

ANUARIO DE PSICOLOGÍA
Núm. 39 - 1988(2)

CONDUCTA SEXUAL Y
RITUALES DE CORTEJO EN LA AVOCETA
(*RECURVIROSTRA AVOSETTA*)

ANTONIO ANDRÉS PUEYO
Departamento de Personalidad, Evaluación y Tratamiento Psicológicos
Universidad de Barcelona

Antonio Andrés Pueyo
Departamento de Personalidad, Evaluación y
Tratamiento Psicológicos
Facultad de Psicología
Avda. de Chile, s/n
08028 Barcelona

INTRODUCCIÓN

El comportamiento sexual de la Avoceta (*Recurvirostra avosseta*) fue estudiado por Makkink, G. en un trabajo titulado *Una aproximación al etograma de la avoceta (Recurvirostra avosseta) con significaciones psicológicas y etológicas* (1936) uno de los trabajos pioneros de la etología europea. El *leit-motiv* de aquel estudio era precisamente dilucidar la certeza o falsedad de una afirmación que, unos años antes, había realizado el famoso naturalista Huxley, J., diciendo que la avoceta no realizaba ningún «ritual o ceremonia» de cortejo: sin embargo Makkink, G. demostró que sí existía una ceremonia de cortejo. Nuestro objetivo en este trabajo será describir, lo más objetivamente posible, este complejo patrón de conductas encadenadas que se denomina ritual de apareamiento en las avocetas.

G.F. Makkink fue un zoólogo holandés coetáneo de los primeros naturalistas preocupados por el estudio observacional de la conducta animal e interesado especialmente por la conducta de las aves. Trabajó en la Universidad de Leiden. El motivo por el cual su obra pasó a la literatura etológica fue el descubrimiento de lo que él llamó «movimientos de salto de chispa», que se conocen más usualmente como las «actividades de desplazamiento», que planteó ya en el trabajo mencionado de 1936 que nos sirve de punto de referencia principal de esta investigación.

Hemos escogido la obra de este autor por creerle relevante en un aspecto más amplio, que es el de estructurar el etograma de una especie. El trabajo al que nos hemos referido anteriormente tiene un título incitante por sí mismo: *Una aproximación al etograma de la avoceta (R. avosseta) con significaciones psicológicas y etológicas* (1936); es de los primeros etogramas realizados más completos. En la introducción Makkink dice expresamente que uno de los pasos previos que debe dar la Etología como ciencia es ordenar las descripciones de la conducta de los animales en lo que él llama Etografía, materia que incluiría la descripción «pura y simple» de las conductas de los animales (en este caso la avoceta) dividida en sus componentes estereotipados a los cuales se habrá dotado de un nombre descriptivo. La etografía representaría para la

En este número monográfico destinado a homenajear la labor del Dr. J. Sabater Pi en la Etología y especialmente su influencia en nuestro entorno de la Universidad de Barcelona he preparado este trabajo que se llevó a cabo no sólo bajo su dirección sino también por seguir el ejemplo que su extenso trabajo de campo nos ha dado. Así he creído conveniente que, a pesar del tiempo, quedara constancia en este número monográfico de los resultados de mi aportación a los estudios de campo sobre la conducta animal que fueron llevados a cabo entre 1979 y 1981. El objeto de aquel trabajo fue el de realizar el etograma de la Avoceta (*Recurvirostra avosseta*) y es en la actualidad inédito.

etología lo que para las ciencias biológicas representó el desarrollo de la taxonomía. Esta es la idea que queremos poner de manifiesto, aunque haya estado olvidada, pues es uno de los pilares sobre los que más tarde se asentarán las aportaciones del método comparativo de Lorenz, K.

En todo el trabajo de Makkink, G., aparte de las puras descripciones de las conductas hay varias interpretaciones psicológicas de los hechos que tienen como denominador común la concepción del instinto dominante en aquellos momentos (no muy distinta a la del mismo Freud, S., al cual Makkink, G. cita en su trabajo al hablar de las motivaciones que dirigen las actividades de desplazamiento).

El etograma realizado por Makkink, G., sobre la avoceta, así como el más conocido de Kortland, A. sobre los cormoranes y otros menos divulgados, no son más que descripciones cualitativas muy acertadas sobre la conducta del animal al que se refiere, pero no están organizadas en un mismo eje.

E.A. Armstrong (1942) generalizó el hecho de que las aves que no tienen dimorfismo sexual, como es el caso de la Avoceta, tienen un extenso y complicado ritual de cortejo. Esto se puede aplicar a la avoceta que no muestra dimorfismo sexual y dado que las parejas copulan frecuentemente (varias veces por día) desde que llegan a las zonas de cría hasta bien empezada la incubación, casi un mes después en algunos casos. La pareja fortalece mucho su unión y forman una fuerte asociación mantenida durante ese período. Se alimentan juntos, atacan juntos a los intrusos que penetran en su territorio y construyen ambos el nido.

El tipo de pareja en que incluimos a la avoceta es aquél en el cual la pareja se forma antes del establecimiento del territorio o de la construcción del nido, tarea que como hemos dicho realiza la pareja más tarde.

El elemento más característico de la conducta sexual de las aves son las llamadas ceremonias de cortejo, éstas pueden ir desde complicadas elaboraciones y danzas (Somormujo Lavanco, Tilonorrincos y otras especies...) hasta pequeñas «danzas» que posibilitan el encuentro y posteriormente la cópula entre los individuos de una pareja. Las llamadas ceremonias de cortejo no son más que patrones de conducta complejos que consisten en la coordinación de patrones motores que constituyen una cadena E-R-E-R... y que tienen, en general, las siguientes funciones: a) Permitir el acercamiento entre macho y hembra, b) reducir la posibilidad de hibridación interespecífica puesto que las cadenas E-R-E-R son especie-específicas, c) coordinar el nivel de maduración hormonal de los machos y hembras y así asegurar al máximo la probabilidad de que las cópulas sean realmente fecundantes.

Estas cadenas estímulo-respuesta no son otra cosa que la ordenación de *Displays* y los «Patrones Fijos de Conducta», que si bien en las avocetas no son muy llamativos sí son perfectamente identificables incluyendo componentes orientativos propios y teniendo especificidad en su frecuencia de aparición según los sexos. Estas dos últimas características son las que nos permiten identificar en la observación naturalista las conductas que denominamos «ritualizadas».

El modelo de la ceremonia de apareamiento es el ejemplo ideal de una secuencia de interacción de conducta entre dos individuos. Cada conducta ejecu-

tada por un individuo depende de la que él y su pareja ejecutaron justamente antes, por eso y para poder estudiar este proceso hemos realizado un análisis cuantitativo para ver hasta qué punto esta secuencia se adapta a un modelo de cadena de Markov de primer orden, teniendo en cuenta que estábamos estudiando una secuencia de comportamiento realizada en una díada.

En el registro de las observaciones se utilizaron unas matrices de transición que eran de tipo: «...el acto A ejecutado por un macho precede/sigue al acto B ejecutado por una hembra...» o «... el acto C ejecutado por un macho precede/sigue al acto D ejecutado por el mismo macho...» y así todas las combinaciones posibles. Estos datos además se tabularon teniendo en cuenta su duración temporal en la secuencia original pues es normal que en determinadas «ceremonias» de cortejo se repitan determinadas pautas. Esta repetición tiene una función primordial de ajuste hormonal fino de los dos individuos de la pareja antes de la cópula (ver Tablas 1 y 2).

Para que todo ello se pudiera recoger en un registro continuo de todos los datos a la vez se utilizó una plantilla cuyos detalles se pueden encontrar en Andrés Pueyo, A. (1981).

La avoceta (*Recurvirostra avosetta*) es un ave limícola que habita las zonas húmedas de nuestra península y desde el primer momento en que es observada llama la atención por su colorido en blanco y negro, su porte al andar y su curioso pico, único entre las aves, fino y curvado hacia arriba de forma muy ostensible. El tamaño aproximado de la avoceta es de 40 a 42 cms. de los cuales gran parte de ellos corresponden a sus largas patas de color azul plomizo. El cuerpo es blanco con parte de las alas de color negro así como una especie de caperuza, que cubre la parte posterior de la cabeza, incluido su rojizo ojo, y la parte posterior del cuello. El pico es también negro y tiene, como ya hemos dicho, una pronunciada curvatura hacia arriba, característica de esta especie midiendo unos 75 a 92 mms. Otras dimensiones de interés morfológico son su envergadura de 70-75 cms. y el peso aproximado de 350-400 grs.

La Avoceta (*R. avosetta*) corresponde al género *Recurvirostra*, de la familia *Recurvirostridae*, orden *Charadriiformes* de la clase Aves, siendo un ave muy cercana en la taxonomía a la Cigüeñela (*Himantopus himantopus*) con quien comparte el mismo género, lo cual tiene sus implicaciones en la conducta de ambas especies.

Como la mayoría de limícolos, externamente los dos sexos son iguales y por lo tanto no muestran dimorfismo sexual (este aspecto representó un *handicap* a lo largo de todo el trabajo) solamente Witerby, J. *et. al.* (citado por Prater, 1977) apunta que el iris del ojo de las avocetas sirve para identificar los sexos, siendo, el del macho, de color pardo-rojizo y el de la hembra de color marronáceo, pero esta apreciación no resulta muy útil para las observaciones de campo.

La avoceta (*Recurvirostra avosetta*) frecuenta las zonas húmedas como son las marismas, salinas, zonas de estuarios de ríos, zonas deltáicas, costas con grandes fluctuaciones del nivel de agua debido a las mareas. En general, estos *habitats* tienen el denominador común de estar constituidos por amplias zonas de fangos o limos, charcas con poco nivel de agua donde este ave en-

cuentra su alimento. En estas zonas la vegetación más abundante está formada por comunidades halófilas y psamófilas.

En España la población de avocetas la podemos considerar como parcialmente sedentaria pues mantiene en Iberia una población permanente, incrementada por los pasos migratorios en invierno de las avocetas, que procedentes del N.E. de Europa van hacia el sur de la Península y al N.E. de África, siguiendo vías que atraviesan la Península por determinados lugares donde la densidad de aves se ve incrementada. Las avocetas sedentarias de la península ibérica se distribuyen por los principales sistemas lacunares y palustres (Marismas del Guadalquivir, Delta del Ebro,...) en grupos de clara dispersión post-generativa dentro de la Península y a través del estrecho de Gibraltar hacia África.

En el Delta del Ebro hay una de las poblaciones de avocetas más estable de la Península, que cada año crían y mantienen una población invernal, gracias a esta estabilidad demográfica se pudo realizar este estudio.

Por lo general los datos recogidos de los estudios ornitológicos sobre la avoceta nos dicen que ésta tiene dos modos de vida esencialmente distintos, que corresponden a la época del año y ciclo biológico. Estas formas se pueden definir como: la vida en bandos que se dan entre invierno y otoño y la vida en pareja/«familia», que discurre a lo largo de la primavera y el verano. Esta variación importante en el modo de vida se corresponde con unas variaciones conductuales de gran importancia.

MATERIAL Y MÉTODO

El material utilizado fue: Un *hide* ornitológico (80×80×120 cms.) que nos permitió acercarnos mucho a las avocetas; prismáticos de 10×50 mms.; un telescopio terrestre de 20–60×60 mms.; la máquina de fotografiar de 35 mms. con motor (3 fr/sec) y teleobjetivo de 500 mms., un metrónomo construido expresamente para este trabajo por el autor (ver detalles en Andrés Pueyo A., 1981) y un cronómetro de bolsillo.

Las plantillas de registro se diseñaron específicamente para registrar, una vez identificadas, las principales pautas de comportamiento que constituyen el ritual del cortejo. Se tuvieron en cuenta la dependencia secuencial, la variable tiempo (tanto la duración de cada pauta como la latencia entre las mismas) y la variable sexo (Andrés Pueyo, A., 1981).

Las observaciones se realizaron en el medio ambiente natural de la avoceta (*R. avosetta*) a lo largo de 2 años y se contabilizaron en total unas 2340 hs. de observación real del comportamiento de la avoceta. En este apartado nos extenderemos en unas consideraciones descriptivas del medio ambiente natural de la avoceta.

Las observaciones se realizaron principalmente en el Delta del Ebro (Tarragona). El Delta del Ebro consiste en un complejo palustre ordenado alrededor de la desembocadura del río Ebro con una gran variedad de *habitats* dife-

rentes que están formados en torno a los aportes del río y en relación directa con las aguas marinas.

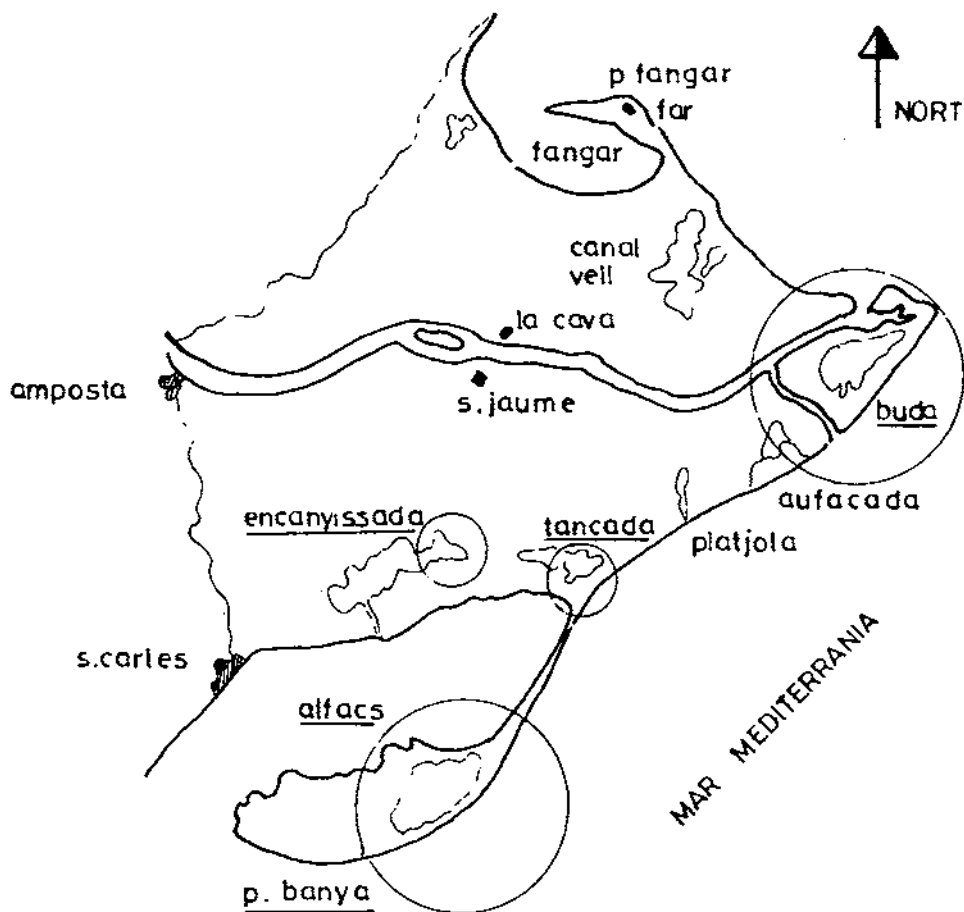


FIGURA 1.- Mapa General del Delta del Ebro donde se indican los diferentes lugares en los que se realizaron las observaciones de la avoceta (*R. avosetta*).

La avoceta se encuentra en el Delta del Ebro durante todo el año, es por tanto nidificante en el mismo y frecuenta principalmente cuatro zonas distintas, que vienen reflejadas en la figura 1 y que son: La Isla de la Banya (Alfacs). En estos cuatro lugares se realizaron las observaciones, dependiendo de la densidad de avocetas que allí había y de la estación del año en que nos encontráramos (Para ver detalles de la ecología de las zonas donde vive la avoceta en el Delta del Ebro consultar Andrés Pueyo, A. 1981).

El lugar donde se llevó a cabo mayoritariamente la observación de las pautas de apareamiento de las avocetas fue en las marismas de la Punta de la Banya (Alfacs) donde nidifican el mayor número de parejas de avocetas del Delta del Ebro. La Punta de la Banya es una península formada en casi toda su extensión (excluidas las salinas en explotación) por comunidades de vegetación halófila (*Athrocnemetum fruticosi*) y de vegetación psamófila compuesta por las plantas típicas de las zonas arenosas y con dunas (ej: *Agropiretum mediterraneum*). Posee gran cantidad de extensiones de arenas desnudas que forman dunas en la parte más S.E. También es característica la fluctuación del nivel del agua que hay en esta zona debido al intercambio con el agua del mar interior de los Alfacs, creando pequeñas isletas con una vegetación muy distinta (hasta las hay con Pinos (*Pinus halepensis*)). Estas isletas tienen la mayoría una vegetación halófila y las hay de dos tipos:

a) Nunca se sumergen, están la mayor parte del año rodeadas por agua y tienen comunidades vegetales del tipo: *Athrocnemetum fruticosi*, *Schoeno-Plantaginietum crasifoliae* y *Crucianetum maritimae*.

b) Temporalmente inundadas: con *Schoeno-Plantaginietum crasifoliae* y *Salicornium emerici*.

Las isletas, sobre todo las de tipo a) están perfectamente representadas en la zona de las lagunas que rodean las salinas y en especial en una laguna grande que sirve de regulador a la entrada de agua de las salinas, es la que mantiene la mayor parte de las colonias de aves nidificantes (Charranes, Gaviotas, ...) junto con las avocetas (ver fig. 2). También en plena zona de arena desnuda o parcialmente desnuda de vegetación, donde hay pequeños lucios de agua es frecuente en verano observar pequeñas colonias de avocetas nidificantes.

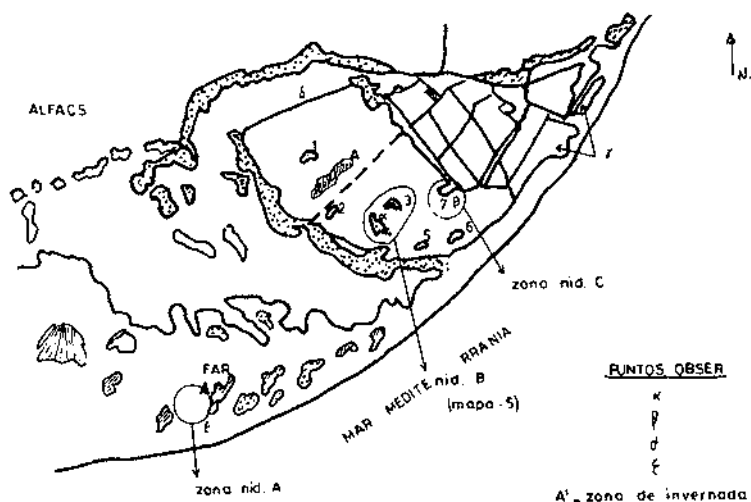


FIGURA 2.- Vista general de la Punta de la Banya (Delta del Ebro) en la que se indican los puntos de observación y zonas de cría e invernada de las avocetas (*R. avocetta*).

Esencialmente el trabajo está realizado mediante observación natural, el mismo método de Makkink en su trabajo original de 1936, utilizando además materiales e instrumentos similares (*hide*, prismáticos, etc...) con la diferencia de que nosotros adaptamos las técnicas de observación a nuestro objetivo. En la tarea de seleccionar las técnicas de observación adecuadas para el estudio del comportamiento de tipo epigámico e interactivo nos fue de gran utilidad la sistematización realizada por Altmann, J., en 1974.

En cuanto a la técnica de recogida de datos de observación de las conductas de apareamiento, nuestro objetivo primordial era estudiar las relaciones de determinación existentes entre ellas, ya que así podíamos pasar de un nivel puramente descriptivo a uno interpretativo. Subyacía a este tipo de registro una de las ideas que ha tomado cada vez más fuerza en el seno de la etología y es la de estudiar no sólo los eventos conductuales, sino sobre todo las secuencias en que se integran estos eventos (Riba, C., 1979). Por definición una secuencia es una sucesión de ítems ordenados. Podemos describir e interpretar secuencias conductuales de un solo sujeto (intraindividuales) o bien entre dos individuos. Otra variación es la de realizar estos registros de forma secuencial según un modelo de tiempo discreto, como es el de listar simplemente en una matriz de transición los eventos de conducta o bien en registros de tiempo continuo, en los que se recoge al máximo la información de una secuencia.

En etología se viene considerando el análisis secuencial como sinónimo restringido de una serie de técnicas estadísticas determinadas, mientras que en realidad hay una gran variedad de aproximaciones cuantitativas a las secuencias conductuales. En este sentido el modelo de cadenas de Markov no es más que otra técnica, de las más utilizadas. En este trabajo también lo hemos adoptado para el análisis de las secuencias de comportamiento epigámico que veremos más tarde.

Ahora veamos, en términos generales, el porqué de este acercamiento cuantitativo. Las cadenas de Markov muestran la dependencia temporal de la identidad o probabilidad de los eventos futuros que dependen de los precedentes. Una cadena de primer orden de Markov (que son las que utilizaremos aquí) presupone que la probabilidad de que se dé un acto depende sólo del acto que le precede inmediatamente (Colgan, R., 1978).

La ventaja de describir una secuencia de observación de conductas en términos de una cadena de Markov es la de resumir la conducta producida, lo cual permite predicciones probabilísticas de las conductas futuras, y comparaciones entre diferentes organismos o entre diferentes condiciones para el mismo organismo.

RESULTADOS

Comportamiento Epigámico

Cuando llega la primavera los bandos de avocetas se dispersan en parejas para formar las colonias donde instalarán sus nidos para completar su

ciclo biológico. En contraste con la poca variedad de conductas que exhiben en el invierno, cuando forman bandos, la época de la reproducción presenta una variabilidad muy grande de conductas.

Definamos el concepto de conducta epigámica donde se incluyen las pautas de cortejo y apareamiento. La conducta epigámica se refiere a todas las actividades relacionadas con la reproducción, es decir desde el apareamiento hasta el cuidado de la prole. Esta agrupación de diversos patrones de conducta, que tienen finalidades inmediatas distintas, no significa que en todas ellas «subyace» un instinto sexual; en principio las conductas epigámicas están basadas solamente en una «tendencia» reproductiva, esta acepción de «tendencia» es un constructo hipotético, sin el sobresignificado que contiene el término de instinto y que nosotros mantendremos por ser un término que nos permite explicar y entender mejor los fenómenos conductuales relacionados con la cría.

Así como cuando nos referimos a las conductas de alimentación decimos que en ellas han influido de forma determinante los factores ecológicos y que esta influencia se observa a simple vista, el área de las conductas epigámicas es la mejor muestra de los efectos conjuntos de los factores ecológicos y de la evolución de los patrones conductuales. Este último factor es de gran importancia pues se han reconstruido, gracias al método comparativo, determinados organigramas taxonómicos de algunas especies (las *Anátidas* por Lorenz y las *Laridae* por Tinbergen) al comparar los aspectos conductuales ritualizados que componen los cortejos de las especies próximas en la escala evolutiva.

Ch. Darwin cuando observó los fascinantes cortejos de algunas aves, los llamativos colores y estructuras morfológicas de algunos sexos de ciertos animales (normalmente en los machos) planteó la existencia de una selección sexual; de acuerdo con esta teoría los individuos con tales características bien desarrolladas se beneficiarían de un mayor éxito en el apareamiento y por tanto de una mayor descendencia. En la mayoría de los casos, sin embargo, estos caracteres no son el resultado de una selección sexual en el sentido original de Ch. Darwin, sino más bien son producto de la selección natural que favorece la actividad reproductora en general mediante el desarrollo de ciertas marcas visibles de reconocimiento, comportamiento viril, etc... Los caracteres, estructuras y actividades que actúan en la reproducción se conocen con el nombre de epigámicas e incluyen no sólo a los mismos órganos reproductores sino también a los órganos de los sentidos; las estructuras usadas en las amenazas o en los combates contra rivales y el comportamiento ostentoso (*displays*) iniciado, mantienen y completan las actividades reproductoras.

La conducta relacional de matiz epigámico se establece en torno a los estímulos que emite el macho o la hembra, los cuales elicitán respuestas reproductivas en el sexo opuesto y las conductas y órganos morfológicos que funcionan como estímulo no son más que producto de la evolución por selección natural (G. de Beer, 1970).

Conductas de cortejo y cópula

De las distintas áreas que distinguiremos en las conductas epigámicas, la más estudiada sin duda es la que se refiere al cortejo y cópula de los animales. El hecho de que los animales superiores tengan un tipo de reproducción sexual plantea la ventaja de que hay una continua formación de nuevos genotipos, lo cual es positivo en un sentido evolutivo y a la vez implica la necesaria interacción entre dos animales de la misma especie pero de sexos distintos, para esto se han desarrollado multitud de estrategias de cara a garantizar la «pureza» de las especies; con lo cual los descendientes serán diferentes dentro de una variabilidad restringida por los límites de la especie a la que pertenecen.

La «tendencia» reproductiva plantea de forma inmediata al individuo los siguientes problemas que deberá resolver con otras tantas adaptaciones conductuales: a.- Localizar a un individuo motivado por la tendencia de reproducción. b.- De sexo opuesto. c.- De la especie adecuada.

Éstas, entre otras, serán las funciones de la conducta de apareamiento. El cortejo y el comportamiento sexual responden directamente a la presión selectiva y además están estructurados en determinadas secuencias conductuales que aseguran la perfecta coordinación entre individuos de la misma especie y sexo opuesto, esto último podría constituir uno de los mejores paradigmas de los procesos de comunicación animal.

Antes de entrar en la descripción del etograma de las conductas epigámicas de la avoceta, veamos cuales son las generalidades de su ciclo reproductivo. En la zona del Delta del Ebro y durante los años 80-81 recogimos las siguientes fechas en cuanto a los períodos más relevantes del ciclo de reproducción y cría de las avocetas.

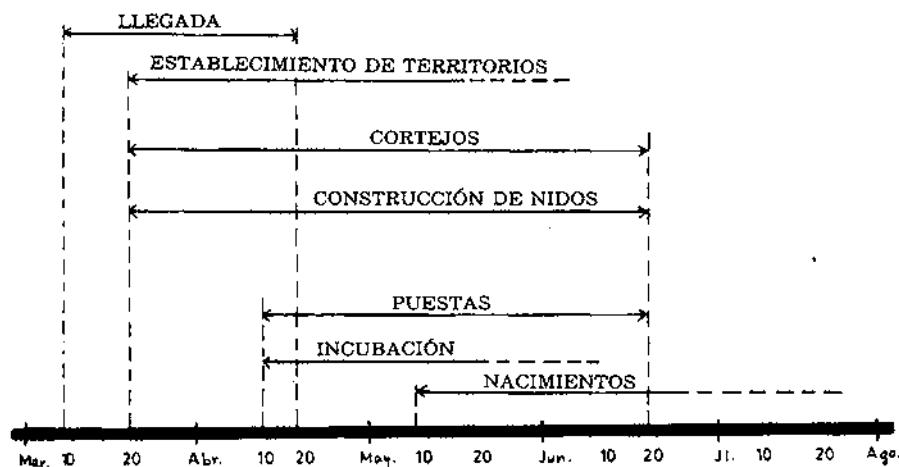


FIGURA 3.- Tabla cronológica de la época reproductiva de la avoceta (*R. avosetta*) durante los años 1980-81 en el Delta del Ebro.

Como se puede ver en la figura la llegada de los grupos de avocetas a sus zonas de cría y el inicio de las conductas propiamente de reproducción son casi paralelas, lo que nos permitió confirmar el dato de que cuando llegan a las zonas de cría la mayoría de avocetas ya vienen apareadas. Este dato nos permite asimismo confirmar la observación general de que la desintegración de los bandos de avocetas que se ven tan frecuentemente en el invierno, coincide con la formación de parejas para la posterior fase de cría. También se observa claramente que con la llegada a las zonas de cría aparecen simultáneamente los comportamientos y pautas de conducta epigámicas que describiremos formando parte del etograma de la conducta sexual de la avoceta.

A partir de la figura 3 es interesante insistir en el hecho del solapamiento temporal de muchas actividades (cortejo-puesta) y la flexibilidad que muestran en las fechas de inicio y final de la época reproductiva. Entendemos que las pautas epigámicas tienen, durante este período y por el solapamiento de las mismas, una doble funcionalidad: a) la función directa de elicitar en el congénere las conductas adecuadas y b) la funcionalidad más indirecta de mantener los lazos de pareja estables y fuertes durante el tiempo suficiente para poder llevar a cabo las diversas tareas de la cría entre ambos individuos de la pareja.

Las avocetas, cuando acaba el invierno, se juntan en parejas aún formando parte de los bandos, parejas que D. Lack clasifica, junto a otros miembros de la familia *Recurvirostridae* como monógamas. Tanto Gibson, F. (1978) como Makkink, G. (1938) citan transgresiones a esta norma que nosotros no pudimos constatar ya que no teníamos marcados los individuos sujetos a observación. No obstante se puede decir que la pareja de avocetas es básicamente monógama y que permanece junta hasta que los pollos se unen al bando general, es decir, cuando los pollos nacen, los padres colaboran muy activamente en su cuidado y protección formando un grupo familiar muy cohesionado.

El tipo de pareja en que incluimos a la avoceta es aquél en el cual la pareja se forma antes del establecimiento del territorio o de la construcción del nido, tarea que como hemos dicho realiza la pareja más tarde.

Las categorías registradas en la secuencia de cortejo son básicamente las mismas descritas por Makkink, G. En la descripción de esta parte del etograma, dedicado a las conductas epigámicas, describiremos los componentes estructurales de los *displays* y después discutiremos la funcionalidad de las pautas de cortejo como un todo, pues en estas pautas tan ritualizadas un solo *display* fuera de su contexto no tiene una clara significación funcional.

Pauta 1. *Inclinado Precopulatorio*. (Fig. 4):

Esta pauta únicamente la realiza la hembra, indicando al observador la primera señal inequívoca de que se ha iniciado una secuencia de apareamiento en su segunda fase, porque el cortejo comienza con la pauta de *preening ritual* de ambos individuos. Así pues esta pauta permite claramente diferenciar y reconocer los sexos.

Esta conducta es prácticamente estática mientras dura el inicio precopulatorio. El cuerpo está claramente inclinado hacia adelante con la cola algo levantada. El cuello sigue la inclinación hasta que llega a colocar la cabeza y

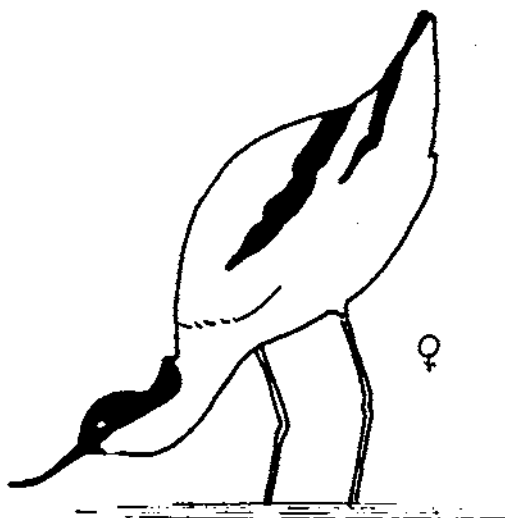


FIGURA 4. Inclinado Precopulatorio (INCL).

pico paralelos a la superficie del agua y muy cerca de ella (a veces si hay un poco de oleaje la cabeza puede quedar sumergida por un momento). Las patas están abiertas y separadas. Únicamente se pueden apreciar pequeños movimientos laterales de la cabeza que se hacen más conspicuos cuando el macho está montado sobre el dorso de la hembra, pues entonces ésta se coloca en horizontal paralelo respecto al agua con el cuello muy estirado y moviendo lateralmente el cuello y la cabeza.

A veces se pueden observar pequeños cambios de orientación de la hembra pero sobre el mismo sitio donde estaba situada desde el principio del cortejo.

Pauta 2. *Preening ritual* (Fig. 5):

Esta conducta es la que inicia el apareamiento en sí, la ejecutan ambos sexos pero hay una diferencia importante, la hembra lo ejecuta unas tres o cuatro veces y después de esto adopta el *inclinado precopulatorio*, mientras el macho continúa haciendo la misma pauta alternándola con el *picotear el agua* hasta que tiene lugar la cópula (unas 17-18 veces).

El *preening ritual* se diferencia del funcional, que tiene como finalidad el aseo y limpieza del plumaje, en que el ritual sólo se ejecuta en el pecho mientras el macho rodea constantemente a la hembra siempre por detrás, como vemos en la figura 5, esta pauta se alterna con la de *picotear el agua*. En el aspecto estructural sólo se diferencia del *preening* auténtico por la frecuencia de realización y la estereotipia de los movimientos. Es interesante reseñar que el macho rodea a la hembra mientras hace el *preening ritual* y *picotear el agua* sólo por detrás, nunca por delante (en 65 secuencias observadas).

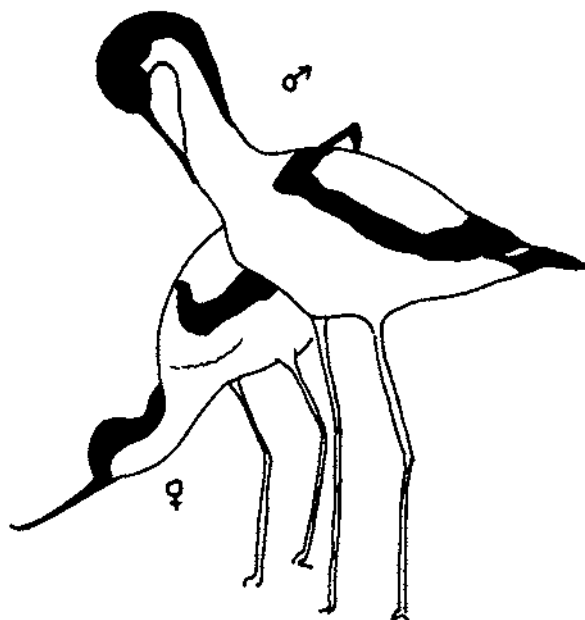


FIGURA 5. *Preening* Ritual (PP).

Pauta 3. *Picotear el agua* (Fig. 6):

El *Picotear el agua* es un patrón de conducta que a veces se incluye en la secuencia de aseo y limpieza antes del *preening*, pero esto sólo ocurre raramente. Consiste en mojar el pico en el agua y luego limpiarse el plumaje. El *Picotear el agua* en el cortejo es de forma manifiesta un «chapoteo» en el agua sin función de limpieza, se intercala con el *preening ritual* a lo largo de la fase pre-cópula. Durante el rodeo, que realiza el macho a la hembra, ésta mantiene la postura de *inclinado pre-copulatorio*.

Aunque alguna vez observamos realizar esta conducta a la hembra antes de colocarse en *inclinado*, esta pauta es casi exclusiva del macho. Como el *Preening ritual* da la impresión de ser una conducta que se realiza bajo un alto grado de excitación.

Pauta 4. *Cópula* (Fig. 7):

La monta y posterior cópula de las avocetas es muy rápida, dura una media de 4 segundos. Sucede de la siguiente manera: después de que el macho ha rodeado unas cuantas veces a la hembra, éste salta sobre aquélla y se coloca sobre su espalda apoyándose con sus tarsos y manteniendo las alas extendidas, con el pico abierto y el cuello recogido. Cuando el macho monta a la hembra, ésta se coloca en posición horizontal y mueve el cuello lateralmen-

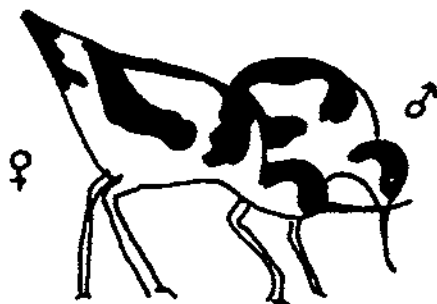


FIGURA 6. Picotear al agua (PA).

te. La cópula propiamente dicha es simplemente la unión de las dos cloacas, teniendo lugar la inseminación con un solo contacto. Inmediatamente después de esto el macho desmonta y siguen el resto de pautas del cortejo.

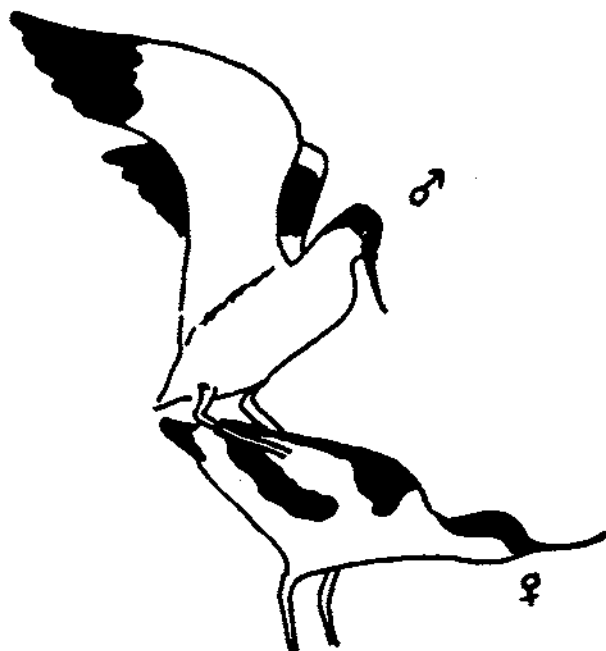


FIGURA 7. Cópula (CO).

En el total de observaciones contabilizamos 65 secuencias de cortejo de las cuales sólo fueron viables (concluyeron con la cópula) 43, de éstas hubo 3 que no fueron completas, pues omitieron el *cruzamiento de picos* y 22 de ellas resultaron cortejos frustrados ya que no llegaron a la cópula.

Comparada con las pautas pre-copulatorias, que tienen una función claramente señalizadora, y por ello las hemos denominado *displays* (Andrés, 1984) en su más amplia acepción la funcionalidad de la cópula está clara: la fecundación de la hembra. Cada contacto debe ser viable en un sentido reproductivo y para ello es necesario que el nivel de maduración hormonal en los dos sexos sea equivalente, lo cual parcialmente se logra con la secuencia de pautas pre-copulatorias. La otra parte la cubre la regulación hormonal influida por factores ecológicos.

No consideramos esta conducta como un *display* sino como una pauta cercana del área de mantenimiento, pues el aspecto comunicativo es limitado dado que esta conducta, con ser producto de la evolución, no ha sufrido un proceso de ritualización. La secuencia de apareamiento de la avoceta es muy similar a la de la cigüeñela (*Himantopus himantopus*).

Los cortejos que no acaban realizando la cópula pueden estar motivados por varias causas, normalmente cuando la hembra está en *inclinado* y el macho no la rodea aunque haga el *preening ritual*, la secuencia se interrumpe y la hembra se va comiendo o limpiándose. Otras veces también ocurre que se acercan demasiado otras avocetas y mientras el macho las ataca para ahuyentarlas la hembra abandona el *display* pre-copulatorio. Es común, sobre todo en los bandos que todavía no se han deshecho, que las parejas separadas del grupo para copular expulsen a otros congéneres de las cercanías. Por norma general las cópulas se dan en el agua, en zonas de poca profundidad y separadas de otras avocetas. Las cópulas se pueden observar durante bastan-



FIGURA 8. Cruzamiento de Picos (CR).

te tiempo en las colonias de nidificación ya que, siendo paralelos en el tiempo, se dan construcciones de nidos e incubaciones.

Pauta 5. *Cruzamiento de picos* (Fig. 8):

Esta conducta es la que sigue inmediatamente a la cópula de forma casi automática, consiste en que los dos participantes de la pareja se colocan uno al lado del otro con las alas abiertas y semiextendidas, en posición horizontal y con los picos cruzados, dirigidos hacia abajo, andan unos metros hacia adelante.

El *cruzamiento de picos* tiene lugar después de la cópula aunque a veces se omite esta conducta y se pasa directamente de la cópula a la *carrera*, última pauta que compone el cortejo; esto ocurrió el 6,90% de las veces. La duración de esta conducta post-copulatoria es, junto con la *carrera*, de 6 a 8 seg.

Pauta 6. *Carrera post-copulatoria* (Fig. 9):

Esta es la última pauta de la secuencia de apareamiento y la realizan igual el macho y la hembra. Después de la pauta *cruzamiento de picos* las avocetas parecen motivadas por un fuerte impulso de separarse y se van corriendo con pasos muy marcados (levantando mucho los tarsos) cada una en una dirección, dejando un ángulo aproximado de 45-60 grados entre ellas y llegando a correr unos 20-30 metros aproximadamente.

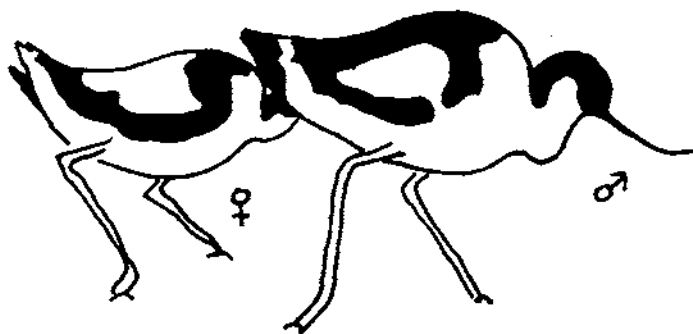


FIGURA 9. Carrera post-cópula (CA).

Cuando acaba esta «carrera» los dos congéneres se disponen a limpiarse el plumaje o bien se dedican a alimentarse.

Las categorías conductuales que componen el cortejo tienen especificidad sexual, es decir, una determinada utilización de las pautas por parte de cada sexo pudiendo dividir los *displays* en dos tipos distintos: los que se ejecutan individualmente (pre-copulatorios) y los que se ejecutan conjuntamente (post-copulatorios). El resultado de estas conductas, registradas durante las secuencias de cortejo, se puede observar en la siguiente tabla:

		HEMBRA						MACHO						
		PP	PA	INCL	CO	CR	CA	PP	PA	INCL	CO	CR	CA	
CORTEJO DE RECURVIOSTRA AVOSSETTA	HEMBRA	sigue... precede												
		pp. preening pecho	195	0	65	0	0	0	123	72	0	0	0	0
		pa. picotear agua	62,54	0	13,56	10,80	10,04	10,80	167,78	174,81	0	10,81	10,04	10,81
			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		incl. inclinado	22	0	0	43	0	0	22	21	0	43	0	0
			17,87	0	3,87	3,08	2,87	3,08	47,93	42,23	0	3,08	2,87	3,08
		co. cópula	0	0	0	0	40	3	0	0	0	0	40	3
		11,81	0	2,56	2,04	1,89	2,04	31,71	27,93	0	2,04	1,89	2,04	
	cr. cruz. picos	0	0	0	0	0	40	0	0	0	0	0	40	
		10,99	0	2,38	1,89	1,76	1,89	29,50	25,99	0	1,89	1,76	1,89	
	ea. comer	43	0	0	0	0	0	43	0	0	0	0	0	
		11,81	0	2,56	2,04	1,89	2,04	31,71	27,93	0	2,04	1,89	2,04	
	MACHO	pp. preening pecho	195	0	22	22	0	0	0	1105	0	22	0	0
		89,73	0	40,72	32,42	30,16	32,42	515,03	434,03	0	32,43	30,16	32,43	
pa. picotear agua		0	0	21	21	0	0	1105	0	0	21	0	0	
		160,54	0	34,81	27,73	25,79	27,73	430,71	0	0	27,73	25,79	27,73	
incl. inclinado		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
co. cópula		0	0	0	0	40	3	0	0	0	0	40	3	
	11,81	0	2,56	2,04	1,89	2,04	31,77	27,94	0	2,04	1,89	2,04		
cr. cruz. picos	0	0	0	0	0	40	0	0	0	0	0	40		
	10,99	0	2,38	1,89	1,75	1,89	29,50	25,99	0	1,89	1,76	1,89		
ea. comer	43	0	0	0	0	0	43	0	0	0	0	0		
	11,81	0	2,56	2,04	1,89	2,04	31,71	27,94	0	2,04	1,89	2,04		
TOTAL: 3644														

TABLA 1.- Resumen de los datos de observación de las secuencias de cortejo (se indican las frecuencias observadas y las esperadas).

La anterior tabla la vamos a desglosar en otras cuatro, en las cuales se indicará la sucesión entre los sexos y dentro de cada sexo, estas tablas están tabuladas en porcentaje:

		♂						♀					
		pp	pa	ind	co	cr	ca	pp	pa	ind	co	cr	ca
precede	♂	0	46,45	-	0,92	-	-	43,24	-	14,41	-	-	-
	♀	46,45	-	-	0,91	-	-	-	-	-	-	-	-
	ind	-	-	-	-	-	-	4,88	-	-	9,53	-	-
	co	-	-	-	-	1,68	0,13	-	-	-	-	8,87	0,67
	cr	-	-	-	-	-	1,68	-	-	-	-	-	8,87
	ca	1,81	-	-	-	-	-	9,53	-	-	-	-	-
precede	♀	47,9	-	5,40	5,40	-	-	31,87	18,65	-	-	-	-
	♂	-	-	5,15	5,55	-	-	-	-	-	-	-	-
	ind	-	-	-	-	-	-	5,70	5,55	-	11,14	-	-
	co	-	-	-	-	9,82	0,73	-	-	-	10,36	0,7	-
	cr	-	-	-	-	-	9,82	-	-	-	-	-	10,36
	ca	10,5	-	-	-	-	-	11,14	-	-	-	-	-

TABLA 2.- Especificación (en %) de la Tabla 1 en que se indican las pautas de conducta individuales e interindividuales.

Volviendo a la tabla 1, matriz de transición de las pautas de cortejo, observamos los datos observados, recogidos en las plantillas de registro, y además las frecuencias teóricas esperadas para el cálculo de Chi-cuadrado. Buscamos a través de la prueba de Chi-cuadrado que especifica Fagen, J. (1978), si estamos ante una distribución de las conductas debida al azar o si, por el contrario, esta secuencia tiene una determinada estructura de forma que la probabilidad de aparición de cualquier conducta depende de la conducta inmediatamente anterior, es decir, si se ajusta a un modelo de cadena de Markov de primer orden. Para ello plantearemos la hipótesis de que cualquier conduc-

ta emitida por el macho o por la hembra en una secuencia de apareamiento ocurre de forma independiente a la conducta que anteriormente emitió, tanto en un mismo individuo como en el otro de la pareja; en términos de probabilidades, la probabilidad de aparición de un determinado patrón conductual, emitido por el macho o por la hembra, es independiente de la probabilidad de aparición del patrón conductual emitido anteriormente tanto por un mismo individuo como por su pareja. Los resultados fueron significativos ($\chi^2_{121} >_{0,001} \chi^2_{121}$).

Por lo que podemos rechazar la hipótesis de independencia estocástica y debemos concluir que existe un alto grado de ajuste de la secuencia de cortejo a una cadena de Markov de primer orden.

Una de las ventajas de describir los procesos conductuales por medio de modelos de probabilidad condicional, como son las cadenas de Markov, es la de poder ofrecer una visión formalizada de tal secuencia y por esta razón acostumbramos a poner, después de las tablas de datos y los cálculos precisos, unos diagramas de flujo en los cuales presentamos en % la probabilidad de ocurrencia de un *display* conociendo el precedente. En estos diagramas de flujo los nódulos están ocupados por las conductas categorizadas del etograma y las flechas representan, de acuerdo con la leyenda que llevan al lado, la determinación de ocurrencia de una conducta así como el orden que ocupan en esta sucesión¹.

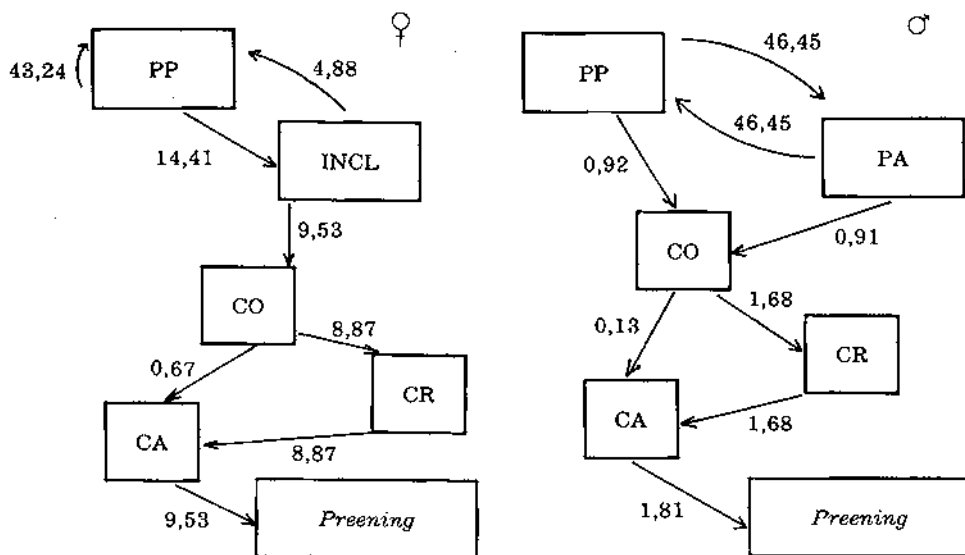


FIGURA 10.- Secuencia precede-sigue en el cortejo del macho y de la hembra de avoceta (*R. avosetta*).

¹- Los números al lado de las flechas indican el porcentaje de aparición. La relación precede/sigue está indicada por la dirección de la flecha. Código: PP-Preening ritual. PA-Picotear al agua. INCL-Inclinado precopulatorio. CO-Cópula. CR-Cruzamiento de Picos. CA-Carrera. PRENNING-Preening funcional.

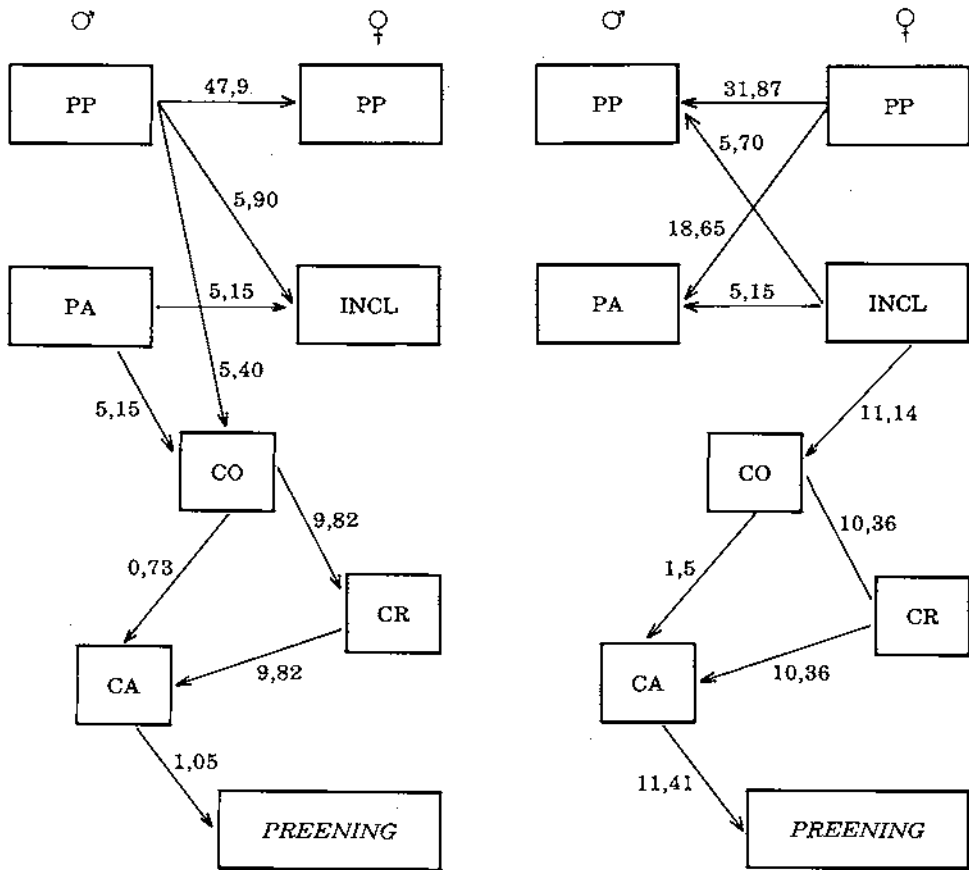


FIGURA 11.- Secuencia de cortejo macho → hembra y viceversa.

Comparando estos dos diagramas trataremos de discriminar si hay alguno de los dos sexos que lleve la iniciativa y elicite las respuestas del otro o si, por el contrario, este desencadenamiento se debe a factores puramente internos, en los cuales la conducta está entrelazada, que actúan de forma paralela. En resumen, añadiendo a estos diagramas la dimensión temporal, el diagrama que ejemplifica el cortejo de la avoceta queda como sigue:

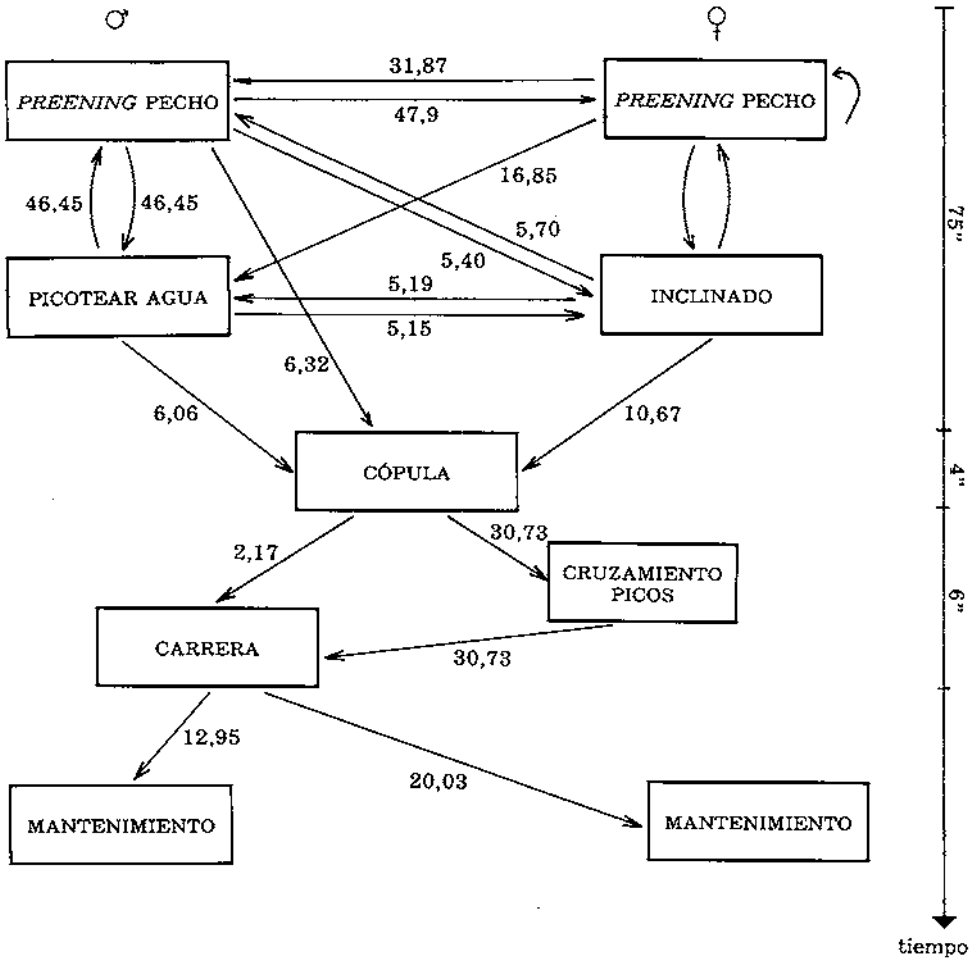


FIGURA 12.- Diagrama completo de la secuencia de las pautas de cortejo de la Avoceta (*R. avosetta*).

Con este diagrama queda despejada la incógnita de si en la secuencia, uno de los dos sexos lleva la iniciativa, elicitando las respuestas reproductivas del otro congénere, pues pensamos que se trata de dos secuencias paralelas en las que los E de un congénere elicitan las R del otro. Cabe hacer una salvedad y es que el *inclinado* precopulatorio de la hembra es un *display* estático, que impele al macho a la cópula y se ejecuta cuando éste está dispuesto fisiológicamente para ello.

Mientras la hembra está en *inclinado* el macho la rodea andando muy cerca y podemos suponer que en esta acción va aumentando gradualmente su grado de excitación sexual y de madurez fisiológica.

También queremos hacer referencia a que en las relaciones de apareamiento se movilizan varios impulsos: el reproductivo, el agonístico y el antagonístico. De la confluencia de estos tres surgen los *displays* que forman la secuencia del cortejo, por eso los preparativos de la cópula son más laboriosos que las ejecuciones posteriores pues además de prepararse fisiológicamente para la cópula se impone el inhibir la agresividad del congénere, derivada de la transgresión del territorio individual al acercarse tanto; cuando no se logra inhibir esta respuesta agresiva no se lleva a cabo la secuencia de apareamiento sino que sucede una pelea. De los 65 cortejos observados 22 no llegaron a la cópula y fueron interrumpidos espontáneamente, algunos de ellos no debidos a la presencia de extraños. Es más que probable que esta cópula registrada se debiera a que no se inhibió suficientemente el impulso agresivo como para dar paso a la cópula. Normalmente la iniciativa de evitar la cópula, en este tipo de actos, la tiene la hembra.

El cortejo de la avoceta desde el punto de vista del método comparativo

Es bien conocida la relevancia que tuvo para la etología el método comparativo planteado por K. Lorenz. Uno de los objetivos fundamentales de este método era descubrir la historia evolutiva de una conducta de cara a poder establecer una taxonomía animal en base a criterios conductuales. Su finalidad era reconstruir el camino evolutivo sirviéndose de la comparación del comportamiento seguido por especies próximas hasta llegar a un comportamiento de interés especial.

Otra finalidad, aunque esta sea de tipo secundario, era la generalización de los hallazgos conductuales (patrones motores) similares en especies afines, ordenados en secuencias de similar funcionalidad, esto añadía más validez a la identificación de conductas como categorías especie-específicas que forman parte del etograma.

Según Hinde, R.A. (1977) el rol del enfoque comparativo es aún más amplio y tiene utilidad para: a) facilitar la observación; b) dilucidar la evolución del comportamiento; c) en la taxonomía; d) dar mayor fundamento a las generalizaciones y e) llegar a la comprensión de la funcionalidad de la conducta.

Una de las premisas esenciales del método comparativo es el trabajar con especies próximas en la clasificación taxonómica que tengan ancestros comunes y manifiesten adaptaciones morfológicas y conductuales similares. Para nuestro caso hemos escogido la Cigüeñela (*Himantopus himantopus*) que es otro limícola del tamaño aproximado de la avoceta, aunque morfológicamente distinto, pero ambos pertenecen a la misma familia, lo cual indica un parentesco filogenético bastante grande y por lo tanto debemos esperar conductas similares.

Otro aspecto que actúa sobre el hecho de que las especies cercanas evolutivamente muestren conductas similares, es que las dos ocupen nichos ecológicos también próximos, esto se cumple en el caso de la avoceta y la cigüe-

ñela, pues ambas aves son limícolas que nidifican en las mismas zonas, cuando no en las mismas colonias, como ocurre en la Laguna de Sariñena (Huesca).

Nuestro objetivo era comparar la secuencia de apareamiento de la avoceta y de la cigüeñela para atender a sus similitudes. Según Jouventin, P. (1978) «...las paradas nupciales no son fantasías de la naturaleza, ni exclusivamente mecanismos de aislamiento sexual, son elementos funcionales y están sometidas a las presiones selectivas de la misma forma que lo están los caracteres morfológicos...» con lo cual las similitudes que encontremos en esta comparación indican que estos animales han estado sometidos a presiones selectivas similares.

Las observaciones de las pautas de apareamiento de la cigüeñela se realizaron en el Delta del Ebro (Laguna de la Encanyissada) y en la Laguna de Sariñena (Huesca), y solamente se recogieron datos a modo de ilustración y para compararlos con la secuencia de cortejo de la avoceta.

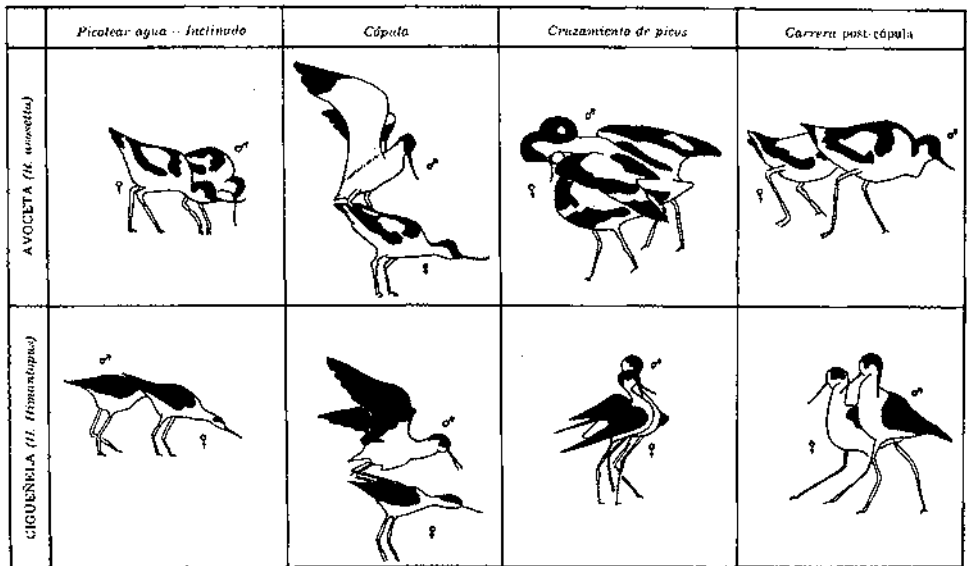


FIGURA 13.- Paralelismo entre la secuencia de pautas de cortejo y apareamiento de la Avoceta (*R. avocetta*) y de la Cigüeñela (*H. himantopus*).

En la Figura anterior vemos el cortejo de la avoceta y el de la cigüeñela comparados. Primero debemos constatar la gran similitud existente en la categorización de las conductas, es decir son las mismas, aunque con las diferencias reseñadas en la figura que no son esenciales. Las dos secuencias de cortejo están compuestas de cinco *displays* distintos, los pre-copulatorios, de exclusiva realización por cada sexo y los post-copulatorios que son indistintos

en cuanto al sexo. La cópula es igual y también la ordenación temporal en cuanto al orden de la secuencia.

Las diferencias que observamos son fundamentalmente en el componente morfo-estructural de las pautas, pero aun y así permiten reconocer las categorías en que se había dividido el cortejo. También esta comparación nos permite reforzar la validez de la identificación de los patrones de cortejo de la avoceta.

CONCLUSIONES

El motivo principal por el que G. Makkink realizó el etograma de la avoceta en 1936 fue el de describir el «cortejo» de esta especie de limícolos, ya que otros autores entre los que destaca J. Huxley, decían que no existía. La descripción que realizó Makkink es muy similar a la nuestra sin embargo es importante indicar que para este autor los encuentros entre avocetas tienen un significado «...de los encuentros y peleas es difícil discernir cuáles tienen un carácter sexual y cuáles no...» En la práctica, opina Makkink, que todos los encuentros tienen motivación sexual ya que no reconoce la territorialidad de esta especie y por tanto todas las conductas incluidas en los combates serán conductas que se observarán también en la formación de la pareja, la construcción del nido, relevo en la incubación, etc... es pues manifiesta la fuerte relación entre motivación sexual y funcionalidad de las conductas hostiles.

Agradecimientos

A Esmeralda Terré Vidal y Ascensión Andrés Pueyo por su ayuda en la realización de los dibujos y la recogida de datos de campo.

RESUMEN

El estudio de las pautas de apareamiento y cortejo en las aves es uno de los tópicos de investigación etológica más comunes. Aquí presentamos una descripción de las pautas y secuencia de apareamiento de la avoceta (*Recurvirostra avosetta*). Partimos de un estudio previo de Makkin, G. (1936) y aplicando nuevas técnicas de observación conjuntamente a técnicas de análisis de secuencias de conducta, hemos analizado las diferentes pautas de conducta que forman el cortejo de la avoceta. Asimismo se analiza la secuencia de cortejo según el método comparativo en relación con la cigüeñela (*Himantopus himantopus*).

SUMMARY

The study of mating and courtship rituals in birds is one of the commonest topic in ethological research. We here describe the courtship and mating behaviour sequence of avocets (*Recurvirostra avosetta*). Starting from a previous study by Makkink, G. (1936) we have studied, by means of new observation techniques together with techniques of behavior sequence analysis, the various behavior rituals that comprise the courtship of avocets. We have also studied, by comparative method, the courtship sequence of both avocets and black-winged stilts (*Himantopus Himantopus*).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior*. XLIX (3-4): 227-267.
- Altmann, S. & Altmann, J. (1977). On the analysis of rates of behavior. *Animal behavior*. 25: 364-372.
- Anderson, M. (1974). Temporal graphical analysis of behavior sequences. *Behavior*. 51 (1-2), 39-48.
- Andrés Pueyo, A. (1981). *El etograma de la avoceta (Recurvirostra avosetta); una perspectiva eco-etológica*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Barcelona.
- Andrés Pueyo, A. (1984). El concepto de *display* en etología. *Universitas Tarraconensis*. IV (2): 136-147.
- Aragues, A. et al (1974). Nidificación de la avoceta en Gallicanta. *Ardeola*. XX; 230-244.
- Bie, S. & Zijlstra, M. (1979). Some remarks on the behavior of the avocet (*R. avosetta*) in relation with the different breeding places. *Ardea*. jg. 67: 1-2.
- Brown, P.E. (1948). The breeding places of avocet in England. *Brithis Birds*. 42: 212.
- Cane, V.R. (1978). On fitting low order Markov chains to behavior sequences. *Animal Behavior*. 26(2): 332-338.
- Colgan, P. (1978). *Quantitative ethology*. New York: Wiley.
- Coucke, M.D. (1977). Nesting avocets (*Recurvirostra americana*). *Rev. Pacific Discovery*. 30(4): 13-17.
- Fagen, R. & Young, D. (1978). Temporal patterns of behavior: durations intervals, latencies and sequences. En Colgan, P. (Ed.). *Quantitative ethology*. N. York: Wiley.
- Feyereisen, P. (1972-3). Les activités de déplacement et la théorie des comportements irrélèvements chez l'animal et l'homme. *Bull. de Psychologie*. XXVI, 307: 831-837.
- Gibson, F. (1971). The breeding biology of the american avocet (*R. americana*) in Central Oregon. *The Condor*. 73: 444-454.
- Hinde, R.A. (1977). *Introducción a una etología para psicólogos*. Buenos Aires: Nueva Visión.
- Leveque, R. (1966). Avocetas: zonas de invernada en Iberia. *Ardeola*. vol. VI, 101-106.
- Martínez, A. et al. (1980). Aves acuáticas nidificantes en la Punta de la Banya (Delta del Ebro). Comunicación personal.
- Makkink, G.A. (1936). Una aproximación al etograma de la avoceta (*Recurvirostra avosetta*) con significaciones psicológicas y etológicas. *Ardea*. vol. XLX: 1-60.
- Olney, P.J.S. & Cadbury, C.J. (1970). *Avocets population dynamics in England*. London: Brithis Birds.
- Riba, C.E. (1979). Problemas metodológicos en la construcción de un etograma. En (Varios autores), *Registros de conducta I*. Barcelona. Ed. Universidad de Barcelona.
- Riba, C.E. (1979). La comunicación animal. En (Varios autores), *Registros de conducta II*. Barcelona. Ed. Universidad de Barcelona.
- Sabater-Pi, J. (1978). *El chimpancé y los orígenes de la cultura*. Barcelona: Ed. Promoción Cultural.
- Sabater-Pi, J. (1979). El etograma: consideraciones sobre su obtención. En (Varios autores), *Registros de Conducta I*. Barcelona. Ed. Universidad de Barcelona.
- Sebeck, Th. A. (1968). *Zoosemiótica*. Roma: Ed. Bompiani.

- Tinbergen, N. & Hinde, R.A. (1971). The comparative study of specie-characteristic behavior. En Roe, A. y Simpson, G.C. (Eds.). *Evolution and Behavior*. New York: Yale University Press.
- Vargas, J.M. et. al. (1979). La biología de la avoceta (*R. avosetta*). *Vida Silvestre*. 29: 28-34.

