

# DIFERENCIACIÓN DE LA LLAMADA DE PETICIÓN DE ALIMENTO DURANTE EL DESARROLLO DE TRES ESPECIES DE CÓRVIDOS

T. REDONDO, L. ARIAS DE REYNA, J. GONZÁLEZ-ARENAS, P. RECUERDA & J.M. ZÚÑIGA

Redondo, T., Arias de Reyna, L., González-Arenas, J., Recuerda, P. & Zúñiga, J.M., 1986. Diferenciación de la llamada de petición de alimento durante el desarrollo de tres especies de córvidos. *Misc. Zool.*, 10: 287-297.

*Differentiation of begging calls during development in three species of Corvids.*—Sonagrams of begging calls of *Corvus corone*, *Corvus monedula* and *Pica pica* were compared along three nestling developmental stages using factor discriminant analysis. Results showed an early intergeneric differentiation followed by the latter splitting of the two *Corvus* species. The account of factors other than phyletic similarity for explaining the relationships obtained is discussed. Neither size differences nor nesting habits of the species seem to be relevant for the structure of vocalizations. Except for the prefledgling period, in which vocalizations are strongly dependent of the life history of the species, relationships during earlier stages are better explained in terms of systematics.

Key words: Communication, Bioacoustics, Ontogeny, Taxonomy, Begging, Corvids.

(Rebut: 4-IV-86)

T. Redondo, Dept. Biometría, Fac. de Veterinaria, 10071 Cáceres, España.—L. Arias de Reyna, J. González-Arenas & P. Recuerda, Cat. de Fisiología Animal, Fac. de Ciencias, 14004 Córdoba, España.—J.M. Zúñiga, Dept. de Zoología, Fac. de Ciencias, Granada, España.

## INTRODUCCIÓN

La estructura física de las vocalizaciones ha sido empleada en sucesivas ocasiones como un carácter útil en sistemática de aves (GOODWIN, 1953; DAVIS, 1958; MUNDINGER, 1979; MILLER, 1983). A diferencia de lo que ocurre con la mayor parte de los caracteres anatómicos, el uso del comportamiento como criterio de diferenciación sistemática suele encontrar una elevada variabilidad tanto intra como interindividual (HUNTINGFORD, 1984). En lo referente a las emisiones vocales, aquellas llamadas sujetas a escaso aprendizaje y en las cuales los parámetros que codifican caracteres específicos de la especie son poco relevantes desde algunos puntos de vista, son en cambio las más adecuadas desde el taxonómico (MUNDINGER, 1979). En general, se admite que las llamadas de aves son muy resistentes a variaciones ambientales (GÜTTINGER & NICOLAI, 1973; LEROY, 1979; ver MUNDINGER, 1982, para excepciones), hecho que reduce la

variabilidad de las mismas. En aquellos casos en que es posible aplicar un criterio de homología a llamadas de estructura simple, se han obtenido buenos resultados desde el punto de vista taxonómico (DAVIS, 1958; GÜTTINGER & NICOLAI, 1973).

Las vocalizaciones de petición de alimento de crías de aves altriciales constituyen un material adecuado a este respecto dada su condición homóloga, su carácter de actos señal estereotipados débilmente sujetos a aprendizaje (O'CONNOR, 1984) y su estructura relativamente simple (KORBUT, 1982). Sin embargo, no se ha realizado ningún intento de establecer relaciones de semejanza entre especies próximas basadas en este tipo de señales.

El empleo de las vocalizaciones petitorias como carácter de discriminación sistemática ha de tener presente que tal comportamiento es variable a lo largo del desarrollo. Este puede considerarse como una secuencia de fases (NICE, 1962) tanto más características de la especie cuanto más avanzadas son. La fase

previa a la salida del nido (preliminar) plantea problemas especiales, ya que supone la transición hacia modos de vida particulares en los cuales confluyen presiones sociales y ecológicas, diferentes para cada especie, bajo las que han evolucionado los repertorios de adultos. Éstos suelen originarse a partir de la señal de petición (LANYON, 1960), pudiendo llegar a encontrarse completos durante la fase preliminar (MESSMER & MESSMER, 1956). Por ello, la utilidad de las señales de petición tardías como caracteres taxonómicos puede encontrarse restringida, al resultar difícilmente homologables las señales de especies con modos de vida adulta y sistemas comunicativos diferentes.

Junto con las restricciones impuestas por el proceso de ontogenia vocal y la eficacia de las señales como desencadenadores, la principal presión selectiva que actúa sobre las llamadas de pollos altriciales es la capacidad de los depredadores para detectar los nidos basándose en las vocalizaciones de sus ocupantes (O'CONNOR, 1984). Dicha presión de selección es más intensa en el caso de especies que construyen nidos abiertos comparadas con aquellas que nidifican en lugares más seguros, tales como agujeros (LACK, 1968), hecho que puede explicar parte de la varianza existente entre vocalizaciones de especies con diferentes hábitos de nidificación. Una última fuente de variación susceptible de afectar a la estructura de las vocalizaciones la constituye el tamaño del emisor, del cual dependen determinados parámetros acústicos, como la frecuencia (WALLSCHLAGER, 1979).

En este trabajo se estudian las diferencias en la estructura acústica de las llamadas de petición de tres especies de córvidos entre las cuales podían establecerse diferentes relaciones capaces, *a priori*, de dar como resultado diferentes asociaciones. La Corneja (*Corvus corone*) es una especie de gran tamaño que construye nidos abiertos. La Grajilla (*Corvus monedula*) es una especie de menor tamaño que anida en cavidades y la Urraca (*Pica pica*), de tamaño similar a la anterior, anida al igual que la primera sobre ramas de árboles. Con objeto de obtener una visión dinámica,

se analizó la similaridad entre especies en tres fases del desarrollo elegidas de acuerdo con el criterio de NICE (1962). Las técnicas multivariantes de taxonomía numérica han probado ser de utilidad en la aproximación a este tipo de problemas (KOEPL et al., 1978; COSENS, 1981). SPARLING & WILLIAMS (1978) ofrecen una revisión de métodos multivariantes aplicados a bioacústica de aves.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Durante la primavera de 1985 se muestrearon poblaciones de las tres especies localizadas en zonas elegidas de acuerdo con la abundancia de las mismas. Se obtuvo una muestra de 18 nidos de *C. corone* de Hernán-Valle (Granada), 10 nidos de *C. monedula* de Andújar (Jaén) y Guadix (Granada) y de 28 nidos de *P. pica* de Espiel (Córdoba). Tras la búsqueda de nidos se procedió a la grabación de las vocalizaciones de petición de alimento de los pollos en ausencia de los padres, desencadenándolas mediante una señal acústica o mecánica.

Mientras que la edad de los pollos de Urraca era conocida, la de las dos especies de *Corvus* fue estimada a partir de curvas de crecimiento calculadas para las mismas poblaciones de las que se obtuvo la muestra (SOLER, 1984; Zúñiga, inédito). De acuerdo con el criterio de NICE (1962) se establecieron tres clases de edad comprendidas entre uno y cinco días, ocho y 12 días y entre 15 y 19 días de vida. En el caso de las especies de *Corvus*, aquellos nidos que se encontraban dentro de los márgenes de desviación estándar de su clase de edad correspondiente fueron eliminados del muestreo, evitando así el solapamiento entre las clases. Las tres clases de edad consideradas corresponden a tres estadios bien diferenciados del desarrollo de aves altriciales (NICE, 1962). Durante la primera fase, postembrionaria, los jóvenes permanecen ciegos e incapaces de mantener su temperatura corporal, reduciéndose su actividad a la petición no orientada, la defecación y el descanso. Durante la segunda semana de vida

tiene lugar la apertura de los ojos, el desarrollo de la endotermia y la aparición de pautas de mantenimiento. Durante la fase que precede al estadio de volantes (preliminar) el repertorio de pautas madura considerablemente y se desarrollan los mecanismos de reconocimiento individual (NICE, 1962; GRAMET, 1968; McARTHUR, 1982).

Los registros se realizaron mediante un magnetófono Uher 4200 Report Monitor equipado con un micrófono cardioide de condensador AKG modelo 568 EB, a 9,5 cm/seg. de velocidad. Las grabaciones se procesaron mediante un espectrógrafo de sonido Voice Identification Inc. 700, del servicio de Fonoteca Zoológica del Museo de Zoología del

Ayuntamiento de Barcelona, utilizando el filtro de paso de banda ancha (300 Hz). El rango de frecuencias explorado fue de 0-8 KHz para las dos especies de *Corvus* y de 0-12 KHz para el caso de la Urraca. Las medidas de tiempo y frecuencia sobre los sonogramas fueron tomadas mediante escalas transparentes con una precisión de 100 Hz y 0,01 seg.

Del total de sonogramas se seleccionó un número igual para cada especie dentro de cada clase de edad, resultando 40, 39 y 34 sonogramas por especie y clase de edad, respectivamente. A fin de homogeneizar la muestra de señales de cada especie y edad, éstas se eligieron de tres nidos diferentes salvo las grajillas de tercer estadio, para las cuales sólo pu-

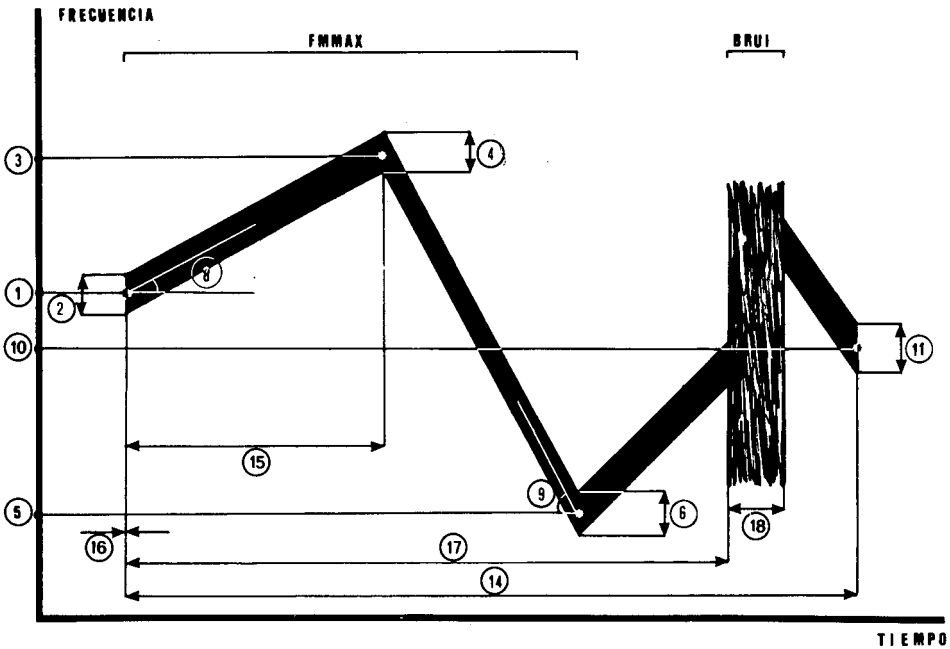


Figura 1. Representación esquemática de las variables sobre un sonograma tipo: 1. Frecuencia del borde de ataque; 2. Ancho de banda del borde de ataque; 3. Frecuencia máxima; 4. Ancho de banda del punto de máxima frecuencia; 5. Frecuencia mínima; 6. Ancho de banda del punto de frecuencia mínima; 7. Rango de frecuencias (3-5); 8. Pendiente del tramo inicial de la modulación de frecuencia más acusada; 9. Pendiente del tramo final de la modulación de frecuencia más acusada; 10. Frecuencia de extinción; 11. Ancho de banda en el punto de extinción; 12. Número de modulaciones de frecuencia superiores a la mitad de FM MAX; 13. Número de modulaciones de frecuencia inferiores a la mitad de FM MAX; 14. Duración total; 15. Posición del máximo/mínimo de FM MAX; 16. Comienzo de FM MAX; 17. Comienzo de la banda de BRUI; 18. Proporción de tiempo ocupada por BRUI; FM MAX. Modulación de frecuencia más acusada; BRUI. Banda de ruido de más larga duración. 15, 16, 17 y 18 se expresan como % de 14.

*Diagrammatic representation of variables on a sonogram.*

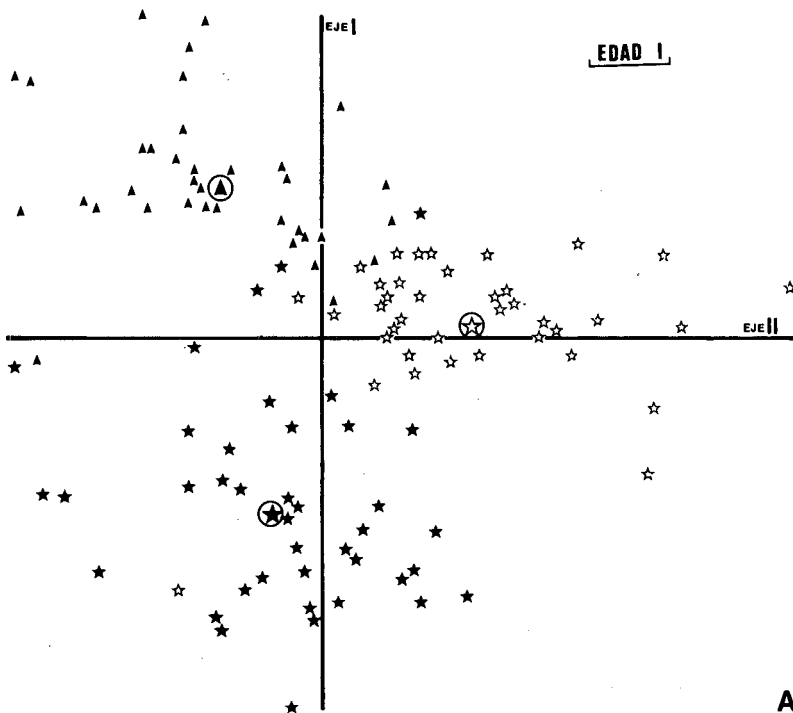
dieron ser empleados dos nidos.

Para cada una de las señales se consideraron 18 variables, las cuales aparecen esquematizadas sobre un sonograma ideal en la figura 1. A la matriz de valores de variables constituida por la unión de las matrices de las tres especies de la misma clase de edad le fue aplicado un Análisis Factorial Discriminante en la versión de FOUCART (1982). En dicho análisis, la capacidad discriminante de los ejes es función directa del valor propio de éstos, el cual determina a su vez la cantidad de varianza explicada por los mismos. Los valores de correlación de cada variable con los ejes permiten asociar a éstas con el centroide de cada grupo (especie) en función de los valores de carga de los centroides y las variables sobre los ejes. Por último, sobre las nubes de casos proyectados sobre el plano discriminante se calcularon las Elipses de Igual Frecuencia (SOKAL & ROHLF, 1979) y se midieron las distancias mínimas entre bordes de elipses. Dicha medida fue utilizada como una estima de la proximidad entre grupos.

## RESULTADOS

Tras la aplicación del análisis discriminante se obtienen las coordenadas de los casos sobre el plano definido por los dos ejes discriminantes (fig. 2). Puede apreciarse una temprana diferenciación intergenérica seguida de la posterior que se da entre las dos especies del género *Corvus*. Para las tres clases de edad analizadas, el porcentaje de casos bien clasificados fue de 90,8, 92,3 y 99,0 respectivamente. La tabla 1 presenta algunos parámetros de interés resultantes de la aplicación del análisis. A partir de ella y de los valores medios de las variables de "forma" más relevantes que aparecen en la tabla 2, pueden deducirse las principales características diferenciales de cada especie y clase de edad.

Entre el primero y quinto día de vida, las vocalizaciones de *Pica pica* carecen de banda de ruido, poseen frecuencias más agudas y modulaciones de frecuencia más acusadas. Dentro del género *Corvus*, las vocalizaciones de *C. monedula* son las de más larga dura-



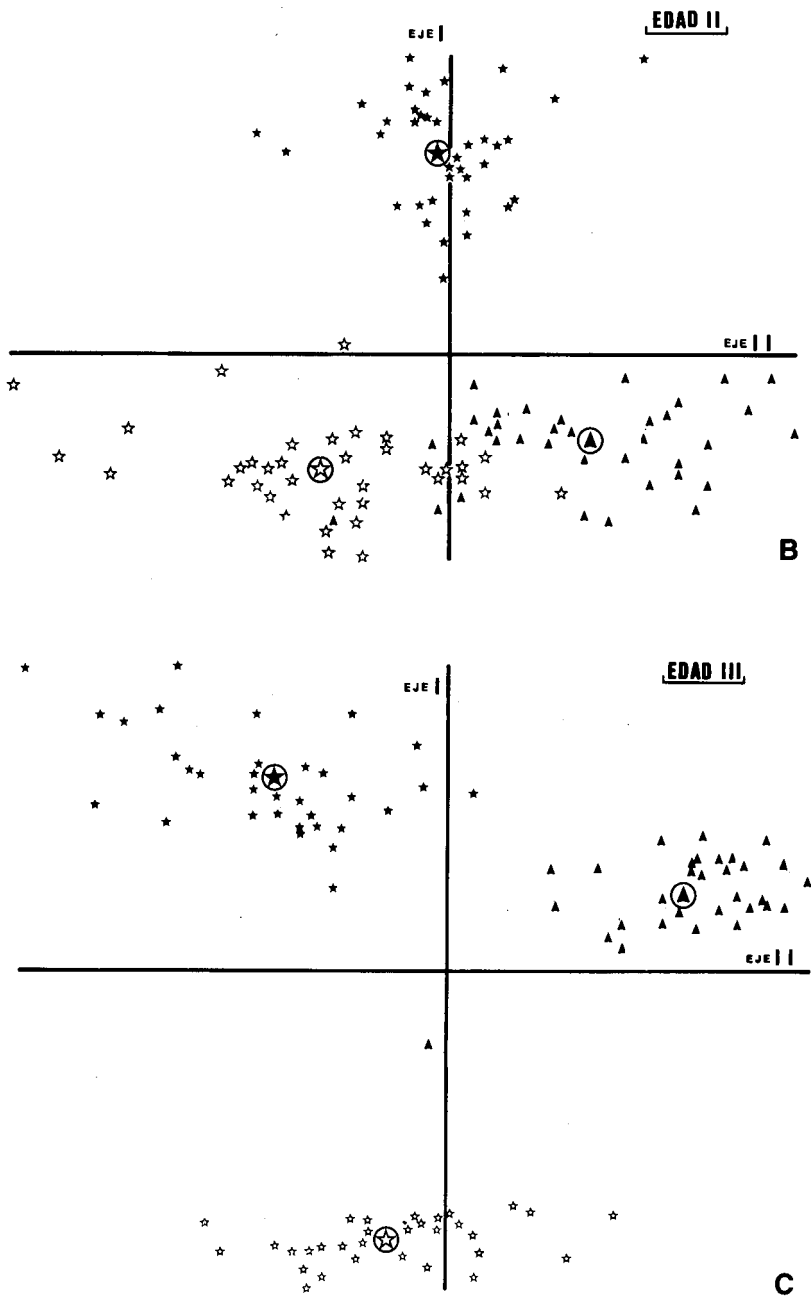


Figura 2. Representación gráfica de los planos definidos por los dos ejes discriminantes para cada clase de edad: A. Edad I; B. Edad II; C. Edad III; ☆ *Corvus corone*; ▲ *Corvus monedula*; ★ *Pica pica*.

Plotting of cases against the two discriminant factors in each developmental stage: A. Age I; B. Age II; C. Age III; ☆ *Corvus corone*; ▲ *Corvus monedula*; ★ *Pica pica*.

ción, así como las más ruidosas. La forma característica de las llamadas de este período es la de una V invertida compuesta de un fundamental más intenso y su serie armónica típica.

Entre los ocho y los 12 días, las vocalizaciones de *P. pica* poseen los valores de frecuencia más elevados, con modulaciones de frecuencia numerosas y acusadas. Para am-

bos *Corvus*, la larga duración de la banda de ruido supone que se obtengan, en general, amplios anchos de banda en los puntos seleccionados de la señal. En *C. corone* la duración del ruido es mayor y en *C. monedula* se registran los valores mínimos de frecuencia.

Durante la edad de 15 a 19 días, las vocalizaciones de *Pica* consisten en dos fundamen-

Tabla 1. Valores propios, porcentajes de inercias y correlación de cada variable con los ejes discriminantes. \* Valores de correlación significativos para  $p < 0,05$ .

*Eigenvalues, percentages of inertia and correlation values between variables and discriminant factors. \* Significant correlation values for  $p < 0.05$ .*

Ejes	Edad (días) 1-5		8-12		15-19	
	I	II	I	II	I	II
Valor propio	0,75	0,48	0,90	0,55	0,96	0,79
% Inercia	61,20	39	62,20	37,8	54,9	45,1
Correlación						
Con variables:						
1	-0,83*	-0,45*	0,99*	-0,14	0,89*	-0,45*
2	-0,88*	-0,36*	-0,15	-0,98*	-0,65*	-0,75*
3	-0,80*	-0,51*	0,99*	0,07	0,89*	-0,44*
4	-0,74*	-0,78*	-0,96*	0,26*	-0,12	0,99*
5	-0,86*	-0,40*	0,82*	-0,57*	0,92*	0,38*
6	-0,95*	0,42*	-0,74*	-0,66*	-0,55*	0,83*
7	-0,47*	-0,85*	0,97*	0,22*	0,81*	-0,57*
8	-0,43*	-0,87*	0,99*	0,02	0,62*	-0,78*
9	-0,91*	-0,30*	0,98*	0,17	0,64*	-0,76*
10	-0,87*	-0,38*	0,80*	-0,59*	0,99*	0,09
11	-0,95*	-0,19*	0,98*	-0,18*	-0,92*	-0,39*
12	-0,81*	0,69*	0,99*	0,02	0,05	-0,99*
13	0,81*	-0,69*	0,99*	-0,12	0,52*	-0,84*
14	0,91*	-0,51*	0,95*	0,32*	0,80*	-0,60*
15	-0,72*	0,79*	0,94*	-0,34*	-0,51*	-0,85*
16	-0,54*	0,80*	0,48*	-0,87*	-0,60*	-0,79*
17	-0,96*	-0,36*	0,94*	0,34*	0,88*	0,47*
18	-0,94*	0,23*	-0,97*	-0,22*	-0,60*	0,80*

Tabla 2. Valores medios de frecuencia (Hz), duración (cs), porcentaje de ruido y medidas de modulación. P.p. *Pica pica*; C.m. *Corvus monedula*; C.c. *Corvus Corone*.

*Mean frequency (Hz), Duration (cs), percentage of noise and two modulation measures.*

Medidas	Edad (días) 1-5 días			8-12 días			15-19 días		
	P.p.	C.m.	C.c.	P.p.	C.m.	C.c.	P.p.	C.m.	C.c.
F. Borde de ataque(Hz)	4532	2593	2263	4443	2818	2937	4679	3046	2188
F. de Extinción (Hz)	4815	2637	2463	3330	2220	2816	2530	2295	941
F. Máxima	5681	3520	2959	5934	3828	3420	5348	3446	2415
F. Mínima	4387	2459	2255	3056	2497	2782	2380	2466	1951
Duración	11,2	19,7	13,1	45,8	28,1	16,4	52,7	32,6	28,2
% de ruido	0,2	20	18	3,2	48,4	68,1	4,6	58	51
Modulaciones > FM Máx / 2	0	0	0	5,2	0	0	6,2	0,2	4,2
Pendiente inicial FM máxima	19,4	137	83	201	118	90,1	728	112	148

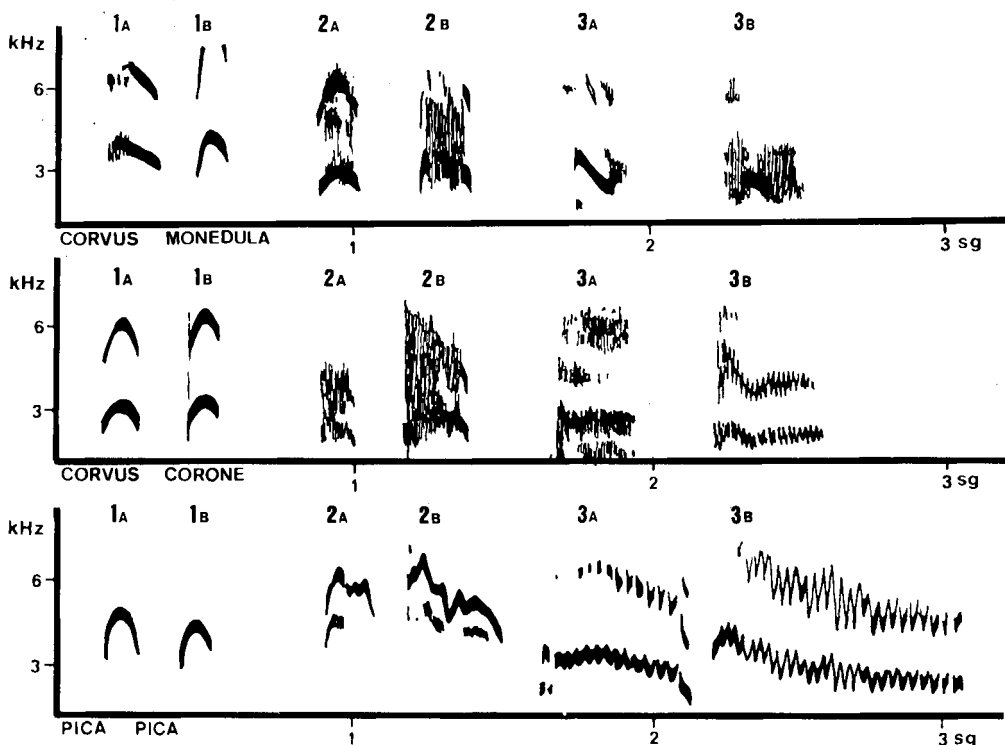


Figura 3. Dos ejemplos (A,B) representativos de sonogramas de cada especie y clase de edad (indicada por números).

Two representative sonograms (A,B) of each species and developmental stage; age classes are indicated by numbers (1: 1-5 days, 2: 8-12 days, 3: 15-19 days from hatching).

tales independientes, con sus series armónicas respectivas, de larga duración e intensamente modulados. La fuerte modulación de frecuencia origina la dispersión de la energía a lo largo del espectro de frecuencia cubierto por ambas series, lo que se traduce en la aparición de series de bandas de estructura ruidosa de corta duración localizadas en los "valles" de la modulación. *C. corone* posee los valores más bajos de frecuencia, aunque próximos a los de *C. monedula*, con varias bandas de mayor energía débilmente moduladas. En *C. monedula*, el porcentaje de señal ocupado por ruido es máximo y carece de modulaciones de frecuencia a excepción de una banda formante de frecuencia descendente

que prefigura la llamada de contacto de adultos (fig. 3).

La figura 4 muestra las distancias mínimas entre elipses de igual frecuencia calculadas para intervalos de confianza del 90 y 95%. Dado que cada análisis maximiza las distancias entre centroides de gravedad de cada especie, éstas no son comparables entre clases de edad diferentes.

#### DISCUSIÓN

El análisis de la similitud en la estructura de la llamada de las tres especies pone de manifiesto la diferenciación inicial de *Pica* y la

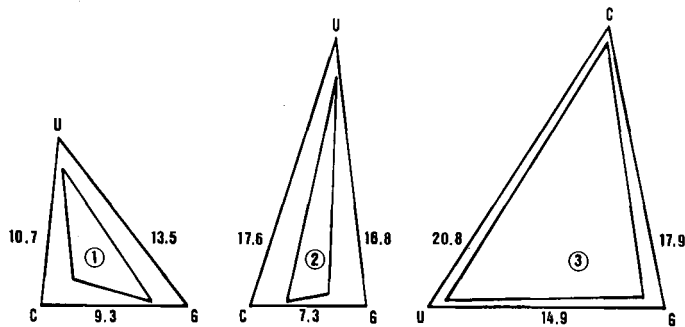


Fig. 4. Distancias mínimas entre elipses de igual frecuencia calculadas para intervalos de confianza del 90 (menores) y 95%: C. *C. corone*; G. *C. monedula*; P. *P. pica*; los números en círculo indican la clase de edad.

Minimal distances between equal frequency ellipses calculated for confidence values of 90 (inner) and 95%: C. *C. corone*; G. *C. monedula*; U. *P. pica*; numbers in circles indicate age classes.

posterior de las dos especies de *Corvus*. La diferenciación tanto más temprana en el curso del desarrollo cuanto menor es el grado de proximidad filética, una expresión del Principio de Recapitulación, puede aceptarse como evidencia a favor de la utilidad del carácter considerado. Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre al tratar del desarrollo embrionario, resulta posiblemente erróneo considerar la ontogenia del comportamiento como la vía más rápida y eficaz de alcanzar el estado adulto ya que el animal ha de resultar adaptativo en todo momento y de un modo acorde con los requerimientos funcionales del estadio en que se encuentra (HUNTINGFORD, 1984). Bajo presiones selectivas suficientemente intensas, determinados caracteres pueden sufrir modificaciones adaptativas que enmascaran su historia evolutiva.

El tamaño del aparato vocal está relacionado de una forma directa con la intensidad de la emisión vocal e inversa con la frecuencia de la misma (MORTON, 1977). WALLSCHLAGER (1979) estima una relación alométrica entre peso y frecuencia central de la señal expresable por la fórmula  $\lg F \text{ (kHz)} = -0,24 (\lg P \text{ (g)} + 1g 7,024)$  para una muestra de paseriformes paleárticos adultos. Los componentes pasivos del tracto vocal, como longitud y diámetro de la tráquea, poseen también efectos de carácter complejo sobre las frecuencias de emisión (HINSCH, 1972). A lo largo de las tres clases de edad, *C. corone* mantiene con respecto a las otras dos especies una relación de

peso aproximada de 1,2, 1,6 y 2 respectivamente, siendo esta relación algo menor con *C. monedula* y mayor con *P. pica*. Asumiendo que el factor de tamaño explicase la mayor parte de la varianza entre especies, el sentido de las diferencias a lo largo del desarrollo tendería hacia la creciente diferenciación de *C. corone* respecto de las otras especies. Si bien tal situación se da durante la tercera clase de edad, resulta claro que la tendencia del sistema no es ésta. Durante el segundo y tercer estadio, por ejemplo, las bajas frecuencias que muestra *Corvus monedula* se apartan de lo esperado. Las diferencias de tamaño no parecen, por tanto, determinar el tipo de diferencias observadas.

La accesibilidad del nido constituye un factor clave del que depende el riesgo de depredación, sin duda la presión selectiva más importante a que se ven sometidas las crías de especies altriciales (LACK, 1968). Se ha sugerido que las especies que anidan en lugares seguros poseen vocalizaciones más conspicuas e intensas que aquellas que construyen nidos abiertos (ARMSTRONG, 1975). El impacto de depredación para *C. monedula* que anida en cavidades (ROËLL, 1978) es muy inferior al de *C. corone* (LOMAN, 1980; Zúñiga, inédito) y *P. pica* (ARIAS DE REYNA et al., 1984) y al de *C. monedula* que eventualmente construye nidos abiertos (ROËLL, 1978; SOLER, 1984).

La selección puede haber favorecido dos mecanismos de crípsis acústica. Por un lado, señales detectables pero cuya localización es-



pacial resulta difícil de precisar (MARLER, 1955). Por otro, señales que sufren una intensa atenuación y degradación fuera del entorno inmediato del nido, no siendo detectables en absoluto a una cierta distancia (WILEY & RICHARDS, 1978). La estructura acústica de las señales de petición analizadas indica que éstas contienen información relativa a la posición espacial del emisor, es decir que son fácilmente localizables. A partir de la primera clase de edad, todas ellas comprenden amplios rangos de frecuencia y poseen ataques y extinciones abruptos. De acuerdo con MARLER (1955), tales caracteres proporcionan diferencias binaurales de intensidad y fase y tiempo, respectivamente. A su vez, la dispersión de la energía a lo largo de un amplio espectro frecuencial, el predominio de frecuencias agudas y la baja presión acústica de las emisiones favorecen su atenuación y degradación (WILEY & RICHARDS, 1978). Tales características, sin embargo, no resultan especialmente marcadas al comparar las vocalizaciones de *C. monedula* con las dos especies restantes, si bien los menores costos por depredación a que se ve sometida aquélla pueden explicar los valores de frecuencia más bajos de lo esperado que presenta, carácter que no favorece una intensa atenuación en el ambiente.

En las tres especies estudiadas, la llamada petitoria constituye el precursor de las vocalizaciones propias de volantes y adultos, hecho que comparten con numerosas especies (LANYON, 1960). Ello supone que la estructura de la llamada durante la fase preliminar depende de los requerimientos comunicativos propios de cada especie. Si éstos son lo bastante distintos, pueden enmascarar posibles semejanzas en la estructura de las señales basadas en un pasado filogenético común.

Durante el período de volantes, los pollos de *C. monedula* se unen al resto del grupo social (SOLER, 1984); en *P. pica*, los jóvenes se agrupan en un bando de no reproductores después de una fase en la que los grupos familiares permanecen separados entre sí (WILMORE, 1977), en tanto que los individuos reproductores de más de un año de edad defien-

den territorios a lo largo de todo el año (BAEYENS, 1981). En *C. corone* los jóvenes permanecen en el territorio paterno durante un ciclo anual completo (LOMAN, 1980). Es probable que tales diferencias en la organización social de los juveniles contribuyan a explicar la aparente falta de asociación entre especies que se observa durante la última clase de edad.

La elevada similitud entre las señales pertenecientes a la primera clase de edad posiblemente es el resultado del estado inmaduro de las estructuras morfológicas involucradas en la emisión vocal. La estructura inicial en V invertida parece ser producto de la vibración "pasiva" de las membranas siríngeas causada por un aumento y posterior descenso del flujo expiratorio (KORBUT, 1982). WILKINSON (1980) presenta evidencias de que las vocalizaciones más tempranas de *Fringilla coelebs* constan de una banda de energía que es en realidad el resultado de la fusión de dos fundamentales muy próximos. En el caso de *P. pica* la resolución de los dos fundamentales tiene lugar alrededor del tercer día de edad. Presumiblemente, dicho momento delata la puesta en funcionamiento del mecanismo neural que coordina ambos lados de la siringe de forma independiente.

La producción de señales de estructura ruidosa implica la modulación rápida y asincrónica de ambos lados de la siringe (HOPE, 1980). En las especies de *Corvus*, este tipo de señales aparece en un momento temprano del desarrollo pero se demora hasta el final de la fase preliminar en el caso de la Urraca. En esta especie, la producción de señales ruidosas durante el desarrollo surge como resultado de la intensa modulación de frecuencia de dos series armónicas independientes, lo que se traduce en una dispersión de la energía a lo largo de un amplio espectro de frecuencia en los "valles" de dicha modulación. Este proceso, que implica la mayor parte de cambios en la estructura de la llamada durante la casi totalidad del período de estancia en el nido, no se observa en el caso de las especies de *Corvus*, las cuales adquieren de forma temprana la capacidad para producir señales de estruc-

tura ruidosa directamente a partir de las llamadas de petición postembrionarias.

Morfológicamente, *Corvus* y *Pica* constituyen géneros bien diferenciados (ASHLEY, 1941). AMADON (1944) considera a las urracas (cinco géneros) como representantes primitivos del árbol filogenético de la familia Corvidae, en tanto que *Corvus* spp. y el complejo de especies neotropicales de la subfamilia Garrulinae ("Jays") aparecen como los grupos más evolucionados. Ambos grupos son capaces de emitir vocalizaciones de petición ruidosas en una fase temprana del desarrollo (HARDY, 1974). Es probable que la condición tonal en las etapas iniciales de la ontogenia vocal represente un carácter primitivo para la familia.

Así, las relaciones observadas entre especies a lo largo del desarrollo no parecen responder a diferencias en el tamaño de los emisores ni a las distintas presiones de depredación sufridas durante el período de permanencia en el nido. En su lugar, diferentes mecanismos de producción de señales de estructura ruidosa parecen ser responsables de las principales diferencias observadas entre las señales de las tres especies. La secuencia de diferenciación obtenida se corresponde, a su vez, con las relaciones filogenéticas aceptadas (AMADON, 1944). Todo ello contribuye a reforzar la utilidad del carácter considerado como criterio de diferenciación sistemática. En el caso de las llamadas de petición, la estructura acústica de las señales refleja probablemente caracteres anatómicos implicados en la producción vocal de un modo más directo que otras llamadas de adultos incluidas dentro de sistemas motivacionales más complejos y sometidas a historiales ontogénicos más prolongados. Considerando que la estructura anatómica del sistema de emisión vocal es reflejo de una cierta posición sistemática (BRACKENBURY, 1982), el análisis espectrográfico de las llamadas puede permitir una fácil cuantificación de las diferencias entre especies, y su análisis a lo largo del desarrollo revelar afinidades producto de una historia evolutiva compartida.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue presentado al Simposio Internacional sobre Genética y Conducta (Valencia, 1985). Agradecemos a un corrector anónimo la revisión de su contenido. A la Fonoteca Zoológica del Museo de Zoología del Ayuntamiento de Barcelona, el uso del espectrógrafo de sonido Voice Identification Inc-700 para el análisis de las grabaciones. A A. Omedes, F. Uribe, J. C. Senar y G. Masó, del Museo de Zoología de Barcelona, su inapreciable ayuda y compañía en el análisis de las cintas y valiosas sugerencias. R. Jiménez y J. Trujillo colaboraron en la búsqueda de nidos. A M<sup>a</sup> José Saez y Jesús Balsa les debemos parte de su tiempo de ocio.

## BIBLIOGRAFÍA

- AMADON, D., 1944. The genera of Corvidae and their relationships. *Am. Mus. Novit.*, 1251: 1-20.
- ARIAS DE REYNA, L., RECUERDA, P., CORVILLO, M. & CRUZ, A., 1984. Reproducción de la Urraca (*Pica pica*) en Sierra Morena (Andalucía). *Doñana, Acta Vertebrata*, 11: 79-92.
- ARMSTRONG, E.A., 1975. *Discovering Bird Song*. Shire Publ. Ltd. Aylesbury.
- ASHLEY, J.F., 1941. A study of the structure of the humerus in the Corvidae. *Condor*, 43: 184-194.
- BAEYENS, G., 1981. The role of sexes in territory defence in the magpie (*Pica pica*). *Ardea*, 69: 69-82.
- BRACKENBURY, J.H., 1982. The Structural Basis of Voice Production and Its Relationship to Sound Characteristics. In: *Acoustic Communication in Birds*, Vol 1: 53-65 (D.E. KROODSMA & E.H. Miller, Eds.). Academic Press. New York.
- COSENS, S.E., 1981. Development of vocalizations in the American Coot. *Can. J. Zool.*, 59: 1921-1928.
- DAVIS, L.I., 1958. Acoustic evidence of relationship in North American Crows. *Wilson Bull.*, 70: 151-167.
- FOUCART, T., 1982. *Analyse Factorielle. Programmation sur micro-ordinateurs*. Masson. Paris.
- GOODWIN, D., 1953. A comparative study of the voice and some aspects of behaviour in two old-world jays. *Behaviour*, 4: 294-316.
- GRAMET, P., 1968. Contribution a l'etude des comportements parentaux chez quelques Corvidés pendant la période de reproduction. Tesis Doctoral, Universidad de Rennes.
- GÜTTINGER, H.R. & NICOLAI, J., 1973. Struktur und Funktion der Rufe bei Prachtfinken (*Estrildidae*). *Z. Tierpsychol.*, 33: 319-334.
- HARDY, J.H., 1974. Behaviour and its evolution in Neotropical Jays (*Cissilopha*). *Bird Banding*, 45: 253-268.
- HINSCH, K., 1972. Akustische Gesanganalyse beim Fitis (*Phylloscopus trochilus*) zur Untersuchung der Rolle der Luftröhre bei der Stimmerzeugung

- der Singvögel. *J. Ornithol.*, 113: 315-322.
- HOPE, S., 1980. Call form in relation to function in the Steller's Jay. *Am. Nat.*, 116: 788-820.
- HUNTINGFORD, F., 1984. *The Study of Animal Behaviour*. Chapman & Hall. London.
- KOEPPL, J.W., HOFMANN, R.S. & NADLER, C.F., 1978. Pattern analysis of acoustical behaviour in four species of ground squirrels. *J. Mamm.*, 59: 677-696.
- KORBUT, V.V., 1982. Vocalization and sound communication in the early postnatal development of the Passeriformes. *Zool. Zh.*, 61: 265-277.
- LACK, D., 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen. London.
- LANYON, W.E., 1960. The ontogeny of vocalizations in birds. In: *Animal Sounds and Communication*: 321-347. (W.E. Lanyon & W.N. Tavolga, Eds.). Am. Inst. Biol. Sci. Publ. No 7. Washington.
- LEROY, Y., 1979. *L'Univers Sonore Animal*. Gauthier-Villars. Paris.
- LOMAN, J., 1980. Social organization and reproductive ecology in a population of Hooded Crow (*Corvus cornix*). Tesis Doctoral, Universidad de Lund (Suecia).
- MARLER, P., 1955. Characteristics of some animal calls. *Nature*, 176: 6-8.
- MCCARTHUR, P.D., 1982. Mechanisms and development of parent-young recognition in the Piñon Jays (*Gymnorhinus cyanocephalus*). *Anim. Behav.*, 30: 62-74.
- MESSMER, F. & MESSMER, E., 1956. Die Entwicklung der Lautäußerungen und einiger Verhaltensweisen der Amsel (*Turdus merula merula* L.) unter natürlichen Bedingungen und nach Einzelaufzucht in schalldichten Räumen. *Z. Tierpsychol.*, 13: 341-441.
- MILLER, E.H., 1983. The structure of aerial displays in three species of Calidridinae (*Scolopacidae*). *Auk*, 100: 440-451.
- MORTON, E.S., 1977. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. *Am. Nat.*, 111: 855-869.
- MUNDINGER, P., 1979. Call learning in the *Carduelinae*: ethological and systematic considerations. *Syst. Zool.*, 28: 270-283.
- 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in acquired vocalizations of birds. In: *Acoustic Communication in Birds* Vol. II: 147-200 (D.E. Kroodsma & E. H. Miller, Eds.). Academic Press. New York.
- NICE, M.N., 1962. Development of behaviour in precocial birds. *Trans. Linn. Soc. N.Y.*, 8: 1-211.
- O'CONNOR, R.J., 1984. *The growth and development of birds*. John Wiley & Sons. Chichester.
- ROELL, A., 1978. Social behaviour of the Jackdaw *Corvus monedula* in relation to its niche. *Behaviour*, 64: 21-121.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J., 1979. *Biometría*. Editorial Blume. Madrid.
- SOLER, M., 1984. *Biometría y Biología de la Grájilla (Corvus monedula)*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada.
- SPARLING, D.W. & WILLIAMS, J.D., 1978. Multivariate analysis of avian vocalizations. *J. Theor. Biol.*, 74: 83-107.
- WALLSCHLAGER, D., 1979. Correlation of song frequency and body weight in passerine birds. *Experientia*, 36: 412.
- WILEY, R.H. & RICHARDS, D.G., 1978. Physical constraints on acoustical communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3: 69-94.
- WILKINSON, R., 1980. Calls of nestling chaffinches *Fringilla coelebs*: the use of two sound sources. *Z. Tierpsychol.*, 54: 346-356.
- WILMORE, S.B., 1977. *Crows, Jays, Ravens and their Relatives*. David & Charles. Newton Abbot.