papel que podría tener las características del territorio en la elección de la hembra. Aunque el inicio de la época reproductiva en esta especie parece estar influenciado por el inicio del periodo lluvioso (Leber 1975, Pérez 2000), no se ha comprobado aun. Los objetivos de esta investigación fueron: (1) determinar cuales factores ambientales influyen en el inicio del periodo reproductivo, (2) averiguar que si las características del canto o territorio influyen en la permanencia de los machos dentro del territorio, (3) cuantificar la variación del canto y los territorios de machos

de *C. leucopogon* a lo largo de la época reproductiva, (4) analizar cuales de las características territoriales o canto influyen en la adquisición de parejas, (5) describir los comportamientos de respuesta de los machos de *C. leucopogon* dentro de sus territorios, debido a vocalizaciones de otros machos y hembras de la misma especie, y (6) determinar el tipo de cuidado parental que presenta *C. leucopogon* frente a un posible depredador.

REFERENCIAS

- Alatalo, R., A. Lundberg & C. Glynn. 1989. Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics. *Nature* 323: 152-153.
- Alatalo, R., J. Höglund & A. Lundberg. 1991. Lekking in the black grouse a test of male viability. *Nature* 352: 155-156.
- Andersson, M. 1994. Sexual selection. Princeton, Nueva Jersey. 598p
- Basolo, A. 1990. Female preference predates the evolution of the sword in sword tail fish. *Science*. 250: 808-810.
- Beani, L & F. Dessi-Fulgheri. 1995. Mate choice in the grey partridge, *Perdix perdix*: role of physical and behavioural traits. *Anim. Behav.* 49: 347-356.
- Brodsky, L. 1988. Ornament size influences mating success in male rock ptarmigan. *Anim. Behav.* 36: 662-667.
- Buchholz, R. 1995. Female choice, parasite load and male ornamentation in wild turkeys. *Anim. Behav.* 50: 929-943.
- Caldkins, J. & N. Burley. 2003. Mate choice for multiple ornaments in the California quail, *Callipepla californica*. *Anim. Behav.* 65: 69-81.

- Cordoba-Aguilar, A. 1999. Male copulatory sensory stimulation induces female ejection of rival sperm in a damselfly. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 266: 769-784.
- Dahlgren, J. 1990. Female choose vigilant males: on experiment with the monogamous grey partridge, *Perdix perdix*. *Anim. Behav.* 39: 648-651.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex.* Londres, Inglaterra.
- Hagelin, J. & D. Ligon. 2001. Female quail prefer testosterone-mediated traits, rather than the ornate plumage of males. *Anim. Behav.* 61: 465-476.
- Hagelin, J. 2002. The kinds of traits involved in male-male competition: a comparison of plumage, behaviour, and body size quail. *Behav. Eco.* 13: 32-41.
- Hillgarth, N. 1990. Pheasant spurs out of fashion. *Nature* 345: 119-120.
- Kimball, R. & D. Ligon. 1999. Evolution of avian dichromatism from a proximate perspective. *Am. Nat.* 154: 182-193.
- Kirkpatrick, M. & M. Ryan. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* 350: 33-38.
- Kodric-Brown, A. & J. Brown. 1984. Truth in advertising: the kinds of traits favoured by sexual selection. *Am. Nat.* 124: 309-323.
- Leber, K. 1975. Notes on the life history of the Spot-bellied Bobwhite, *Colinus leucopogon dickeyi*, Conover. *Brenesia.* 5: 7-21.
- Ligon, D. & P. Zwartjes. 1995a. Female red junglefowl choose to mate with multiple males. *Anim. Behav.* 49: 127-135.
- Ligon, D. & P. Zwartjes. 1995b. Ornate plumage of male red junglefowl does not influence mate choice by females. *Anim. Bahav.* 49: 117-125.

- Ligon, D., R. Thornhill, M. Zuk & K. Johnson. 1990. Male-male competition, ornamentation and role of testosterone in sexual selection in red junglefowl. *Anim. Behav.* 40: 367-373.
- Madge, S. & P. McGowan. 2002. Pheasants, partridge and grouse. Princeton University, Nueva Jersey. 488p.
- Mateos, C. & J. Carranza. 1995. Female choice for morphological features of male ring-necked pheasants. *Anim. Behav.* 49: 737-748.
- Petrie, M., T. Halliday & C. Sanders. 1991. Peahens prefer peacocks with elaborate trains. *Anim. Behav.* 41: 323-331.
- Pérez, E. 2000. Seasonal diet composition in the Crested Bobwhite in savannas of central-eastern Venezuela. *Stud. Neotrop. Fauna Environm.* 35: 91-99.
- Ryan, M., J. Fox, W. Wilczynsk & A. Rand. 1990. Sexual selection for sensory exploitation in the frog *Physalemus pustulosus*. *Nature* 343: 66-68.
- Ten Cate, C. & P. Bateson. 1988. Sexual selection the evolution of conspicuous characteristics in birds by means of imprinting. *Evolution* 42: 1355-1358.
- Vehrencamp, S., J. Bradbury & R. Gibson. 1989. The energetic cost of display in male sage grouse. *Anim. Behav.* 38: 885-896.
- von Schantz, T., G. Göransson, G. Andersson, I. Fröberg, M. Grahn, A. Helgée y H. Wittzell. 1989. Female choice selects for a viability-based male trait in pheasants. *Nature* 337: 166-169.
- Zuk, M., K. Johnson, R. Thornhill & D. Ligon. 1990a. Mechanism of female choice in red junglefowl. *Evolution* 44: 477-485.

Zuk, M., R. Thornhill, D. Ligon, K. Johnson, S. Austad, S. Ligon, N. Wilmsen-Thornhill & C. Costin. 1990b. The role of male ornaments and courtship behaviour in female mate choice of Red Junglefowl. *Am. Nat.* 136: 459-473.

Zuk, M., D. Ligon & R. Thornhill. 1992. Effects of experimental manipulation of male secondary sex characters on female mate preference in red junglefowl. *Anim. Behav.* 44: 999-1006.

CAPITULO 1

Estacionalidad, permanencia territorial en machos y éxito de atraer hembras en

Colinus leucopogon (Odontophoridae: Aves)

Resumen: Aquí analizó la influencia de variables físicas en el inicio de la época reproductiva de *Colinus leucopogon*. También determino que características del canto, territorio o la adquisición de parejas influyen en la permanencia de los machos dentro del territorio. El periodo reproductivo en *C. leucopogon* inicia en el mes de marzo y esta influenciado por precipitaciones superiores a 14.3 mm. Ninguna de las variables analizadas del canto, territorio o emparejamiento, influyó en la permanencia de los machos dentro de los territorios. Una mayor permanencia de los machos dentro del territorio no se asocio con la adquisición de pareja.

Palabras claves: *Colinus leucopogon*, reproducción, precipitación, adquisición de pareja, territorialidad

Las especies que defienden territorios varían tanto en el tiempo que permanecen defendiéndolo, como en el periodo de establecimiento (Pitelka 1959, Brown 1969, Grzybowski 1983). Existen especies de aves que defienden territorios principalmente durante la época reproductiva. En general son los machos los que más presentan este comportamiento, ya que un buen territorio les permite un mayor acceso a hembras (Nero 1956, Alatalo et al. 1986, Phillips 1990, Buchanan

y Catchpole 1997). Otras especies de aves defienden territorios durante todo el año (territorios permanentes), porque contienen buenos sitios de alimentación, descanso o anidación. Los territorios permanentes son más defendidos por parejas o grupos familiares (Studd y Robertson 1988, Halle 2006a, b, Marshall-Ball et al. 2006, Mennill 2006), que por individuos solitarios.

Dentro de las codornices neotropicales (Odontophoridae), podemos encontrar ambos tipos de comportamiento territorial. Especies del género *Odontophorus* defienden territorios como grupos a lo largo del año (Franco et al. 2006, Halle 2006a, b). Por otra parte, los machos de las especies del género *Colinus*, defienden territorios únicamente durante la época reproductiva (Leber 1975, Pérez 2000, Madge y McGowan 2002, Acosta y García-Lau 2005). Los factores asociados con el establecimiento territorial de los machos dentro de este último grupo de especies son aun desconocidos. Sin embargo, este comportamiento parece estar asociado con el inicio de la estación lluviosa (Leber 1975, Pérez 2000). Los objetivos de esta investigación son determinar cuales factores ambientales se relacionan con el inicio del periodo reproductivo de los machos de *C. leucopogon*, y averiguar si la permanencia de los machos dentro de su territorio esta asociado con la adquisición de pareja, características del territorio y el canto.

Métodos

Realicé un censo semanal de *C. leucopogon* a lo largo de un transecto de 3 km, durante los meses de marzo del 2003 al 2007, y de marzo a octubre del 2005

y 2006, de las 07:00 a las 11:00 hr dentro del área de estudio. Los censos del mes de marzo fue para determinar en que fecha los machos de *C. leucopogon* iniciaron la época reproductiva y se volvieron territoriales, y los de marzo a octubre para determinar el tiempo que invirtieron los machos dentro de su territorio y el éxito de adquisición de pareja. El área muestreada es una zona de poteros y cafetales de aproximadamente 30 ha, ubicada en Getsemani-Heredia, Costa Rica (10°01'N, 84°06'W), con una altitud entre 1240 y 1360 m. El área presenta una precipitación de 2374 mm anuales, con un periodo seco de diciembre a marzo (Fig. 1), y una temperatura promedio de 20.1° C.

Utilicé como indicador del inicio de la época reproductiva el día en el cual los machos comenzaron a cantar, debido a que fuera del periodo reproductivo los machos no cantan (obs. pers.). Consideré un macho territorial como aquel individuo que cantó de forma constante durante 5 min y se desplazó menos de 5 m alrededor de la percha de canto durante los 5 min. Visité semanalmente cada sitio donde había visto un macho cantar, para determinar la permanencia del macho dentro de su territorio. Asumí que era el mismo individuo si lo encontré en la misma percha de canto. Si en una de las visitas el macho no fue observado o escuchado le reproduje primero el canto de otro macho. Si seguía sin acercarse a la grabación o vocalizar, le reproduje la llamada de una hembra. Observaciones preliminares y experimentos de playbacks para esta especie (Sandoval en prep.), así como para otras especies de la familia (Bonaccorso y Barreto 2002, Hale 2006a), han demostrado que las codornices territoriales tienden a responder a las grabaciones de los con-específicos, si están presentes en el área. Si el macho no

respondió a estas vocalizaciones durante dos semanas seguidas, considere que el macho abandonó el territorio. Si el macho no respondió durante una semana, pero en la siguiente semana si lo hizo, esa semana ausente fue incluida en el periodo total de duración del macho dentro de su territorio. Definí el territorio de cada macho como un círculo de 25m de radio centrado en la percha de canto. Dentro de esta área anote el porcentaje que corresponde al área potencialmente utilizable para anidar, el cual consiste de agrupaciones de ramets de pastos de 25 cm de alto y 30 cm de diámetro como mínimo. Anoté también el número de posibles perchas como rocas expuestas (si había un grupo de rocas juntas o una roca con dos protuberancias, contaban como una única estructura), árboles caídos y arbustos, de alturas superiores a 25 cm.

Grabé el canto de cada macho territorial durante 5 min, con una grabadora Sony TCM-5000EV (versión para aves) y un micrófono direccional Sennheiser ME 66. Del total de cantos grabados durante los 5 min, analicé un máximo de cinco cantos seleccionados de forma aleatoria. Si contaba con cinco o menos cantos para un individuo analicé todos los cantos disponibles. Digitalicé los cantos a una tasa de muestreo de 44100 Hz, y una resolución de 16 bits con el programa Cool Edit 2000 1.0 (Johnston 1999). Medí con el programa Raven 1.2 (Charif et al. 2004), la frecuencia más baja, frecuencia más alta, máxima frecuencia (lugar donde ocurre la máxima amplitud de frecuencia), la diferencia entre la frecuencia baja y alta, y la duración de cada canto. Realicé las medidas en la frecuencia fundamental del canto, debido a que es en esta frecuencia donde se acumula la

máxima energía del canto. Posteriormente calculé un promedio de cada variable por macho. Además, medí para cada individuo la tasa de cantos por minuto.

Aunque no marqué los machos, estos variaron en características del canto que me permitió diferenciarlos individualmente. Machos que clasifique como individuos diferentes variaron en un 97% en las variables acústicas medidas (Sandoval Capítulo 2). Mientras individuos que permanecieron en su mismo territorio durante varios días ($n = 4$), y que pude grabar en al menos dos ocasiones (diferencia entre las dos grabaciones de 4-43 días), difirieron en sus cantos en apenas un 37% (datos sin pub.). Realicé una búsqueda exhaustiva visual de hembras una vez por semana como mínimo dentro de los territorios de los machos para anotar la fecha en la cual adquirieron pareja. Obtuve los datos de precipitación y temperatura promedio diaria para el sitio de estudio durante el mes de marzo, de la estación meteorológica del Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica, ubicada contiguo al área de estudio en Santa Lucia-Heredia ($10^{\circ}01'$ N, $84^{\circ}06'$ W).

Análisis estadístico.

Realicé una regresión logística por pasos, para determinar si la precipitación o temperatura tienen relación con el inicio de la época reproductiva. Utilicé como valor de precipitación la acumulación total desde el primero de marzo hasta la fecha del muestreo, y para la temperatura, utilicé el valor promedio registrado el día del muestreo. También usé la regresión logística para determinar si la duración de un macho dentro del territorio estuvo asociada con la adquisición de pareja. Para determinar si existe relación entre la duración de los machos en

sus territorios con el mes en que se establecieron, realicé un análisis de varianza de una vía, y para determinar si existe relación de esta duración con cada una de las características del canto y el territorio que medí, llevé a cabo una correlación lineal simple entre ellas. Realicé un Kolmogorov-Smirnov de una muestra para determinar si la formación de parejas varía entre meses, para lo que utilicé el promedio de emparejamientos iniciados cada mes, en ambas épocas reproductivas, como la variable a comparar.

Resultados

El aumento de la precipitación durante el mes de marzo fue la única variable ambiental que influyó en el inicio del canto de los machos (regresión logística: $\chi^2 = 20.70$, $gl = 1$, $P < 0.001$, $\rho^2 = 0.74$). La mínima precipitación necesaria para observar a un macho cantando fue de 7.3 mm en un día, pero el acumulado hasta la observación del primer macho fue de 14.3 mm (Fig. 2). El mes en que un macho se estableció en un territorio ($F_{6,24} = 0.39$, $P = 0.88$, Fig. 3), así como las características del territorio y el canto que poseen, no correlacionó con el tiempo que el macho permaneció dentro del territorio (Cuadro 1). Además, el tiempo que permanece un macho dentro de su territorio no influyó en la adquisición de pareja (regresión logística: $\chi^2 = 0.24$, $gl = 1$, $P = 0.62$, $\rho^2 = 0.006$). Encontré el mayor número de emparejamientos en el mes de mayo ($D_{max} = 0.63$, $N = 8$, $P = 0.002$), mientras que marzo, setiembre y octubre fueron los meses donde la formación de parejas fue mínima (Fig. 4).

Discusión

Cantar en zonas abiertas o expuestas para atraer hembras, como ocurre en algunas especies de aves territoriales, puede aumentar la tasa de depredación de los machos, debido a que los cantos son señales a larga distancia, que pueden ser usados por los depredadores para localizar a las presas (Andersson 1994, Searcy y Nowicki 2006). Los machos de *C. leucopogon* podrían experimentar una presión similar de depredación, debido a su comportamiento durante el periodo reproductivo, donde son altamente vocales y cantan desde perchas expuestas (Leber 1975, Sandoval en prep.). El esperar iniciar los despliegues reproductivos hasta después del inicio de la época lluviosa en el área, puede ayudar reducir el riesgo de depredación, que puedan experimentar los machos. Con la época lluviosa germinan y aumenta el crecimiento de las hierbas y pastos aumentando así la cobertura vegetal del suelo. Este aumento en cobertura podría contrarrestar el efecto de detectabilidad que produce el canto a larga distancia (Andersson 1994, Searcy y Nowicki 2006) ya que una especie pequeña (22-24 cm) y terrestre como esta codorniz (Stiles y Skutch 1998, Madge y McGowan 2002), puede esconderse dentro del follaje. Caso contrario podría ocurrir si cantan durante los meses secos donde la cobertura vegetal es menos densa y serían fácilmente detectables por depredadores como *Buteo* spp. o *Falco* spp.

En especies donde los machos defienden territorios sin recursos para la hembra, como parece ser *C. leucopogon* (Sandoval en prep.), machos que poseen un mayor tamaño o peso permanecen más tiempo dentro del territorio (Beck y Braun 1978, Vehrencamp et al. 1989, Alatalo et al. 1991, Bertelli y Tubaro 2002,

Price et al. 2006). Las características territoriales, la fecha en que establecen el territorio, y características del canto de los machos de *C. leucopogon* no influyeron en la permanencia dentro de su territorio. Esto puede deberse a que las características físicas individuales de estos machos (tamaño y peso) no están relacionadas con las características territoriales (Sandoval en prep.). Esto sugiere que el canto es la característica del macho influye directamente en la elección que realiza la hembra de los machos (Sandoval en prep.). Por lo tanto machos que son seleccionados pueden permanecer mucho menor tiempo en sus territorios, que machos no seleccionados, ya que después de emparejar abandonan sus territorios (obs. pers.). Además los machos con características físicas pobres, pueden durar muy poco en sus territorios ya que el canto es una actividad física que eleva el consumo de energía (Eberhardt 1994, Oberweger y Goller 2001), y evita que se realicen otras actividades como la alimentación (Gil y Gahr 2002). Ambas ideas pueden estar influyendo en la falta de relación entre las características medidas y la duración de los machos dentro del territorio.

El mayor número de emparejamientos se observaron en mayo (Fig. 4), cuando más de un 70% del área esta cubierta por hierbas y pastos que producen semillas (obs. pers.). Además puede haber un aumento de la cantidad de insectos debido a la floración y fructificación por motivo del aumento de la precipitación (Leber 1975, Lusk et al. 2001). Este aumento en la cantidad de alimento y de sitios potenciales de anidación facilitaría la reproducción y crianza de los pichones de *C. leucopogon*. También si fallara la nidada, las aves tendrían la posibilidad de realizar una segunda puesta.

La no observación de emparejamientos en marzo se puede deber a que esta comenzando la época reproductiva, y los machos no se han establecido completamente o lo hacen muy cerca del final del mes (Fig. 2). También puede estar influyendo en que los individuos jóvenes inicien antes a cantar y estos no son o son muy pocos seleccionados por las hembras. Un aumento en las precipitaciones como el observado después de agosto (Fig. 1), puede influir de forma negativa en los emparejamientos, ya que el tiempo disponible que tienen los machos para cantar es menor (obs. pers.). Esto haría que la probabilidad de que una hembra lo escuche y seleccione tienda a disminuir. Otra causa por la que puede estar sucediendo esta disminución en el número de emparejamientos después de este mes es que la mayoría de hembras ya están emparejadas.

Literatura citada

- ACOSTA, M., Y I. GARCÍA-LAU. 2005. Morfometría y alimentación de la codorniz (*Colinus virginianus*) en dos áreas del occidente de Cuba. *Journal of Caribbean Ornithology* 18:54-68.
- ALATALO, R., J. HÖGLUND, Y A. LUNDBERG. 1991. Lekking in the black grouse a test of male viability. *Nature*. 352:155-156.
- ALATALO, R., A. LUNDBERG, Y C. GLYNN. 1989. Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics. *Nature*. 323: 152-153.
- ANDERSSON, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

- BECK, T., Y C. BRAUN. 1978. Weights of Colorado Sage Grouse. *Condor* 80:241-243.
- BERTELLI, S., Y P. TUBARO. 2002. Body mass and habitat correlates of song structure in a primitive group of birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 77:423-430.
- BONACCORSO, E., Y G. BARRETO. 2002. Microhabitat use by foraging Venezuelan Wood-Quails (*Odontophorus columbianus*). *Journal of Field Ornithology* 73:318-322.
- BROWN, S. 1969. Territorial behavior and population regulation in birds. A review and re-evaluation. *Wilson Bulletin* 81:293-329.
- BUCHANAN, K., Y C. CATCHPOLE. 1997. Female choice in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus* : multiple cues from song and territory quality. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264: 521-526.
- CHARIF, R., C. CLARK, Y K. FRISTRUP. 2004. Raven 1.2 User's Manual. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY.
- EBERHARDT, L.S. 1994. Oxygen consumption during singing by male Carolina wrens (*Thryothorus ludovicianus*) *Auk* 111:124-130.
- FRANCO, P., K. FIERRO-CALDERON, Y G. CATAN. 2006. Population densities and home range sizes of the Chestnut Wood-quail. *Journal of Field Ornithology* 77:85-90.
- GIL, D., Y M. GAHR. 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology and Evolution* 17:133-141.

- GRZYBOWSKI, J. 1983. Patterns of space use in grassland bird communities during winter. *Wilson Bulletin* 95:591-602.
- HALLE, A. 2006a. Group living in the Black-breasted Wood-quail and the use of playbacks as a survey technique. *Condor* 108:107-119.
- HALLE, A. 2006b. The structure, context and functions of group singing in Black-breasted Wood-quail (*Odontophorus leucolaemus*). *Behaviour* 143:511-533.
- JOHNSTON, D. 1999. Cool Edit 2000. Syntrillium Software Corporation. Phoenix, AZ.
- LEBER, K. 1975. Notes on the life history of the Spot-bellied Bobwhite, *Colinus leucopogon dickeyi*, Conover. *Brenesia*. 5:7-21.
- LUSK, J., F. GUTHERY, Y S. DEMASO. 2001. Northern Bobwhite (*Colinus virginianus*) abundante in relation to yearly weather and long-term climate patterns. *Ecological Modelling* 146:3-15.
- MADGE, S., Y P. MCGOWAN. 2002. Pheasants, partridge and grouse. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- MARSHALL-BALL, L., N. MANN, Y P. SLATER. 2006. Multiple functions to duet singing: hidden conflicts and apparent cooperation. *Animal Behaviour* 71:823-831.
- MENNILL, D. 2006. Aggressive response of male and female Rufous-and-white Wrens to stereo duet playback. *Animal Behaviour* 71:219-226.
- NERO, R. 1956. A behavior study of the red-winged blackbird. I. Mating and nesting. *Wilson Bulletin* 68:5-37.

- OBERWEGER, K., Y F. GOLLER. 2001. The metabolic cost of birdsong production. *Journal of Experimental Biology* 204:3379-3388.
- PÉREZ, E. 2000. Seasonal diet composition in the Crested Bobwhite in savannas of central-eastern Venezuela. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 35:91-99.
- PHILLIPS, J. 1990. Lek behaviour in birds: do displaying males reduce nest predation? *Animal Behaviour* 39:555-565.
- PITELKA, F. 1959. Numbers, breeding schedule, and territoriality in pectoral sandpipers of northern Alaska. *Condor* 61:233-264.
- PRICE, J., S. EARNSHAW, Y M. WEBSTER. Montezuma oropendolas modify a componet of song constrait by body size during vocal contest. *Animal Behaviour* 71:799-807.
- RYAN, M.J., M. TUTTLE, Y A. RAND. 1982. Bat predation and sexual adverstiment in a neotropical anuran. *American Naturalist* 119:136-139.
- SEARCY, W., Y S. NOWICKI. 2006. Signal interception and the use of soft song in agressive interaccions. *Ethology* 112:865-872.
- STILES, G., Y A. SKUTCH. 1998. *Guía de aves de Costa Rica*. Editorial Inbio. Santo Domingo, Heredia, Costa Rica.
- STUDD, M.V., Y R.J. ROBERTSON. 1988. Differential allocation of reproductive effort to territorial establishment and maintenance by male Yellow Warblers (*Dendroica petechia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 23:199-210.
- VEHRENCAMP, S., J. BRADBURY, Y R. GIBSON. 1989. The energetic cost of display in male sage grouse. *Animal Behaviour* 38:885-896.

Cuadro 1. Relación entre la duración del territorio de los machos de *Colinus leucopogon* con características territoriales y del canto, durante los periodos reproductivos de 2005-2006.

Variable	r	P
LF	0.10	0.61
HF	-0.05	0.79
MF	0.16	0.41
DF	-0.06	0.75
DT	-0.18	0.34
Cantos/min	0.15	0.45
Rocas	0.10	0.61
Troncos caídos	-0.21	0.27
Arbustos	-0.19	0.32
% anidación	-0.18	0.34

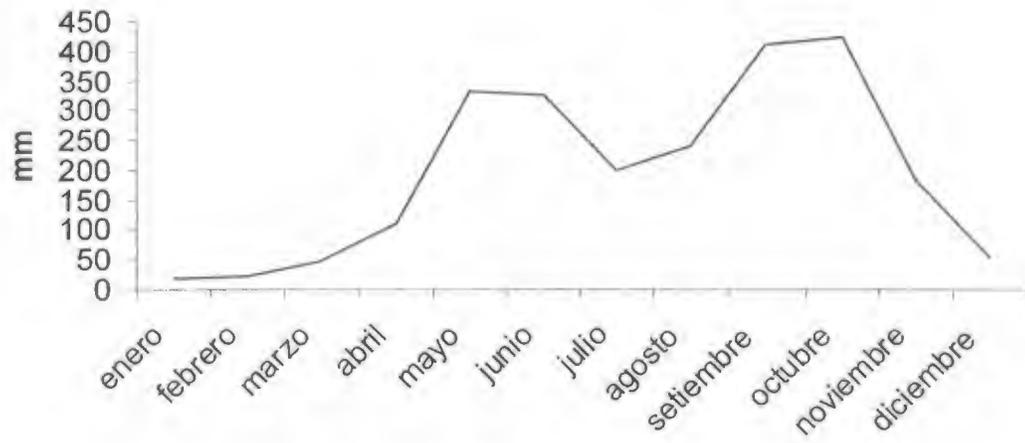
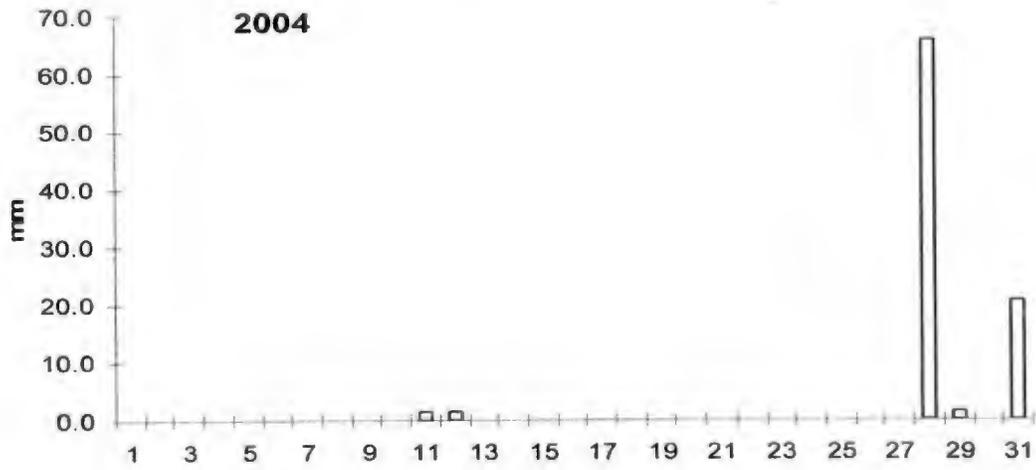
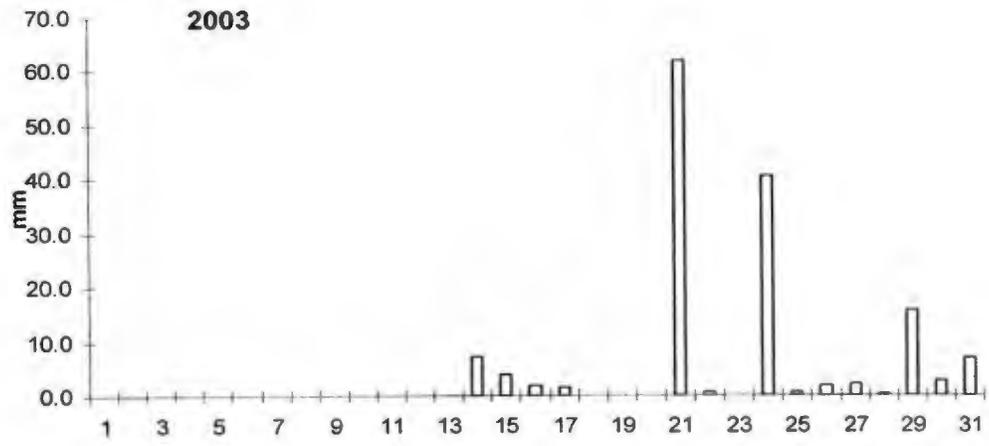
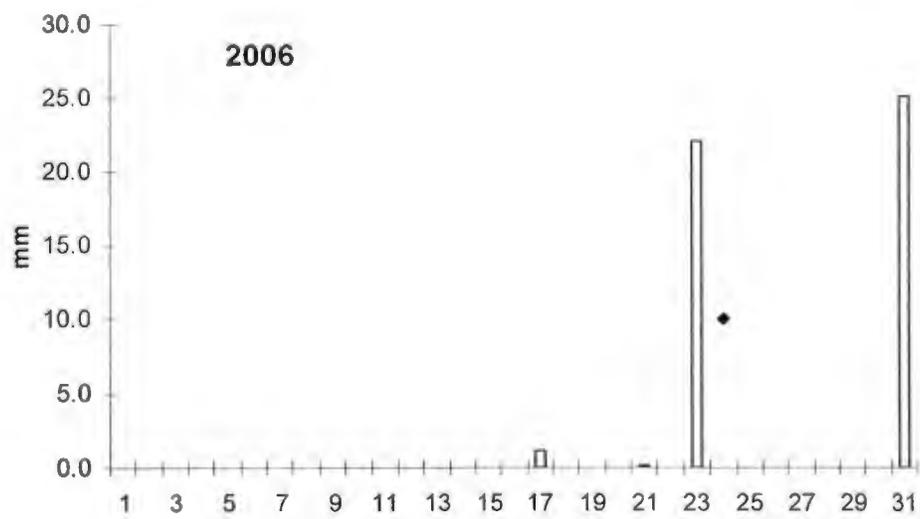
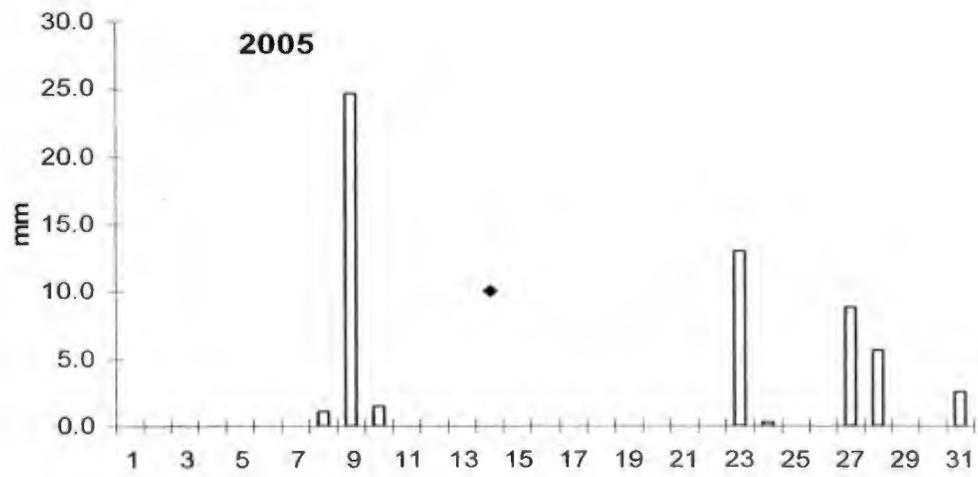


Fig. 1. Precipitación mensual en Getsemaní, Heredia de 1982-2005, basado en datos del Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica.





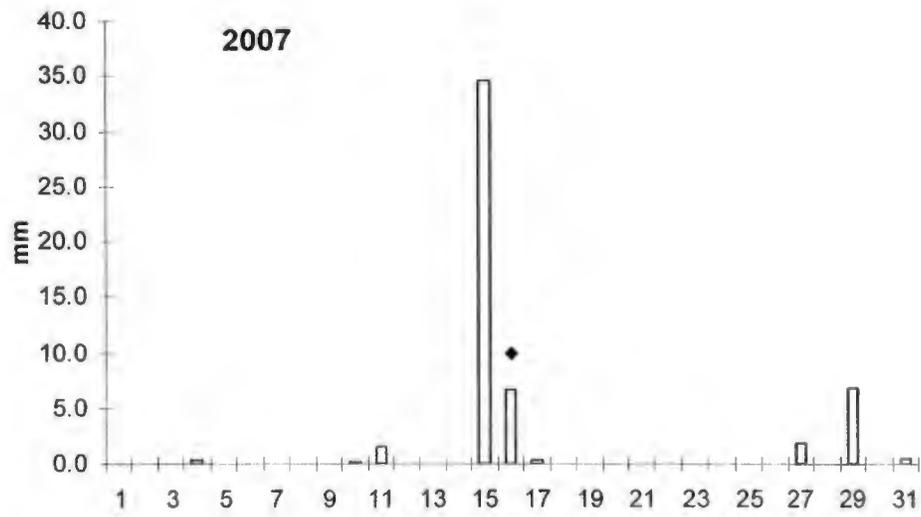


Fig. 2. Precipitación diaria durante el mes de marzo en cinco años, y la fecha cuando se observó el primer macho territorial de *Colinus leucopogon* cantando (punto).

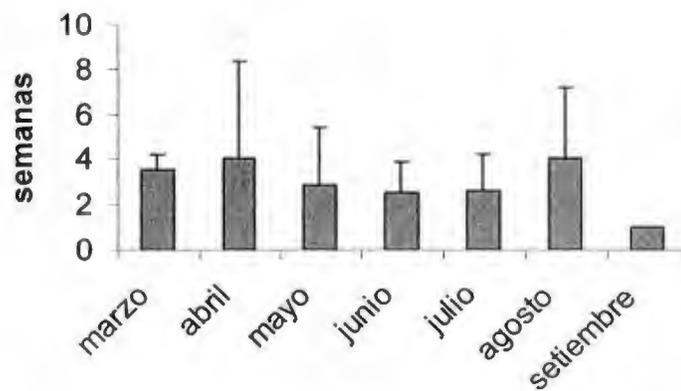


Fig. 3. Duración promedio (+DS) de los machos de *Colinus leucopogon* dentro de sus territorios, según el mes en que se establecieron dentro de su territorio, durante los periodos reproductivos de 2005-2006.

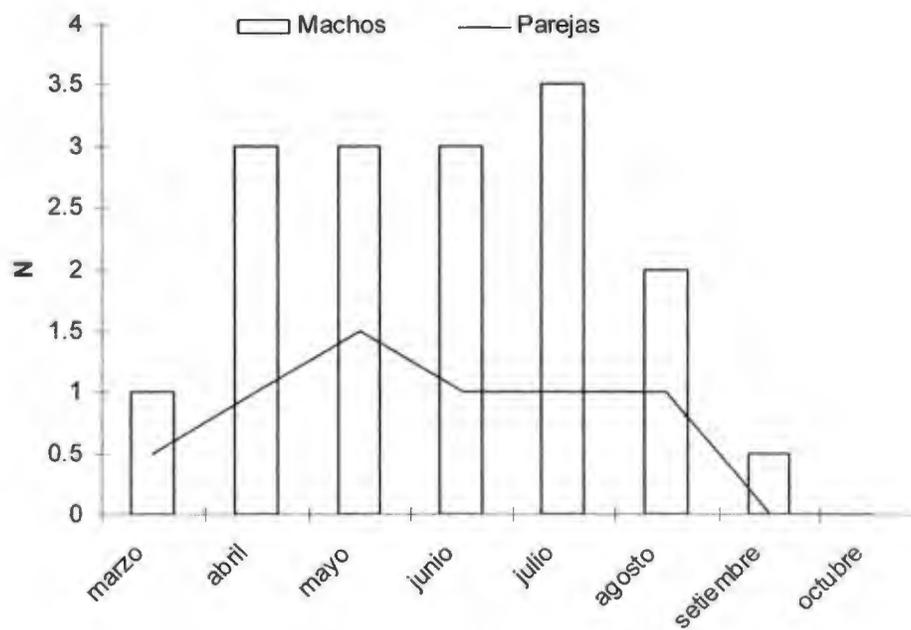


Fig. 4. Número de machos con territorios y parejas promedio de *Colinus leucopogon* observadas por mes durante los periodos reproductivos de 2005-2006.

CAPITULO 2

Características Territoriales y Variación del Canto en Machos de *Colinus leucopogon* Durante la Época Reproductiva y la Relación con la Adquisición de Parejas.

Resumen: Analicé la variación temporal y estructural del canto, y las características territoriales en machos de *Colinus leucopogon* y su relación con la adquisición de pareja. Grabé cantos de machos territoriales durante dos periodos reproductivos, para analizar 22 variables de frecuencia, y tiempo. El canto en los machos presento un patrón de dos elementos armónicos similar al de especies cercanas (*C. virginianus*), presentando el primer registro de variación sintáctica, omitiendo la repetición del primer elemento en algunos cantos, para *Odontophoridae*. La frecuencia baja del canto de machos que se establecieron después del tercer mes descendió y valores mayores de esta variable fueron favorecidas por la escogencia de la hembra. Las características del territorio que no variaron a lo largo del periodo reproductivo, y parecen influir poco en la elección de pareja que hace la hembra.

Palabras claves: *Colinus leucopogon*, canto, territorio, periodo reproductivo, selección sexual.

El establecimiento de territorios en aves esta asociado con la defensa de recursos como alimento, sitios de anidación o parejas para reproducción (Wilson 2000). En aves la defensa de territorios se da en individuos solitarios de ambos sexos (Baker

& Boyland 1999), parejas (Gorrell et al. 2005, Hall et al. 2006, Mennill 2006), o grupos que pueden ser familiares o sin parentesco (Williams et al. 2003, Hale 2006). En machos, la defensa de territorios está asociado principalmente con el control de recursos que les permita aumentar la probabilidad de acceso a las hembras y por ende la de reproducirse (Fedy & Stutchbury 2005, Walcott et al. 2006). Debido a esto, es de esperar que los machos defiendan territorios principalmente durante la época reproductiva.

El canto juega un papel importante en la defensa y establecimiento de los territorios por parte de machos en muchas especies de aves (Krebs et al. 1978, Beecher et al. 1994, Atkinson 1997, Gil & Gahr 2002). Machos con tasas de cantos más altas como en *Ficedula hypoleuca* (Alatalo et al. 1990), y con mayor número de elementos como en *Luscinia megarhynchos* (Kipper et al. 2006) establecieron territorios y obtuvieron hembras antes que otros machos. En machos de otras especies como *Agelaius phoeniceus* (Peek 1972, Smith 1979) y *Ammodramus maritimus* (McDonald 1989) machos mudos experimentalmente, adquieren sus territorios más tarde o los pierden con mayor frecuencia que los individuos con cantos normales. Además, el canto parece ser un indicador de la calidad individual de los machos y las hembras de muchas especies lo utilizan como característica de selección de la pareja (Goodson & Adkins-Regan 1997, King et al. 2003, Hosoi et al. 2005).

En la codorniz *Colinus leucopogon* los machos establecen territorios durante la época reproductiva, que dura nueve meses en el Valle Central de Costa Rica (Sandoval en prep.). Los territorios de estos machos abarcan áreas de 2000 m² aproximadamente (Leber 1975). Durante este periodo es común observar a los

machos cantando desde el suelo o perchas elevadas, posiblemente para atraer hembras y defender su territorio de machos intrusos (obs. pers., Leber 1975). La fecha en que cada macho establece su territorio es muy variable y no duran en su territorio más de aproximadamente 8 semanas, lo que produce que los machos territoriales se sucedan a lo largo de la época reproductiva (Sandoval en prep.).

Debido a que la época reproductiva cubre un periodo de tiempo tan largo, muy posiblemente la calidad de los territorios de los machos puede variar. Otro factor que puede variar a lo largo del tiempo es el canto de los machos territoriales, como ocurre en otras especies (Alatalo et al. 1990, Kipper et al. 2006). Mi objetivo es cuantificar si existe variación en el canto y las características de los territorios de los machos de *C. leucopogon* a lo largo de la época reproductiva, y correlacionar la fecha del establecimiento territorial con el tipo de canto de los machos. Además analizo cuales de las características territoriales y del canto influyen en la adquisición de parejas.

Métodos

Realicé el estudio de Marzo – Octubre de 2005 y 2006, en Getsemani-Heredia (10°01'N, 84°06'W), entre los 1240-1360 msnm, en un área de aproximadamente 30 ha. El 60% del área está cubierta por potreros y un 40% de cafetales, ambos divididos por cercas vivas y con árboles aislados en su interior.

Realicé un muestreo semanal de 4 h de duración para localizar los machos con territorios. Inicié el muestreo a las 0700 h, y a lo largo de un transecto lineal de 3 km, alternando la dirección del inicio del recorrido cada semana. Definí machos

con territorios, como aquellos individuos que cantaron durante al menos 5 min sin cambiar de percha o desplazarse dentro de un círculo de 5 m de radio alrededor de la misma. Grabé cada macho la primera semana que lo observé cantando. Busqué exhaustivamente por al menos 30 min cada semana en cada uno de los territorios de los machos grabados para determinar si se emparejaron.

Grabé durante 5 min a cada macho con territorio mientras vocalizaba a una distancia que varió entre 5–15 m con una grabadora SONY TCM-5000EV (modificada para aves) y un micrófono direccional Sennheiser ME 66. Del total de cantos grabados (Fig. 1) durante los 5 min, analicé cinco cantos seleccionados aleatoriamente. En machos con cinco o menos cantos analicé todos los cantos disponibles. Analicé los cantos utilizando el programa Raven versión 1.2 (Charif et al. 2004), y los digitalicé a una tasa de muestreo de 44100 Hz y una resolución de 16 bits con el programa Cool Edit 2000 versión 1.0 (Johnston 1999). Medí un total de 21 variables en cada canto, cuatro de estas variables son mediciones de la frecuencia fundamental de cada elemento, debido a que es un canto compuesto por armónicos y es donde en esta frecuencia se acumula la máxima energía: la frecuencia baja (LF), la frecuencia alta (HF), la frecuencia máxima (MF) y el rango de frecuencia (ΔF). Medí 15 variables temporales en cada canto: la duración total del canto (ΔTC), la duración en segundos de cada elemento ($\Delta TE1$, $\Delta TE1a$ y $\Delta TE2$), la duración entre elementos ($\Delta TE1-1a$ y $\Delta TE1a-2$) y nueve combinaciones de las medidas anteriores ($\Delta TE1+\Delta TE1-1a$, $\Delta TE1+\Delta TE1-1a+\Delta TE1a$, $\Delta TE1+\Delta TE1-1a+\Delta TE1a+\Delta TE1a-2$, $\Delta TE1-1a+\Delta TE1a$, $\Delta TE1-1a+\Delta TE1a+\Delta TE1a-2$, $\Delta TE1-1a+\Delta TE1a+\Delta TE1a-2+\Delta TE2$, $\Delta TE1a+\Delta TE1a-2$, $\Delta TE1a+\Delta TE1a-2+\Delta TE2$, $\Delta TE1a-$

$2+\Delta TE2$). Además, calculé la tasa de cantos en los 5 min de grabación y el número de elementos en que emitió cada macho en los cantos medidos: solo dos o tres elementos en todos los cantos analizados o ambos. Todas las grabaciones fueron depositadas en el Laboratorio de Bioacústica, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

Debido a que no se conoce la forma del territorio, de esta especie y para poder comparar entre individuos las características territoriales, defini el territorio de los machos como un círculo de 25 m de radio, con centro en la percha desde donde estuvo cantando el macho. Esta distancia es la mitad de la distancia mínima a la que he observado entre dos machos territoriales adyacentes. Realicé el muestreo de las características del territorio inmediatamente después de grabar el macho.

Las perchas de canto que utilizan estos machos son estructuras expuestas como rocas, troncos caídos o ramas sin hojas en arbustos de menos de 5 m. Dentro del área territorial anoté el número de rocas expuestas y troncos caídos con más de 10 cm de altura, y la cantidad total de arbustos. Para determinar la calidad del territorio en términos de la disponibilidad de sitios para anidar, estimé el porcentaje del área del territorio que correspondió a pasto denso, que son agrupaciones de ramets de al menos 25 cm de altura y 30 cm de diámetro, que es la condición mínima donde he observado un nido. Además, estimé la altura a la cual el macho estaba perchado y conté el número de machos que estuvieron cantando mientras grabé al macho focal.

Análisis estadístico

Realicé dos análisis múltiple discriminante (MDA) por pasos con las variables acústicas del canto de los machos. En el primero utilicé el macho como variable de clasificación para determinar la variación individual del canto. En el segundo clasifiqué los machos en relación al mes en que comenzaron a cantar, para determinar si existe variación temporal en las características del canto. Utilicé un análisis de varianza de una vía en las variables acústicas detectadas como importantes en el MDA para determinar la variación temporal del canto por mes, y comparar la variación en esas variables según avanza la época reproductiva. Utilicé una prueba de t-student de dos muestras para comparar si los territorios variaron entre años, basado en las características del territorio medidas. Comparé con un análisis de varianza múltiple si la calidad de los territorios de los machos utilizando las variables medidas, con respecto al mes en que comenzaron a cantar era similar entre ellos. Transformé el valor del porcentaje de sitios para anidar a arcsen para normalizarlo y utilizarlo como una variable predictora en el análisis. Utilicé una regresión logística por pasos para determinar que variables del canto o el territorio, están relacionadas con la adquisición de parejas.

Con un chi-cuadrado de homogeneidad determiné si el tipo de percha utilizado para cantar varió entre meses. Analicé la posible relación entre las características del canto y el territorio con una correlación canónica, utilizando únicamente variables sin alta autocorrelación para no indeterminar el análisis. Debido a que cada macho solo posee una medida de las características del territorio y para determinar las características del canto existe más de un valor, calcule un promedio total para cada variable medida del canto de cada macho, para realizar el análisis. Posteriormente realicé una correlación linear simple para

determinar la relación existente entre las variables acústicas más importantes encontradas en la correlación canónica, contra todas las variables territoriales. Todos los promedios reportados van seguidos de su desviación estándar.

Resultados

En total grabé 30 machos en las dos épocas reproductivas, 15 en cada una.

En el 2005, diferentes machos comenzaron a cantar entre marzo a septiembre y fue agosto el mes donde una mayor cantidad de machos comenzaron a cantar ($n = 4$). En 2006 diferentes machos comenzaron a cantar entre abril y agosto, y el mes donde hubo el mayor número de machos que comenzaron a cantar fue mayo ($n = 5$). El canto de los machos de esta especie está compuesto por dos elementos armónicos (Fig. 1); el primer elemento puede ser emitido uno o dos veces en los cantos de cada macho. Cinco machos no repitieron el primer elemento en ningún canto, 18 machos repitieron el elemento 1 en todos los cantos, tres presentaron repetición en solo el 20% de los cantos, dos en el 80% de los cantos, y uno en el 50% y 60% de los cantos analizados.

Para ambos MDA (variación del canto por individuos y meses), el mejor modelo de clasificación incluyó las mismas 10 variables ($\Delta TE1$, $\Delta TE1a$, $\Delta TE2$, $\Delta T1-1a$, $LF1$, $LF1a$, $LF2$, $HF1$, $HF1a$, $HF2$). Según este modelo el 97% de los cantos de cada macho fueron clasificados correctamente de forma individual, con un rango de entre 80% y 100% (Wilks' lambda < 0.001, $p < 0.001$). Las mismas variables clasificaron correctamente según el mes que comenzaron a cantar al 63% de los machos, con un rango de 44-100% (Wilks' lambda = 0.15, $p < 0.001$).

Después del segundo mes de iniciada la época reproductiva encontré un descenso en los valores del promedio de duración de los elementos $\Delta TE1$ y $\Delta TE2$, así como en el valor de la frecuencia de HF1a y HF2 (ANDEVA: $p < 0.001$ para los cuatro, Fig. 2). La duración de $\Delta TE1a$ disminuyó con el avance de la época reproductiva ($F_{6,126} = 12.40$, $p < 0.001$, Fig. 2). Encontré que los cantos emitidos por las machos que comenzaron a cantar de junio a agosto tuvieron valores de LF1 menores que los otros meses ($F_{6,90} = 4.89$, $p = 0.001$, Fig. 2). Los valores en la frecuencia de HF1 fueron menores en los machos que iniciaron a cantar en mayo y julio ($F_{5,90} = 4.01$, $p = 0.002$, Fig. 2), mientras que para $\Delta T1-1a$ fue en los meses de junio, agosto y septiembre ($F_{5,91} = 3.41$, $p = 0.007$, Fig. 2). Los valores de LF1a y LF2 no variaron significativamente entre los meses (ANDEVA: $P > 0.14$ para ambos, Fig. 2).

La calidad de los territorios según las variables medidas (MANOVA: $F_{30,74} = 0.70$, $p = 0.86$, Cuadro 1), y el tipo de percha que utilizaron los machos para cantar no varió entre los meses durante el periodo reproductivo ($\chi^2 = 10.80$, $gl = 12$, $p = 0.55$, Cuadro 1). Tampoco encontré ninguna relación entre las características del canto y las variables del territorio de los machos (Correlación canónica: $r = 0$, $F_{4,65} = 0.70$, $p = 0.76$).

Aunque los territorios en ambos años fueron similares en cuanto a las características medidas (t-student: $p > 0.30$, para todas las variables), el porcentaje de machos observados con una hembras fue diferente, en el 2005 fue el 40% de los machos y en 2006 el 20% de los machos. Encontré un modelo en la regresión logística que clasificó correctamente al 100% de los datos ($\chi^2 = 25.13$, $gl = 7$, $p =$

0.001). El modelo determinó que los machos que se observaron con hembras tuvieron duración del elemento $\Delta TE2$ y el $\Delta T1a-2$ menor, mientras que el $\Delta T1-1a+\Delta TE1a$ fue mayor, LF1 más altas y cantaron a una altura mayor dentro de sus territorios. Además presentaron territorios con menor número de piedras pero con más arbustos.

Discusión

Cantos con elementos armónicos son una característica presente en otras especies de la familia Odontophoridae (Stokes 1967, Stokes & Williams 1968, Williams 1969, Hale 2006). Además, la sintaxis así como las características estructurales del canto de los machos de *C. leucopogon* es muy similar a los de su congénere *C. virginianus*, analizado por Stokes (1967). Sin embargo el canto de *C. virginianus* no presentó repeticiones del primer elemento, como ocurre en algunos machos de *C. leucopogon*. La repetición de este primer elemento es flexible en algunos machos de *C. leucopogon*, donde a lo largo del canto de un macho se incluye en unos cantos, pero no en otros. Al ser el canto de esta especie tan simple, la omisión de uno de los tres elementos que lo conforman demuestra una variación en la sintaxis (Leger 2005). Este es el primer reporte de variación en la sintaxis para una especie de esta familia.

Cada individuo dentro de su canto tiene poca variación pero entre individuos la variación es grande, demostrando que cada macho posee un canto único. Poseer cantos individuales puede servir para reconocer vecinos durante el periodo reproductivo y así disminuir los enfrentamientos territoriales entre machos

(Handley y Nelson 2005), o para que las hembras comparer la calidad de los machos para seleccionar pareja (Alatalo et al. 1990, Baker & Boyland 1999). Además esto indica que la selección intra e intersexual ha jugado un papel importante en la evolución del canto o lagunas de sus características. Esto porque seis de las variables que individualizan los machos son variables asociadas a la frecuencia del canto, las cuales están muy asociadas y limitadas por el tamaño y la condición física propia de los machos (Bertelli & Tubaro 2002, Dolby et al. 2005, Kipper et al. 2006). La duración de los elementos también puede estar afectada por la condición individual de los machos. Machos grandes pueden mantener una mayor cantidad de oxígeno y así hacer que la duración de los elementos sea mayor, repetir más por unidad de tiempo, o emitirlos con intervalos de tiempo más cortos. Las dos últimas ocurren en los machos de *C. leucopogon* que se establecen después del segundo y tercer mes respectivamente (Fig. 2). Además, estos machos poseen valores de la frecuencia baja del primer elemento menores, y esto generalmente esta relacionado con machos de mayor tamaño (Ryan & Brenowitz 1985, Andersson 1994, Shackelton & Ratcliffe 1994, Beani & Dessi-Fulgeri 1995, Collins 2004).

Las diferencias encontradas en el canto de los machos según el mes en que comienzan a cantar, podrían estar correlacionado con el momento en el cual un macho inicia la defensa de su territorio, como ocurre con varias especies de passeriformes oscines (*Mimus poliglottos*, Howard 1974; *Dolichonyx oryzivorus*, Capp 1992; *Sylvia atricapilla*, Hoi-Leitner et al. 1995; *L. megarhynchos*, Kipper et al. 2006). En estas especies se ha encontrado que machos que poseen canto con mayor número de elementos, combinaciones de elementos, tipos de cantos, o

número de repeticiones, establecieron sus territorios antes que otros machos, ya que esto les permite escoger los territorios de mayor calidad que aumente su éxito reproductivo.

Establecerse territorialmente después del tercer mes de iniciada la época reproductiva, puede traer ventajas desde el punto de vista reproductivo, debido a que este periodo coincide con el inicio de la época lluviosa en el área. Esto a su vez favorece que haya una mayor disponibilidad de sitios para anidar, debido a un aumento en el tamaño y densidad del pasto (Sandoval en prep.), así como un aumento en la disponibilidad de alimento, específicamente de insectos y semillas (Leber 1975, Lusk et al. 2001). Este tipo de comportamiento se ha encontrado también en machos de *Acrocephalus schoenobaenus* (Buchanan & Catchpole 1997), *Cardinalis cardinalis* (Conner et al. 1986), y *Agelaius phoeniceus* (Yasukawa et al. 1980), donde machos con mayor tamaño defiende los mejores sitios de anidación. Pese a que los primeros machos de *C. leucopogon* en establecerse podrían escoger los mejores territorios de reproducción, la similitud en la calidad de los territorios según las características medidas a lo largo de la época reproductiva y su baja permanencia dentro de los territorios (<2 meses, Sandoval en prep.), podrían influir para que esto no ocurra. Además de los nueve machos que observe con hembras en ambos años, solo dos los observe durante los dos primeros meses. También los territorios donde se establecieron los primeros machos no son ocupados por otros machos después de que son abandonados (datos sin pub.).

Las hembras escogieron machos que presentaron frecuencias bajas de LF1 con valores mayores, siendo estos valores de frecuencias menores que los

encontrados en los machos que se establecieron durante los dos primeros meses (datos sin pub.). Valores altos de esta frecuencia en *Gallus gallus* (Leonard & Horn 1995) y muy posiblemente en *C. leucopogon* (Capítulo 3), están asociados con machos dominantes. También seleccionaron machos con más repeticiones y por consiguiente con mayor tiempo invertido en esta sección del canto del primer elemento ($\Delta T1-1a + \Delta TE1a$) y menos en la parte final ($\Delta T1a-2$ y $\Delta TE2$).

Posiblemente los machos necesiten estar en buen estado físico o poseer un tamaño mayor para realizar este tipo de canto. La hembra al utilizar estas características para seleccionar pareja, va a escoger los machos dominantes, de mayor tamaño o en buena condición dentro de la población, para posiblemente heredar estas características a su descendencia y ganar hijos más atractivos (Andersson 1994).

Los territorios fueron similares a lo largo de todo el periodo reproductivo, según las variables medidas, y presentaron una falta de correlación con las variables acústicas. Esta similitud podría deberse a que el área de estudio es muy homogénea en cuanto a la disponibilidad de este recurso. También pudo ser porque no se midieron otras variables del territorio, como aquellas que afectan la depredación dentro de cada territorio, o la muestra tomada fue muy pequeña.

Las hembras de *C. leucopogon* parecen favorecer a los machos que cantan a mayores alturas, debido a que esto les puede permitir que el canto viaje mayores distancias y pueda llegar a hembras ubicadas a distancias mayores. Por lo que sería de esperar que por lo tanto estos machos tuvieran un mayor número de perchas elevadas de todos los tipos, sin embargo solo presentaron mayor abundancia de arbustos. Pero cantar dentro de los arbustos puede tener un efecto

negativo sobre la calidad del canto ya que estos presentan mucho follaje y haciendo que el canto se degrade de forma más acelerada al rebotar contra las hojas y ramas (Bertelli & Tubaro 2002, Patten et al. 2004), y no llegar a mayor distancia. Por lo que poseer estos tipos de perchas de canto parece no producir ninguna ventaja para los machos. Sin embargo poseer estas perchas puedes permitirles a los machos tener un mayor campo visual en términos de distancia y localizar más fácilmente a las hebras en las cercanías del territorio.

Los machos poseen un canto individual que les puede servir en las interacciones intra e intersexuales. Los machos observados con hembras en ambos años tuvieron una menor duración de $\Delta TE2$ y $\Delta T1a-2$, pero mayor de $\Delta T1-1a+\Delta TE1a$, y cantaron con LF más altas.

Literatura citada

- Alatalo, R., Glynn, C. & Lundberg, A. 1990: Singing rate and female attraction in the Pied Flycatcher: an experiment. *Anim. Behav.* **39**, 601-603.
- Andersson, M. 1994: Sexual selection. Princeton Univ. Press, Princeton, Nueva Jersey.
- Atkinson, E. 1997: Singing for your supper: acoustical luring of avian prey by Northern Shrikes. *Condor* **99**, 203-206.
- Baile, E. & Barker, J. 1982: Recognition characteristics in covey dialects of Bobwhite quail. *Condor* **84**, 317-320.
- Baker, M. & Boyland, J. 1999: Singing behavior, mating association and reproductive succes in a population of hybridizing Lazuli and Indigo Buntings. *Condor* **101**, 493-504.

- Beani, L. & Dessi-Fulgheri, F. 1995: Mate choice in the grey partridge, *Perdix perdix*: role of physical and behavioural traits. *Anim. Behav.* **49**, 347-356.
- Beecher, M., Campbell, E. & Stoddard, P. 1994: Correlation of song learning and territory establishment strategies in the song sparrow. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **91**, 1450-1454.
- Bertelli, S. & Tubazo, P.L. 2002: Body mass and habitat correlates of song structure in a primitive group of birds. *Biol. J. Linnean Soc.* **77**, 423-430.
- Buchanan, K. & Catchpol, C. 1997: Female choice in the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus*: multiple cues from song and territory quality. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* **264**, 521-526.
- Capp, M. Test of the function of the song repertoire in Bobolinks. *Condor* **94**, 468-479.
- Charif, R., Clark, C., & Fristrup, K. 2004: Raven 1.2 User's Manual. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY.
- Collins, S. 2004: Vocal fighting and flirting: the function of birdsong. In: *Nature's music, the science of bird song* (Maler, P. & Slabbekoorn, H., eds). Elsevier Academic Press, San Diego, California, pp. 39-79.
- Conner, R., Anderson, M. & Dickson, J. 1986: Relationship among territory size, habitat, song, and nesting success of Northern Cardinals. *Auk* **103**, 23-31.
- Dolby, A.S., Clarkson, C.E., Haas, E.T., Miller, J.K., Havens, L.E. & Cox, B.K. 2005: Do song-phrase production rate and song versatility honestly communicate male parental quality in the Gray Catbird? *J. Field Ornith.* **76**, 287-292.

- Fedy, B. & Stutchbury, B. 2005: Territory defence in tropical birds: are females as aggressive as males? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **58**, 414–422.
- Gil, D. & Gahr, M. 2002: The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends Ecol. Evol.* **17**, 133-141.
- Goodson, J.L. & Adkins-Regan, E. 1997: Playback of crows of Japanese Quail elicits female phonotaxis. *Condor* **99**, 990-997.
- Gorrell, J., Ritchison G. & Morton, E. 2005: Territory size and stability in a sedentary neotropical passerine: is resource partitioning a necessary condition? *J. Field Ornith.* **76**, 395–401.
- Hale, A. 2006: The structure, context and functions of group singing in black-breasted wood-quail (*Odontophorus leucolaemus*). *Behaviour* **143**, 511-533.
- Hall, M., Illes, A. & Vehrencamp, S. 2006: Overlapping signals in banded wrens: long-term effects of prior experience on males and females. *Behav. Ecol.* **17**, 260–269.
- Hoi-Leitner, M., Nechtelberger, H. & Hoi, H. 1995: Song rate as a signal for nest site quality in Blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **37**, 399-405.
- Hosoi, S.A., Rothstein, S.I. & O’Loghlen, A. L. 2005: Sexual preferences of female Brown-headed Cowbirds (*Molothrus ater*) for perched song repertoires. *Auk* **122**, 82-93.
- Houtman, A. 1992: Female Zebra Finches choose extra-pair copulations with genetically attractive males. *Proc. Biol. Sci.* **249**, 3-6.
- Howard, R. 1974: The influence of sexual selection and interspecific competition on Mockingbird song (*Mimus polyglottos*). *Evolution* **28**, 428-438.

- Johnston, D. 1999: Cool Edit 2000. Syntrillium Software Corporation. Phoenix, Arizona.
- King, A.P., West, M.J. & White, D.J. 2003: Female cowbird song perception: evidence for plasticity of preference. *Ethology* **109**, 865-877.
- Kipper, S., Mundry, R., Sommer, C., Hultsch, H. & Todt, D. 2006: Song repertoire size is correlated with body measures and arrival date in common nightingales, *Luscinia megarhynchos*. *Anim. Behav.* **71**, 211-217.
- Krebs, J., Ashcroft, R. & Webber, M. 1978: Song repertoires and territory defence in the Great Tit. *Nature* **271**, 539-542.
- Leger, D. 2005: First documentation of combinatorial syntax in a suboscine passerine species. *Condor* **107**, 765-774.
- Leonard, M.L. & Horn, A.G. 1995: Crowing in relation to status roosters. *Anim. Behav.* **48**, 1283-1290.
- Lusk, J., Guthery, F. & DeMaso, S. 2001: Northern Bobwhite (*Colinus virginianus*) abundance in relation to yearly weather and long-term climate patterns. *Ecol. Model.* **146**, 3-15.
- McDonald, M. 1989: Function of song in Scott's Seaside Sparrow, *Ammodramus maritimus peninsulae*. *Anim. Behav.* **38**, 468-485.
- Mennill, D. 2006: Aggressive responses of male and female rufous-and-white wrens to stereo duet playback. *Anim. Behav.* **71**, 219-226.
- Raedesater, T., Jakobsson, S., Andbjør, N., Bylin, A. & Nistrom, K. 1987: Song rate and pair formation in Willow Warbler, *Phylloscopus trochillus*. *Anim. Behav.* **35**, 1645-1651.

- Ryan, M. & Brenowitz, E. 1985: The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *Am. Nat.* **126**, 87-100.
- Patten, M.A., Rotenberry, J.T. & Zuk, M. 2004: Habitat selection, acoustic adaptation, and the evolution of reproductive isolation. *Evolution* **58**, 2144-2155.
- Peek, F. 1972. An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male Red-winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Anim. Behav.* **20**, 112-118.
- Shackelton, S. & Ratcliffe, L. 1994: Matched counter-singing signal escalation of aggression in Black-capped Chickadees (*Parus atricapillus*). *Ethology* **97**, 310-316.
- Smith, D. 1979: Male singing ability and territory integrity in Red-winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Behaviour* **68**, 193-206.
- Stokes, A. 1967. Behavior of the Bobwhite, *Colinus virginianus*. *Auk* **84**, 1-33.
- Stokes, A & Williams, W. 1968: Antiphonal calling in quail. *Auk* **85**, 83-89.
- Vehrencamp, S., Bradbury, J. & Gibson, R. 1989: The energetic cost of display in male sage grouse. *Anim. Behav.* **38**, 885-896.
- Walcott, C., Mager, J. & Piper, W. 2006: Changing territories, changing tunes: male loons, *Gavia immer*, change their vocalizations when they change territories. *Anim. Behav.* **71**, 673-683.
- Warner, D. 1959: The song, nest, eggs, and young of the Long-tailed Partridge. *Wilson Bull.* **71**, 307-312.
- Wasserman, F. & Cigliano, J. 1991. Song output and stimulation of the female in White-throated Sparrow. *Behav. Ecol. Soc.* **29**, 55-59.

Wilson, E. 2000: *Sociobiology, the new synthesis*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.

Williams, W. 1969: Vocal behaviour of adult California Quail. *Auk* **86**, 631-659.

Williams, C., Lutz, S. & Applegate, R. 2003: Optimal group size and northern bobwhite coveys. *Anim. Behav.* **66**, 377–387.

Yasukawa, K., Blank, J. & Patterson, C. 1980: Song repertoires and sexual selection in the Red-winged Blackbird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **7**, 233-238.

Cuadro 1. Promedio (\pm DS) de las características del territorio de los machos de *Colinus leucopogon*, a lo largo de la época reproductiva.

Mes	Altura (m)	%			% Área de Anidación	Tipo de percha		
		Arbustos	Piedras	Troncos		arbusto	piedra	suelo
Marzo	0	4	12	4	99	0	0	1
Abril	0.6 \pm 0.7	6.5 \pm 9.1	3.5 \pm 4.5	1.3 \pm 1.5	94 \pm 20	2	1	2
Mayo	1.0 \pm 1.3	9.2 \pm 10.8	16.7 \pm 18.3	0.7 \pm 1.0	96 \pm 40	2	2	2
Junio	1.0 \pm 1.4	14.0 \pm 7.3	3.0 \pm 3.1	2.3 \pm 2.4	97 \pm 10	2	1	3
Julio	1.7 \pm 2.0	5.0 \pm 5.4	8.6 \pm 9.7	1.4 \pm 1.7	98 \pm 20	3	1	2
Agosto	1.8 \pm 1.0	12.4 \pm 5.6	5.8 \pm 8.0	1.8 \pm 2.0	94 \pm 10	5	0	1
Septiembre	3.0 \pm 0	11.0 \pm 5.7	12.5 \pm 3.5	2.0 \pm 0	99 \pm 0	0	1	0

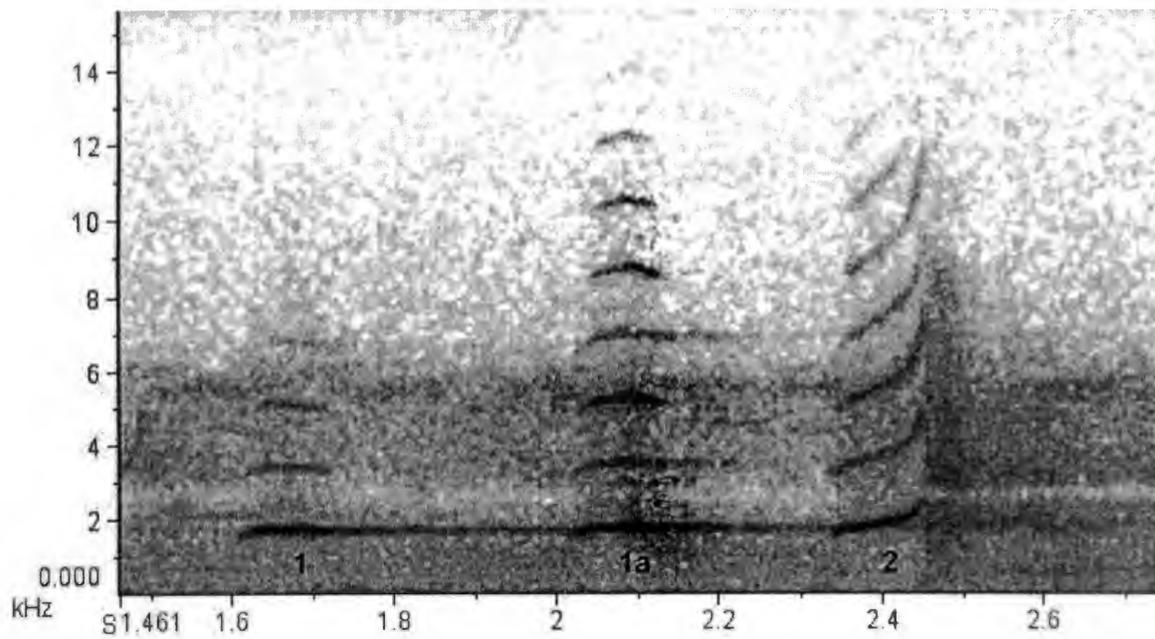
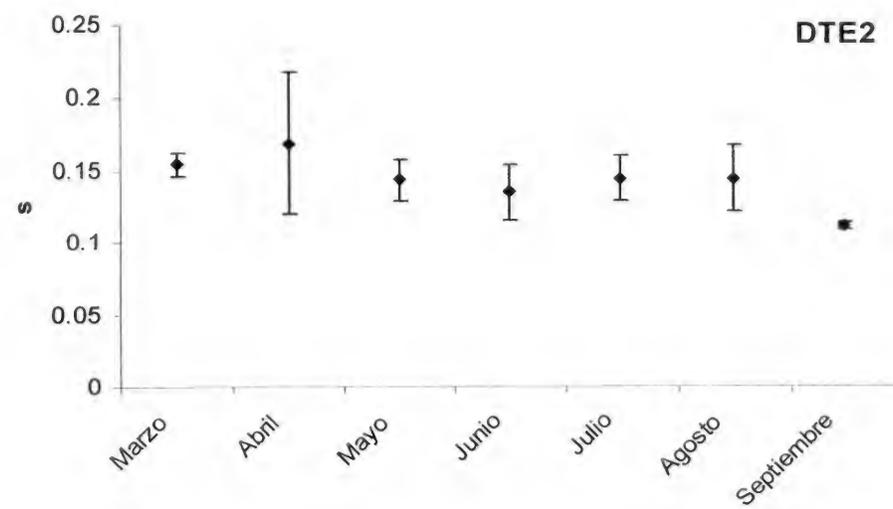
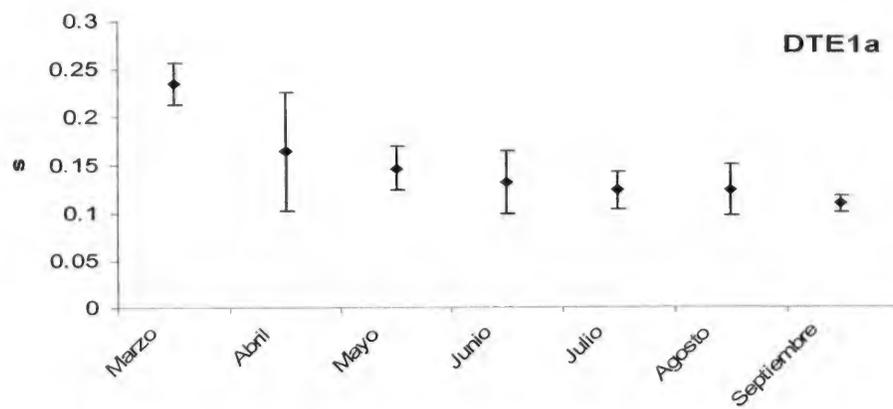
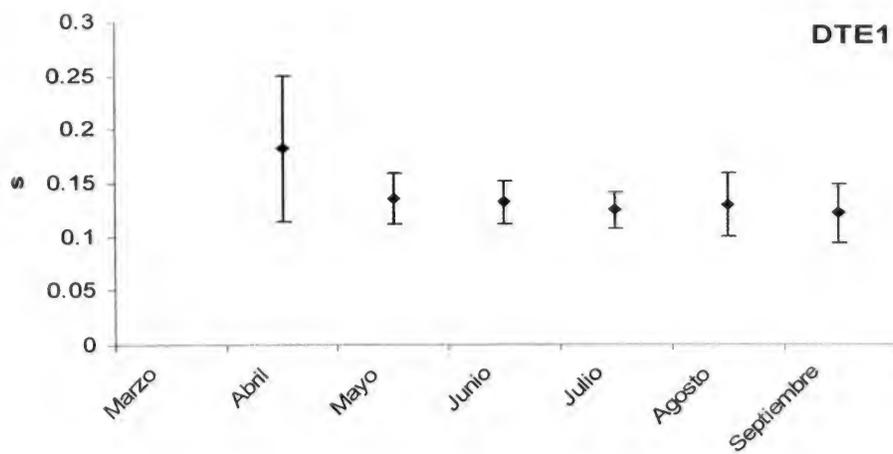
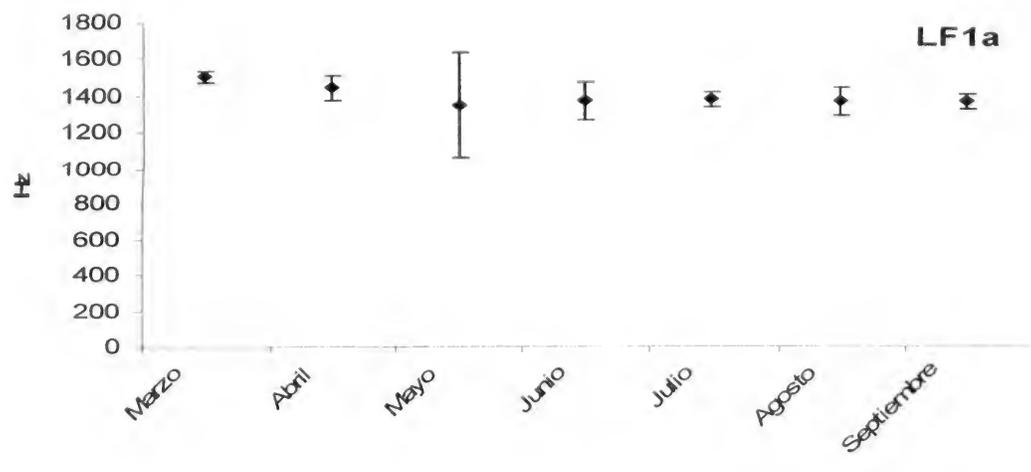
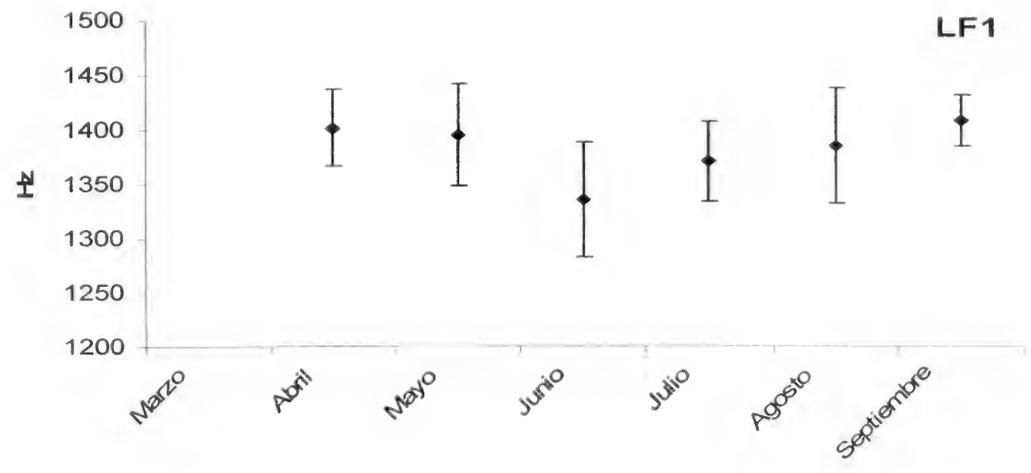
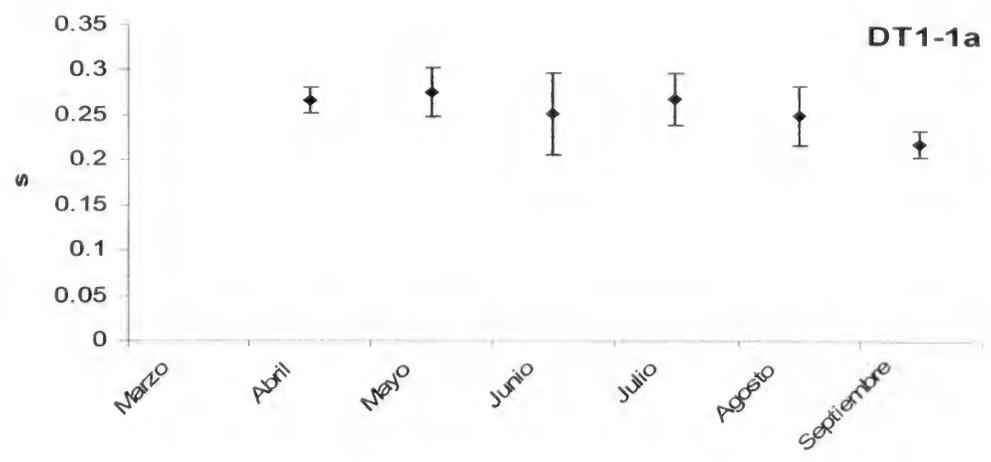
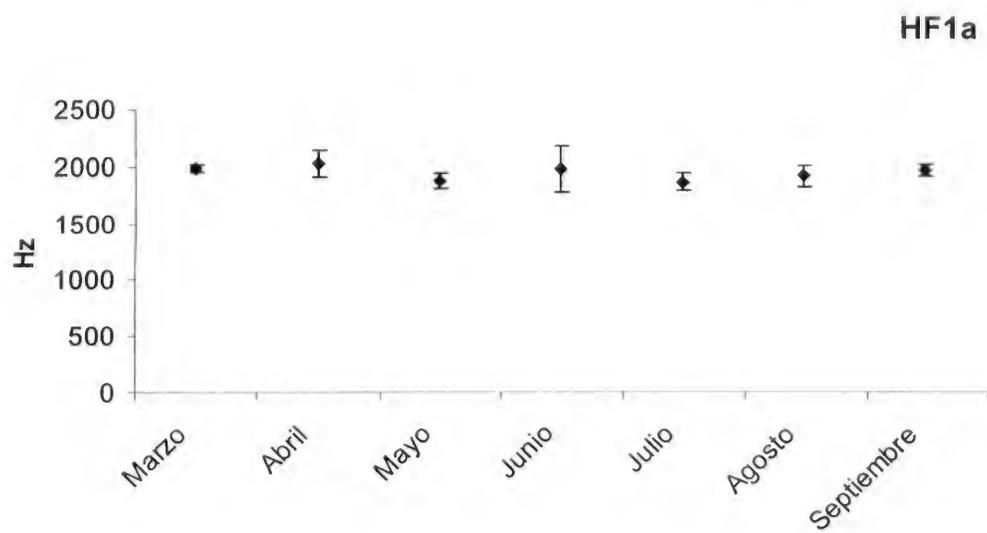
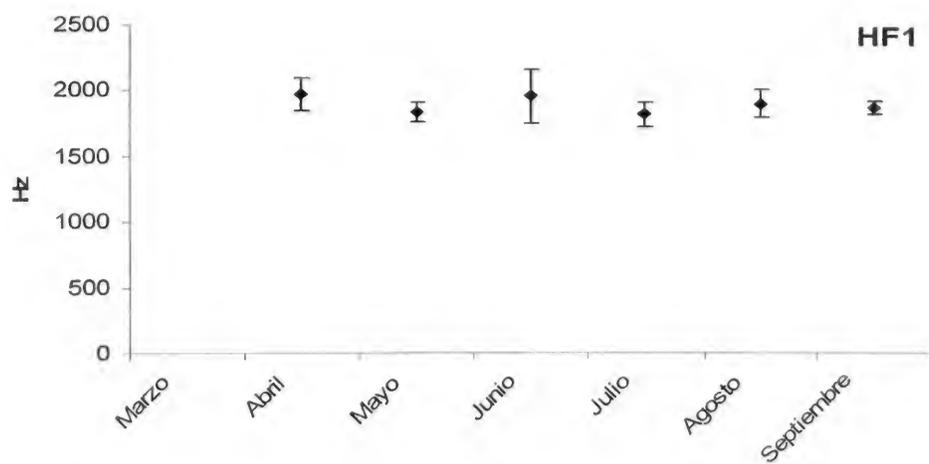
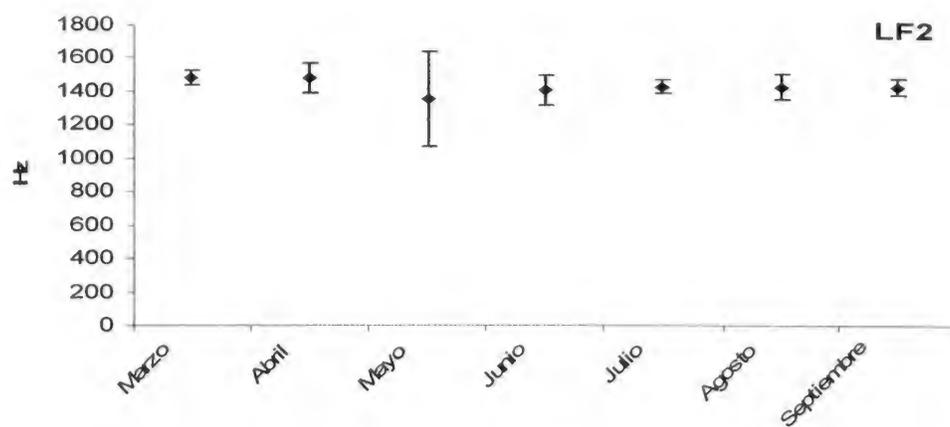


Fig. 1. Espectrograma del canto del macho de *Colinus leucopogon*, donde se indican los dos elementos armónicos que lo constituyen (1, 1a y 2).







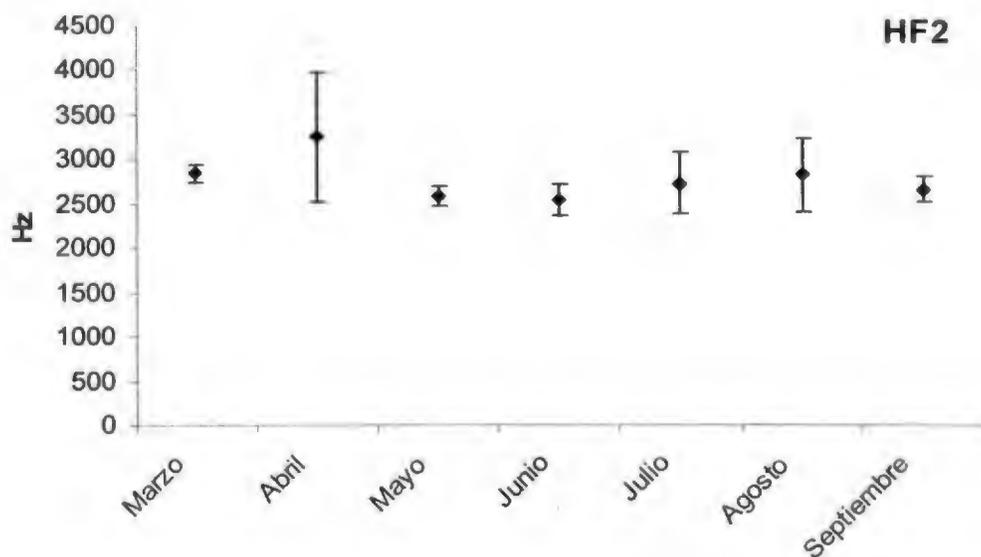


Fig. 2. Promedios (\pm DS) de las características del canto de los machos de *Colinus leucopogon* según el mes en que comenzaron a cantar, durante la época reproductiva. LF = frecuencia baja del canto. HF = frecuencia alta. DT = duración. Ver métodos para una descripción detallada de los significados de los nombres de cada gráfico.

CAPITULO 3

Comportamiento y variación en las vocalizaciones de respuesta de machos de la Codorniz de Monte Pechimanchada (*Colinus leucopogon*) a vocalizaciones de machos y hembras dentro de sus territorios.

Resumen: El origen de los estímulos vocales afecta las respuestas que emiten los receptores. Aquí describo el comportamiento de respuesta de los machos territoriales de *Colinus leucopogon* a estímulos vocales de machos y hembras conespecíficos dentro de su territorio. Grabé las vocalizaciones de machos territoriales durante dos épocas reproductivas, así como las vocalizaciones de repuestas a vocalizaciones de machos y hembras, para analizar como varían los valores de frecuencias y temporales de estas vocalizaciones. Además describí el comportamiento de respuesta de los machos. Los machos se desplazaron más hacia las vocalizaciones de hembras. El valor de la frecuencia baja juega un papel importante en esta interacción ya que puede brindar información acerca del estatus de los individuos y evitar enfrentamientos directos entre los individuos. Los machos que respondieron a una vocalización de una hembra, disminuyeron la *amplitud de frecuencia* y cantaron más veces por minuto respecto al canto grabado como control.

Palabras claves: Selección sexual, canto, hembras, comportamiento territorial, playbacks.

El canto de las aves y en especial el de los machos, funciona para atraer de individuos del sexo opuesto, para repeler a otros individuos de su mismo sexo, o los dos (Mountjoy y Lemon 1991; Hagelin 2005). En machos territoriales el canto puede ayudar en la consecución y mantenimiento de parejas y de territorios (Krebs et al. 1978; Beecher et al. 1994, Atkinson 1997; Gil y Gahr 2002; Fedy y Stutchbury 2005; Walcott et al. 2006).

Algunas especies de Odontophoridae (codornices americanas), son altamente sociales fuera del periodo reproductivo, formando bandadas, compuestas por individuos de ambos sexos (Stiles y Skutch 1989; Madge y McGowan 2002). Durante la época reproductiva y en especial en las especies del género *Colinus*, los machos cambian su comportamiento y son territoriales (Leber 1975). Sin embargo, a la fecha poco o nada se ha estudiado de este comportamiento en las especies neotropicales. Aquí describo los comportamientos de respuesta de los machos de *C. leucopogon* dentro de sus territorios, asociados a reproducciones de vocalizaciones de otros machos y hembras de la misma especie.

Métodos.

Realicé el estudio durante dos épocas reproductivas sucesivas, de Marzo a Octubre de 2005 y 2006, en Getsemaní-Heredia, Costa Rica (10°01'N, 84°06'W) entre los 1240-1360 m de altitud. El lugar es un área de aproximadamente 30 ha, con aproximadamente un 60% de potreros y un 40% de cafetales, divididos por cercas vivas y árboles aislados en su interior. El sitio de estudio posee una

precipitación anual cercana a los 2374 mm, y una temperatura promedio de 20.1° C.

Llevé a cabo un muestreo de 4 h cada semana, a lo largo de un transecto lineal de 3 km de longitud, iniciando a las 0700 h; alterné semanalmente el inicio del recorrido. Definí un macho como territorial si este se mantuvo cantando durante 5 min con un desplazamiento menor a 5 m alrededor del sitio de canto. Grabé cada macho con territorio durante 5 min (canto control) a una distancia entre 5 – 15 m del individuo, utilizando una grabadora SONY TCM-5000EV (modificada para aves) y un micrófono direccional Sennheiser ME 66. Inmediatamente después de haberlo grabado, reproduje una grabación del canto de un macho criado en cautiverio durante 5 min. Una vez finalizado este canto, grabé por 5 min más el canto del macho territorial. Finalizado este canto respuesta, reproduje la llamada de una hembra durante 5 min, e inmediatamente después volví a grabar el canto del macho por 5 min más. Utilicé este método sin alternar el orden, debido a que en pre-muestreos los machos parecieron mantenerse alterados después de la vocalización de la hembra, por lo que aplicar el tratamiento del macho después del de la hembra podría afectar los resultados. Además, en dos machos del 2005 donde por una interrupción externa tuve que repetir el tratamiento con la vocalización del macho, los cantos respuesta emitidos en ambas oportunidades en las tres variables acústicas medidas fueron similares (*t* pareada: $P > 0.10$). Por lo que las respuestas obtenidas con este tratamiento aparentemente no se deben al orden en que fueron reproducidos.

Dentro de los 5 min de grabación de las vocalizaciones de cada macho, analicé un máximo de cinco cantos (Fig. 1) que seleccioné aleatoriamente, tanto

para el canto control y como para cada uno de los cantos de respuesta a los tratamientos. En machos con cinco o menos cantos analicé todos los cantos. Además, analicé el primer y último canto emitido por los machos como respuesta a cada tratamiento. Analicé los cantos utilizando el programa Raven versión 1.2 (Charif et al. 2004), y los digitalicé a una tasa de muestreo de 44100 Hz, y una resolución de 16 bits con el programa Cool Edit 2000 versión 1.0 (Johnston 1999). Medí tres variables en cada uno de los elementos que conforman el canto (Fig. 1) en cada uno de los cantos, la frecuencia baja (LF), la frecuencia alta (HF) y la duración en segundos (ΔT). Además conté y promedí el número de cantos por minuto para cada macho. Realicé las medidas de LF, HF y ΔT en la frecuencia fundamental de cada elemento, ya que es donde se concentra la mayor cantidad de energía en estos cantos. Todas las grabaciones fueron depositadas en el Laboratorio de Bioacústica, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

Calculé un promedio para cada variable acústica medida en cada macho de los cinco cantos y con este valor realicé los análisis estadísticos. No tome en cuenta ninguna variable territorial para este estudio porque parecen no estar relacionadas con la calidad del macho (Capítulo 2).

Realicé un chi – cuadrado para determinar si los tratamientos producen una respuesta de desplazamiento, mayor a 1m, de los machos territoriales hacia el sitio de origen de la vocalización. Realicé una regresión logística, para determinar si las características del canto del macho explican la aproximación de un macho al punto de emisión de un canto tratamiento. Realicé una prueba de t pareada con cada una de las cuatro variables medidas del canto control *versus* los valores de

esa misma variable en cada tratamiento, para comparar si los machos ajustan su canto como respuestas a las vocalizaciones reproducidas dentro de sus territorios. Utilicé las desviaciones estándar de LF y HF medidas en el canto control y canto respuesta a cada tratamiento en cada macho para comparar por medio de una *t* pareada, si los machos disminuyen la variación de su canto como respuesta a otra vocalización. También, utilicé la *t* pareada para comparar el primer y último canto de cada macho como respuesta a cada tratamiento, con el fin de determinar si los machos variaron las características acústicas del canto con forme paso el tiempo de emisión de las vocalizaciones.

Resultados

Respuesta a la vocalización del macho.

De 27 machos observados durante la reproducción del canto de otro macho, 23 no se desplazaron de la percha de donde estuvieron cantando ($\chi^2=13.37$, $gl=1$, $p<0.001$). Los individuos que estaban cantando ($n=15$) dejaron de hacerlo dentro de los primeros 5 s aproximadamente y comenzaron aparentemente a buscar el intruso visualmente, moviendo su cabeza lentamente hacia los lados, en dirección del origen del canto. Luego de dejar de buscar comenzaron a cantar nuevamente. Los machos que no estaban cantando ($n=12$) comenzaron a buscar al individuo que cantaba, y luego comenzaron a cantar 79 s (± 62) después de iniciado el canto del intruso.

Los cuatro machos que se desplazaron descendieron de su percha hasta el suelo y se dirigieron caminando hacia la grabadora. Durante este desplazamiento,

se detuvieron por periodos cortos de tiempo para buscar el macho que estaba cantando, estirando el cuello hacia arriba y moviendo la cabeza lentamente hacia su derecha e izquierda. Los machos caminaron entre 11 y 35 m desde la percha, hasta parar y comenzar a cantar nuevamente. La distancia de este nuevo sitio de canto varió de 5 – 20 m del sitio de donde estaba la grabadora. Ninguna de las tres variables del canto respuestas medidas en cada macho, así como la diferencia entre las variables medidas del canto del tratamiento contra el canto respuesta del macho explicaron la distancia de acercamiento a la grabación (regresión logística: $p > 0.91$, $\rho^2 < 0.023$, para ambas pruebas).

Respuesta a la vocalización de la hembra.

La mayoría de los machos (16 de 24) se acercaron a la grabadora cuando la vocalización de la hembra fue emitido ($\chi^2 = 4.54$, $gl = 1$, $p = 0.03$). Todos los machos ($n = 24$) estuvieron cantando antes de la reproducción de la llamada de la hembra. Los individuos dejaron de cantar, descendieron y se dirigieron hacia donde provenía la llamada levantando su cabeza y moviéndola lentamente hacia los lados. Si el macho estaba en una percha elevada (e.g. un montículo de piedras, en la rama de un arbusto) descendió hasta el suelo planeando, y luego comenzó a caminar rápidamente en dirección de donde provenía la vocalización. Seis machos emitieron una llamada similar a la utilizada para agruparse después de que se desplazan hacia sitios diferentes por la presencia de un depredador, antes de acercarse hacia la grabación de la hembra. La mayoría de estos machos se detuvo al menos una vez para cantar, y levantaron la cabeza y la movieron

hacia los lados para aparentemente buscar a la hebra. Los machos que no se desplazaron se mantuvieron en sus perchas cantando. Ninguna variable acústica del canto de los machos medidas parece explicar el acercamiento al origen del canto (regresión logística: $\chi^2=6.42$, $gl=3$, $p=0.09$, $\rho^2=0.30$)

Cambios en el canto del macho.

Los machos respondieron a las vocalizaciones de un macho intruso ($t_{22}=-3.00$, $p=0.007$), como a la de la hembra ($t_{22}= -3.31$, $p=0.003$), con un aumento en el valor de LF (Fig.1), pero mantuvieron una variación de estas variables similar a la del canto control (t pareada: $p>0.18$ para ambos, Fig. 2). Los valores de HF ($t_{22}=3.20$, $p=0.004$; Fig. 1) y la variación de esta característica del canto disminuyeron ($t_{22}=2.05$, $p=0.05$, Fig. 2) como respuesta a la llamada de la hembra, pero no varió en los cantos de respuesta al canto del macho ($t_{22} = 0.27$, $p = 0.79$; Fig. 1), aunque la variación en esta variable se mantuvo igual al control ($t_{22} = -0.14$, $p = 0.89$; Fig. 2). La tasa de cantos/min aumentó como respuesta a la llamada de una hembra ($t_{22} = 2.81$, $p = 0.01$; Fig. 1), mientras que esta no varió en respuesta al canto de otro macho ($t_{21}=-0.69$, $p=0.50$; Fig. 1). La duración del canto de respuesta al canto del macho ($t_{21}=1.73$, $p=0.10$) y la hembra ($t_{19}=1.50$, $p=0.15$) fue similar al canto control (Fig. 1). El primer y último canto grabados en cada macho, como respuesta a ambos tipos de tratamientos, fueron similares a los valores de LF, HF y ΔT del canto control (t pareada: $p>0.35$ para todos).

Discusión

El comportamiento de aproximación a la grabación con el canto de otro macho no se relacionó con ninguna de las variables acústicas medidas en el canto del macho dueño del territorio. Por lo que este comportamiento de acercamiento al sitio de origen de un canto de otro macho no está determinado por las variables acústicas medidas en el canto. Si no por otros factores como puede ser la presencia o proximidad de alguna hembra dentro del territorio (*Dendroica petechia*, Studd y Robertson 1988; *Lagopus lagopus* Martin 1984; *Melospiza melodia* Arcese 1987).

El aumento en el valor de la frecuencia baja del canto de los machos de *C. leucopogon* como respuesta al canto de un macho intruso dentro de su territorio, puede indicar el grado de dominancia del dueño del territorio. En los gallos (*Gallus gallus*), se ha encontrado que machos dominantes emitieron cantos con valores de frecuencia bajas más altos en sus vocalizaciones que los individuos subordinados (Leonard y Horn 1995). En otras especies de aves no relacionadas con *C. leucopogon*, los individuos más dominantes poseen cantos con frecuencias bajas de valores menores (Andersson 1994; Leonard y Horn 1995; Price et al. 2006), debido a que una menor frecuencia del canto está asociado con un mayor tamaño (Ryan y Brenowitz 1985; Shackelton y Ratcliffe 1994; Beani y Dessi-Fulgeri 1995; Bertelli y Tubaro 2002; Collins 2004; Price et al. 2006).

El canto al brindar este tipo de información (Andersson 1994; Collins 2004), permitiría a los receptores (el intruso) evaluar el tamaño y estatus del dueño del territorio. También permitiría al dueño del territorio evaluar las características del intruso, evitando una escalada en la agresividad entre los individuos, las cuales son costosas energéticamente, y pueden causar daños físicos a los individuos que

intervienen (Petrie et al. 1991; Hagelin 2002). Por lo tanto el canto podría brindar suficiente información para repeler intrusos del territorio, sin tener que enfrentarlos. El canto control y el de respuesta al canto de otro macho fueron similares en la tasa de canto y la duración del canto, esto se puede deber a que estas variables no brindan información importante en las interacciones entre machos.

La reducción del ámbito de frecuencias en la vocalización de los machos (debido principalmente a una reducción en HF), como respuesta a la vocalización de la hembra, permitiría que la ubicación del macho por parte de ella sea más fácil. Lo anterior debido a que vocalización con rangos de frecuencia menores son localizables en el espacio más fácilmente, que aquellos con rangos de frecuencia mayores (Kroodsman 2004). Esta disminución en el ámbito de frecuencia, junto con un desplazamiento rápido y más o menos directo hacia el origen de la llamada, puede facilitar el encuentro entre macho y hembra de *C. leucopogon*, ayudándolo en la obtención de pareja, como ocurre en otras especies de esta familia (*Callipepla squamata* y *C. gambelli*) (Hagelin y Ligon 2001).

El aumento en la tasa de vocalizaciones como el encontrado en la vocalización de respuesta de los machos de *C. leucopogon* a la vocalización de la hembra también se ha visto que influye en la obtención de pareja en otras especies de este orden. Por ejemplo en *Perdix perdix* la hembra se mantiene por más tiempo dentro del territorio de machos que emitan más cantos por unidad de tiempo (Beani y Dessi-Fulgheri 1995), mientras que en *Centrocercus urophasianus* una mayor frecuencia aumenta la probabilidad de visita de la hembra al lek (Gibson 1996). En ambos casos una mayor cantidad de cantos por minuto parece

estar relacionado positivamente con la calidad de los machos (Alatalo et al. 1990; Moller 1991; Beani y Dessi-Fulgheri 1995; Moller et al. 1998).

La vocalización de los machos de *C. leucopogon* parece estar asociada tanto con un comportamiento intra-sexual para defensa del territorio, como en interacciones inter-sexuales de atracción de pareja. Podría ser más importante en las interacciones con hembras ya que hicieron un mayor ajuste de las características vocales como respuesta al estímulo vocal de una hembra.

Literatura Citada

- Atkinson E (1997) Singing for your supper: acoustical luring of avian prey by Northern Shrikes. *Condor* 99:203-206
- Alatalo R, Glynn C, Lundberg A (1990) Singing rate and female attraction in the Pied Flycatcher: an experiment. *Anim Behav* 39:601-603
- Andersson M (1994) Sexual selection. Princeton Univ. Press, Princeton Nueva Jersey
- Arcese P (1987) Age, intrusion pressure and defence against floaters by territorial male song sparrows. *Anim Behav* 35:773-784
- Beani L, Dessi-Fulgheri F (1995) Mate choice in the Grey Partridge, *Perdix perdix*: role of the physical and behavioral male traits. *Anim Behav* 49:347-356
- Beecher M, Campbell E, Stoddard P (1994) Correlation of song learning and territory establishment strategies in the song sparrow. *Proc Natl Acad Sci USA* 91:1450-1454
- Bertelli S, Tubazo P (2002) Body mass and habitat correlates of song structure in a primitive groups of birds. *Biol J Linnean Soc Lond* 77:423-430

- Charif R, Clark C, Fristrup K (2004) Raven 1.2 User's Manual. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca New York
- Collins, S (2004) Vocal fighting and flirting: the function of birdsong. In: Maler P, Slabbekoorn H (eds) Nature's music, the science of bird song. Elsevier Academic Press. San Diego California, pp 39-79
- Fedy B, Stutchbury B (2005) Territory defence in tropical birds: are females as aggressive as males? *Behav Ecol Sociobiol* 58:414–422
- Gibson R (1996) Female choice in Sage Grouse: the role of attraction and active comparison. *Behav Ecol Sociobiol* 39:55-59
- Gil D, Gahr M (2002) The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends Ecol Evol* 17:133-141
- Hagelin J (2002) The kinds of traits involved in male-male competition: a comparison of plumage, behavior, and body size in quail. *Behav Ecol* 13:32-41
- Hagelin J, Ligon D (2001) Females quail prefer testosterone-mediated traits, rather than the ornate plumage of male. *Anim Behav* 61:466-476
- Johnston D (1999) Cool Edit 2000. Syntrillium Software Corporation, Phoenix Arizona
- Krebs J, Ashcroft R, Webber M (1978) Song repertoires and territory defence in the Great Tit. *Nature* 271:539–542
- Kroodsman D (2004) Vocal behavior. In: Cornell Laboratory of Ornithology (ed) Handbook of Bird Biology. Princeton Univ Press, Princeton New Jersey, pp
- Leber K (1975) Notes on life history of the Spot-bellied Bobwhite, *Colinus leucupogon dickeyi*, Conover. *Brenesia* 5:7-21

- Leonard ML, Horn AG (1995) Crowing in relation to status roosters. *Anim Behav* 48:1283-1290
- Madge S, McGowan P (2002) Pheasant, partridges and grouse. Princeton Univ Press, Princeton Nueva Jersey
- Martin K (1984) Reproductive defence priorities of male willow ptarmigan (*Lagopus lagopus*): enhancing mate survival or extending paternity options? *Behav Ecol Sociobiol* 16:57-63
- Moller AP (1991) Parasite load reduces song output in a passerine bird. *Anim Behav* 41: 723-730
- Moller AP, Saino N, Taramino G, Galeotti P, Ferrario S (1998) Paternity and multiple signaling : effects of a secondary sexual character and song on paternity in the Barn Swallow. *Am Nat* 151:236-242
- Mountjoy J, Lemon R (1991) Song as an attractant for male and female European starlings, and the influence of song complexity on their response. *Behav Ecol Sociobiol* 28:97-100
- Petrie M, Halliday T, Sanders C (1991) Peahens prefer peacocks with elaborate trains. *Anim Behav* 41:323-331
- Price J, Earnshaw S, Webster M (2006) Montezuma oropendolas modify a component of song constraint by body size during vocal contest. *Anim Behav* 71:799-807
- Ryan M, Brenowitz E (1985) The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *Am Nat* 126:87-100

- Shackelton S, Ratcliffe L (1994) Matched counter-singing signal escalation of aggression in Black-capped Chickadees (*Parus atricapillus*). *Ethology* 97:310-316
- Stiles G, Skutch A (1989) *Guide to the birds of Costa Rica*. Cornell Univ Press, Ithaca New York
- Studd, MV, Robertson RJ (1988) Differential allocation of reproductive effort to territorial establishment maintenance by male yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Behav Ecol Sociobiol* 23:199-210
- Walcott C, Mager J, Piper W (2006) Changing territories, changing tunes: male loons, *Gavia immer*, change their vocalizations when they change territories. *Anim Behav* 71:673–683

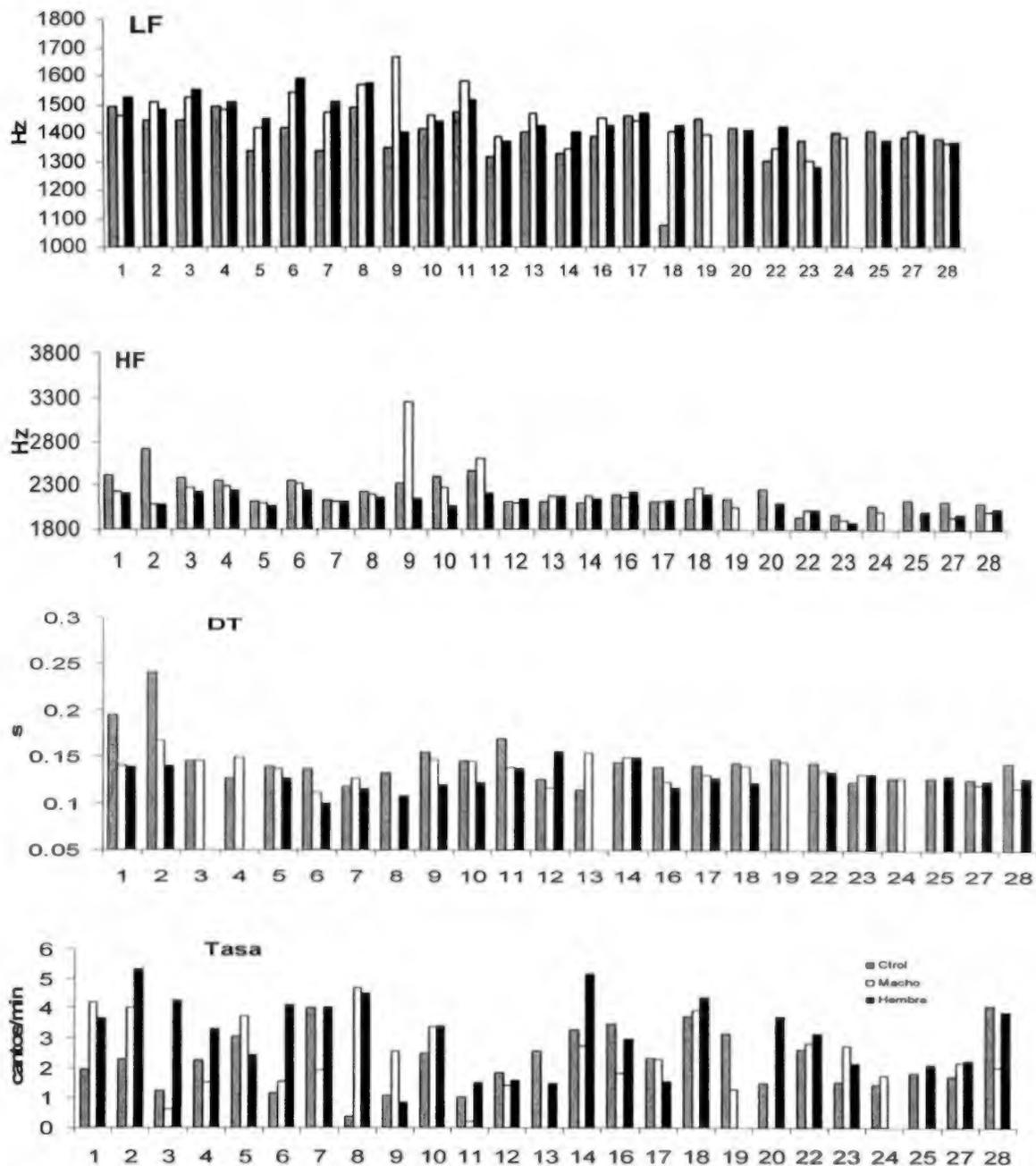


Fig. 1. Variación en las características acústicas medidas en los cantos de machos de *Colinus leucopogon* como respuesta a cantos de otro macho y vocalizaciones de hembras, durante el periodo reproductivo.

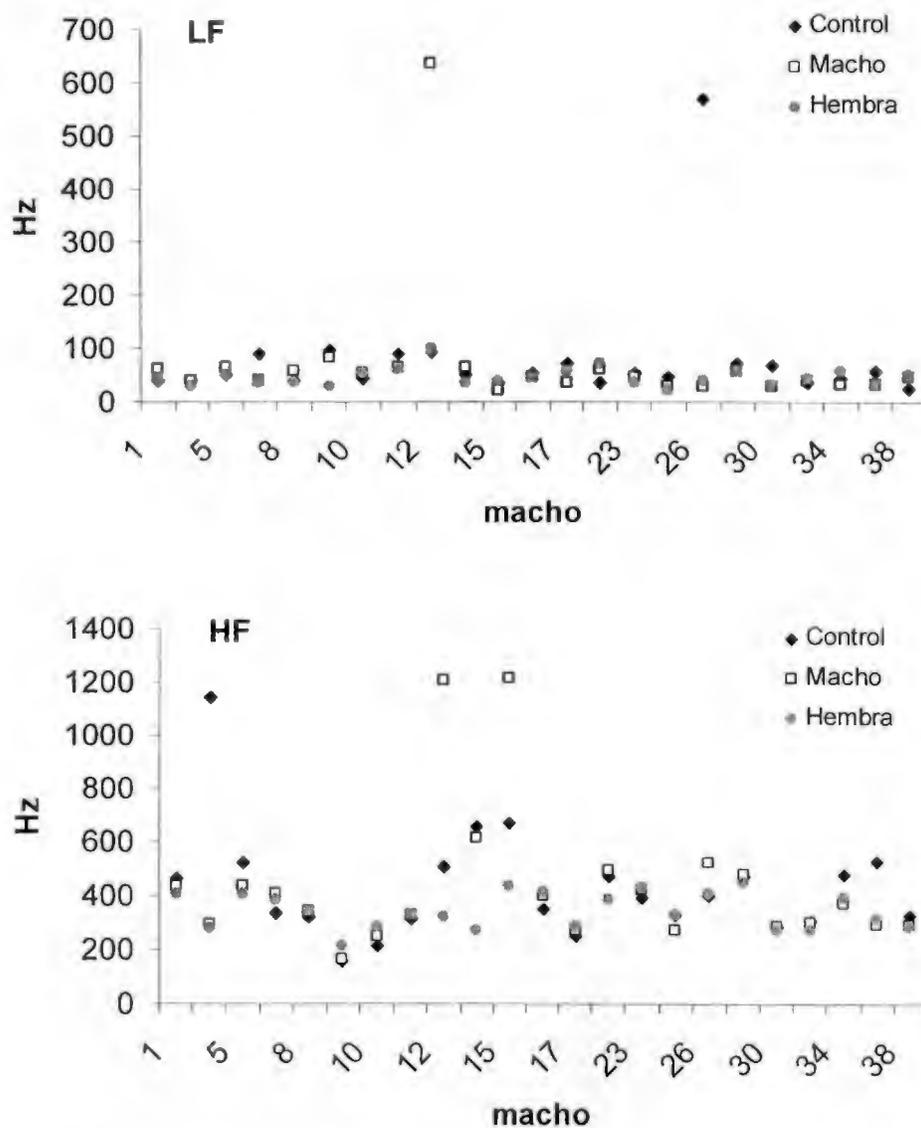


Fig. 2. Variación de la desviación estándar en los cantos de machos de *Colinus leucopogon* como respuesta a vocalizaciones de machos y hembras, respecto al control, durante el periodo reproductivo.

CAPITULO 4.

Sometido y aceptado en: Actas del Taller de Codornices Neotropicales, Veracruz, Mexico 2006 (Eitniear, J.C., J. Cornejo & L. Sandoval, eds.) Center for the Study of Tropical Birds Occasional Publ. No. 4. 2008. En Prensa.

**DESCRIPCION DEL COMPORTAMIENTO DE CUIDO PARENTAL EN LA
CODORNIZ DE MONTE (*COLINUS LEUCOPOGON*)**

Abstract.- Description of parental care behavior in Spot-bellied Bobwhite (*Colinus leucopogon*).- The Spot-bellied Bobwhite is a monogamous species, that show parental care. I describe and compare the parental care behavior displayed by both parents in presence of a predator. The males did not show any parental care behavior when detect a predator. The female tries to get the predator's attention by displaying distracting behaviors (e.g., broken wing or broken leg). This differences in parental care behavior shown by both adults, can be associated to the energy investments in the breedings and the degree of security of the paternity.

Key words: Spot-bellied Bobwhite, *Colinus leucopogon*, parental care behavior.

INTRODUCCION

El cuidado parental está asociado con el aumento del valor adaptativo de los padres, ya que este permite un aumento en la probabilidad de supervivencia de las crías (Yasukawa 1981, Muldal *et al.* 1986, Willians *et al.* 1994). Este comportamiento puede darse de diversas formas, desde solamente brindar alimento a las crías, hasta defenderlas contra el ataque de algún depredador (Altmann *et al.* 1977, Lazarus & Inglis 1981, Wilson 2000). En especies con crías nidifugas, como las de los galliformes, poco se conoce de este comportamiento, debido posiblemente a la dificultad de observar a los padres con los pichones en el campo (Burger 1981). En las especies de codornices americanas (Odontophoridae), se ha observado a los padres acompañando y guiando a los pichones a los sitios de alimentación

(Hagelin 2003, Raabe 2003), y en el caso de la Chirrascuca (*Dendrortyx leucophrys*) se observó a uno de los padres vigilando, mientras los pichones y el otro adulto se alimentaban (Raabe 2003).

La Codorniz de Monte (*Colinus leucopogon*), es una especie común, en el bosque seco y el Valle Central de Costa Rica, por debajo de 1600m, donde habita potreros, áreas de crecimiento secundario y cafetales (Leber 1975, Stiles & Skutch 1989). Esta es una especie monógama según Madge y McGowan (2002), que se reproduce de Marzo a Noviembre, en el Valle Central (Sandoval en prep.), incubando en promedio 10 huevos (Leger 1975, Stiles & Skutch 1989). Aunque la hembra es aparentemente la única que lleva acabo la incubación, es de esperar que ambos padres estén involucrados en el cuidado de los pichones, debido a la alta tasa de depredación sobre ellos (obs per.). Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es determinar el tipo de cuidado parental que presenta cada uno de los padres de la Codorniz de Monte, durante encuentros con un posible depredador.

METODOS

Este estudio lo realicé en Getsemani, Heredia, Costa Rica (10°01'N, 84°06'W), entre los 1260-1400 m de elevación, durante cuatro épocas reproductivas (Marzo – Octubre) de 2003 a 2006. El área muestreada corresponde a 25 ha de cafetales con sombra y potreros, divididos por cercas vivas. Durante 2003 y 2004 recorrí el sitio cada 15 días. En el 2005 y 2006, recorrí el área una vez por semana. Todos los muestreos los lleve acabo de 0700-1000 h, a lo largo de un transecto lineal de 3 km, alternando el inicio del recorrido, buscando parejas con pichones.

Al encontrar una pareja con pichones describí el comportamiento exhibido por cada uno de los padres y los pichones, de la forma más detallada posible. Las observaciones duraron 120 min cada una. Durante los primeros 30 min, me mantuve en el sitio donde encontré la banda (presencia de un depredador), y a este periodo de tiempo corresponden los comportamientos descritos aquí. Luego de este periodo me aleje entre 30-60 m, a un sitio donde fuera menos visible para observarlas. Durante ambos periodos, grabe las vocalizaciones emitidas por las aves utilizando una grabadora SONY TCM-5000EV versión modificada para aves y un micrófono tipo escopeta Sennheiser ME 66. Los nombres de las vocalizaciones siguen lo propuesto por Sandoval (en prep.). Cuando las aves dejaron de vocalizar durante los primeros 30 min, les reproduje una grabación de la llamada de un pichón cuando esta lejos de los padres, para observar y describir la respuesta de los padres, a esta llamada. Esta grabación corresponde a un pichón de esta especie criada en cautiverio de aproximadamente 36 horas de nacida, que fue retirado de la compañía de otros polluelos de su misma especie.

RESULTADOS

En total durante los cuatro años pude encontrar 8 grupos familiares, todos compuestos por una pareja de adultos y pichones. El número de pichones en estos grupos varió de 2 a 5, con un promedio de 4. La edad de los pichones observados varió de una semana a menos de 2 meses. Ambos padres mostraron cuidado parental, sin embargo, el cuidado parental de la hembra en presencia de un depredador fue diferente y mucho mayor al observado en los machos.

Comportamiento del macho. El macho al ser el primero en la fila de la bandada, pudo localizar al “depredador” de primero, alejándose de este. Para alejarse del “depredador” realizó un vuelo explosivo (aleteos rápidos y profundos durante al menos 10 seg) en forma de arco, elevándose hasta 2.5 m y aterrizando a unos 10 m de distancia del punto de partida, aproximadamente. Luego de aterrizar se alejó caminando rápidamente y de forma silenciosa. La distancia mínima a la que se observo del “depredador” fue de 50 m.

El macho no emitió ninguna vocalización de respuesta a las llamadas de la hembra, pichones o la reproducción de la llamada del pichón. Debido a su lejanía del punto de observación, no pude determinar si respondió a estas vocalizaciones con algún comportamiento no vocal. Solo dos machos emitieron vocalizaciones durante el periodo de observación, y estas fueron entre 10 min y 1 h aproximadamente después de encontrarse con el depredador. Ambas llamadas fueron del tipo de agrupación.

Comportamiento de la hembra. La hembra se desplaza detrás del macho en la fila. Aunque, también realiza un vuelo explosivo similar al del macho al encontrarse con el “depredador”, esta aterrizó a una distancia menor, entre 2-5 m. Al aterrizar la hembra no se aleja del “depredador”, sino que se mantiene cerca de él y trata de atraer su atención para alejarlo de los pichones. Para esto realiza dos tipos de comportamiento de distracción, en ambos la hembra aparenta estar herida y emite vocalizaciones.

Ala rota: la hembra se acerca al posible depredador caminando lentamente a una distancia mínima de 1 m y emitiendo una llamada de alerta. A esta distancia extiende el ala que esta frente al depredador un poco hacia atrás (Fig. 1), y comienza a caminar lentamente, alejándose de los pichones. Aparentemente avanza sin perder de vista al depredador, ya que mantiene su cabeza girada hacia atrás, en dirección al depredador. Durante el despliegue de este comportamiento emite “gruenchs” constantemente. Si el depredador no la sigue, la hembra se devuelve caminando hacia él, y repite el comportamiento. Este comportamiento fue exhibido por tres hembras todas con pichones de menos de un mes.

Pata rota: al igual que el comportamiento anterior la hembra se acerca al depredador a una distancia de 1 m. Cuando se encuentra a esta distancia recoge y mueve hacia atrás una de sus patas (Fig. 2) y comienza a caminar cojeando, alejándose de él, emitiendo una llamada de alerta. Al igual que en el comportamiento anterior, el ave vigila si el depredador la sigue alejándose de los pichones, en caso contrario gira a su alrededor acercándose y alejándose, para atraer su atención. Solo 4 de las 8 hembras exhibieron este comportamiento.

Respuesta a la llama de un pichón: primero al reproducir la llamada del pichón la hembra emite una “llamada de silencio” (Fig. 3). Esta llamada hace que los pichones dejen de vocalizar, como la llamada persiste ella se acerca al depredador a menos de 1 m con la cresta levantada, las alas abiertas a los lados y las plumas del pecho erizadas (Fig. 4), aparentando ser más grande. A esta distancia ella comienza a girar alrededor del depredador acercándose y alejándose de este emitiendo la llamada de silencio para que los pichones no

llamen más. Cuando acaba la reproducción de la llamada del pichón la hembra se aleja del depredador a una distancia de más de 2 m. Al reproducir nuevamente la llamada del pichón, la hembra se volvió a acercarse reproduciendo la vocalización antes mencionada, y a repetir el comportamiento descrito. Las tres hembras a las que les reproduce el llamado del pichón presentaron este comportamiento.

Llamada de la hembra para los pichones: una vez que el depredador se ha ido y parece no existir peligro, la hembra comienza a llamar a los pichones con la llamada de agrupación. Los pichones responden vocalizando su llamada (Fig. 4) y luego salen rápidamente caminando hacia la dirección de la hembra.

DISCUSION

Las diferencias encontradas en el cuidado parental entre ambos adultos de la Codorniz de Monte, puede estar asociado con la inversión de energía que hace cada padre en sus crías, como se ha encontrado en otras especies (Burke *et al.* 1989, Dunn & Hanonn 1989). En *Prunella modularis* (Burke *et al.* 1989) y *Pica hudsonia* (Dunn & Hanonn 1989) la hembra que es la que invierte más tiempo y energía incubando o alimentando a los pichones, también presenta un mayor cuidado parental. La Codorniz de Monte aparentemente sigue el mismo patrón. Aparte de las diferencias anisogaméticas, donde la hembra ya hace una inversión energética mayor que el macho (Andersson 1994). La hembra de la Codorniz de Monte realiza la incubación de forma solitaria (obs. pers.), lo que significa una inversión aun mayor de tiempo y energía, en comparación al macho.

La probabilidad de extra copulas en las especies hace que los machos presenten un menor grado de cuidado parental que la hembra (Low 1978, Blumer 1979, Gwynne 1984). Aunque no existen datos de extra copulas en Odontophoridae, este es un fenómeno que parece ser común en la gran mayoría de especies de aves monógamas (Westneat *et al.* 1990, Griffith *et al.* 2002, Bouwman *et al.* 2005), por lo que sería posible que se presentara en esta especie. En especial si las hembras antes de elegir pareja pueden visitar varios machos. Debido a la aparente baja inversión de energía y tiempo que hacen los machos en la reproducción de sus crías y la posibilidad de ocurrencia de extra copulas, es que el comportamiento de respuesta ante los depredadores y a las vocalizaciones de la hembra y pichones es nulo.

Los comportamientos exhibidos por la hembra de la Codorniz de Monte buscan llamar la atención del depredador para alejarlo de las crías fingiendo una lesión. Para el depredador esto posiblemente es señal de una comida fácil, por lo que puede optar por seguir al individuo herido, alejándose de los pichones. El que los pichones vocalicen cerca del depredador hacen que la respuesta de la hembra contra el depredador sea más energética, y que emita vocalizaciones para que los pichones dejen de vocalizar en presencia del peligro. Este comportamiento disminuye la probabilidad de que el depredador pueda encontrar a los pichones.

En resumen las diferencias en el cuidado parental mostrado por ambos padres reflejan el papel y la inversión energética que cada uno realiza durante la reproducción. Las vocalizaciones son importantes en la comunicación entre la hembra y los pichones, en presencia del depredador. La realización de estudios de

paternidad en esta especie, son importantes para determinar que parte de las diferencias del cuidado parental encontradas entre sexos se deben a esta causa.

REFERENCIAS

- Altmann, S. A., S.S. Wagner, & S. Lenington. 1977. Two models for the evolution of polygyny. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2: 397-410.
- Apear, L., D. Ainley & P. Henderson. 1986. Post-flending parental care in Western Gull. *Condor* 88: 194-199.
- Blumer, L. 1979. Male Parental Care in the Bony Fishes. *Quart. Rev. Biol.* 54: 149-161.
- Bouwman, K., C. Lessells, & J. Komdeur. 2005. Male Reed Buntings do not adjust parental effort in relation to extrapair paternity. *Behav. Ecol.* 6: 499–506.
- Burke, T., N. Daviest, M. Bruford & B. Hatchwell. 1989. Parental care and mating behaviour of polyandrous dunnocks *Prunella modularis* related to paternity by DNA fingerprinting. *Nature* 338: 249–251.
- Burger, J. 1981 . On becoming independent in Herring Gulls: parent-young conflict. *Am. Nat.* 117: 444-456.
- Dunn, P. & S. Hanonn. 1989. Evidence for obligate male parental care in Black-billed Magpies. *Auk* 106: 635-644.
- Griffith, S.C., I. Owens & K. Thuman. 2002. Extra-pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Mol. Ecol.* 11: 2195–2212.
- Gwynne, D.T. 1984. Sexual selection and sexual differences in mormon crickets (Orthoptera: Tettigoniidae, *Anabrus simplex*). *Evolution* 38: 1011-1022.

- Hagelin, J. 2003. A field study of ornaments, body size, and mating behavior of Gambel's Quail. *Wilson Bull.* 115: 246-257.
- Lazarus, J., & I. R. Inglis. 1986. Shared and unshared parental investment, parent-offspring conflict and brood size. *Anim. Behav.* 34: 1791-1804.
- Leber, K. 1975. Notes on life history of the Spot-bellied Bobwhite, *Colinus leucopogon dickeyi*, Conover. *Brenesia.* 5: 7-21.
- Low, B. 1978. Environmental uncertainty and the parental strategies of marsupials and placentals. *Amer. Nat.* 112: 197-213.
- Madge, S. & P. McGowan. 2002. Pheasant, partridges and grouse. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey.
- Muldal, A., J. Moffatt & R. Robertson. 1986. Parental care of nestlings by male Red-winged Blackbirds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 105-114.
- Raabe, C. 2003. Observaciones sobre *Dendrortyx leucophrys* (Perdiz Montañera). *Zeledonia* 7: 5,36-38.
- Stiles, G. & A. Skutch. 1989. Guide to the birds of Costa Rica. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Westneat, D., P. Sherman & L. Morton. 1990. The ecology and evolution of extra-pairs copulation. *Curr. Orn.* 7: 331-369.
- Willians, T., M. Loonen & F. Cooke. 1994. Fitness consequences of parental behavior in relation to offspring number in a precocial species: the Lesser Snow Goose. *Auk* 111: 563-572.
- Wilson, E. 2000. Sociobiology, the new synthesis. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.

Yasukawa, K. 1981. Male quality and female choice of mate in the Red-winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Ecology* 62: 922-929.

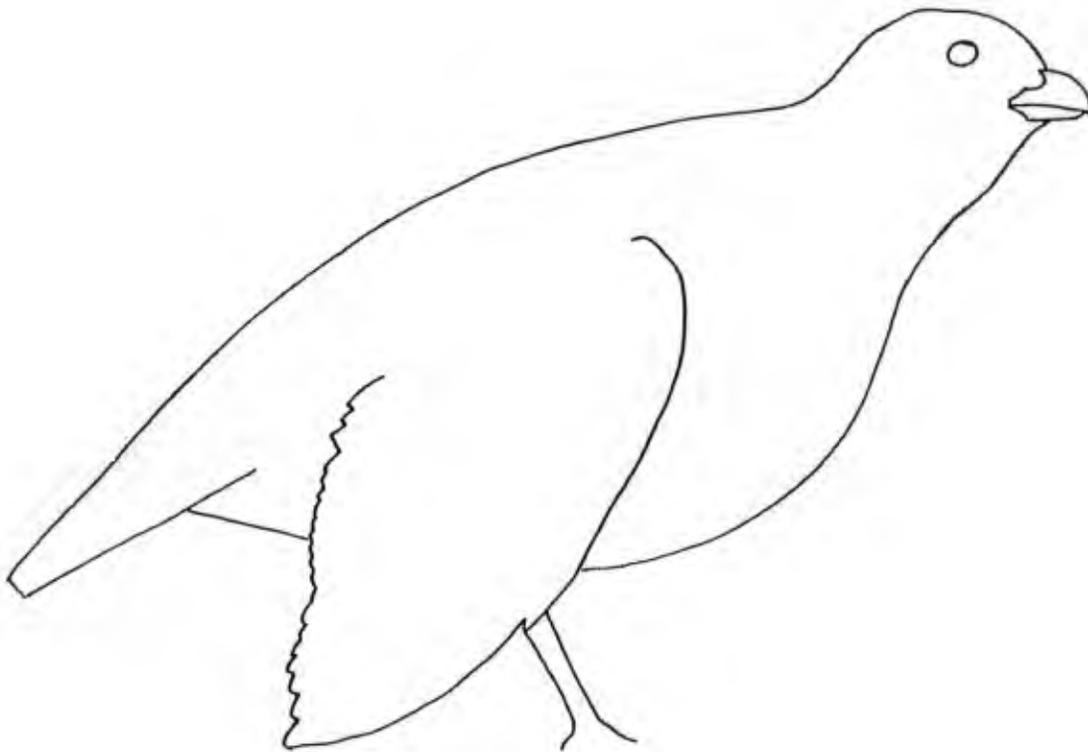


Fig. 1. Posición de ala rota exhibida por las hembras de *Colinus leucopogon*, en presencia de un depredador cuando se encuentra cerca de las crías.

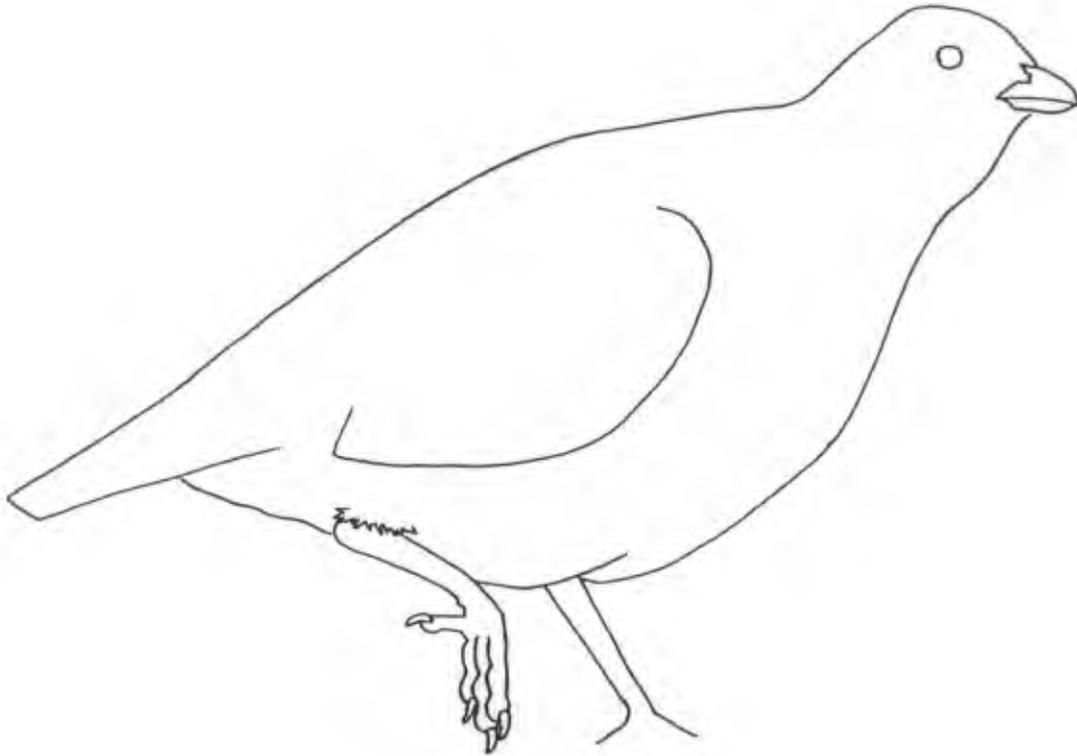


Fig. 2. Posición de pata quebrada exhibida por las hembras de *Colinus leucopogon*, en presencia de un depredador cuando se encuentra cerca de las crías.

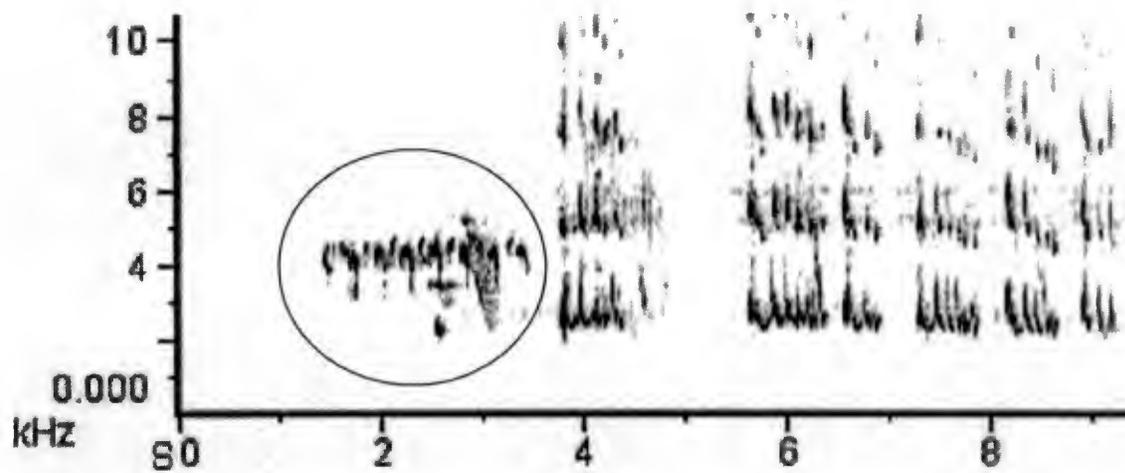


Fig. 3. Sonograma de la llamada de silencio de la hembra de *Colinus leucopogon* a los pichones, y llamada de los pichones (entre el círculo).

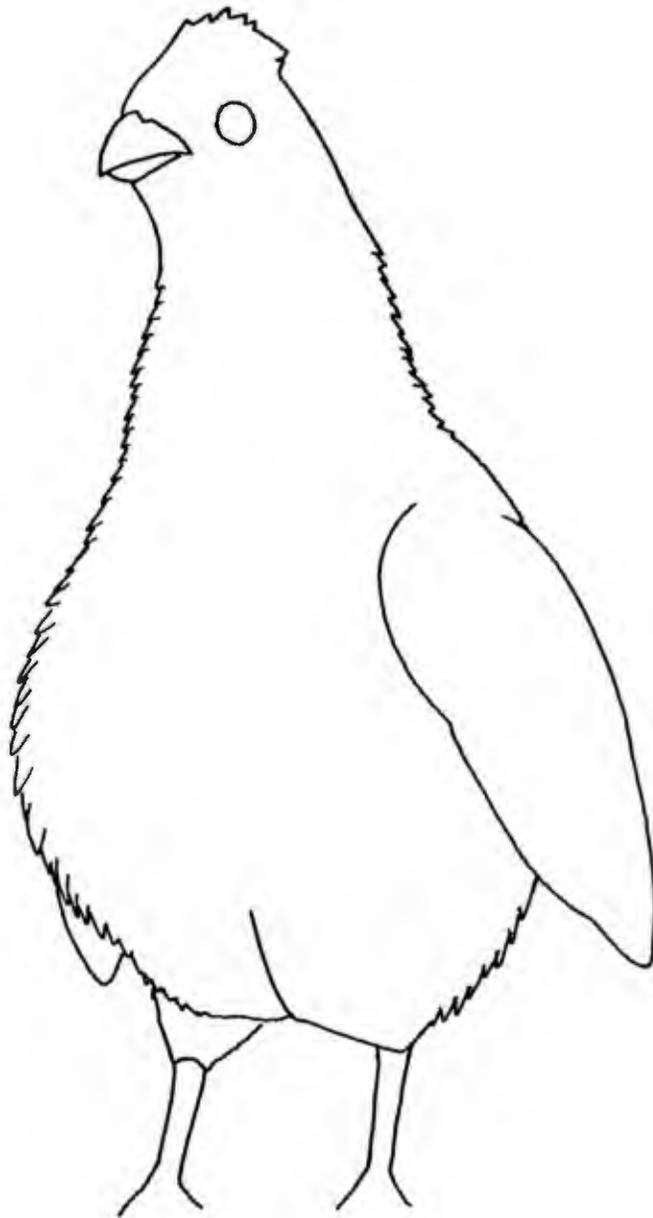


Fig. 4. Posición de acercamiento de la hembra de *Colinus leucopogon* al depredador cuando se les reproduce la llamada de un pichón.