



universidad
de león

Programa de Doctorado en Ecología Funcional y Aplicada
Área de Zoología
Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental
Facultad de Biología

Tesis doctoral

**COMPONENTES SOCIALES Y AMBIENTALES DEL COMPORTAMIENTO DE
APROVISIONAMIENTO AL NIDO EN CORNEJAS NEGRAS COOPERATIVAS**

**SOCIAL AND ENVIRONMENTAL COMPONENTS OF NESTLING
PROVISIONING BEHAVIOUR IN COOPERATIVELY BREEDING CARRION
CROWS**

Eva Trapote Villalaín

Director: Dr. Vittorio Baglione

Tutor: Dr. Francisco García Criado

León, 2023

“La naturaleza tiene la clave de nuestra satisfacción estética, intelectual, cognitiva e incluso espiritual”. Edward Osborne Wilson 1929-2021.

“Si la historia y la ciencia nos han enseñado algo, es que la pasión y el deseo no son lo mismo que la verdad”. Edward Osborne Wilson 1929-2021.

La verdad en la ciencia puede ser definida como la mejor hipótesis de trabajo para llegar a la siguiente mejor”. Konrad Lorenz

A la educación recibida

A mi padre

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN	12
ABSTRACT	18
1. INTRODUCCIÓN	22
1.1. Cooperación, altruismo y paradoja evolutiva	24
1.2. Cría cooperativa	27
1.3. Beneficios directos, componente social y distribución del cuidado en el tiempo	32
<i>Beneficios directos</i>	32
Componente social y distribución del cuidado en el tiempo	34
1.4. Función de señal de aprovisionamiento al nido: “prestigio social” y “pago de una renta”	35
1.5. Toma de turnos	37
1.6. Efecto de las condiciones meteorológicas en el cuidado parental...39	
2. OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS	44
3. METODOLOGÍA	46
3.1. Área y población de estudio: el sistema cooperativo de la corneja negra	48
3.2. Recogida de datos	51
3.3. Toma de datos de comportamiento	54
3.4. Métodos estadísticos	55
4. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	58

5. CAPÍTULO I. Función señal del aprovisionamiento al nido: “prestigio social y pago de una renta” 66

Female helpers signal their contribution to chick provisioning in a cooperative breeding bird.

<i>Resumen</i>	68
<i>Abstract</i>	70
5.1. INTRODUCTION.....	72
5.2. METHODS.....	76
Ethical note.....	76
Study area and population.....	76
Data collection.....	77
Statistical analyses.....	79
5.3. RESULTS.....	81
Patterns of overlap.....	81
Overlap frequency and probability of remaining in the social group.....	85
5.4. DISCUSSION.....	87
The social component of chick provisioning.....	87
Signalling the payment of a rent.....	88
Sex difference in signalling.....	89
Social prestige, learning brood care or avoiding predators.....	90
Negotiation among carers.....	91
Signalling component of helping: rule or exception?.....	92
Conclusions.....	94
5.5. REFERENCES.....	94

6. CAPÍTULO II: Toma de turnos102

Fitness benefits of carer’s alternation in chick provisioning in cooperatively breeding carrion crows.

<i>Resumen</i>	104
<i>Abstract</i>	106

6.1. INTRODUCTION	108
6.2. METHODS	112
Study area and population	112
Data collection and video analyses	113
Coordination analyses	116
Fitness consequences of coordination	119
6.3. RESULTS	123
Coordination of food provisioning	123
Fitness consequences of coordination	129
6.4. DISCUSSION	138
6.5. REFERENCES	141

7. CAPÍTULO III. Efecto de las condiciones meteorológicas en el cuidado parental148

Effects of meteorological conditions on brood care in cooperatively breeding carrion crows and consequences on reproductive success.

<i>Resumen</i>	150
<i>Abstract</i>	152
7.1. INTRODUCTION	154
7.2. METHODS	158
Study area and population	158
Data collection	159
Statistical analyses	162
Ethical note	165
7.3. RESULTS	166
Provisioning rate	166
Coordination	169
Nestling production	170
Nestling body condition	170
Nestling production and condition trends over the long term	172

7.4. DISCUSSION.....	173
Temperature	173
Drought	174
Effect meteorological variables on reproductive success	175
7.5. REFERENCES	177
8. CONCLUSIONES/ CONCLUSIONS	184
8.1. CONCLUSIONES	186
8.2. CONCLUSIONS.....	188
9. ANEXO FOTOGRÁFICO	190
10. AGRADECIMIENTOS	191

La cría cooperativa en aves se produce cuando unos individuos llamados ayudantes renuncian o posponen su propia reproducción para colaborar en el cuidado de las crías que no son suyas. La explicación más contundente y contrastada a este fenómeno es la obtención de beneficios indirectos como explica la selección por parentesco de Hamilton. Sin embargo, existen sociedades cooperativas donde el grado de parentesco entre los individuos es muy bajo o incluso inexistente. Además, en algunas especies que viven en grupos familiares, los beneficios indirectos parecen ser insuficientes para explicar un retraso en la reproducción propia. Por ello, se ha hipotetizado la existencia de beneficios directos (acceso a los recursos, protección frente a los depredadores y aumento del estatus social, entre otros) que permitan a estas sociedades mantenerse en el tiempo. Hay que destacar que la obtención de alguno de estos beneficios implica que los ayudantes señalen su contribución a otros individuos del grupo social. Sin embargo, la mayoría de los estudios hasta el momento, se han centrado únicamente en la cantidad del cuidado parental que proporciona cada miembro del grupo a la descendencia, pasando por alto la distribución temporal de las contribuciones individuales, siendo esta nueva dimensión la que podrá desvelar aspectos sociales del comportamiento cooperativo hasta ahora desconocidos, relacionados con su función última y con su mecanismo. En primer lugar, observar los patrones de solapamiento en el nido entre los diferentes miembros del grupo podría revelar si el aprovisionamiento de las crías mantiene un componente de señalización entre los cuidadores, con el fin de obtener

beneficios directos, como, por ejemplo, un mayor “prestigio social” o el acceso a los recursos del territorio mediante “pago de una renta”. En segundo lugar, modelos teóricos recientes han postulado que una toma de turnos en las visitas al nido podría minimizar el conflicto sobre la distribución del cuidado parental. Testar estos dos aspectos en la sociedad cooperativa de la corneja negra *Corvus corone*, son dos objetivos clave de esta tesis, abordar los beneficios directos y la función señal nos permitirá arrojar luz sobre la función última de la cooperación, e investigar la estrategia de toma de turnos, nos ayudará a comprender los mecanismos estabilizadores de la cooperación en este sistema.

La corneja negra forma familias extendidas en el norte de España, donde los hijos retenidos y los parientes lejanos ayudan a la pareja reproductora dominante a criar a su prole. En esta sociedad, la probabilidad de reproducción futura de los machos subordinados es baja, por lo que permanecer en el grupo y aumentar su eficacia biológica indirecta se hace la mejor de las opciones. Sin embargo, las hembras subordinadas encuentran más fácilmente las condiciones favorables para abandonar el territorio con el propósito de reproducirse y aumentar su eficacia biológica directa. Esta perspectiva futura desigual entre machos y hembras ayudantes se ve también reflejada en sus contribuciones al nido, siendo la aportación de los machos significativamente mayor que la de las hembras. En estas circunstancias se espera que los dominantes, que a su vez sufren costes por mantener a los subordinados, vigilen más la contribución al nido de las hembras subordinadas. Y éstas, podrían necesitar hacer más visible su contribución para garantizar su permanencia al grupo. De acuerdo con esta

idea, encontramos que las hembras ayudantes se solaparon más con los dominantes que cualquier otra categoría. Además, su permanencia en el grupo se asoció con un mayor esfuerzo, percibido por los dominantes, en la alimentación de los pollos. Nuestros resultados son coherentes con la hipótesis de "pagar por quedarse" y sugieren que puede surgir un componente de señalización de la ayuda en una sociedad cooperativa típicamente basada en el parentesco.

El aprovisionamiento cooperativo al nido puede producirse como resultado de una mera suma de los esfuerzos individuales de múltiples cuidadores que actúan de forma independiente, pero estudios recientes sugieren que los individuos también pueden coordinarse de manera activa adoptando una estrategia por turnos. Sin embargo, la evidencia de que los individuos responden al comportamiento de los demás es controvertida, y se desconocen los beneficios potenciales de dicha coordinación. Nuestros resultados muestran que todos los miembros del grupo de la corneja negra alternaban sus visitas en el aprovisionamiento de los pollos. Además, la masa corporal de los pollos aumentó significativamente con el grado de alternancia de los cuidadores, posiblemente porque los grupos coordinados proporcionaban alimento a intervalos más regulares. El aumento de la masa corporal de los pollos volanderos, en la corneja negra, se traduce en una mayor supervivencia después de abandonar el nido. Nuestro estudio, por lo tanto, demuestra que la alternancia en la provisión de alimento a los pollos tiene beneficios en términos de *fitness*, medibles en términos de supervivencia de los pollos. Esto implica que cualquier mecanismo que

provoque y/o mejore la alternancia al nido sería favorecido por la selección natural.

Sin embargo, no solo los factores intrínsecos y sociales determinan los cuidados parentales en las aves que crían cooperativamente, sino que los efectos de los factores ambientales (tales como las variables meteorológicas) también pueden jugar un papel relevante en este sentido. Las condiciones meteorológicas (como, por ejemplo, la temperatura y la sequía) pueden limitar el aprovisionamiento de las crías en algunas especies de aves, pero las consecuencias sobre el éxito reproductor están aún pobremente estudiadas. El tercer objetivo de esta tesis aborda esta cuestión en la sociedad cooperativa de la corneja negra, mediante el análisis de un conjunto de datos a largo plazo que comprende los últimos 26 años. Nuestros resultados mostraron que la frecuencia de cebas individual disminuyó significativamente con el aumento de las temperaturas para todas las categorías sociales, mientras que la sequía se asoció con una reducción significativa del esfuerzo de los machos ayudantes en comparación con otras categorías sociales. El grado de alternancia de los cuidadores en las visitas al nido también se vio afectado negativamente por el aumento de la temperatura. Se detectaron consecuencias sobre el éxito reproductor de las cornejas en términos de condición corporal de los pollos, que empeoró cuando las temperaturas fueron altas durante el periodo de desarrollo de los pollos. Finalmente, se encontró una tendencia temporal significativamente negativa en la condición corporal de los pollos a lo largo de los 26 años del periodo de estudio. Aunque son muchos los factores que pueden incidir en los cambios poblacionales, nuestros datos sugieren una

posible relación causal entre el calentamiento global, el comportamiento del cuidado parental y el declive de la población de corneja negra en las zonas climáticas mediterráneas de España.

Palabras clave: cría cooperativa, corneja negra, comportamiento de señalización, pagar por quedarse, ayuda al nido, coordinación, éxito reproductor, condiciones meteorológicas, cambio climático.

ABSTRACT



Cooperative breeding in birds arises when individuals, called helpers, forgo or postpone their reproduction to help raising young that are not their own. Hamilton's inclusive fitness theory provides a firm theoretical basis for understanding the paradox of helping, but does not apply to societies composed of unrelated individuals. Moreover, in some species living in family groups, indirect benefits seem to be insufficient to explain a delay in own reproduction. Therefore, the existence of direct benefits (access to resources, protection from predators and increased social status, among others) has been hypothesized to explain how these societies have evolved and maintained over time. Importantly, some of the direct benefits proposed would imply that helpers signal their contribution to communal tasks to the rest of the social group.

Most research on cooperative breeding in bird has focused until now on the amount of care that individuals provide, overlooking, other dimensions of young provisioning behaviour, like the distribution over time of nest visits. This temporal dimension, however, might shed light on social aspects of cooperative behaviour that are related to its ultimate function and mechanism. First, looking at the patterns of overlap of provisioning events by different carers can unveil a signalling component of helping that may serve to enhance individual "social prestige" or to show to the dominants that a "rent" has being paid for access to the resources of the territory. Second, recent theoretical models have postulated that an alternation of nest visits among group members could resolve the conflict over brood care. Testing these two aspects in the cooperative society of the carrion crow

Abstract

Corvus corone are the key objectives of this thesis: addressing the direct benefits and signal function of brood provision will shed light on the ultimate function of helping, and investigating the turn taking among carers will help us understanding the stabilising mechanisms of cooperation in this system.

Carrion crows form stable enlarged families in northern Spain, where retained offspring and more distant relatives aid a dominant breeding pair to raise its brood. In this society, male subordinates face strong constraints on independent reproduction and make the best of bad job by investing substantially in helping to increase their indirect fitness. In contrast, the expectation of future reproduction is better for female offspring, because of the higher turnover of breeding females in this population, which explains why on average they are less helpful than males. Under these circumstances, dominants are expected to be more vigilant over the contribution to brood provisioning by female subordinates, which, in turn, might need to show their helpfulness to retain group membership. In accordance with this idea, we found that female retained offspring increased the 'visibility' of their contribution by provisioning in front of the dominant breeders significantly more than any other category of group members. In addition, retention of group membership for female offspring was associated with their perceived effort in chick feeding. Our results are consistent with the hypothesis of 'pay to stay' and suggest that a signalling component of helping can arise in a 'typical' kin-based cooperative society.

Cooperative food provisioning might arise incidentally as a result of the individual efforts of multiple carers that 'act apart together', but recent studies on birds suggest that individuals may also engage in active turn

taking. However, evidence for individuals responding to each other's behaviour is controversial, and the potential benefits of such coordination remain unknown. Our results suggested that crow carers alternate in provisioning the nestlings. Importantly, we found that the body mass of nestlings increased significantly with the degree of carers' alternation, possibly because coordinated groups provided food at more regular intervals. The observed increase in body mass in crows substantially boosted estimated post-fledgling survival rates. Our study demonstrates that alternation in nestling provisioning has measurable fitness benefits in this system. This implies that any mechanism that causes and/or enhances nest alternation would be favoured by natural selection.

However, not only intrinsic and social factors determine parental care in cooperatively breeding birds, but the effects of environmental factors (such as the weather) may also play a relevant role. Meteorological conditions, like temperature and drought, can constrain brood provisioning in some bird species, but the consequences on reproductive success have been rarely quantified. The third objective of this thesis addresses this question in the cooperatively breeding carrion crow by analysing a long-term data set, which covers the last 26 years. Our results showed that individual feeding rates decreased significantly with rising temperatures both in breeders and helpers, while drought was associated with a significant reduction in the effort of the male helpers as compared to the other social categories. The degree of alternation of nest visits by carers was also negatively affected by rising temperature. Consequences on crow reproductive success were detected in terms of body condition of the

Abstract

nestlings, which worsened when temperatures were high during the rearing period. Interestingly, a significant temporal trend was found, with nestling body condition steadily deteriorating over the 26-years study period. Although many factors may concur in causing population changes, our data suggest a possible causal link between global warming, brood caring behaviour and the decline of carrion crow population in the Mediterranean climatic areas of Spain.

Keywords: cooperative breeding, carrion crows, signalling behaviour, pay to stay, helping at the nest, coordination, reproductive success, meteorological conditions, climate change.



*Grupo cooperativo formado por tres cornejas asistiendo al nido.
Imagen obtenida de las videgrabaciones al nido.*

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Cooperación, altruismo y paradoja evolutiva

El comportamiento cooperativo ha sido y sigue siendo una fuente de fascinación constante para los biólogos evolutivos de todos los tiempos. Los dos principales enfoques utilizados en su estudio tienen que ver con dos preguntas fundamentales: el “por qué” se produce la cooperación, y el “cómo” se lleva a cabo. Mientras la primera pregunta aborda los beneficios y costes para los individuos implicados, la segunda se centra en identificar las adaptaciones que les permiten coordinarse para alcanzar el objetivo común. Es tal la complejidad de este comportamiento y de la interconectada red de todas sus partes, que, a pesar del significativo avance científico producido sobre todo durante las últimas décadas, cada vez surgen más preguntas y aparecen más controversias que resolver. El poder de los entresijos que tejen aspectos fundamentales de la cooperación se infiltra en esta tesis, comprenderlos es el objetivo principal, y ayudar a responder, en la medida de lo posible, a estas dos preguntas centrales de la ecología evolutiva, el propósito final.

Son muchas las definiciones sobre la cooperación, pero todas ellas tienen en común dos premisas principales: 1. la cooperación se define como una acción colectiva, es decir, intervienen dos o más individuos de manera que el resultado de esa acción depende no solo del propio comportamiento, sino también del de los demás (Schuster & Perelberg, 2004). 2. El resultado de la cooperación se expresa en beneficios en términos de eficacia biológica para todos los participantes (Trivers, 1985).

Paradójicamente, desde una visión estrictamente darwinista donde los individuos tienden a optimizar su propio éxito reproductor y la

transmisión de sus genes aún a costa de sus potenciales competidores, la cooperación encontraría dificultades para establecerse y mantenerse en el tiempo, ya que la aparición de cualquier mutación en forma de genotipo egoísta que se aprovechara de la ayuda de los demás sin compartir costes, provocaría la reducción de los genes cooperativos hasta su total desaparición (Bourke, 2011).

Sin embargo, la realidad es bien distinta y la cooperación es un fenómeno muy frecuente entre los organismos. De hecho, es tan crucial el papel que la cooperación ha jugado en la historia de la vida que, sin ella, las mayores transiciones en la organización de los seres vivos no habrían ocurrido. Los genes deben cooperar para formar un genoma dentro de una célula, las células deben cooperar para formar un organismo multicelular, y los organismos multicelulares deben cooperar para formar sociedades (Bourke, 2011). En una frase que Lachmann et al., (2003) aplicaron a los organismos: "Cada nivel jerárquico está compuesto por capas sobre capas de cooperación".

Estrictamente ligado al fenómeno de la cooperación, pero aún más inexplicable aplicando la lógica darwinista, el "altruismo" ocurre cuando unos individuos pagan un coste inmediato para el beneficio de otros. Uno de los ejemplos más llamativos de altruismo es la cría cooperativa de los vertebrados donde unos individuos llamados ayudantes renuncian o posponen su propia reproducción para colaborar en el cuidado de las crías que no son suyas (Emlen, 1982).

A pesar de la enorme expectación que ha despertado el rompecabezas del altruismo durante muchos años y que Darwin mismo reconoció, no es

hasta principios de los años 60 con Hamilton y su teoría sobre la eficacia biológica inclusiva (que más tarde se pasó a llamar teoría de la selección por parentesco) cuando se produjo el mayor avance en la resolución de este problema (Wenseleers et al., 2010).

Hamilton reparó en la idea de que no solo los hijos son portadores de genes de sus padres, sino que también lo son todos los individuos emparentados con ellos. Por lo tanto, un individuo puede propagar sus genes en la población de dos maneras, reproduciéndose directamente y transmitiendo sus propios genes (lo que se conoce como eficacia biológica directa o *direct fitness*) y/o ayudando a transmitir los genes de sus parientes, (que, en realidad, son en un porcentaje elevado también idénticos a sus genes, por eso se utiliza el término de eficacia biológica indirecta o *indirect fitness*). La eficacia biológica inclusiva de un individuo o *inclusive fitness* es la suma de la eficacia biológica directa e indirecta (Hamilton, 1963,1964) y, según Hamilton, los caracteres se seleccionan en función de sus efectos sobre esta variable.

Según Hamilton, el altruismo se verá selectivamente favorecido si $br > c$, donde c es el coste en eficacia biológica directa para el que ayuda, b es el beneficio en eficacia biológica directa para el receptor de la ayuda (que es en realidad la fracción de *fitness* que ha ganado gracias a la ayuda del altruista), y r es el parentesco genético entre los dos. Esta desigualdad se conoce como la regla de Hamilton (Hamilton, 1963,1964).

En otras palabras, el altruismo, como cualquier otro comportamiento, sólo puede estar bajo selección positiva si aumenta en promedio la eficacia biológica inclusiva del individuo altruista. Esto ocurrirá si, los altruistas

aumentan la reproducción de sus parientes, es decir, de individuos que, con alta probabilidad, también son portadores de los genes responsables del comportamiento altruista (Hamilton, 1963; Dawkins, 1976).

Una de las pruebas más contundentes de la teoría de la selección por parentesco de Hamilton es que el altruismo se produce entre parientes en la gran mayoría de los casos, como, por ejemplo, en las sociedades de cría cooperativa donde los ayudantes están emparentados genéticamente con los reproductores, formando grupos familiares.

1.2. Cría cooperativa

La cría cooperativa, generalmente, se produce cuando en un grupo social, además de la pareja dominante reproductora, otros individuos subordinados, llamados ayudantes, colaboran en el cuidado de la descendencia de las crías que no son suyas, a menudo, a costa de su propia reproducción (Emlen, 1982). Los ayudantes, en la mayoría de vertebrados, mantienen la capacidad de reproducirse y llegan a hacerlo, en muchos casos, a lo largo de su vida, en contraste con las castas estériles de los insectos eusociales (Wilson, 1971).

Generalmente, esta colaboración de los ayudantes está dirigida a la alimentación de las crías, pero también puede ir destinada a otras tareas como puede ser la defensa, la vigilancia, la construcción y limpieza del nido o de la madriguera o la vigilancia de las crías (Koenig & Dickinson, 2004; Clutton-Brock, 2006).

El sistema de cría cooperativa está presente en numerosos grupos taxonómicos, desde insectos eusociales (Wilson, 1971), hasta peces (Taborsky & Limberger, 1981), aves (Brown, 1987), y mamíferos (Solomon & French, 1997), incluidos también los humanos (Foster & Ratnieks, 2005).

El sistema cooperativo en aves se produce en aproximadamente un 9% de las especies (Cockburn, 2006) y es enormemente variado y complejo. Los grupos sociales pueden variar en tamaño, la cooperación puede ser facultativa u obligatoria, pueden existir múltiples formas de organización social y de apareamiento, y una gran variabilidad en el grado de parentesco entre sus miembros. Por ejemplo, los grupos cooperativos pueden estar formados desde tres individuos (Koenig & Dickinson, 2004), hasta grupos que alcanzan una veintena de individuos, como por ejemplo en la chara transvolcánica de Mexico, *Aphelocoma ultramarina* (Brown, 1970).

Además, la cooperación puede ser facultativa. Por ejemplo, en el mito, *Aegithalos caudatus*, o en el abejaruco común, *Merops apiaster*, los grupos cooperativos se forman solo si hay individuos que inicialmente fallan en su propia reproducción. Es entonces cuando deciden si ayudar o no y en el que caso de que colaboren, esta ayuda va dirigida principalmente, hacia los parientes (Jones et al., 1991; Russell & Hatchwell, 2001). En el caso del sistema social de la corneja negra, *Corvus corone*, existe una llamativa variación geográfica, donde los individuos en la mayor parte de Europa crían en parejas socialmente monógamas no asistidas por ayudantes, mientras que en el norte de España la organización social es más compleja. Se pueden observar parejas sin ayudantes, familias nucleares hasta familias extendidas que comprenden inmigrantes emparentados (Baglione et al., 2003). Por otro

lado, aunque es muy infrecuente, la cooperación también puede ser obligada en algunas especies de aves, como, por ejemplo, en el corvino negro, *Corcorax melanorhamphos*, donde las parejas no pueden criar solas e incluso los tríos rara vez tienen éxito (Heinsohn et al., 1988).

Diferentes estudios en aves cooperativas han revelado una amplia gama de estructuras sociales y patrones de apareamiento (hasta 22 sistemas sociales bien definidos reconoce Cockburn; 2004). El sistema de organización más sencilla y más frecuente es la familia nuclear, compuesta por una pareja reproductora y ayudantes no reproductores, que son sus hijos no dispersados, y que, aun alcanzando la madurez sexual, retrasan su propia reproducción para asistir a la cría de sus nuevos hermanos (esto ocurre por ejemplo en la chara floridana, *Aphelocoma coerulescens*, (Quinn et al., 1999), o en el carricero de Seychelles, *Acrocephalus sechellensis* (Komdeur, 1994) o en la cucaburra común, *Dacelo novaeguineae* (Legge & Cockburn, 2000). Este modelo asociativo puede dar lugar a organizaciones más complejas, como es el caso de la corneja negra, donde individuos inmigrantes, prevalentemente machos, procedentes de otros territorios se asocian con familias ya establecidas. Los inmigrantes están emparentados genéticamente con el dominante del mismo sexo, de forma que estos grupos representan, en realidad, familias extendidas (Baglione et al., 2003). Aunque este sistema es definido reproductivamente como monogámico con la pareja reproductora monopolizando prácticamente toda la reproducción, los inmigrantes machos, también pueden, ocasionalmente, reproducirse con la hembra dominante y criar a sus propios descendientes junto con los del macho dominante (Baglione et al., 2002c, 2003).

Sin embargo, en otras especies, los sistemas cooperativos pueden ser mixtos, donde además de la pareja reproductora y los ayudantes emparentados, otros ayudantes no emparentados colaboran en el cuidado de las crías, como es el caso del martín pescador pío, *Ceryle rudis*, (Reyer, 1980) o el mesito monias, *Monias benschi* (Seddon et al., 2005). Incluso existen sociedades cooperativas donde los ayudantes que asisten a la pareja monógama no tienen ningún grado de parentesco con ella (Riehl, 2013). Las causas más frecuentes que pueden erosionar el parentesco genético dentro de un grupo social es el aumento de la rotación de los reproductores debido a altas tasas de mortalidad de los adultos o las cópulas de las hembras con machos de otros grupos sociales (Riehl, 2013), como es el caso del aparente grupo familiar del maluro soberbio, *Malurus cyaneus*, donde, como consecuencia del sistema reproductor, los ayudantes cuidan de crías no emparentadas con ellos (Dunn et al., 1995).

En la cría cooperativa en aves no solo se encuentra la monogamia como sistema principal de apareamiento, sino que se observa también la poligamia cooperativa, que puede ir desde la poliandria o poliginia hasta la poliginandria (Davies, 1985; Seddon et al., 2005; Russell, 2016). En estos casos, más de dos adultos pueden reproducirse dentro del grupo social y compartir el cuidado de la descendencia. Estos grupos pueden contener tanto reproductores emparentados como no emparentados, además de ayudantes (Riehl, 2013) que, a su vez, podrían estar o no emparentados con ellos, como puede ser el caso del carpintero bellotero, *Melanerpes formicivorus*. En este pícido, la mayoría de los grupos contienen entre una y dos hembras reproductoras emparentadas, entre uno y cuatro machos

reproductores emparentados y de cero a diez ayudantes (machos y/o hembras) hijos de los reproductores cooperantes (Koenig et al., 1984). También existen grupos de co-reproductores sin ningún tipo de parentesco entre sí, como es el caso del acentor común, *Prunella modularis*, donde la unidad social puede ser una simple pareja, dos machos no emparentados y una hembra, dos hembras y un macho o varios miembros de ambos sexos (Davies, 1985).

En resumen, esta breve revisión muestra las posibles vías de cómo la cría cooperativa puede establecerse en las sociedades aviares, retratando un amplio rango de grado de parentesco entre los diferentes miembros de un grupo, desde sociedades con todos los ayudantes emparentados hasta otras con todos los individuos no relacionados. La selección por parentesco es sin duda un mecanismo importante en la evolución de la cría cooperativa en grupos emparentados (Hatchwell, 2009). Sin embargo, es evidente que deben de existir otros mecanismos que expliquen la formación de grupos cooperativos donde el grado de parentesco es bajo o incluso, inexistente. Además, diversos estudios muestran que en los individuos que ayudan, no siempre hay una relación proporcional entre el grado de parentesco con las crías y la ayuda brindada (Houston, 1995; Wright et al., 1999; Li & Brown, 2002; Canestrari et al., 2005). Es por ello que se ha hipotetizado la existencia de otros beneficios directos que permitan a estas sociedades constituirse y mantenerse en el tiempo.

1.3. Beneficios directos, componente social y distribución del cuidado en el tiempo

Beneficios directos

Entre los beneficios directos que los ayudantes pueden obtener por prestar su ayuda al grupo social al que pertenecen, se encuentran el acceso directo a la reproducción, el aprendizaje de técnicas de cuidado parental, el aumento del estatus social que, a su vez, aumenta la probabilidad de conseguir pareja en el futuro, la herencia del territorio, el acceso a los recursos o la protección frente a los depredadores (Cockburn, 1998; Dickinson & Hatchwell, 2004).

En muchas especies de aves, los subordinados no emparentados pueden reproducirse con la pareja reproductora y obtener eficacia biológica directa, como es el caso de la chara pechigrís o chara mexicana, *Aphelocoma wollweberi*, donde es más probable que los machos subordinados aprovisionen la nidada si tienen crías en ella (Li & Brown, 2002). O, el caso de la corneja negra, *Corvus corone*, donde los inmigrantes machos emparentados con el macho reproductor pueden reproducirse con la hembra reproductora, obteniendo así, tanto beneficios indirectos (colaborando a aumentar la producción de crías emparentadas) como beneficios directos (criando a las propias) (Baglione et al., 2002c, 2003).

Aunque son pocos los apoyos empíricos, hasta la fecha, que demuestran que las aves que esperan por una vacante pueden beneficiarse del comportamiento de ayuda practicando habilidades parentales, hay alguna prueba sólida que respalda esta hipótesis. Los ayudantes del

Beneficios directos

carricero de Seychelles, *Acrocephalus sechellensis*, con experiencia previa en la ayuda al nido, son mejores criadores cuando consiguen una vacante de cría que las aves sin experiencia (Komdeur, 1996), aunque parece que la mejora en la crianza no es el factor principal que favorece la evolución de la ayuda (Komdeur, 1994).

En el caso de los grupos sociales del martín pescador pío *Ceryle rudis*, los ayudantes no emparentados proporcionan comida a las crías de los reproductores, pero sobre todo a la hembra reproductora, presumiblemente para aumentar la probabilidad futura de aparearse con ella. De hecho, los subordinados que permanecen en el territorio como ayudantes hasta que el macho dominante muere, adquieren el territorio y el estatus reproductor (Reyer, 1990). Algo parecido ocurre en los grupos del mielero chillón, *Manorina miners*, donde los ayudantes no emparentados proporcionan una gran cantidad de cuidados a la prole, sugiriéndose que podrían estar compitiendo entre sí por futuras oportunidades de apareamiento, ya que cuando el dominante muere, la hembra se empareja con el que más ha alimentado en intentos anteriores (Clarke, 1989). Además, los ayudantes podrían beneficiarse de la membresía al grupo accediendo a los recursos del territorio y/o gozar de protección frente a los depredadores otorgada por los dominantes (Cockburn, 1998), como es el caso del azulejo de garganta azul, *Sialia mexicana* (Dickinson & McGowan, 2005), o el de la chara transvolcánica de Mexico, *Aphelocoma ultramarina* (Barkan et al., 1986).

Para que los grupos se mantengan, la ayuda suministrada por los subordinados debe proporcionar beneficios a los dominantes, bien

aumentando su éxito reproductor, o su supervivencia al aliviar su carga de trabajo (Cockburn, 1998). Dado que, los dominantes también sufren costes por mantener a los subordinados (compartiendo los recursos, invirtiendo en defensa o incluso compartiendo la reproducción), la falta de esfuerzo por parte de los ayudantes podría ser penalizada por los dominantes, llegando incluso a su expulsión del territorio (Kokko et al., 2002). De esta manera, la ayuda que los subordinados proporcionan puede ser entendida como el pago de una renta por asegurar su permanencia en el territorio y los beneficios asociados a él (Gaston, 1978).

Es interesante destacar que, la obtención de alguno de estos beneficios (como, por ejemplo, el aumento del estatus social, el acceso a los recursos del territorio o la protección frente a los depredadores) crucialmente dependen de que algunos miembros del grupo social señalen su contribución a otros. Y así es como, el comportamiento cooperativo, como el aprovisionamiento de las crías, va más allá de la mera obtención del beneficio ligado a la supervivencia de las crías, sino que adquiere un componente social que lleva implícitas diferentes funciones y beneficios (Schuster & Perelberg, 2004).

Componente social y distribución del cuidado en el tiempo

Para explorar las dimensiones sociales que se producen entre los diferentes miembros de un grupo al cooperar, hay que prestar atención no solo a la cantidad del cuidado que proporciona cada miembro del grupo (como han venido haciendo tradicionalmente la mayoría de los estudios hasta la fecha)

(Savage & Hinde, 2019), sino también a la distribución temporal de las contribuciones individuales, siendo esta nueva dimensión del cuidado la que podrá desvelar aspectos del comportamiento cooperativo hasta ahora desconocidos, relacionados con su función última y su mecanismo.

En particular, observar los patrones de solapamiento en el nido (entendidos como una coincidencia temporal) de los diferentes cuidadores podría revelar si el aprovisionamiento de las crías mantiene un componente de señalización entre los miembros del grupo, con el fin de obtener beneficios directos (hipótesis del “prestigio social” y del “pago de una renta”, ver siguiente apartado).

Además, recientes modelos teóricos han postulado que una toma de turnos en las visitas al nido, podría minimizar el conflicto sobre la distribución del cuidado parental (Johnstone et al., 2014). Este aspecto es especialmente relevante en las especies cooperativas, donde la presencia de múltiples cuidadores podría exacerbar el conflicto, afectando negativamente la coordinación y la cohesión del grupo, y finalmente, limitar los beneficios compartidos obtenidos (Savage et al., 2017) (ver apartado “toma de turnos” más adelante).

1.4. Función de señal del aprovisionamiento al nido: “prestigio social” y “pago de una renta”

En especies cooperativas, los ayudantes podrían señalar su contribución en los cuidados parentales a las hembras reproductoras o a otros ayudantes para aumentar su prestigio social y por tanto su atractivo para las

Función de señal del aprovisionamiento al nido: “prestigio social” y “pago de una renta”

potenciales parejas reproductoras o compañeros de dispersión (hipótesis conocida como hipótesis del “prestigio social” (Zahavi, 1995; Zahavi & Zahavi, 1999).

De la misma manera, los individuos subordinados podrían publicitar su contribución al nido a los dominantes con el fin de que éstos perciban su contribución y, a cambio, permitan su permanencia en el territorio (hipótesis que se conoce como “pagar una renta” o “pagar por quedarse” (Gaston, 1978; Kokko et al., 2002; Bergmüller & Taborsky, 2005; Bruintjes & Taborsky, 2008)

Un modelo que se ajusta perfectamente para estudiar los aspectos mencionados hasta ahora (y los de la tesis en su conjunto) es la sociedad cooperativa de la corneja negra, donde los individuos forman grupos familiares representados por la pareja reproductora y hasta 7 ayudantes (Baglione et al., 2010). Los ayudantes son normalmente hijos de la pareja reproductora que retrasan su dispersión desde unos meses hasta 4 años. Sin embargo, los grupos pueden incluir también a individuos inmigrantes (sobre todo machos) que proceden de otros territorios y que se asocian con familias ya establecidas y quienes están emparentados genéticamente con el individuo dominante del mismo sexo (Baglione et al., 2002b, 2003) (para una descripción más detallada ver el apartado “Área y población de estudio: el sistema cooperativo de la corneja negra” en metodología).

Testar las dos hipótesis comentadas anteriormente (hipótesis de “pagar por quedarse” e hipótesis del “prestigio social”) en la sociedad cooperativa de la corneja negra mediante el análisis de los patrones de solapamiento al nido entre los diferentes miembros del grupo social es el

primer objetivo específico de esta tesis (primer capítulo). Con ello, se abordan dos temas principales de la ecología del comportamiento (beneficios directos y función señal del comportamiento) arrojando luz sobre la función última de la cooperación.

1.5. Toma de turnos

El conflicto sobre la distribución del cuidado parental entre los cuidadores es ineludible porque el cuidado de los pollos es individualmente muy costoso, pero los beneficios de una reproducción exitosa son compartidos (Johnstone & Savage, 2019). En teoría, un individuo deberá invertir de acuerdo con una compensación entre los beneficios del cuidado de la descendencia actual y los costos de esa inversión para la reproducción futura, de modo que cuando el cuidado parental es compartido entre varios individuos, cada individuo ganará si otros cuidadores contribuyen con una mayor parte de la provisión requerida (Savage et al., 2017). Sin embargo, si todos adoptaran una estrategia demasiado “egoísta”, la supervivencia de la prole podría disminuir. Los modelos predicen que, bajo estas circunstancias, la selección natural podría favorecer una estrategia “negociadora” en la que una vez que un cuidador haya visitado el nido, se abstenga de hacerlo de nuevo hasta que otro cuidador lo visite. Esta estrategia daría lugar a una estricta toma de turnos, estabilizando la cooperación al resolver eficientemente el conflicto entre los cuidadores, ya que todos los individuos invertirían a un nivel que maximiza su *fitness* inclusiva (Johnstone et al., 2014).

Estudios recientes han demostrado que en especies de aves biparentales y en algunas cooperativas, los individuos pueden coordinarse, adoptando una estrategia por turnos en sus visitas al nido, también conocido como “alternancia de visitas” (Johnstone et al., 2014; Baldan et al., 2019) o visitando el nido simultáneamente o de manera sincrónica (Raihani et al., 2010). La alternancia de visitas implica que un individuo deberá monitorizar al resto de integrantes del grupo social y comprobar que todos están involucrados en el cuidado para responder en consonancia. Esto conlleva un alto nivel de incertidumbre, que será mayor cuanto mayor sea el número de individuos (Savage et al., 2017).

Además, las reglas de toma de turnos también se vuelven más difíciles de aplicar en sistemas con diferentes categorías sociales asociadas con intereses distintos. Por lo tanto, esperamos que la selección natural haya favorecido mecanismos complejos que favorezcan la coordinación del grupo, permitiendo a la cooperación mantenerse estable en el tiempo.

Para demostrar de forma contundente el valor adaptativo de la coordinación, es imprescindible investigar si el nivel de coordinación observado en los grupos de cuidadores (entendida como alternancia al nido) aumenta el beneficio de la acción colectiva, es decir, si tiene consecuencias en *fitness* para los cuidadores. Sin embargo, hasta la fecha ningún estudio ha informado sobre ello. Por ello, los objetivos específicos del segundo capítulo de esta tesis son: en primer lugar, comprobar si existe una alternancia de visitas entre los diferentes miembros del grupo social de la corneja negra y verificarlo también a nivel de categoría social; y, en segundo lugar, averiguar si una toma de turnos alta se traduce en un mayor éxito

reproductor. Abordar estos aspectos ayudará a comprender los mecanismos estabilizadores de la cooperación, y podría desvelar la existencia de mecanismos cognitivamente sofisticados que faciliten el intercambio de información entre cuidadores, necesario para su coordinación.

Sin embargo, no sólo los factores intrínsecos y sociales determinan los cuidados parentales en aves que crían cooperativamente, sino que los efectos de los factores ambientales también pueden jugar un papel relevante en este sentido. De especial importancia, son los efectos de la meteorología sobre el aprovisionamiento de las crías, que es lo que viene a continuación.

1.6. Efecto de las condiciones meteorológicas en el cuidado parental

El cambio climático es un hecho, un número creciente de estudios indican que el calentamiento global y el aumento de la inestabilidad climática se encuentran entre las mayores amenazas para la biodiversidad, provocando cambios en los rasgos morfológicos y fenológicos de muchas especies, y consecuentemente, afectando a su dinámica poblacional (McKechnie, 2019). Sin embargo, sus efectos sobre algunos comportamientos clave para la vida como el cuidado parental, están aún pobremente estudiados, especialmente en aves de cría cooperativa.

Como ya se comentó anteriormente, la mayoría de los estudios sobre el cuidado cooperativo se han centrado únicamente en la contribución individual que cada miembro del grupo aprovisiona a la descendencia. Sin embargo, estudios recientes han descubierto que el éxito reproductor

puede depender de otras dimensiones del cuidado, que hasta ahora han pasado desapercibidas, como la distribución de los cuidados en el tiempo y el grado de coordinación de los miembros del grupo (Savage et al., 2017). En el mito, *Aegithalos caudatus*, las visitas sincrónicas al nido reducen el riesgo de depredación de las crías (Bebbington & Hatchwell, 2016), mientras que, en la corneja negra, *Corvus corone*, el grado de alternancia de visitas al nido está positivamente relacionado con la condición corporal de los pollos que es un indicativo de la supervivencia (Trapote et al., submitted; capítulo dos de la presente tesis).

Algunos trabajos a corto plazo han demostrado como las condiciones meteorológicas (por ejemplo, una elevada temperatura y un aumento de la sequía) pueden limitar el aprovisionamiento de las crías en algunas especies de aves (Wiley & Ridley, 2016; Nomano et al., 2019), y al menos en una especie se ha encontrado una relación negativa entre las altas temperaturas y la sincronía de las visitas al nido (Nomano et al., 2019). Estos estudios plantean la cuestión de si el calentamiento climático global está teniendo un efecto sobre el comportamiento parental de las aves y si, a causa de este impacto, ya ha provocado un efecto medible en el éxito reproductor de algunas especies. Sin embargo, carecemos en este momento de estudios a largo plazo que puedan contrastar estas hipótesis, y esto es precisamente, en lo que se centra el tercer y último capítulo de esta tesis.

Para abordar esta cuestión se ha analizado un amplio conjunto de datos en el sistema cooperativo de la corneja negra que comprende los últimos 26 años. En primer lugar, se considera el efecto que las condiciones meteorológicas (concretamente la temperatura y la sequía) pudieran tener

en el cuidado parental, entendido a través de las dos dimensiones explicadas anteriormente, es decir, la frecuencia de cebas proporcionada individualmente (también en función de la categoría social), y el grado de alternancia entre visitas de los diferentes miembros del grupo.

En segundo lugar, se examinan el efecto de la temperatura y de la sequía en el éxito reproductor, medido como número de pollos voladeros producidos y su condición corporal.

Por último, me propongo averiguar si, con los datos recogidos a lo largo de todo el periodo de estudio (26 años), es posible detectar tendencias en el éxito reproductor de las cornejas que puedan estar relacionadas con el cambio del clima. Esta hipótesis se basa en dos hechos importantes: 1. Según los últimos informes del Panel Intergubernamental del Cambio Climático (IPCC, 2021,2022), el calentamiento global se ha acelerado drásticamente, siendo cada una de las últimas cuatro décadas sucesivamente más cálidas que las anteriores desde 1850. Y, además, en España concretamente en Castilla y León (que es donde se sitúa nuestra área de estudio), existe una tendencia significativa hacia climas más cálidos y más secos (del Río et al., 2009). 2. Estudios anteriores y recientes (capítulo dos) encuentran relaciones positivas entre el cuidado parental y una reproducción exitosa en cornejas (Canestrari et al., 2008; Trapote et al. submitted). Esperaríamos por lo tanto que, si los efectos meteorológicos testados en este estudio afectan tanto al cuidado parental como al éxito reproductor de las cornejas, esto podría traducirse en tendencias negativas medibles en el éxito reproductor a lo largo del periodo de estudio, como consecuencia del cambio del clima. De esta manera, a través del estudio de las múltiples dimensiones del

cuidado cooperativo en las cornejas, se abordan algunas de las principales preocupaciones actuales sobre el efecto del cambio climático en la dinámica de las poblaciones de aves.

2. OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS

Esta tesis está dividida en tres capítulos bien diferenciados, redactados en inglés y que siguen la estructura típica de un artículo científico. El Capítulo I ha sido publicado en una revista científica internacional y los Capítulos II y III han sido recientemente enviados. Los objetivos generales de cada capítulo son:



Damián, el cimbel

⊗ **Capítulo I- Función de señal del aprovisionamiento al nido.**

[Trapote, E., Canestrari, D., & Baglione, V. (2021). Female helpers signal their contribution to chick provisioning in a cooperatively breeding bird. *Animal Behaviour*, 172, 113–120. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.12.011>]

1. Testar la hipótesis del “pago de una renta” y del “prestigio social” analizando los solapamientos que se producen en el nido entre los diferentes miembros del grupo que aprovisionan a los pollos.

⊗ **Capítulo II- Toma de turnos.**

1. Comprobar si ocurre una toma de turnos en las visitas al nido, en el que los individuos ajustan su ritmo de ceba a la actividad del resto de miembros del grupo. Comprobar si las diferentes categorías sociales (reproductores/ayudantes) mantienen los mismos patrones de alternancia.
2. Averiguar si una mayor alternancia se traduce en un mayor éxito reproductor.

⊗ **Capítulo III- Efecto de las condiciones meteorológicas en el cuidado parental.**

1. Investigar el efecto de las variables meteorológicas (concretamente la temperatura y la sequía) en la frecuencia de cebas (también en función de la categoría social) y en el grado de alternancia de visitas de los diferentes miembros del grupo.
2. Analizar el efecto de la temperatura y de la sequía en el éxito reproductor, medido como número de pollos volanderos y su condición corporal.
3. Examinar posibles tendencias a lo largo de todo el periodo de estudio (26 años) en el éxito reproductor de las cornejas que puedan estar relacionadas con el cambio del clima.



Puesta, eclosión y desarrollo de los pollos de corneja. Imágenes obtenidas durante el muestreo mediante cámara inalámbrica acoplada a pértiga extensible.

3. METODOLOGÍA

Allí, los individuos se agrupan formando familias extendidas compuestas por hasta 9 individuos, representados por una pareja dominante reproductora y unos individuos subordinados llamados ayudantes. Los ayudantes son normalmente hijos de la pareja reproductora que retrasan su dispersión desde unos meses hasta 4 años, renunciando a reproducirse durante ese tiempo. Los machos son más filopátricos que las hembras (Baglione et al., 2002a), siendo estas últimas las que más rápidamente se incorporan a la población reproductora (Baglione et al., 2005). Sin embargo, los grupos pueden incluir también a individuos inmigrantes, generalmente machos, que proceden de otros territorios para asociarse con familias ya establecidas y quienes están emparentados genéticamente con el individuo dominante del mismo sexo (Baglione et al., 2010). Aunque el sistema de apareamiento es típicamente monogámico, con la pareja reproductora monopolizando la mayor parte de la reproducción, ocasionalmente, los inmigrantes machos pueden copular con la hembra reproductora, dando lugar a un sistema de apareamiento poliándrico. De esta manera, los inmigrantes no sólo se benefician de manera indirecta aumentando el éxito reproductor de sus parientes, sino que también pueden obtener eficacia biológica directa criando a algún hijo propio junto con los hijos del macho dominante (Baglione et al., 2002c, 2003). La fecundación de las hembras por machos no pertenecientes al grupo social es bastante insólita (Canestrari et al., 2022).

Todos los individuos formadores del grupo social pueden asistir en la cría de los pollos, aunque su contribución no sea a partes iguales, siendo los reproductores los que más contribuyen, seguidos por los machos ayudantes

y por último las hembras ayudantes (Canestrari et al., 2005). Además, también pueden formar parte del grupo ayudantes “suplentes”, que se abstienen totalmente de visitar el nido en condiciones favorables, pero que aumentan su esfuerzo de ceba cuando los demás cuidadores disminuyen repentinamente el suyo, actuando así, como amortiguadores y estabilizadores bajo circunstancias desfavorables imprevisibles (Baglione et al., 2010).

La presencia de ayudantes aumenta la frecuencia total de ceba de los pollos y la producción de volanderos (Canestrari et al., 2008). Además, el aprovisionamiento al nido es costoso para todos los cuidadores, quienes pierden peso en relación al esfuerzo invertido (Canestrari et al., 2007, 2008).

Aunque la selección por parentesco tiene un gran poder explicativo en la formación de estos grupos familiares (Baglione et al., 2003; Canestrari et al., 2008), el parentesco con los pollos no explica por sí solo la gran variabilidad de la contribución individual de los ayudantes (Canestrari et al., 2005; Baglione et al., 2010), lo que sugiere que puedan existir otros mecanismos que propicien la ayuda, como la obtención de beneficios directos.

En la población de estudio, las cornejas son territoriales durante todo el año (Baglione et al., 2005). Una clara estructura jerárquica regula el acceso a la comida de los miembros del grupo, ordenados en orden descendente como sigue: macho reproductor, macho ayudante inmigrante, macho ayudante hijo, hembra reproductora y hembra ayudante hija (Chiarati et al., 2010). Aunque observaciones recientes han demostrado que las hembras reproductoras podrían jugar un papel principal en la defensa del territorio

contra conespecíficos o potenciales depredadores (Trapote et al., 2019, unpublished).

El tamaño de puesta varía considerablemente (2–7 huevos; media \pm SE = 4.6 ± 0.05) en el primer intento, disminuyendo significativamente en intentos reproductores posteriores. Eclosionan de media un $79.9\% \pm 0.01$ de los huevos. La producción media anual de volantones por territorio varió entre 0.73 ± 0.03 , mientras que la media de territorios exitosos varió entre 26.5% y el 55% (Canestrari et al., 2008).

3.2. Recogida de datos

Los datos se recogieron como parte de un estudio poblacional a largo plazo. Todos los procedimientos siguieron las directrices de la ASAB/ABS y la normativa española para la investigación del comportamiento animal y fueron aprobados por la Junta de Castilla y León (referencia de las primeras licencias publicadas: EP/LE/177-1999; última licencia publicada: EP/LE/681-2019).

Desde el año 1995, en cada estación reproductiva (desde finales de marzo hasta finales de junio ca.), se monitorizaba la reproducción de la población de corneja negra en el área de estudio. Al inicio de la temporada, con la ayuda de pértigas extensibles con acople de cámaras inalámbricas, se realizaba la prospección y seguimiento rutinario de los nidos, con el fin de obtener datos sobre el tamaño de la puesta y de la pollada, fechas de puesta y número de pollos volantones, principalmente. Cuando el nido fallaba, se buscaba y se monitorizaba el/los de reposición (pueden reponer hasta dos o

tres veces en la misma estación reproductiva, pero nunca tienen más de una puesta exitosa (Canestrari, et al., 2008). Al mismo tiempo, se realizaban observaciones reiteradas a los individuos que habitan cada territorio hasta asegurar el tamaño del grupo social.

De esta muestra, se seleccionaba un número determinado de nidos donde se colocaban posteriormente las cámaras camufladas miniaturizadas. Generalmente, esta selección atendía a criterios de variabilidad en el tamaño de grupo, aunque en algunas ocasiones fue necesario considerar la peligrosidad del árbol a escalar o la dificultad de maniobra en las proximidades al nido.

Inevitablemente, hubo que reajustar la muestra inicialmente planificada debido a pérdidas de nidos (por depredación, por muerte natural de los pollos o por complicaciones en las capturas de los adultos). Siempre que fue posible, se trató de sustituir el grupo perdido por otro del mismo tamaño. De esta forma, y siguiendo el marco de STRANGE (*Social background; Trappability and self-selection; Rearing history; Acclimation and habituation; Natural changes in responsiveness; Genetic make-up; and Experience*) para la investigación del comportamiento animal (Webster & Rutz, 2020), concluimos que el margen de sesgo en el muestreo fue relativamente bajo y que los nidos que aportaron datos para los análisis finales contienen adecuadamente la variación en el contexto ecológico y el comportamiento de las aves en nuestra población de estudio. Por lo tanto, esperamos que los resultados obtenidos a partir de nuestros datos se generalicen a otras poblaciones de corneja negra que se reproduzcan de manera cooperativa.

Todos los pollos volanderos fueron medidos y marcados en el nido (cuando alcanzaron los 28-30 días de edad ca., que es justo antes de que abandonen el nido, (para más detalle ver Baglione et al., 2002b) con anillas de colores y placas alares alfanuméricas. Dado que la eclosión es asíncrona en cornejas, los hermanos de la misma nidada podían diferir entre 0-4 días de edad (Canestrari et al., 2008). También capturamos a los miembros adultos de los territorios donde se colocaron las cámaras, mediante trampas de red con electroimanes diseñadas específicamente para esta especie (Baglione et al., 2002b). Todos los adultos fueron medidos, marcados con anillas de colores y placas alares alfanuméricas, y clasificados como de uno, de dos o de más de dos años de edad en función del color interno de la mandíbula superior (Svensson, 1992).

Se tomó una muestra de sangre de todos los individuos marcados (adultos y pollos) de unos 50-200 μ l de la vena braquial para los análisis genéticos. El sexo de cada individuo se determinó mediante el método molecular P2/P8 (Griffiths et al., 1998), mientras que los análisis de parentesco basados en los microsatélites de ADN proporcionaron el estatus reproductivo de los miembros del grupo (Baglione et al., 2002c; Canestrari et al., 2022).

Durante todo el proceso de estudio en el campo, siempre se utilizaron los métodos más respetuosos posible con la especie de estudio y con su ambiente, tratando de minimizar los impactos negativos que pudiesen ocasionar, de manera que el comportamiento natural de las aves no se viese alterado. Por ejemplo, evitar acercarse a las inmediaciones del nido en días lluviosos, dedicar el mínimo tiempo necesario en las visitas al nido, en la

colocación de las cámaras o durante las capturas, utilizar un protocolo de actuación y una planificación detallada de cada captura y garantizar un marcaje efectivo que suponga el bienestar de las aves de manera que no afecte a su supervivencia, conducta ni fisiología.

Las cámaras camufladas se colocaron a 1,5-2 m de distancia del nido, aunque en los últimos años gracias a la mejora de la tecnología y a la experiencia de los investigadores se han conseguido colocar a unos 30 cm del nido. Las cámaras se conectaban a videograbadores comúnmente utilizados para sistemas de seguridad colocados en el suelo junto al árbol y donde se registraba toda la actividad en el cuidado de los pollos. No se observó ninguna reacción hacia las cámaras por parte de las aves, y en cuanto a los nidos grabados, ninguno mostró un índice mayor de fracaso de cría en comparación con los nidos no grabados (Canestrari et al., 2005). Se realizaron controles rutinarios con el fin de cerciorarse del buen funcionamiento de las cámaras, para revisar las baterías, así como para comprobar el estado del nido.

3.3. Toma de datos de comportamiento

Las videograbaciones fueron analizadas en el laboratorio mediante el programa VLC media player, utilizando cámara lenta cuando fue necesario. Se extrajeron los siguientes datos de cada visita al nido: identificación del cuidador registrando la hora exacta de entrada y salida al nido, número de cebas proporcionadas a los pollos, entendido como el número de veces que el cuidador metió su pico en el pico abierto de un polluelo para regurgitar el

alimento (Canestrari et al., 2005), y otras tareas asociadas al cuidado (incubación, limpieza del nido y de los pollos, cebs a otro cuidador y recogida del saco fecal).

Para esta tesis se han analizado unas 2700 horas de grabación con cerca de 13700 visitas muestreadas. Han sido grabados unos 82 nidos y 230 cuidadores (72 machos reproductores, 74 hembras reproductoras, 45 machos ayudantes hijos, 11 machos ayudantes inmigrantes y 28 hembras ayudantes hijas). A lo largo de los últimos 20 años se ha obtenido información de unos 1796 intentos reproductivos en 139 territorios muestreados y se han marcado unos 1160 pollos comprendidos en 491 polladas.

3.4. Métodos estadísticos

Los análisis estadísticos comunes a los tres capítulos de la tesis son, en su mayoría, los modelos lineales mixtos (LMM) y los modelos lineales generalizados mixtos (GLMM), explicándose a continuación una praxis general de los mismos. Las particularidades de cada caso concreto se detallan en el capítulo correspondiente, al igual que el resto de análisis estadísticos utilizados que son más específicos. Todos los análisis se realizaron con R (R Core Team, 2021) con el paquete *lme4* (Bates, 2015).

Se usan modelos lineales mixtos en vez de modelos lineales generales porque los primeros permiten la inclusión de variabilidad correlacionada y no constante, es decir, permiten analizar diseños de experimentos que incumplan el supuesto de independencia (cuando los datos tienen algún tipo

de estructura jerárquica o de agrupación) (Crawley, 2012). En este caso, se utilizan para controlar la variabilidad de las medidas repetidas (como pueden ser el individuo, el territorio o la pollada), y la estructura jerárquica, normalmente anidada, que presentan nuestros datos (por ejemplo, incluir individuo dentro de territorio o territorio dentro de año). La estimación de los parámetros de los modelos LMM se realizó con el estimador de máxima verosimilitud restringida (REML). Cuando la naturaleza de la variable respuesta presentó una estructura no normal, se utilizaron GLMM, que permiten especificar distintos tipos de distribución de errores, como por ejemplo la Poisson o la binomial (Crawley, 2012).

Para conformar la estructura de los factores aleatorios se tuvieron en cuenta los distintos tipos de diseños atendiendo a si los efectos aleatorios afectaban al intercepto y/o a las pendientes de los efectos predictores fijos. Se compararon todas las posibilidades mediante teoría de la información o Akaike (AICc) para elegir el modelo que mejor se ajustaba en cada caso (Burnham, 2011). También, se realizaron pruebas exploratorias para comprobar que existía suficiente variabilidad a través de los niveles del factor, justificándose así, el uso de modelos mixtos.

En todos los análisis se llevó a cabo una exploración de los residuos, atendiendo a la normalidad, heterocedasticidad, puntos influyentes y perdidos e independencia entre las variables predictoras (colinealidad) (Lüdecke et al., 2021; Hartig, 2022). En algunos casos hubo que transformar la variable respuesta (mediante una transformación Box-Cox; 1964) para mejorar la normalidad de los residuos y reducir la heterocedasticidad.

También se tuvo en cuenta la sobredispersión de los residuos en las distribuciones Poisson y binomial.

Para todos los análisis se realizó el test de significación del modelo (omnibus test) comparando mediante Akaike o mediante likelihood ratio test (LRT) el modelo de interés con el nulo (sin predictoras), preservando la misma estructura de la parte aleatoria.

Una vez realizado todo este proceso, se obtuvo la significación de cada predictora mediante test de coeficientes de regresión y/o test Anova y likelihood ratio. Además, se obtuvo la variación explicada de todo el modelo y la atribuible a cada predictora, y, por último, la visualización gráfica de los efectos de las predictoras sobre la variable respuesta.

4. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Atlas Agroclimático de Castilla y León -ITACYL-AEMET-. 2013. [<http://atlas.itacyl.es>]
- Baglione, V., Canestrari, D., Chiarati, E., Vera, R., & Marcos, J. M. (2010). Lazy group members are substitute helpers in carrion crows. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1698), 3275–3282. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0745>
- Baglione, V., Canestrari, D., Marcos, J. M., & Ekman, J. B. (2003). Kin selection in cooperative alliances of carrion crows. *Science*, 300(5627), 1947–1949. <https://doi.org/10.1126/science.1082429>
- Baglione, V., Canestrari, D., Marcos, J. M., Griesser, M., & Ekman, J. (2002a). History, environment and social behaviour: experimentally induced cooperative breeding in the carrion crow. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1497), 1247–1251. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2016>
- Baglione, V., Marcos, J. M., & Canestrari, D. (2002b). Cooperatively breeding groups of carrion crow (*Corvus corone corone*) in northern Spain. *The Auk*, 119(3), 790–799. <https://doi.org/10.1093/auk/119.3.790>
- Baglione, V., Marcos, J. M., Canestrari, D., & Ekman, J. (2002c). Direct fitness benefits of group living in a complex cooperative society of carrion crows, *Corvus corone corone*. *Animal Behaviour*, 64(6), 887–893. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.2007>
- Baglione, V., Marcos, J. M., Canestrari, D., Griesser, M., Andreotti, G., Bardini, C., & Bogliani, G. (2005). Does year-round territoriality rather than habitat saturation explain delayed natal dispersal and cooperative breeding in the carrion crow? *Journal of Animal Ecology*, 74(5), 842–851. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00983.x>
- Baldan, D., Curk, T., Hinde, C. A., & Lessells, C. M. (2019). Alternation of nest visits varies with experimentally manipulated workload in brood-provisioning great tits. *Animal Behaviour*, 156, 139–146. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.08.004>
- Barkan, C., Craig, J. L., Strahl, S. D., Stewart, A. M., & Brown, J. L. (1986). Social dominance in communal Mexican jays *Aphelocoma ultramarina*. *Animal Behaviour*, 34, 175–187. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(86\)90021-7](https://doi.org/10.1016/0003-3472(86)90021-7)
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. <http://doi:10.18637/jss.v067.i01>
- Bebbington, K., & Hatchwell, B. J. (2016). Coordinated parental provisioning is related to feeding rate and reproductive success in a songbird. *Behavioral Ecology*, 27(2), 652–659. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv198>
- Bergmüller, R., & Taborsky, M. (2005). Experimental manipulation of helping in a cooperative breeder: Helpers “pay to stay” by pre-emptive appeasement.

- Animal Behaviour*, 69(1), 19–28.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.05.009>
- Bourke, A. F. G. (2011). *Principles of social evolution*. Oxford University Press.
- Box, G. E., & Cox, D. R. (1964). An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 26(2), 211–243.
- Brown, J. L. (1970). Cooperative breeding and altruistic behaviour in the Mexican jay, *Aphelocoma ultramarina*. *Animal*, 18, 366–378.
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(70\)80050-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(70)80050-1)
- Brown, J. L. (1987). *Helping and communal breeding in birds: ecology and evolution*. Princeton University Press.
- Bruintjes, R., & Taborsky, M. (2008). Helpers in a cooperative breeder pay a high price to stay: effects of demand, helper size and sex. *Animal Behaviour*, 75, 1843–1850. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.12.004>
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65, 23–35.
<http://doi:10.1007/s00265-010-1029-6>
- Canestrari, D., Marcos, J. M., & Baglione, V. (2005). Effect of parentage and relatedness on the individual contribution to cooperative chick care in carrion crows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52, 422–428.
- Canestrari, D., Marcos, J. M., & Baglione, V. (2007). Costs of chick provisioning in cooperatively breeding crows: an experimental study. *Animal Behaviour*, 73(2), 349–357. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.04.013>
- Canestrari, D., Marcos, J. M., & Baglione, V. (2008). Reproductive success increases with group size in cooperative carrion crows, *Corvus corone corone*. *Animal Behaviour*, 75(2), 403–416. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.05.005>
- Canestrari, D., Trapote, E., Vila, M., & Baglione, V. (2022). Copulations with a nestling by an adult care-giver in a kin-living bird. *Behaviour*. <https://doi.org/10.1163/1568539X-bja10195>
- Chiarati, E., Canestrari, D., Vera, R., Marcos, J. M., & Baglione, V. (2010). Linear and stable dominance hierarchies in cooperative carrion crows. *Ethology*, 116(4), 346–356. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01741.x>
- Clarke, M. F. (1989). The pattern of helping in the bell miner (*Manorina melanophrys*). *Ethology*, 80(1–4), 292–306. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1989.tb00748.x>
- Clutton-Brock, T. H. (2006). Cooperative breeding in mammals. In p. M. Kappeler & C. P. Schaik (Eds.). *Cooperation in Primates and Humans* (pp. 173–190). Springer.
- Cockburn, A. (1998). Evolution of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 141–177. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.141>
- Cockburn, A. (2004). Mating systems and sexual conflict. *Ecology and evolution of*

- cooperative breeding in birds*, 81-101.
- Cockburn, A. (2006). Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1592), 1375–1383. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3458>
- Crawley, M. J. (2012). *The R book*. John Wiley & Sons.
- Davies, N. B. (1985). Cooperation and conflict among dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. *Animal Behaviour*, 33(2), 628–648. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(85\)80087-7](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(85)80087-7)
- Dawkins, R. (1976) *The Selfish Gene*. Oxford University Press.
- del Río, S., Herrero, L., & Penas, Á. (2009). Recent climatic trends in Castilla and León (Spain) and its possible influence on the potential natural vegetation. *Acta Botanica Gallica*, 156(4), 625–636. <https://doi.org/10.1080/12538078.2009.10516181>
- Dickinson, J. L., & Hatchwell, B. J. (2004). Fitness consequences of helping. *Ecology and evolution of cooperative breeding in birds*, 48-66.
- Dickinson, J. L., & McGowan, A. (2005). Winter resource wealth drives delayed dispersal and family-group living in western bluebirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1579), 2423–2428. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3269>
- Dunn, P. O., Cockburn, A., & Mulder, R. A. (1995). Fairy-wren helpers often care for young to which they are unrelated. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 259(1356), 339–343. <https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0050>
- Emlen, S. T. (1982). The evolution of helping . I . An ecological constraints model. *The American Naturalist*, 119(1), 29–39.
- Foster, K. R., & Ratnieks, F. L. W. (2005). A new eusocial vertebrate? *Trends in Ecology & Evolution*, 20(7), 363–364. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.05.005>
- Gaston, A. J. (1978). The evolution of group territorial behavior and cooperative breeding. *The American Naturalist*, 112(988), 1091–1100.
- Griffiths, R., Double, M. C., Orr, K., & Dawson, R. J. G. (1998). A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology*, 7(8), 1071–1075. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00389.x>
- Hamilton, W. D. (1963) The evolution of altruistic behaviour. *The American Naturalist*, 97,(896), 354–356.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour I, II. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 1–52.
- Hartig, F. (2022) DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level / mixed) regression Models. *R package version 0.4.5*. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>.
- Hatchwell, B. J. (2009). The evolution of cooperative breeding in birds: kinship, dispersal and life history. *Philosophical Transactions of the Royal Society B:*

- Biological Sciences*, 364(1533), 3217–3227.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0109>
- Heinsohn, R. G., Cockburn, A., & Cunningham, R. B. (1988). Foraging, delayed maturation, and advantages of cooperative breeding in white-winged choughs, *Corcorax melanorhamphos*. *Ethology*, 77, 177–186.
<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1978.tb06774.x>
- Houston, A. I. (1995). Parental effort and paternity. *Animal Behaviour*, 50, 1635–1644. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80017-4](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80017-4)
- IPCC, 2021: Summary for Policymakers. In: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 3–32, doi:10.1017/9781009157896.001.
- IPCC, 2022: Summary for Policymakers. In: Climate Change 2022: Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [P.R. Shukla, J. Skea, R. Slade, A. Al Khourdajie, R. van Diemen, D. McCollum, M. Pathak, S. Some, P. Vyas, R. Fradera, M. Belkacemi, A. Hasija, G. Lisboa, S. Luz, J. Malley, (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA. doi: 10.1017/9781009157926.001
- Johnstone, R. A., Manica, A., Fayet, A. L., Stoddard, M. C., Rodriguez-Gironés, M. A., & Hinde, C. A. (2014). Reciprocity and conditional cooperation between great tit parents. *Behavioral Ecology*, 25(1), 216–222.
<https://doi.org/10.1093/beheco/art109>
- Johnstone, R. A., & Savage, J. L. (2019). Conditional cooperation and turn-taking in parental care. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 335.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00335>
- Jones, C. S., Lessells, C. M., & Krebs, J. R. (1991). Helpers-at-the-nest in European bee-eaters (*Merops apiaster*): a genetic analysis. In T. Burke, G. Dolf, A. J. Jeffreys, & R. Wolff (Eds.), *DNA fingerprinting: approaches and applications* (pp. 169–192). Birkhauser Verlag Basel.
- Koenig, W. D., & Dickinson, J. L. (2004). *Ecology and evolution of cooperative breeding in birds*. Cambridge University Press.
- Koenig, W. D., Mumme, R. L., & Pitelka, F. A. (1984). The breeding system of the acorn woodpecker in central coastal California. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 65(4), 289–308. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1984.tb00106.x>
- Kokko, H., Johnstone, R. A., & Wright, J. (2002). The evolution of parental and alloparental effort in cooperatively breeding groups: when should helpers pay to stay? *Behavioral Ecology*, 13(3), 291–300.

- <https://doi.org/10.1093/beheco/13.3.291>
- Komdeur, J. (1994). The effect of kinship on helping in the cooperative breeding Seychelles warbler (*Acrocephalus sechellensis*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 256(1345), 47–52. <https://doi.org/10.1098/rspb.1994.0047>
- Komdeur, J. (1996). Influence of age on reproductive performance in the Seychelles warbler. *Behavioral Ecology*, 7(4), 417–425. <https://doi.org/10.1093/beheco/7.4.417>
- Lachmann, M., Blackstone, N. W., Haig, D., Kowald, A., Michod, R. E., Szathmáry, E., ... & Wolpert, L. (2003). Group report: cooperation and conflict in the evolution of genomes, cells, and multicellular organisms. *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*, MIT Press, Cambridge MA, 327–356.
- Legge, S., & Cockburn, A. (2000). Social and mating system of cooperatively breeding laughing kookaburras (*Dacelo novaeguineae*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47(4), 220–229.
- Li, S., & Brown, J. L. (2002). Reduction of maternal care: a new benefit of multiple mating? *Behavioral Ecology*, 13(1), 87–93. <https://doi.org/10.1093/beheco/13.1.87>
- Lüdecke D, Ben-Shachar MS, Patil I, Waggoner P, Makowski D. (2021). performance: an R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *Journal of Open Source Software*, 6(60). <https://doi.org/10.21105/joss.03139>
- McKechnie, A. E. (2019). Effects of climate change on birds. In P. O. Dunn & A. P. Møller (Eds.), *Effects of climate change on birds* (Second). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198824268.001.0001>
- Nomano, F. Y., Savage, J. L., Browning, L. E., Griffith, S. C., & Russell, A. F. (2019). Breeding phenology and meteorological conditions affect carer provisioning rates and group-level coordination in cooperative chestnut-crowned babblers. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 423. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00423>
- Quinn, J. S., Woolfenden, G. E., Fitzpatrick, J. W., & White, B. N. (1999). Multi-locus DNA fingerprinting supports genetic monogamy in Florida scrub-jays. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45, 1–10.
- Raihani, N. J., Nelson-Flower, M. J., Moyes, K., Browning, L. E., & Ridley, A. R. (2010). Synchronous provisioning increases brood survival in cooperatively breeding pied babblers. *Journal of Animal Ecology*, 79(1), 44–52. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01606.x>
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Reyer, H. U. (1980). Flexible helper structure as an ecological adaptation in the pied kingfisher (*Ceryle rudis rudis* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6(3), 219–227. <https://doi.org/10.1007/BF00569203>

- Reyer, H. U. (1990). Pied kingfishers: ecological causes and reproductive consequences of cooperative breeding. In P. B. Stacey & W. D. Koenig (Eds.) *Cooperative breeding in birds: long-term studies of ecology and behavior*, (pp. 527-557). Cambridge University Press.
- Riehl, C. (2013). Evolutionary routes to non-kin cooperative breeding in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1772), 20132245. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2245>
- Rodríguez-Fernández, A., Oteros, J., Vega-Maray, A. M., Valencia-Barrera, R. M., Galán, C., & Fernández-González, D. (2022). How to select the optimal monitoring locations for an aerobiological network: a case of study in central northwest of Spain. *Science of The Total Environment*, 827, 154370. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154370>
- Russell, A. F. (2016). Chestnut-crowned babblers: dealing with climatic adversity and uncertainty in the Australian arid zone. In W. D. Koenig & J. L. Dickinson (Eds.), *Cooperative breeding in vertebrates: studies of ecology, evolution, and behavior* (pp. 150–164). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107338357.010>
- Russell, A. F., & Hatchwell, B. J. (2001). Experimental evidence for kin-biased helping in a cooperatively breeding vertebrate. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1481), 2169–2174. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1790>
- Savage, J. L., Browning, L. E., Manica, A., Russell, A. F., & Johnstone, R. A. (2017). Turn-taking in cooperative offspring care: by-product of individual provisioning behavior or active response rule? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71(11). <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2391-4>
- Savage, J. L., & Hinde, C. A. (2019). What can we quantify about carer behavior? *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 418. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00418>
- Schuster, R., & Perelberg, A. (2004). Why cooperate? *Behavioural Processes*, 66(3), 261–277. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2004.03.008>
- Seddon, N., Amos, W., Adcock, G., Johnson, P., Kraaijeveld, K., Kraaijeveld-Smit, F. J. L., Lee, W., Senapathi, G. D., Mulder, R. A., & Tobias, J. A. (2005). Mating system, philopatry and patterns of kinship in the cooperatively breeding subdesert mesite *Monias benschi*. *Molecular Ecology*, 14(11), 3573–3583. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02675.x>
- Solomon, N. G., & French, J. A. (1997). *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge University Press.
- Svensson, L. (1992). *Identification guide to European passerines*.
- Székely, T., Moore, A. J., & Komdeur, J. (2010). *Social Behaviour. Genes, ecology and evolution*. Cambridge University Press.
- Taborsky, M., & Limberger, D. (1981). Helpers in fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8, 143–145.

- Trapote, E., Moreno, V., Canestrari, D., & Baglione, V. (2019). [Territory defence against conspecific intruders or potential nest predators in carrion crows *Corvus corone*]. Unpublished raw data.
- Trapote, E., Moreno, V., Canestrari, D., Rutz, C. & Baglione, V. (2022). [Fitness benefits of alternated chick provisioning in cooperatively breeding carrion crows]. Submitted.
- Trivers, R. (1985). *Social evolution*.
- Webster, M. M., & Rutz, C. (2020). How STRANGE are your study animals? *Nature*, 582(7812), 337–340. <https://doi.org/10.1038/d41586-020-01751-5>
- Wenseleers, T., Gardner, A., & Foster, K. R. (2010). Social evolution theory: a review of methods and approaches. In T. Székely, A. J. Moore & J. Komdeur (Eds.), *Social behaviour: genes, ecology and evolution*, (pp. 132-158).Cambridge University Press.
- Wiley, E. M., & Ridley, A. R. (2016). The effects of temperature on offspring provisioning in a cooperative breeder. *Animal Behaviour*, 117, 187–195. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.05.009>
- Wilson, E. O. (1971). *The insect societies*. University Press.
- Wright, J., Parker, P. G., & Lundy, K. J. (1999). Relatedness and chick-feeding effort in the cooperatively breeding arabian babbler. *Animal Behaviour*, 58, 779–785. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1204>
- Zahavi, A. (1995). Altruism as a handicap - the limitations of kin selection and reciprocity. *Journal of Avian Biology*, 26(1), 1–3.
- Zahavi, Amotz, & Zahavi, A. (1999). *The handicap principle. a missing piece of Darwin's puzzle*. Oxford University Press.



*Una corneja cebando a un pollo de corneja en presencia de otra corneja que ya estaba previamente en el nido.
Imagen obtenida de las videograbaciones al nido.*

5. CAPÍTULO I

Función de señal del aprovisionamiento al nido:
“prestigio social” y “pago de una renta”

Las hembras ayudantes señalan su contribución al nido en un ave de cría cooperativa

Resumen

Los comportamientos cuya función principal no es señalar pueden transmitir información que otros individuos pueden utilizar para tomar decisiones importantes. En los vertebrados que se reproducen de forma cooperativa, alimentar a las crías que no son propias proporciona beneficios indirectos, pero los miembros del grupo también pueden beneficiarse directamente señalando su contribución a sus compañeros sociales, ya sea para aumentar su "prestigio social" o para acceder a los recursos del territorio ("pagar para quedarse"). Sin embargo, las evidencias científicas de este componente de señalización en el aprovisionamiento de las crías siguen siendo controvertidas. En la sociedad cooperativa de la corneja negra, *Corvus corone*, los machos subordinados tienen pocas posibilidades de reproducción independiente y hacen "*the best of a bad job*" ayudando a criar la pollada actual. En cambio, el valor de la reproducción futura es mayor para las hembras subordinadas, que, al tener mejores perspectivas de encontrar una vacante de reproducción, suelen invertir menos que los machos en la ayuda al nido. En estas circunstancias, se espera que los dominantes vigilen más la aportación de las hembras subordinadas, que a su vez podrían necesitar visibilizar su ayuda para garantizar la permanencia en el grupo. De acuerdo con esta idea, encontramos que las hembras ayudantes aumentaron la "visibilidad" de su contribución, alimentando a los pollos en presencia de los dominantes significativamente más que cualquier otra categoría de miembros del grupo. Además, la permanencia en el grupo de

Resumen

las hembras subordinadas se asoció con un mayor esfuerzo, percibido por los dominantes, en la alimentación de los pollos. Nuestros resultados son coherentes con la hipótesis de "pagar para quedarse" y sugieren que puede surgir un componente de señalización de la ayuda en una sociedad cooperativa "típica" basada en el parentesco.

Palabras clave: corneja negra, ayuda al nido, pagar una renta, comportamiento señal, prestigio social.

Female helpers signal their contribution to chick provisioning in a cooperatively breeding bird

Abstract

Behaviours whose primary function is not signalling can convey information that other individuals can use to make relevant decisions. In cooperatively breeding vertebrates, feeding young that are not own offspring typically provides indirect fitness payoffs, but group members may also benefit directly by advertising their contribution to their social mates, to either increase their 'social prestige' or obtain a share of territory commodities ('pay to stay'). Evidence of such a signalling component of brood provisioning, however, remains controversial. In the cooperative society of carrion crows, *Corvus corone*, male subordinates have little chance of independent reproduction and do the best of a bad job by helping to raise the current brood. The value of future reproduction is instead higher for subordinate females, which, because they have better prospects of finding a breeding vacancy, generally invest less than males in helping at the nest. Under these circumstances, dominants are expected to be more vigilant over the contribution to brood provisioning by female subordinates, which in turn, might need to show their helpfulness to retain group membership. In accordance with this idea, we found that female retained offspring increased the 'visibility' of their contribution by provisioning in front of the dominant breeders significantly more than any other category of group members. In addition, retention of group membership for female offspring was associated with their perceived effort in chick feeding. Our results are

Abstract

consistent with the hypothesis of 'pay to stay' and suggest that a signalling component of helping can arise in a 'typical' kin-based cooperative society.

Keywords: carrion crow, helping, pay to stay, signalling behaviour, social prestige.

6. CAPÍTULO II

Toma de turnos



Secuencia de aprovisionamiento al nido de un grupo cooperativo formado por tres cornejas (C5= macho reproductor, E1= macho ayudante hijo, no marcado=hembra reproductora) donde se observa una toma de turnos. Imágenes obtenidas de las videgrabaciones al nido.

Beneficios en fitness de la alternancia de los cuidadores en el aprovisionamiento de los pollos en el sistema de cría cooperativa de la corneja negra

Resumen

Las especies en las que más de dos individuos cuidan de sus crías constituyen valiosos sistemas modelo para estudiar los factores que impulsan el comportamiento cooperativo y sus consecuencias. El aprovisionamiento de cría cooperativa puede surgir como mero resultado de los esfuerzos individuales de múltiples cuidadores que actúan de forma independiente, pero estudios recientes en aves sugieren que los individuos también pueden participar en la toma activa de turnos. Sin embargo, las evidencias de que los individuos responden al comportamiento de los demás son controvertidas, y se desconocen los beneficios potenciales de dicha coordinación. Abordamos esta laguna de conocimiento analizando un conjunto de datos en la sociedad cooperativa de la corneja negra, *Corvus corone*, que comprende 8.693 visitas al nido en 50 grupos. Varios análisis complementarios sugieren que los cuidadores se alternaban en el aprovisionamiento de los pollos. Es importante destacar que la masa corporal de los pollos aumentó significativamente con el grado de alternancia de los cuidadores, posiblemente porque los grupos coordinados proporcionaban alimento a intervalos más regulares. El aumento observado de la masa corporal incrementó sustancialmente las tasas estimadas de supervivencia de los pollos volanderos. Nuestro estudio demuestra que la

Resumen

alternancia en el aprovisionamiento a los pollos tiene importantes beneficios en términos de fitness. Esto plantea la posibilidad de que las cornejas cooperativas presenten estrategias de comportamiento especializadas y/o capacidades cognitivas que permitan una coordinación eficaz.

Palabras clave: cría cooperativa, aprovisionamiento al nido, toma de turnos, alternancia, ayuda al nido, masa corporal de los pollos.

Fitness benefits of alternated chick provisioning in cooperatively breeding carrion crows

Abstract

Species where more than two individuals care for offspring provide valuable model systems for studying the drivers and consequences of cooperative behaviour. Cooperative food provisioning might arise incidentally as a result of the independent efforts of multiple carers that ‘act apart together’, but recent studies on birds suggest that individuals may also engage in active turn taking. However, evidence for individuals responding to each other’s behaviour is controversial, and the potential benefits of such alternation remain unknown. We addressed this knowledge gap by analysing a multi-year dataset for cooperatively breeding carrion crows *Corvus corone*, comprising 8,693 nest visits across 50 groups. Several complementary analyses suggested that carers alternate in provisioning the nestlings. Importantly, we found that the body mass of nestlings increased significantly with the degree of carers’ alternation, possibly because well-coordinated groups provided food at more regular intervals. Using earlier monitoring data, the observed increase in body mass is predicted to substantially boost post-fledging survival rates. Our analyses demonstrate that alternation in nestling provisioning has measurable fitness benefits in this study system. This raises the possibility that cooperatively breeding carrion crows exhibit specialized behavioural strategies or cognitive capacities that enable effective alternation.

Abstract

Keywords: cooperative breeding, brood provisioning, turn taking, alternation, coordination, helping at the nest, nestling body mass.



Macho reproductor abre las alas para proyectar sombra a los pollos. Se observa que tanto el adulto como los pollos abren el pico para disipar el calor. Imagen obtenida de las videograbaciones al nido.

7. CAPÍTULO III

Efecto de las condiciones meteorológicas en el cuidado parental

Efectos de las condiciones meteorológicas en el aprovisionamiento de los pollos en cornejas negras cooperativas y consecuencias sobre el éxito reproductor

Resumen

Las condiciones meteorológicas, por ejemplo, la temperatura y la sequía, pueden limitar el aprovisionamiento al nido en algunas especies de aves, pero sus consecuencias sobre el éxito reproductor han sido pobremente estudiadas. Aquí, abordamos esta cuestión en la cría cooperativa de la corneja negra, *Corvus corone*, analizando un conjunto de datos a largo plazo que abarca los últimos 26 años. Nuestros resultados muestran que la frecuencia individual de ceba disminuyó significativamente con el aumento de las temperaturas tanto en los reproductores como en los ayudantes, mientras que la sequía se asoció con una reducción significativa del esfuerzo de los machos ayudantes en comparación con las demás categorías sociales. El grado de alternancia en las visitas al nido por parte de los cuidadores, que mide otra dimensión importante del comportamiento del cuidado parental de las cornejas, es decir, la coordinación grupal, también se vio afectado negativamente por el aumento de la temperatura. Se detectaron consecuencias en el éxito reproductor de las cornejas en términos de condición corporal de los pollos, que empeoró cuando las temperaturas fueron altas durante el periodo de desarrollo. Sorprendentemente, se encontró una tendencia temporal significativamente negativa en la condición corporal de los pollos a lo largo de los 26 años del periodo de estudio. Aunque son muchos los factores que pueden incidir en los cambios

Resumen

poblacionales, nuestros datos sugieren una posible relación causal entre el calentamiento global, el comportamiento de cuidado parental y el declive de la población de cornejas en las zonas climáticas mediterráneas de España.

Palabras clave: cría cooperativa, cuidado parental, éxito reproductor, condiciones meteorológicas, cambio climático.

Effects of meteorological conditions on nestling provisioning behaviour in cooperatively breeding carrion crows and consequences on reproductive success

Abstract

Current meteorological stressors (e.g., temperature and drought) can constrain brood provisioning in some bird species, but the consequences on reproductive success have been rarely quantified. Here, we address this question in the cooperatively breeding carrion crow *Corvus corone*, by analysing a long-term data set, which covers the last 26 years. Our results showed that individual feeding rates decreased significantly with rising temperatures both in breeders and helpers, while drought was associated with a significant reduction in the effort of the male helpers as compared to the other social categories. The degree of alternation of nest visits by carers, which measures another important dimension of crow caring behaviour, that is group coordination, was also negatively affected by rising temperature. Consequences on crow reproductive success were detected in terms of body condition of the nestlings, which worsened when temperatures were high during the rearing period. Interestingly, a significant temporal trend was found, with nestling body condition steadily deteriorating over the 26-years study period. Although many factors may concur in causing population changes, our data suggest a possible causal link between global warming, brood caring behaviour and the decline of carrion crow population in the Mediterranean climatic areas of Spain.

Abstract

Keywords: cooperative breeding, brood care, reproductive success, meteorological conditions, climate change.



Corneja adulta cebando a un pollo. Imagen obtenida de las videograbaciones al nido.

CONCLUSIONES

CONCLUSIONS

8.1. CONCLUSIONES

1. Los patrones de solapamiento al nido de las diferentes categorías sociales de miembros del grupo desvelaron el papel que juega el componente de señalización en el aprovisionamiento de los pollos en la corneja negra, aunque con importantes diferencias en función del sexo.
2. La hipótesis de “pagar por quedarse” es la explicación más plausible del solapamiento de las visitas al nido en la corneja, pero sólo es aplicable al caso de las hembras ayudantes.
3. Las cornejas alternan sus visitas al nido más de lo que se esperaría por azar.
4. Todos los miembros del grupo social (reproductores/ayudantes) alternan visitas más de lo esperado.
5. Un mayor grado de alternancia se correlaciona con una mayor masa corporal de los pollos volanderos, que se traduce en una mayor supervivencia después de dejar el nido. Esta correlación es, con toda probabilidad, causal.
6. Esto se explica por el hecho de que una mayor alternancia provoca una mayor regularidad en el aprovisionamiento de los pollos, lo cual mejora su desarrollo.
7. La coordinación, en forma de alternancia al nido, confiere importantes beneficios en términos de *fitness* que hemos podido medir y que son sustanciales en términos de supervivencia de los pollos.

Conclusiones

8. Implica que cualquier mecanismo que provoque y/o mejore la alternancia al nido sería favorecido por la selección natural.
9. La adopción de una perspectiva más amplia sobre el cuidado de las crías, que fuera más allá de la simple medición de la cantidad aportada por cada cuidador, ha mejorado nuestra comprensión de la cría cooperativa en la sociedad de la corneja negra, arrojando luz sobre la función última de la cooperación y sobre los mecanismos estabilizadores.
10. Las cornejas se manifestaron sensibles a la temperatura y a la sequía, tanto a nivel individual (frecuencia de cebs) como grupal (coordinación de las visitas al nido), con consecuencias inmediatas sobre la condición corporal de sus polluelos.
11. Nuestros datos muestran una tendencia negativa apreciable en la condición corporal de los pollos durante el periodo de 26 años que abarca el estudio.
12. Aunque son muchos los factores que pueden incidir en los cambios poblacionales, nuestros datos sugieren una posible relación causal entre el calentamiento global, el comportamiento del cuidado parental y la dinámica poblacional en la corneja negra.

8.2. CONCLUSIONS

1. The patterns of overlap at the nest in different social categories of group members unveiled a signalling component in brood provisioning in carrion crows, albeit with important sex differences.
2. The “pay to stay” hypothesis is the most plausible explanation of the overlaps at the nest in the crows, but it is only applicable to helper females.
3. Crows alternate nest visits significantly higher than would be expected by chance.
4. All members of the social group (breeders/helpers) alternate nest visits significantly more than it would be expected by chance.
5. A higher degree of alternation correlates with a higher body mass of nestlings, which translates into significantly enhanced post-fledging survival. This correlation is, most likely, causal.
6. It is explained by the fact that higher alternation leads to a more regular feeding of the chicks, which improves their development.
7. Coordination, defined as the alternation of nest visits, confers important benefits in terms of fitness that we have been able to measure and that are substantial in terms of chick survival.
8. It implies that any mechanism that causes and/or enhances nest alternation would be promoted by natural selection.
9. Taking a wider perspective on brood care that went beyond simply measuring the amount contributed by each carer therefore improved our understanding of cooperative breeding in crow

Conclusions

society, shedding light on the ultimate function of cooperation and on the stabilizing mechanisms.

10. Crows proved sensitive to current temperature and drought both at individual (food provisioning rate) and group level (coordination of nest visits), with immediate consequences on the body condition of their nestlings.
11. Our data showed a measurable negative trend in nestling body condition over the 26-years period that our study encompassed.
12. Although many factors may concur in causing population decline, our data suggest a possible causal link between global warming, brood caring behaviour and population dynamics in the carrion crows.

ANEXO FOTOGRÁFICO

Control y seguimiento de los nidos mediante pértiga extensible con acople de cámara inalámbrica



Colocación de cámaras miniaturizadas camufladas en los nidos



Marcaje de pollos



Captura y marcaje de adultos





Corneja adulta vocalizando. Cortesía de Claudia A. F. Wascher.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a mi director, Vittorio Baglione, por todo el esfuerzo dedicado a mi formación, por guiarme en todo momento, por la paciencia, y especialmente, por creer en mí desde el principio y brindarme esta oportunidad. Por descubrirme esa cosa tan fascinante llamada Ciencia, por potenciar mi sentido crítico y razonamiento científico, por enseñarme a perseverar y no desalentarme en el camino, pero, sobre todo, y como solo un buen mentor sería capaz de hacer, por conseguir que yo misma también haya acabado creyendo en mí. Ha sido y sigue siendo un inmenso privilegio poder aprender de alguien tan brillante, tanto a nivel profesional como personal y a quien considero ya de mi familia.

Sin embargo, nunca habría emprendido este viaje de no ser por mis padres, Abel y Loli, mi hermano Diego y Yolanda, a quienes debo su apoyo y amor incondicional, quienes respetan y admiran esta profesión como pocas personas saben hacer. En especial, quiero agradecer a mi padre: mi confidente, mi motor, mi abrigo, mi riego y mis alas. Él fue mi primer mentor y ahora es mi mayor fan. Sin él, nada de esto hubiera sido posible.

También quiero agradecer a mi otra gran familia: a Lydia, a Cristina, a Héctor, a Lucía, a Alberto, a Bea, a Patricia, a Raquel, a Ángela, a Sara, a Lore, a María y a Patri. Mis muros de carga, mis confesores, mi aire fresco y mi recarga continua. Ellos son capaces de alegrarse tanto como yo de mis éxitos y les falta tiempo para acompañarme en los fracasos, porque por muchos años que pasen o por muy larga que sea la distancia (en algunos casos) ellos, simplemente, siempre están. Agradecer en particular a Alberto, mi compañero de fatigas, posiblemente quien más me ha sufrido estos últimos años, quien siempre me ha sacado una carcajada y quien nunca me ha dejado caer. Socio fundador (junto con Senda) de nuestro club privado de senderismo, y con quien no he dejado de aprender y de maravillarme en cada una de nuestras aventuras, en especial, ¡gracias por Cinque Torri! También, por ser mi ayudante de campo con las cornejas en los días más desapacibles. Y junto con él, también agradecer a Laura, a Sara y a Silvia, grandes compañeros y amigos. Por el apoyo moral entre cafés y en el campo, por la ayuda burocrática prestada, porque todo lo comparten y no dudan en ofrecerme

ante cualquier buena oportunidad, por los consejos y los ánimos, por el cariño, porque siempre están ahí dispuestos a ayudar y porque juntos formamos un sistema cooperativo que ya les gustaría a las cornejas.

Esta tesis no habría sido posible sin la disposición de datos recogidos durante muchos años atrás gracias al esfuerzo y al trabajo de Vittorio Baglione, Daniela Canestrari y Jose Manuel Marcos, a quienes quiero dar las gracias. De igual modo, agradecer a todos los coautores de los trabajos por los valiosos y constructivos consejos, por la inspiración, revisión y edición de los manuscritos, haciendo que mejorasen notablemente.

Agradecer también a Andrea, quien se dejó la piel tanto en el campo como en el laboratorio y con quien compartí momentos únicos.

A Bea, por ayudarme a buscar nidos como nadie y por su apoyo y admiración hacia mi trabajo.

A Héctor, quien me ha seguido de cerca desde el primer capítulo, conoce cada paso que he dado y con quien he aprendido estadística y a debatir sobre temas complejos durante nuestros viajes. Por su curiosidad creciente que me empujaba hasta el siguiente paso y al siguiente, y así, hasta el final.

También quiero agradecer a mi tía Bego, por ponérmelo tan fácil durante mis distintas formaciones en Madrid, que tan productivas han sido para realizar los análisis estadísticos de la tesis.

A Raquel Mazé, por su gentileza y generosidad prestándose a revisar la tesis. Y en general, a todo el personal del área de Zoología que hacen que todo sea más fácil y llevadero, desde los más antiguos que me han visto crecer en esta facultad, a los más recientes. Gracias por vuestra cercanía, preocupación y compañerismo.

A mi tutor, Francisco García Criado, por ofrecerme su ayuda y disponibilidad ante cualquier duda o dificultad.

También quiero dar las gracias a Rosa Valencia, Delia Fernández y Ana Vega por preocuparse por mí y tenerme en mente ante cualquier buena oportunidad.

A Juancho y a Silvia por acogerme como en casa durante mis estancias en la Universidad de Valladolid. Gracias por la paciencia y por la dedicación en formarme tanto en el trabajo de campo como en el de laboratorio. Con vosotros he aprendido técnicas totalmente novedosas, seguro que, en un futuro muy provechosas para mí, como la extracción de ADN, obtención de embriones, etc. Gracias por vuestra generosidad, confianza y amistad.

Esta tesis es un poco de todos, y a todos, gracias, por aprender, emocionaros y disfrutar tanto como yo de este trabajo.

Por último, resaltar lo profundamente afortunada que me siento de haber podido realizar esta tesis. Me ha permitido crecer tanto en el terreno profesional como en el personal. He disfrutado mucho durante esta etapa, y aunque en muchas ocasiones me han pesado los pies, en otras muchas me han crecido las alas. Tanto es así, que aquí estoy, estirando las alas, con los ojos hambrientos cogiendo aire hacia los nuevos vientos. Porque una parte se queda aquí, redactada, concluida, pero todo lo demás me lo llevo conmigo.