

MÁSTER EN BIODIVERSIDAD Y BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN

Universidad Pablo de Olavide

Estación Biológica de Doñana

Causas y consecuencias de la poligamia social en el papamoscas cerrojillo *Ficedula hypoleuca*: Una aproximación a escala local



Autor: **Javier Manzano Baraza**

Directores: **David Canal y Jaime Potti**



Agradecimientos

Este trabajo no hubiera sido posible sin la confianza que Jaime Potti y David Canal depositaron en mí. Desde estas líneas quiero hacer notar mi admiración por Jaime Potti quien, después de 30 años de trabajo de campo, aún sigue dando respuestas a nuevos interrogantes en esta especie. Mil gracias a mi sufrido Maestro, David Canal, por enseñarme día tras día a pensar, razonar y, sobre todo, por demostrarme que los problemas siempre tienen solución. Siempre estaré en deuda contigo. Gracias a todo el equipo de trabajo de La Hiruela, con Carlos Camacho a la cabeza, por hacerme sentir como en familia durante las jornadas de campo. Por último, agradecer a mi familia por haberme apoyado durante esta nueva etapa de mi vida en la que, sin duda, he conocido a personas que me han hecho sentir muy afortunado. Ojalá que el *punto y final* que concluye este trabajo llegue a ser un *punto y seguido*.

Causas y consecuencias de la poligamia social en el papamoscas cerrojillo *Ficedula hypoleuca*: Una aproximación a escala local

Manzano-Baraza. J¹., Canal. D¹., Potti. J¹

¹Departamento de Ecología Evolutiva, Estación Biológica de Doñana (CSIC),
C/Américo Vespucio s/n, 41092 Sevilla, España

Palabras clave: Densidad poblacional, éxito reproductor, hembra primaria, hembra secundaria, poliginia, sincronía de cría, sistemas de apareamiento.

Resumen

Se investiga la importancia relativa de los factores ecológicos y/o morfológicos en la tasa de poligamia a escala local (vecindario) en el papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), utilizando datos de 17 años de trabajo de campo. Tanto la densidad poblacional como la sincronía de cría fueron factores predictivos de la tasa de poligamia en la población. Los machos polígamos fueron de mayor tamaño que los monógamos vecinos y, además, produjeron un mayor número de pollos volados. Esto sugiere que los machos polígamos pudieron tener una mayor habilidad para competir con otros machos por los mejores territorios, viéndose favorecidos en el éxito reproductor anual. Por contra, las hembras secundarias tuvieron menor éxito reproductor anual que las primarias del mismo macho, probablemente debido a una posible disminución del cuidado paternal. Sin embargo, las hembras secundarias destacaron sobre las monógamas vecinas por su mayor tasa de pollos reclutados, lo que podría indicar un esfuerzo reproductor añadido para compensar la pérdida de cuidado paternal y/o una mayor calidad individual con respecto a las hembras monógamas vecinas. Estos resultados pueden ofrecer una visión más ajustada de los mecanismos evolutivos que promueven la poligamia social ya que consideran la escala espacio-temporal en la que interaccionan los individuos durante la elección de pareja. En general, parece que la poligamia tiene la capacidad de incrementar la eficacia biológica de los machos, favoreciendo, por otro lado, la selección sexual de los caracteres masculinos seleccionados. Sin embargo, los costes derivados de este sistema reproductor en machos, hembras y en la descendencia, deberían ser estudiados en un futuro para conocer el alcance de la poligamia a nivel evolutivo.

Introducción

Desde hace décadas, el estudio de los sistemas de apareamiento y los mecanismos implicados en la elección de pareja han despertado el interés de muchos científicos, convirtiéndose en temas muy controvertidos en biología evolutiva (ej.: Emlen y Oring 1977; Boogert *et al.* 2011). La presencia de apareamientos múltiples en muchos grupos animales (ej.: aves: Griffith *et al.* 2002; Giacomo 2011; mamíferos: Wittenberger *et al.* 1979, 1980) ha impulsado un debate integral sobre las causas y consecuencias evolutivas de este comportamiento reproductor, del que aún quedan muchas cuestiones por resolver (Andersson 1994).

En aves, la monogamia es el sistema de apareamiento predominante (Lack 1968), existiendo un vínculo aparentemente afianzado entre ambos sexos. Sin embargo, algunos trabajos han desvelado cómo en muchas poblaciones de especies aparentemente monógamas, pueden llegar a coexistir la monogamia y la poligamia (Verner y Willson 1966; Von Haartman 1969; Møller 1986; Dhondt 1987; Lubjuhn *et al.* 2000; Halupka *et al.* 2014). En un sistema de cría polígamo, la hembra puede aparearse con varios machos (poliandria), como sucede en el acentor común (Acentor común *Prunella modularis*; Burke *et al.* 1989) o, al contrario, ser el macho quien se aparee con varias hembras (poliginia), siendo un caso clásico el de los *leks* (Jiguet y Bretagnolle 2014). Además, dependiendo de la especie, los machos poligínicos (citados como *polígamos* a partir de ahora) tienen la capacidad de monopolizar y aparearse con varias hembras a la vez (poliginia simultánea; ej.: Carricero común *Acrocephalus scirpaceus*; Halupka *et al.* 2014) o de forma secuencial a lo largo de la temporada de cría (poliginia sucesiva, ej.: Herrerillo común *Cyanistes caeruleus*; Vedder *et al.* 2011).

Trivers (1972), basándose en ideas previas (Orians 1969; Verner y Willson 1966), pormenorizó las causas que promueven el comportamiento reproductor polígamo argumentando que el intento de maximizar el éxito reproductor por parte de los individuos puede ser un motor de poligamia, a pesar de que se puedan producir conflictos entre sexos. Posteriormente, Emlen y Oring (1977) señalaron que la poligamia social puede prosperar cuando un sexo está (relativamente) libre de cuidado parental (ej.: favorecido por una mayor proporción de recursos en el medio; Orians 1969). Desde otro punto de vista, Shuster y Wade (2003) sugirieron que factores como el número de hembras y la calidad/cantidad de recursos en el medio (Orians 1969; Emlen y Oring 1977) pueden estar relacionados y actuar de manera sinérgica para explicar la incidencia de la poligamia social en las poblaciones de aves. De esta manera, predijeron que la poligamia se daría con más frecuencia en aquellas áreas donde las hembras están más separadas en el tiempo (baja sincronía de cría) y/o más agrupadas en el espacio (mayor densidad).

En machos, los beneficios de la poligamia parecen claros ya que estos ven aumentado su éxito reproductor al producir un mayor número de descendientes (Alatalo *et al.* 1981; Stenmark *et al.* 1988; Giacomo *et al.* 2011). Al igual que en otros sistemas de apareamiento, la elección de pareja durante los episodios de poligamia puede estar relacionada con factores morfológicos (ej.: patrones de coloración en machos: Hill 1990), fenológicos (ej.: fecha de llegada en especies migratorias: Møller 2004; Smith y Moore 2005; Sirot y Touzalin 2014), de calidad del territorio (ej.: cantidad de alimento: Ens *et al.* 1992) y/o comportamentales (ej.: cortejos prenupciales: Jiguet y Bretagnolle 2014) que actúan de manera individual y/o conjunta (Candolin 2003) determinando la calidad individual de un macho polígamo. En la mayoría de las especies, la competencia entre machos durante la elección de pareja da lugar a una mayor varianza en el éxito reproductor en el sexo masculino, el denominado *Principio de*

Bateman (Bateman 1948). Así, en especies socialmente monógamas, pero en las que los machos pueden copular con más de una hembra, el éxito reproductor de estos puede llegar a ser tres veces superior al del resto de machos de la población (Webster 2007), lo que debería aumentar la presión selectiva sobre aquellos rasgos que favorecen la obtención de apareamientos múltiples (Andersson 1994).

En hembras, a diferencia de los machos, la naturaleza de los beneficios obtenidos (si los hubiera) es menos evidente (Andersson 1994; Clutton-Brock 1984; Webster 2007). En especies con poligamia social facultativa es frecuente que los machos disminuyan el cuidado parental en los nidos secundarios, afectando negativamente al éxito reproductor de las hembras (Alatalo *et al.* 1981). Este hecho ha llevado a explorar los posibles mecanismos adaptativos de la poligamia para el sexo femenino (Webster 2007). Por un lado, las hembras podrían emparejarse con machos que ocupan territorios de alta calidad (ej.: mayor disponibilidad de alimentos, lo que se podría traducir en *regalos nupciales* [Tryjanowski y Hromado 2005] o en mejor cuidado parental y/o mejores cebas a la prole [Orians 1969; Slagsvold y Lifjeld 1994]). Así, una posible disminución de cuidado parental por parte del macho polígamo podría ser compensada con una mayor cantidad de recursos en el ambiente (*Hipótesis del umbral de poligamia*; Orians 1969). Por otro lado, las hembras podrían unirse a machos de alta calidad genética (evaluada a través de caracteres morfológicos, de la condición física y/o del territorio que ocupan), supliendo así la posible disminución de ayuda masculina con la mayor *calidad genética* de la prole y, por tanto, favoreciendo su propio éxito reproductor (*Hipótesis del hijo sexy*; Weatherhead y Robertson 1979). Sin embargo, estudios recientes sugieren que las hembras emparejadas con machos polígamos no ven compensada la disminución del éxito reproductor anual en generaciones futuras (Huk y Winkel 2006, 2008; Gustafsson y Qvarnström 2006). Por ello, aún estamos lejos de comprender los mecanismos

que promueven la poligamia en aves y sus consecuencias en el éxito reproductor de los individuos implicados.

El papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) es uno de los paseriformes más estudiados de Europa (Alemania: Huk y Winkel 2006, 2008; Suecia: Nyholm 1984; España: Potti y Montalvo 1993; Potti *et al.* 2014). Aunque se trata de una especie mayoritariamente monógama con cuidado biparental, algunos machos son polígamos facultativos (Alatalo y Lundberg 1984a; Lundberg y Alatalo 1992). En las distintas poblaciones de papamoscas cerrojillo examinadas a lo largo de su área de distribución de cría, se observa un patrón espacial de poligamia diferente. Así, mientras en las regiones del norte de Europa los machos polígamos exhiben una poligamia estrictamente politerritorial, es decir, con territorios (nidos) ampliamente separados (Alatalo y Lundberg 1984a), en la zona central de la Península Ibérica, los casos de poligamia suelen ocurrir entre nidos más cercanos (Potti y Montalvo 1993). Los esfuerzos realizados hasta la fecha para determinar las posibles causas de la poligamia en esta especie, no han conseguido explicar claramente los mecanismos que llevan a algunas hembras a unirse a machos ya emparejados (*Hipótesis del umbral de poligamia*: Orians 1969; *Hipótesis del hijo sexy*: Weatherhead y Robertson 1979; *Hipótesis del engaño*: Alatalo *et al.* 1981). Estudios previos sugieren que la probabilidad de poligamia en los machos puede estar relacionada positivamente con su fecha de llegada (Canal *et al.* 2011a) y/o con su edad (Potti y Montalvo 1993). Sin embargo, aún no existe un consenso respecto a las características fenotípicas subyacentes a (o bien implicadas en) esta conducta reproductora (Lundberg y Alatalo 1992). Asimismo, los efectos que pueden tener los factores ecológicos (ej.: la densidad y sincronía de cría) en la incidencia de poligamia son inconsistentes entre estudios (Virolainen 1984; Alatalo y Lundberg 1984b).

Los trabajos previos sobre poligamia en el papamoscas cerrojillo están enmarcados a nivel poblacional, mientras que no se tiene constancia de estudios que hayan explorado las oportunidades de poligamia desde una perspectiva local. Sin embargo, únicamente aquellos machos y hembras que concurren en el espacio y en el tiempo pueden dar lugar a eventos de poligamia, por lo que cualquier estudio a nivel poblacional puede no reflejar adecuadamente las características y/o problemática subyacente a los emparejamientos polígamos (Canal *et al.* 2012). Consecuentemente, el uso de una perspectiva poblacional ha podido ser la causa de aparentes contradicciones entre estudios, pudiendo además, haber dificultado la comprensión de los factores que promueven la poligamia social (Weatherhead y Robertson 1979; Alatalo *et al.* 1981; Alatalo y Lundberg 1984b; Virolainen 1984). Por todo ello, los objetivos del presente estudio son arrojar luz sobre: 1) los patrones espacio-temporales que influyen en la tasa de poligamia en una población ibérica de *F. hypoleuca*; 2) las características fenotípicas de los machos polígamos y sus vecinos (esto es, individuos coetáneos en el espacio y tiempo); y 3) las consecuencias que tiene el estatus de cría sobre el éxito reproductor anual de machos y hembras.

Material y métodos

Modelo de estudio

El papamoscas cerrojillo es un pequeño (11-13 g) paseriforme troglodita de hábitats forestales que cría en buena parte del Paleártico occidental (Europa occidental, oriental y suroeste de Siberia). Es una especie migradora, cuyos cuarteles de invernada se localizan en las regiones subtropicales del oeste de África (Lundberg y Alatalo 1992). Los machos regresan a las zonas de cría una semana (de media) antes que las hembras, ocupando los

nidos/agujeros disponibles (Potti y Montalvo 1991a). Durante la época reproductora, el color de su plumaje muestra gran variación a nivel tanto intra como inter-poblacional (Lundberg y Alatalo 1992; Lehtonen *et al.* 2009; Potti y Montalvo 1991b). Así, mientras las hembras son de color pardo-grisáceo (Potti *et al.* 2014), el color dorsal del plumaje de los machos varía desde mayoritariamente negro en las regiones noruegas e ibéricas (Potti y Montalvo 1991b) hasta un marrón similar al de las hembras en las poblaciones centro-europeas (Lundberg y Alatalo 1992; Lehtonen *et al.* 2009). De forma similar, la mancha blanca frontal varía geográficamente, siendo menor en las regiones noruegas (Dale *et al.* 1999) que en las ibéricas (Potti y Montalvo 1991b).

Su predilección por los nidos artificiales con respecto a las cavidades naturales y su tolerancia a la manipulación han hecho del papamoscas cerrojillo un excelente modelo de estudio científico, sobre todo en trabajos de biología de poblaciones y ecología del comportamiento (por ejemplo, véase: Lundberg y Alatalo 1992; Sirkiä y Laaksonen 2009).

Área y población estudiada

Los datos usados en este trabajo fueron tomados entre 1995 y 2013, exceptuando las temporadas de cría de 2002 y 2003, y forman parte de un estudio a largo plazo que desde 1984 monitorea una población de papamoscas cerrojillo del noreste del Sistema Central. El área de estudio consta de dos núcleos reproductores: El primero y más grande (9,8 Ha) se localiza en La Hiruela (noreste de la Comunidad de Madrid), en un bosque caducifolio de robles melojos (*Quercus pyrenaica*) y el segundo, a 1,2 Km de éste, en El Cardoso de las Sierra (Guadalajara), con un superficie inferior (4,81 Ha) y un bosque mixto de coníferas (principalmente constituido por *Pinus sylvestris* y *P. pinaster*) con algún robles disperso.

Antes de la instalación de los nidales artificiales, la especie criaba en cavidades naturales en baja densidad (Potti y Montalvo 1990). La densidad de nidales y el número de parejas por Ha es similar en ambos núcleos reproductores: así, en La Hiruela las densidades medias son de 16,8 cajas/Ha y 9,8 nidos/Ha, mientras que en El Cardoso de las Sierra son de 17 cajas/Ha y 9,3 nidos/Ha, respectivamente. El número de parejas/año con el que se trabaja en este estudio es, de media, 133 ($\pm 22,6$ parejas), siendo 2001 el año con menor número de parejas reproductoras (98 casos) y 2009 el mayor (165 casos).

Trabajo de campo

Las cajas nido, georreferenciadas mediante GPS con un error medio de ± 7 m, fueron revisadas cada 2-3 días a lo largo de las temporadas de cría (desde mediados de abril hasta finales de Junio/principios de Julio) para determinar con exactitud: la fecha de puesta real (FP), la fecha de puesta estandarizada (FPst: la diferencia entre la FP y la mediana anual, dentro de cada hábitat), el tamaño de puesta (TP), el número de huevos eclosionados y el número de pollos volantones por nido (NP). Los parentales de cada nido fueron capturados con trampas mientras alimentaban a los pollos cuando estos tenían 8-13 días de edad. Todos los adultos fueron marcados con anillas metálicas numeradas y, en el caso de los machos, con combinaciones únicas de anillas de colores. Asimismo, se tomaron medidas biométricas como peso (margen de error de 0,1 g), longitud del tarso (mediante el método de los *dedos doblados*; Alatalo y Lundberg 1986) con calibre digital (margen de error de 0,01 mm), longitud alar, longitud y anchura del parche frontal (en ambos sexos, ya que algunas hembras también pueden mostrar esta característica fenotípica; Potti *et al.* 2014) y superficie de éste (calculada como longitud x anchura), tamaño de la mancha blanca alar (estimada como la suma de las longitudes de blanco [machos] o crema [hembras] en las primarias 2^a a 10^a; Torok

et al. 2003) y, en los machos, se estimó visualmente el porcentaje de plumas no negras (marrones, blancas o grises) con respecto al negro en el plumaje del dorso (Potti y Montalvo 1991a; Lundberg y Alatalo 1992). La edad relativa (joven vs. adulto) de los individuos inmigrantes (capturados por primera vez como adultos sin anilla) fue estimada en base a las características del plumaje (Karlsson *et al.* 1986; Potti y Montalvo 1991b; Svensson 1992; Cramp y Perrins 1993) sumándole 1 año en cada reproducción sucesiva bajo la asunción (comprobada empíricamente en animales de edad conocida; Potti y Montalvo 1991c) de que la mayoría de los individuos que se reproducen por vez primera como *adultos* lo hacen con 2 años de edad (Potti y Montalvo 1991a, Potti *et al.* 2002). Los pollos fueron anillados a los 13 días, medidos (tarso y peso) de igual forma que los adultos y su reclutamiento cuantificado gracias al seguimiento intensivo de la población.

Identificación de la poligamia social

La mayoría de los parentales de cada nido fueron capturados mediante una trampa instalada en la entrada del nidal, activada por ellos al entrar a cebar a los pollos o, en su defecto, a través de la lectura a distancia de las anillas de colores. Un macho fue considerado polígamo (bígamo siempre, en la práctica) cuando ya se había capturado/identificado previamente cebando en otro nido. Cuando los individuos fueron difíciles de capturar, se hizo siempre un esfuerzo añadido (consistente en esperas diarias ante el nido, de 20 a 60 minutos de duración, entre los días 8 a 13 de edad de los pollos) para lograr averiguar la identidad del macho, que a menudo, pese a no ser siempre capturado, fue identificado a través de la lectura a distancia de las anillas de colores.

Los nidos fueron asignados a 4 categorías según el estado de apareamiento (Lundberg y Alatalo 1992; Potti y Montalvo 1993; Huk y Winkel 2006): nidos *monógamos*, nidos *primarios* (aquel con la fecha de puesta más temprana de entre los 2 nidos de un mismo macho), nidos *secundarios con asistencia* del macho (nido más tardío de un macho polígamo y en el que, además, se le ha visto cebar a los pollos) y nidos *secundarios sin asistencia* (cuando, a pesar de los esfuerzos descritos en el párrafo anterior, no se observó ningún macho cebando a los pollos). De igual manera, las hembras que ocuparon los nidos secundarios fueron denominadas *secundarias con asistencia* (SC) y *secundarias sin asistencia* (SS), según la ayuda prestada, o no, por el macho, respectivamente.

Descripción del modelo espacio-temporal de poligamia

La fecha de puesta (FP) se codificó como días después del 1 de Mayo. La diferencia en fechas de puesta (difFP) entre las dos hembras de un macho polígamo se obtuvo restando la FP de la hembra secundaria (la más tardía) a la FP de la hembra primaria. Por ejemplo, la difFP fue de +5 días para un macho cuyas hembras primaria y secundaria pusieron su primer huevo el día 20 y 25 de Mayo, respectivamente. Del mismo modo, se confrontaron y calcularon las difFP entre todas las parejas de la población para cada temporada de cría (mediante la función *permutations* [library *gtools*] en R, versión 2.12.2, R- Development Core Team 2014).

Espacialmente, se operó de manera similar. Se obtuvieron todos los pares de nidos ocupados para cada año de cría y se calcularon las distancias entre ellos. La diferencia espacial entre nidos fue codificada en intervalos de 30 m (la distancia media entre cajas en la población).

Para cada año de estudio, se calculó un índice de sincronía (Kempnaers, 1993) que cuantifica la proporción media de hembras fértiles por día en la población. Para este índice, se consideró (como sugieren estudios previos para la especie: Birkhead y Møller 1992; Lifjeld *et al.* 1997) que el periodo de fertilidad en las hembras está comprendido entre 2 días antes de la puesta del primer huevo (día 0 en los análisis) hasta el día en el que la hembra pone el penúltimo huevo.

En los análisis a escala local (a nivel de vecindario) solo se consideraron a los individuos coetáneos a la pareja del nido focal (primario o secundario). Para que un individuo fuera considerado coetáneo y vecino tuvo que cumplir las siguientes condiciones espacio-temporales respecto al nido focal: 1) Espacialmente, encontrarse a una distancia menor o igual que la distancia máxima para ese año entre un nido primario y secundario. 2) Para aquellos individuos que criaron antes que la pareja focal ($FP = 0$), tener una $diffFP$ menor o igual que la mayor diferencia entre las hembras primaria y secundaria de un macho polígamo para ese año. 3) Además, para incluir individuos que criaron más tarde que la pareja focal pero que pudieron interactuar con ésta (ya que su periodo de emparejamiento y construcción del nido pudo solapar con el periodo previo a la fecha de puesta de la pareja focal), se consideraron aquellos individuos con una FP hasta 9 días posterior a la FP de la pareja focal (el intervalo medio que va desde la fecha de construcción del nido y apareamiento hasta la FP ; Potti 1999; ej.: ver Fig. 1).

Análisis estadísticos

La relación entre el número de casos de poligamia (variable dependiente) y la densidad poblacional y sincronía de cría (variables explicativas) fue analizada con modelos lineales

generales (GLM). Para estudiar si la distancia y la difFP entre los nidos primario y secundario dependía de la densidad poblacional y la sincronía de cría se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs, error normal), incluyendo al año como variable aleatoria para considerar la heterogeneidad ambiental entre las temporadas de estudio. Los efectos de la densidad y la sincronía sobre las variables anteriores (tasa de poligamia, distancia entre nidos y difFP) se analizaron independientemente debido a que ambas variables estaban inversamente correlacionadas (ver resultados; Fig. 2a). Para estudiar si la densidad y sincronía de cría, la distancia y la difFP entre las hembras de un macho polígamo (variables dependientes) variaban entre los distintos años de estudio (variable independiente) se realizaron modelos lineales generales (GLM). Además, para comprobar si la probabilidad de ser polígamo disminuía con la distancia entre nidos, se calculó el total de casos de poligamia con respecto al total de parejas de la población en cada intervalo de distancia (Fig. 3).

Para testar si la edad y las características morfológicas de los machos polígamos y sus vecinos diferían, no se usaron GLMMs ya que los grupos de vecinos creados tras el corte espacio-temporal siempre incluían un único individuo focal (ej.: un macho polígamo) y varios nidos vecinos. Esto impidió el uso de variables aleatorias (necesarias para separar el efecto *vecindario*) al no existir variación en las características analizadas para los individuos focales dentro del vecindario. Por ello, se creó una distribución a partir de la diferencia en los valores del rasgo analizado (edad, longitud del tarso y ala, superficie de la mancha blanca frontal, % de marrón en el dorso y cantidad de blanco en el ala) entre el macho polígamo y sus vecinos (ej.: tarso del macho polígamo menos el tarso del *vecino 1*, tarso del macho polígamo menos el tarso del *vecino 2*, etc.) y se comparó con una distribución al azar (ej.: Fig. 4). Para crear la distribución al azar, un individuo fue elegido aleatoriamente como polígamo en cada grupo de vecinos y se repitió el proceso anterior. Posteriormente, se comparó si la media (con tests de

la t o la U de Mann-Whitney, dependiendo de la distribución normal o no de los datos, respectivamente) y la varianza (test de Levene) de la distribución real y la generada al azar diferían.

El éxito reproductor en relación al estatus de cría no se analizó a través de distribuciones (ver párrafo anterior) ya que los individuos focales tuvieron algunos vecinos con FP muy dispares. Considerando que la FP es uno de los parámetros más importantes del éxito reproductor en esta especie (Siikamäki 1998; Lundberg y Alatalo 1992), se compararon individuos con FP similares a través de tests de muestras pareadas (t de Student o test de Wilcoxon, según la normalidad de las variables) para separar el efecto de la FP y el estatus de cría sobre el éxito reproductor. De esta manera, el éxito reproductor de un macho polígamo se comparó con el de un macho monógamo vecino elegido al azar entre los que tenían FP similar (rango ± 2 días). Este mismo procedimiento se repitió para comparar el éxito reproductor de las hembras SC y primarias con respecto a las monógamas vecinas. También, a través de análisis pareados, se comparó el éxito reproductor de las hembras de un mismo macho polígamo. A lo largo de las 17 temporadas de cría consideradas en este trabajo, se han realizado varios experimentos en la población de estudio (ej.: Potti *et al.* 1999; Potti y Canal 2011), por lo que todas las parejas que fueron objeto de algún tipo de manipulación experimental fueron eliminadas de los análisis de éxito reproductor.

Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo con SAS 9.1 (SAS Institute 2004) y R 2.12.2 (R- Development Core Team 2014).

Resultados

Durante las 17 temporadas de cría estudiadas se detectaron 150 casos de poligamia (85 con asistencia del macho y 65 sin ella) que representaron, de media, el 6,6% de los episodios de cría, siendo 2006 el año con mayor tasa de poligamia observada, 16,1% (22/137) y 1997 y 2001 el menor (ningún caso registrado). El número total de hembras SC y SS aumentó con los años (GLM: $\chi^2_1 = 7,12$, $P = 0,01$ y GLM: $\chi^2_1 = 3,38$, $P = 0,07$, respectivamente), aunque en el último caso esta variación fue marginalmente no significativa, probablemente debido al menor tamaño muestral.

Efectos de la densidad y la sincronía de cría en la poligamia a nivel poblacional

El número de parejas totales aumentó con el paso de los años (1995: 114 parejas; 2013: 151 parejas; GLM: $\chi^2_1 = 14,81$, $P < 0,001$). En cambio, la sincronía, aunque no aumentó con los años (GLM: $\chi^2_1 = 0,01$, $P = 0,98$), sí que varió significativamente entre las temporadas de cría ($\chi^2_{16} = 43,38$; $P < 0,001$; $\bar{X} = 35,5\%$, máx. = 57,7%, mín. = 19,7%). Además, la densidad poblacional y la sincronía de cría estuvieron relacionadas inversamente (GLM: $\chi^2_1 = 3,96$, $P = 0,05$; Fig. 2a). La relación de ambos parámetros con la poligamia fue desigual ya que, mientras la densidad de población influyó positivamente sobre el número de hembras secundarias (SC: GLM: $\chi^2_1 = 9,70$, $P = 0,002$; SS: GLM: $\chi^2_1 = 5,11$, $P = 0,024$; Fig. 2b), la sincronía de cría tendió a disminuir su número (SC: GLM: $\chi^2_1 = 3,06$, $P = 0,08$; SS: GLM: $\chi^2_1 = 2,68$, $P = 0,1$; Fig. 2c).

Patrones espacio-temporales de poligamia

La probabilidad de poligamia decreció con la distancia entre nidos ($F_{1,8} = 12,65$; $P = 0,01$; $R^2 = 0,80$; Fig. 3). Globalmente, el 85,9% de los nidos secundarios con asistencia ($N = 85$) se encontraron a menos de 60 m del primario, con una distancia media entre ellos de 38 (rango 9-101) m. Además, en el 67,2% de los casos, el nido secundario fue el primer o segundo nido más cercano al primario. La distancia entre los nidos primario y secundario (Fig. 5) no varió significativamente entre las temporadas de cría (GLM: $\chi^2_{14} = 8,92$, $P = 0,83$), pero sí con el número total de parejas por años (mayor distancia entre nidos cuando la densidad fue menor, y viceversa; GLMM: $F_{1,70} = 7,14$, $P = 0,01$). Sin embargo, la sincronía de cría no estuvo relacionada con la distancia entre nidos (GLMM: $F_{1,70} = 0,86$; $P = 0,35$).

Temporalmente, las hembras secundarias criaron, de media, 9 (rango 0-23) días más tarde que las primarias, aunque esa diferencia varió entre años (GLM: $\chi^2_{14} = 36,98$, $P < 0,001$). Además, la difFP entre las hembras de un macho polígamo aumentó con la densidad (GLMM: $F_{1,74} = 7,02$; $P = 0,01$) y con la menor sincronía (GLMM: $F_{1,74} = 21,44$; $P < 0,001$), sin embargo no se vio afectada por la distancia entre nidos (GLMM: $F_{1,74} = 1,22$; $P = 0,3$). El 90,6% de los casos de poligamia sucedieron durante el periodo fértil, de puesta y/o incubación de la hembra primaria, mientras que únicamente el 9,4% ocurrieron cuando los pollos del nido primario habían nacido (Fig. 6). Considerando el conjunto de años estudiados, los casos de poligamia con asistencia siguieron un patrón bimodal con respecto a la difFP (Fig. 6). Un análisis más detallado mostró que los machos polígamos del primer (área *gris homogénea*) y segundo (área *rayada*) grupo de la figura 6, tuvieron FP significativamente distintas ($\chi^2_1 = 8,37$, $P = 0,01$), y que esto influyó en la difFP que tuvieron sus hembras primarias y secundarias ($F_{1,84} = 30,39$, $P < 0,001$, $R^2 = 0,27$; Fig. 7a). Así, la difFP entre la hembra primaria y secundaria fue menor para los machos polígamos más tardíos (o menos tempranos,

ya que la probabilidad de poligamia cae con el avance de la estación reproductora [Canal *et al.* 2012]; *área gris homogénea* de la fig. 6) mientras que la difFP fue mayor entre las hembras de los machos polígamos tempranos (Fig. 6: *área rayada*). Además, tanto el número de vecinos de los machos polígamos ($F_{1,82} = 21,89$, $P < 0,001$, $R^2 = 0,21$; Fig. 7b) como su rango de FP (esto es, la diferencia entre la FP de la vecina más temprana y la más tardía; $F_{1,82} = 23,06$, $P < 0,001$, $R^2 = 0,22$; Fig. 7c) disminuyeron con el avance de la temporada de cría.

Edad, morfología y éxito reproductor a nivel local

Los machos polígamos mostraron mayor longitud alar ($t = -3,15$, $df = 139$, $P = 0,01$; Fig. 4) y tarsos marginalmente mayores en media ($t = -1,71$, $df = 137$, $P = 0,09$) que sus vecinos, no encontrándose significación estadística para el resto de variables medidas (Tabla 1).

En cuanto al éxito reproductor, los machos polígamos tuvieron un mayor NP que los machos monógamos ($\bar{X} = 8,47$; test de Wilcoxon, $Z = 5,60$, $P < 0,001$) pero, sin embargo, mostraron una menor tasa de pollos volados (NP/TP; Tabla 2) debido a la mayor mortalidad registrada en los nidos secundarios respecto a los nidos monógamos vecinos (test de Wilcoxon, $Z = 2,72$, $P = 0,01$). Relativo a las hembras, la proporción de reclutas con respecto a los pollos volados (Rec/NP) fue mayor en las hembras SC que en las monógamas vecinas (Tabla 2). Además, los análisis pareados señalaron que las hembras primarias tuvieron un éxito reproductivo mayor que las hembras secundarias del mismo macho para todas las variables analizadas (TP, NP, reclutas, NP/TP y Rec/NP; Tabla 2).

Discusión

A pesar de que los machos de esta especie son considerados un ejemplo clásico de poligamia politerritorial (Virolainen 1984; Slagsvold y Lifjeld 1988; Nyholm 1984), en 17 años de estudio, solo 3 de 85 machos bígamos tuvieron sus nidos separados por más de 100 m. La mayoría de episodios de poligamia (90,6%) se dieron antes de la eclosión de los huevos de las hembras primarias, siendo 9 días la diferencia media en fechas de puesta entre la hembra primaria y secundaria. Los machos polígamos destacaron sobre los monógamos vecinos por su mayor tamaño y mayor número de pollos volados, pudiendo denotar una mayor calidad individual de los machos polígamos. El éxito reproductor de las hembras secundarias fue, en general, menor que el de las hembras primarias del mismo macho pero, sin embargo, mostraron una mayor tasa de pollos reclutados que las monógamas vecinas. Este último resultado contrasta con un estudio previo en otra población de papamoscas cerrojillo (Alemania: Huk y Winkel 2006) y sugiere que las hembras secundarias podrían estar compensando una posible disminución de asistencia del macho polígamo (frecuentemente observada en la especie, Lifjeld *et al.* 1998) con un mayor esfuerzo reproductor.

En general, los resultados indican que el número de hembras secundarias se vio favorecido por la mayor densidad de población y, marginalmente, por la menor sincronía de cría (de acuerdo con el modelo de Shuster y Wade 2003; Fig. 2b, c). Ambos parámetros están estrechamente relacionados con la tasa de encuentro entre individuos (Birkhead 1978), y sus consecuencias sobre las oportunidades de emparejamiento han sido ampliamente estudiadas, sobre todo, en el contexto de la paternidad extra pareja (ej.: Richardson y Burke 2001; Lindstedt *et al.* 2007). De forma análoga a lo que sucede en la paternidad extra pareja, un aumento de densidad podría haber favorecido la tasa de poligamia al aumentar el número de hembras accesibles. Sin embargo, un buen número de estudios sugieren que una alta densidad

también podría producir el efecto contrario si al incrementarse el número de individuos en la población, aumenta la competencia entre ellos por un lugar de nidificación (Gustafsson 1988), por una pareja (Liker y Székely 1997) y/o por el propio alimento (Lundberg y Alatalo 1992). Respecto a la sincronía de cría, altas tasas podrían favorecer el encuentro entre machos y hembras fértiles produciéndose un aumento en la tasa de poligamia. Sin embargo, en esta población, debido a la existencia de paternidad extra pareja (Canal *et al.* 2012), los machos se enfrentan al compromiso de ganar paternidad en otros nidos, a la vez que tratan de asegurar la suya en el nido social. Así, si los machos custodian a la pareja social durante su periodo de fertilidad e intentan convertirse en polígamos después de ello, como parece que sucede en la población estudiada (ver párrafo siguiente), una alta sincronía podría haber reducido las oportunidades de apareamiento polígamo (Hasselquist y Bensch 1991; Kokko y Morrell 2005).

Densidad y sincronía de cría tuvieron un papel importante no solo en la incidencia de la poligamia a nivel poblacional, sino también en la distribución de las diferencias de fechas de puesta a nivel individual (entre las hembras de un macho polígamo; Fig. 6). Así, las hembras de los machos polígamos tardíos presentaron menor diferencia en sus fechas de puesta que las hembras de los machos polígamos tempranos (Fig. 6 y 7a). Estas diferencias parece que estuvieron determinadas por la disponibilidad y el rango de fechas de puesta de las hembras vecinas (Fig. 7b, c), ya que mientras los machos polígamos tardíos tuvieron acceso a pocas hembras (y con bajo rango en sus fechas de puesta), los polígamos tempranos tuvieron un mayor número de hembras fértiles en su vecindad (y con un amplio rango en sus fechas de puesta; Fig. 7b, c). Un mayor número de hembras fértiles en el vecindario podría haber favorecido una mayor agresividad entre ellas con el fin de monopolizar a la pareja (ej.: carbonero común *Parus major*, Slagsvold 1993; avefría europea *Vanellus vanellus*, Liker y

Székely 1997) y/o incrementado la competencia intrasexual (entre machos) por acceder a hembras fértiles, dificultando los apareamientos polígamos e incrementándose la diferencia de fechas de puesta entre las hembras de un macho polígamo (Fig. 6 y 7a). Alternativamente, el hecho de que la mayoría de casos de poligamia se dieran durante el periodo de puesta e incubación de la hembra primaria, sugiere que los machos polígamos tempranos podrían estar retrasando la búsqueda de cópulas adicionales hasta el momento en el que la hembra primaria deja de ser fértil (como sucede en el contexto de la paternidad extra pareja, Canal *et al.* 2012). Esta estrategia contribuiría a asegurar, por un lado, la paternidad en el nido primario y, por otro, podría favorecer el éxito de cría en ambos nidos (una mayor diferencia en fechas de puesta permitiría repartir el cuidado parental entre ambos nidos y evitar las consecuencias negativas de los periodos largos sin asistencia sobre los pollos de corta edad; Magrath y Komdeur 2003). Por otro lado, el hecho de que la distancia entre nidos no estuviera relacionada con la diferencia en fechas de puesta entre hembras sugiere que los machos polígamos no intentaron esconder su estatus reproductor (en contra de lo predicho por la *Hipótesis del engaño*; Alatalo *et al.* 1981) y/o que las hembras de la población estudiada no muestran niveles de agresividad suficientes para evitar que su pareja se empareje nuevamente en un territorio cercano al nido primario (Breihagen y Slagsvold 1988).

La edad y/o las características morfológicas de los individuos han sido asociadas frecuentemente con la elección de pareja (Andersson 1994; Forslund y Pärt 1995). En esta población, los machos polígamos fueron de mayor tamaño (mayor longitud alar y tarso marginalmente mayor) que sus vecinos. Estudios previos en ésta (Sirkiä y Laaksonen 2009) y otras especies (ej.: el gorrión melódico *Melospiza melodia*, Arcese y Smith 1985; o la golondrina bicolor *Tachycineta bicolor*, Lessard *et al.* 2014) sugieren que los machos de mayor tamaño pueden tener una mayor habilidad para competir con otros por los mejores

territorios (competencia intrasexual: Emlen y Wrege 2004) y/o verse favorecidos durante el apareamiento tanto a nivel social (Payne 1984) como al conseguir parejas extra (Canal *et al.* 2011b). Esto, además, podría explicar por qué la mayoría de los nidos secundarios se encontraron a menos de 60 m del primario: el mayor tamaño de los machos polígamos podría constituir el mecanismo proximal subyacente mediante el cual estos individuos consiguen mantener una cavidad adicional cercana a su nido primario y, por tanto, disponible para ulteriores apareamientos. Sin embargo, está hipótesis necesitaría corroboración experimental.

Los efectos de la poligamia sobre el éxito reproductor anual de los individuos variaron en función del sexo considerado. Por un lado, los machos polígamos tuvieron un mayor número de volantones que los monógamos vecinos, un aspecto que apoya la idea de que la poligamia es una estrategia beneficiosa para el sexo masculino (Lubjuhn *et al.* 2000, Vedder *et al.* 2011). Sin embargo, los costes derivados del mayor éxito reproductor (ej.: inversión parental, Santos *et al.* Nakagawa 2012) y/o de la competencia intraespecífica para obtener territorios y hembras adicionales, podrían repercutir en la supervivencia y/o en el éxito reproductor futuro de los individuos. De esta manera, por ejemplo, podría darse la paradoja de que ser polígamo (mayor éxito reproductor anual pero menor longevidad) fuera peor estrategia vital que ser monógamo (menor éxito reproductor anual pero mayor longevidad; Liker y Székely 2005). En cuanto al éxito reproductor en hembras, éste varió en función del estatus: 1) Las hembras primarias tuvieron mayor éxito reproductor que las secundarias con asistencia (SC) debido a la distinta ayuda prestada por el macho en ambos nidos, como ha sido considerado en varios estudios en esta especie (Alatalo *et al.* 1981; revisado en Lundberg y Alatalo 1992; Huk y Winkel 2006). 2) Sin embargo, las hembras SC mostraron mayor tasa de pollos reclutados que las monógamas vecinas, lo que sugiere que las hembras SC fueron de mayor calidad y/o realizaron mayor inversión reproductora que las monógamas vecinas para

compensar una posible disminución de cuidado parental del macho polígamo. 3) Por último, las hembras primarias no se diferenciaron de las monógamas vecinas en ningún parámetro de éxito reproductor. La falta de consistencia en los análisis de éxito reproductor en relación al estatus de cría en hembras, podría deberse a la distinta fenología de los grupos analizados (las hembras secundarias y sus vecinas, en general, son más tardías que las hembras primarias y sus vecinas; Canal *et al.* 2011a), ya que en ésta (Canal *et al.* 2011a) y en otras especies migratorias (Lozano *et al.* 1996; Møller *et al.* 2003), la fecha de puesta es uno de los mayores determinantes de la eficacia biológica (ej.: el alimento decae con el avance de la estación; Siikamäki 1998).

En resumen, la poligamia tiene la capacidad de incrementar la eficacia biológica de los machos y, a su vez, promueve la selección sexual sobre los rasgos masculinos que predicen la probabilidad de ser polígamo. Estos resultados proporcionan un enfoque alternativo a los trabajos de poligamia en esta especie, ya que destacan la importancia de los análisis a nivel local para ofrecer una aproximación de los factores ecológicos y/o morfológicos que operan en la poligamia social. No obstante, trabajos futuros deberían explorar, a largo plazo, los costes de la poligamia (su influencia en el éxito reproductor y/o en supervivencia) en los individuos implicados en este fenómeno y en su descendencia y, además, profundizar en los mecanismos adaptativos que subyacen a este sistema de apareamiento.

Agradecimientos

Gracias a todas aquellas personas que a lo largo de 30 años han participado en los trabajos de campo recogiendo los datos que ha hecho posible este estudio. El trabajo se ha realizado con financiación parcial por parte del Ministerio de Economía y Competitividad del Gobierno de España (proyecto CGL2011-29694).

Contribuciones de los autores

La idea original de este trabajo fue sugerida por JP y DC. Las bases de datos, los posteriores análisis estadísticos y el presente manuscrito fueron elaborados por JMB, bajo la supervisión de JP y DC, quienes aportaron sus conocimientos del tema.

Referencias

- Alatalo, R. V., Carlson, A., Lundberg, A., y Ulfstrand, S., 1981. The conflict between male polygamy and female monogamy: the case of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *American Naturalist* 117, 738-753.
- Alatalo, R. V., y Lundberg, A., 1984a. Polyterritorial polygyny in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: evidence for the deception hypothesis. In *Annales Zoologici Fennici* 21, 217-228.
- Alatalo, R. V., y Lundberg, A., 1984b. Density-dependence in breeding success of the pied flycatcher. *Journal of Animal Ecology* 53, 969-977.
- Alatalo, R. V. y Lundberg, A., 1986. Heritability and selection on tarsus length in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Evolution* 40, 574-583.

- Andersson, M. B., 1994. Sexual selection. Princeton University Press.
- Arcese, P., y Smith, J. N. M., 1985. Phenotypic correlates and ecological consequences of dominance in song sparrows. *The Journal of Animal Ecology* 54, 817-830.
- Bateman, A. J., 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2, 349-368.
- Birkhead, T. R., 1978. Behavioural adaptations to high density nesting in the common guillemot *Uria aalge*. *Animal Behaviour* 26, 321-331.
- Birkhead TR, Møller AP., 1992. Sperm competition in birds: evolutionary causes and consequences. London Academic Press.
- Boogert, N. J., Fawcett, T. W., y Lefebvre, L., 2011. Mate choice for cognitive traits: a review of the evidence in nonhuman vertebrates. *Behavioral Ecology* 22, 447-459.
- Breiehagen, T., y Slagsvold, T., 1988. Male polyterritoriality and female-female aggression in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Animal behaviour* 36, 604-606.
- Burke, T., Daviest, N. B., Bruford, M. W., y Hatchwell, B. J., 1989. Parental care and mating behaviour of polyandrous dunnocks *Prunella modularis* related to paternity by DNA fingerprinting. *Nature* 338, 249-251.
- Canal, D., Jovani, R., y Potti, J., 2011a. Multiple mating opportunities boost protandry in a pied flycatcher population. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66, 67-76.
- Canal, D., Potti, J., y Dávila, J. A., 2011b. Male phenotype predicts extra-pair paternity in pied flycatchers. *Behaviour* 148, 5-6.
- Canal, D., Jovani, R., y Potti, J., 2012. Male decisions or female accessibility? Spatiotemporal patterns of extra pair paternity in a songbird. *Behavioral Ecology* 23, 1146-1153.
- Candolin, U., 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews* 78, 575-595.
- Cramp, S., y Perrins, C. M., 1993. The birds of the Western Palearctic vols.8-9.
- Clutton-Brock, T. H. (Ed.), 1988. Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems. University of Chicago Press.

- Dale, S., Slagsvold, T., Lampe, H. M., y Saetre, G. P., 1999. Population divergence in sexual ornaments: the white forehead patch of Norwegian pied flycatchers is small and unsexy. *Evolution* 53, 1235-1246.
- Dhondt, A. A., 1987. Polygynous blue tits and monogamous great tits: does the polygyny-threshold model hold?. *American Naturalist* 129, 213-220.
- Emlen, S. T., y Oring, L. W., 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197, 215-223.
- Emlen, S. T., y Wrege, P. H. 2004. Size dimorphism, intrasexual competition, and sexual selection in wattled jacana (*Jacana jacana*), a sex-role-reversed shorebird in Panamá. *The Auk* 121, 391-403.
- Ens, B. J., Kersten, M., Brenninkmeijer, A., y Hulscher, J. B., 1992. Territory quality, parental effort and reproductive success of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Journal of Animal Ecology* 61, 703-715.
- Forslund, P., y Pärt, T., 1995. Age and reproduction in birds-hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution* 10, 374-378.
- Giacomo, A. S. D., Giacomo, A. G. D., y Rebores, J. C., 2011. Male and female reproductive success in a threatened polygynous species: the Strange-tailed Tyrant, *Alectrurus risora*. *The Condor* 113, 619-628.
- Griffith, S. C., Owens, I. P., y Thuman, K. A., 2002. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology* 11, 2195-2212.
- Gustafsson, L., 1988. Inter-and intraspecific competition for nest holes in a population of the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Ibis* 130, 11-16.
- Gustafsson, L., y Qvarnström, A., 2006. A test of the “sexy son” hypothesis: sons of polygynous collared flycatchers do not inherit their fathers’ mating status. *The American Naturalist* 167, 297-302.

- Halupka, L., Sztwiertnia, H., Borowiec, M., Klimczuk, E., y Leisler, B., 2014. Lack of polygyny in Central European populations of Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Ornis Fennica* 91, 00-00.
- Hasselquist, D., y Bensch, S., 1991. Trade-off between mate guarding and mate attraction in the polygynous great reed warbler. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28, 187-193.
- Hill, G. E., 1990. Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behaviour* 40, 563-572.
- Huk, T., y Winkel, W., 2006. Polygyny and its fitness consequences for primary and secondary female pied flycatchers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273, 1681-1688.
- Huk, T., y Winkel, W., 2008. Testing the sexy son hypothesis—a research framework for empirical approaches. *Behavioral Ecology* 19, 456-461.
- Jiguet, F., y Bretagnolle, V., 2014. Sexy males and choosy females on exploded leks: Correlates of male attractiveness in the Little Bustard. *Behavioural processes* 103, 246-255.
- Karlsson, L., Persson, K., y Walinder, G., 1986. Ageing and sexing in pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Vår Fågelvärld* 45, 131-146.
- Kempnaers, B., 1993. The use of a breeding synchrony index. *Ornis Scandinavica* 24, 84.
- Kokko, H., y Morrell, L. J., 2005. Mate guarding, male attractiveness, and paternity under social monogamy. *Behavioral Ecology* 16, 724-731.
- Lack, D. L. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. London, Muthuen.
- Lehtonen, P. K., Laaksonen, T., Artemyev, A. V., Belskii, E., Both, C., Bureš, S., y Primmer, C. R., 2009. Geographic patterns of genetic differentiation and plumage colour variation are different in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Molecular Ecology* 18, 4463-4476.

- Lessard, A., Bourret, A., Bélisle, M., Pelletier, F., y Garant, D., 2014. Individual and environmental determinants of reproductive success in male tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68, 733-742.
- Lifjeld, J. T., Slagsvold, T., y Ellegren, H., 1997. Experimental mate switching in pied flycatchers: male copulatory access and fertilization success. *Animal Behaviour* 53, 1225-1232.
- Lifjeld, J. T., Slagsvold, T., y Ellegren, H., 1998. Experimentally reduced paternity affects paternal effort and reproductive success in pied flycatchers. *Animal Behaviour* 55, 319-329.
- Liker, A., y Székely, T., 1997. Aggression among female lapwings, *Vanellus vanellus*. *Animal behaviour* 54, 797-802.
- Liker, A., y Székely, T., 2005. Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds. *Evolution* 59, 890-897.
- Lindstedt, E.R., P Oh, K., y V Badyaev, A., 2007. Ecological, social, and genetic contingency of extrapair behavior in a socially monogamous bird. *Journal of Avian Biology* 38, 214-223.
- Lozano, G. A., Perreault, S., y Lemon, R. E., 1996. Age, arrival date and reproductive success of male American redstarts *Setophaga ruticilla*. *Journal of Avian Biology* 27, 164-170.
- Lubjuhn, T., Winkel, W., Epplen, J. T., y Brün, J., 2000. Reproductive success of monogamous and polygynous pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48, 12-17.
- Lundberg, A., y Alatalo, R. V. *The Pied Flycatcher*, 1992. T. & AD Poyser, London.
- Magrath, M. J., y Komdeur, J., 2003. Is male care compromised by additional mating opportunity?. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 424-430.
- Møller, A. P., 1986. Mating systems among European passerines: a review. *Ibis* 128, 234-250.

- Møller, A. P., Brohede, J., Cuervo, J. J., De Lope, F., y Primmer, C., 2003. Extrapair paternity in relation to sexual ornamentation, arrival date, and condition in a migratory bird. *Behavioral Ecology* 14, 707-712.
- Møller, A. P., 2004. Protandry, sexual selection and climate change. *Global Change Biology* 10, 2028-2035.
- Nyholm, N. E. I., 1984. Polygyny in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* at Ammarnäs, Swedish Lapland. *Annales Zoologici Fennici* 21, 229-232.
- Orians, G. H., 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *American Naturalist* 103, 589-603.
- Payne, R. B., 1984. Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. *Ornithological Monographs* 33, 1-53.
- Potti, J., y Montalvo, S., 1990. Ocupación de áreas con nidales por el Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*). *Ardeola* 31, 1.
- Potti, J., y Montalvo, S., 1991a. Male arrival and female mate choice in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in Central Spain. *Ornis scandinavica* 22, 45-54.
- Potti, J. y Montalvo, S., 1991b. Male colour variation in Spanish pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Ibis* 133, 293-299.
- Potti, J., y Montalvo, S., 1991c. Return rate, age at 1st breeding and natal dispersal of pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* in central Spain. *Ardea* 79, 419-428.
- Potti, J., y Montalvo, S., 1993. Polygyny in Spanish pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Bird Study* 40, 31-37.
- Potti, J., 1999. From mating to laying: genetic and environmental variation in mating dates and prelaying periods of female Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Annales Zoologici Fennici* 36, 187-194.

- Potti, J., Moreno, J., Merino, S., Frías, O., y Rodríguez, R., 1999. Environmental and genetic variation in the hematocrit of fledgling pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Oecologia* 120, 1-8.
- Potti, J., Dávila, J. A., Tella, J. L., Frias, O., y Villar, S., 2002. Gender and viability selection on morphology in fledgling pied flycatchers. *Molecular Ecology* 11, 1317-1326.
- Potti, J., y Canal, D., 2011. Heritability and genetic correlation between the sexes in a songbird sexual ornament. *Heredity* 106, 945-954.
- Potti, J., Canal, D., y Camacho, C., 2014. Ontogenetic variation in the plumage colour of female European Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Ibis* 156, 879-884.
- Richardson, D. S., y Burke, T., 2001. Extrapair paternity and variance in reproductive success related to breeding density in Bullock's orioles. *Animal Behaviour* 62, 519-525.
- Santos, E. S. A., y Nakagawa, S., 2012. The costs of parental care: a meta-analysis of the trade-off between parental effort and survival in birds. *Journal of evolutionary biology* 25, 1911-1917.
- Shuster, S. M., y Wade, M. J., 2003. Mating systems and strategies. Princeton University Press.
- Siikamäki, P., 1998. Limitation of reproductive success by food availability and breeding time in pied flycatchers. *Ecology* 79, 1789-1796.
- Sirkiä, P. M., y Laaksonen, T., 2009. Distinguishing between male and territory quality: females choose multiple traits in the pied flycatcher. *Animal Behaviour* 78, 1051-1060.
- Siro, E., y Touzalin, F., 2014. Temporal patterns of arrival from migration as a response to competition for breeding space. *Journal of Avian Biology* 45, 109-112.
- Slagsvold, T. y Lifjeld, J.T., 1988. Why are some birds polyterritorial? *Ibis* 130, 65-68.
- Slagsvold, T., 1993. Female-female aggression and monogamy in great tits *Parus major*. *Ornis Scandinavica* 24, 155-158.

- Slagsvold, T., y Lifjeld, J. T., 1994. Polygyny in birds: the role of competition between females for male parental care. *American Naturalist* 143, 59-94.
- Smith, R. J., y Moore, F. R., 2005. Arrival timing and seasonal reproductive performance in a long-distance migratory landbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57, 231-239.
- Stenmark, G., Slagsvold, T., y Lifjeld, J. T., 1988. Polygyny in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*: a test of the deception hypothesis. *Animal behaviour* 36, 1646-1657.
- Svensson, L., 1992. Identification Guide to European Passerines.
- Török, J., Hegyi, G., y Garamszegi, L. Z., 2003. Depigmented wing patch size is a condition-dependent indicator of viability in male collared flycatchers. *Behavioral Ecology* 14, 382-388.
- Tryjanowski, P., y Hromada, M., 2005. Do males of the great grey shrike, *Lanius excubitor*, trade food for extrapair copulations?. *Animal Behaviour* 69, 529-533.
- Trivers, R., 1972. Parental investment and sexual selection. In *sexual selection and the descent of men* (ed. Campbell B) 136-179.
- Vedder, O., Komdeur, J., van der Velde, M., Schut, E., y Magrath, M. J., 2011. Polygyny and extra-pair paternity enhance the opportunity for sexual selection in blue tits. *Behavioral ecology and sociobiology* 65, 741-752.
- Verner, J., y Willson, M. F., 1966. The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds. *Ecology* 47, 143-147.
- Virolainen, M., 1984. Breeding biology of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to population density. *Annales Zoologici Fennici* 21, 187-197.
- Von Haartman, L., 1969. Nest-site and evolution of polygamy in European passerine birds. *Ornis fennica* 46, 1-12.
- Weatherhead, P. J., y Robertson, R. J., 1979. Offspring quality and the polygyny threshold: "the sexy son hypothesis". *American Naturalist* 113, 201-208.

- Webster, M. S., Tarvin, K. A., Tuttle, E. M., y Pruett-Jones, S., 2007. Promiscuity drives sexual selection in a socially monogamous bird. *Evolution* 61, 2205-2211.
- Wittenberger, J. F., 1979. The evolution of mating systems in birds and mammals. In *Social behavior and communication* 3, 271-349.
- Wittenberger, J. F., 1980. Group size and polygamy in social mammals. *American Naturalist* 115, 197-222.

Tabla 1: Comparación de la media y varianza (test Levene) de las distribuciones *real* y la generada al *azar* obtenidas a partir de la diferencia en los valores del rasgo analizado (rasgo macho focal – media del rasgo de los machos vecinos).

	Media (DS)		df	t-valor/Z*	F	P	P (Levene)
	Real	Azar					
Edad real*	0,18 ±1,45	-0,14 ±1,28	143	-1,71	0,13	0,09	0,72
Longitud alar	0,73 ±1,99	-0,26 ±1,72	139	-3,15	2,20	0,01	0,14
Longitud tarso	0,12 ±0,62	-0,06 ±0,63	137	-1,71	0,01	0,09	0,94
Superficie mancha frontal	-1,85 ±18,18	0,21 ±19,0	135	0,65	0,09	0,52	0,77
Blanco ala*	-0,24 ±1,05	-0,002 ±1,05	117	1,16	0,05	0,24	0,82
%Marrón en dorso*	1,18 ±22,80	-1,42 ±21,20	131	-0,05	0,24	0,96	0,62

* Variables con distribución no normal, analizadas con el test de la *U* de Mann-Whitney.

Tabla 2: Comparaciones pareadas (test de Wilcoxon) de éxito reproductor (tamaño de puesta, número de pollos, tasa de pollos volados, reclutas y tasa de pollos reclutados) en relación al estatus reproductor de los individuos con fecha de puesta similar (± 2 días).

Hembras	Monogamia	Poligamia	Z	P
	Media (DS)			
Monógama-Primaria				
Tamaño de puesta (TP)	5,49 \pm 0,74	5,55 \pm 0,82	0,43	0,66
Número de volantones (NP)	4,88 \pm 1,28	4,71 \pm 1,26	0,85	0,39
NP/TP	0,88 \pm 0,19	0,85 \pm 0,21	0,76	0,45
Reclutas(Rec)	0,57 \pm 0,74	0,76 \pm 0,92	0,85	0,39
Rec/NP	0,12 \pm 0,17	0,16 \pm 0,18	0,99	0,32
Monógama- Secundaria				
Tamaño de puesta (TP)	5,42 \pm 0,75	5,33 \pm 0,70	0,68	0,49
Número de volantones (NP)	4,67 \pm 1,39	4,03 \pm 1,45	1,85	0,06
NP/TP	0,86 \pm 0,21	0,76 \pm 0,27	1,80	0,07
Reclutas(Rec)	0,58 \pm 0,85	0,96 \pm 1,14	2,24	0,02
Rec/NP	0,12 \pm 0,17	0,22 \pm 0,27	2,26	0,02
Machos				
Monógamo-Polígamo				
Tamaño de puesta (TP)	5,49 \pm 0,73	10,75 \pm 1,18	6,09	< 0,001
Número de volantones (NP)	4,87 \pm 1,28	8,47 \pm 2,41	5,60	< 0,001
NP/TP	0,88 \pm 0,19	0,79 \pm 0,21	2,50	0,01
Reclutas(Rec)	0,57 \pm 0,73	0,96 \pm 1,02	1,91	0,06
Rec/NP	0,12 \pm 0,17	0,11 \pm 0,12	0,10	0,91

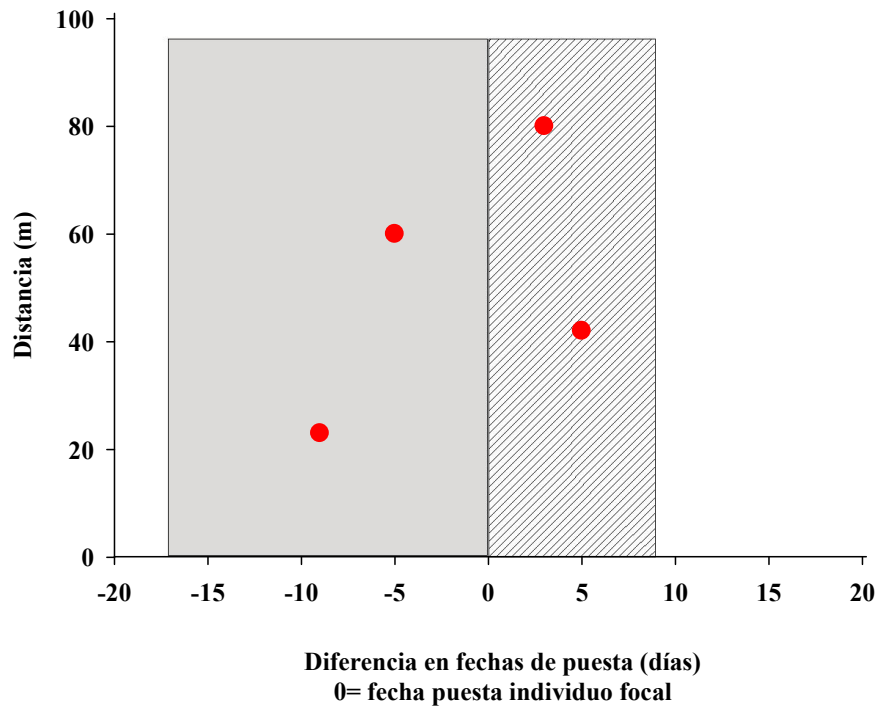


Figura 1: Ejemplo del criterio seguido en los análisis a escala local para definir el vecindario de los individuos (macho, hembra primaria y secundaria) involucrados en un evento de poligamia. El área gris engloba la máxima diferencia anual en fecha de puesta y espacio entre las dos hembras de un macho polígamo (17 días y 97 metros para el año del ejemplo propuesto), incluyendo a las parejas vecinas con FP (círculos rojos) previa a la FP del individuo focal ($X = 0$). El área rayada incluye las parejas vecinas con FP (círculos rojos) posterior al nido focal pero cuya fase de emparejamiento y construcción del nido (media poblacional= 9 días) pudo solapar con el periodo previo a la FP de la pareja focal ($X = 0$).

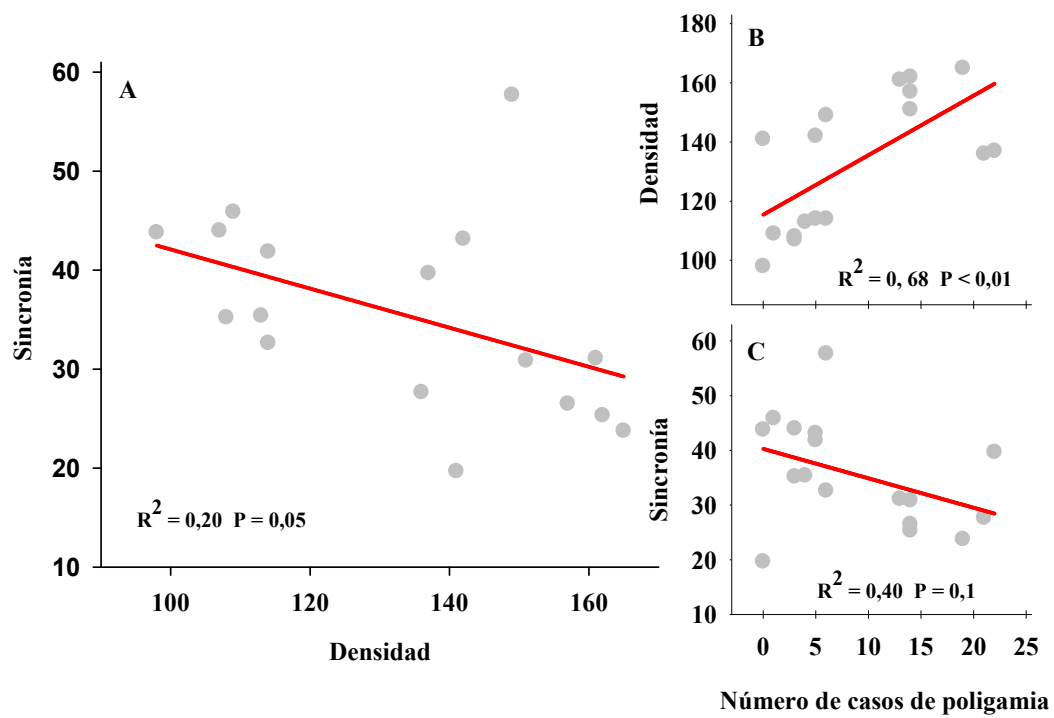


Figura 2: (A) Tendencia (regresión lineal) de la sincronía de cría con respecto a la densidad de población. (B) Variación del número de casos de poligamia (hembras SC + SS) con respecto a la densidad de población y (C) a la sincronía de cría.

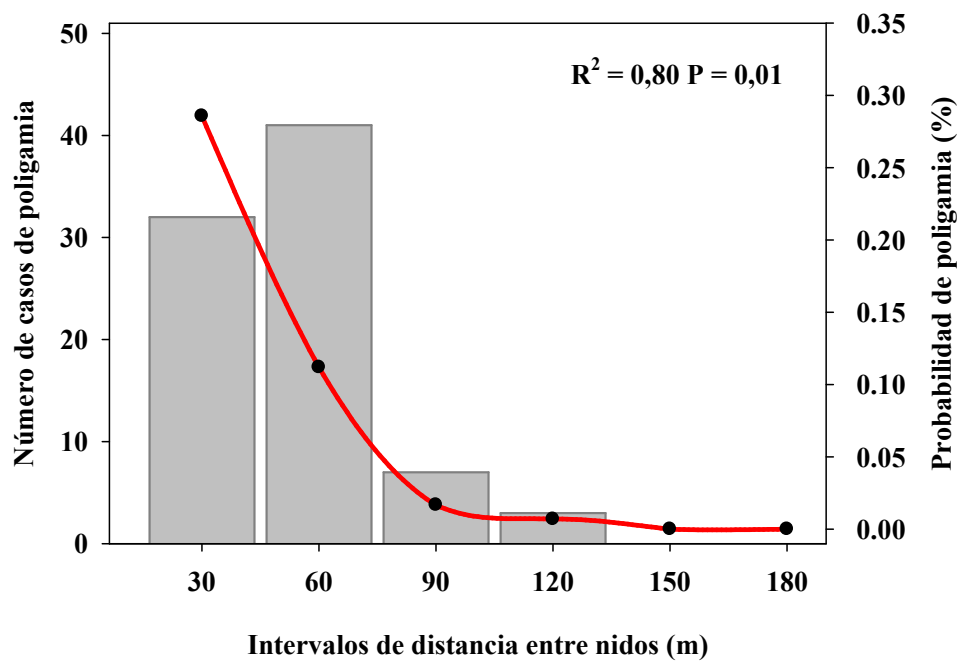


Figura 3: Probabilidad (círculos y eje derecha) y número de casos de poligamia (barras y eje izquierda) en relación a la distancia entre los nidos de los machos polígamos (codificados por tramos de 30m, la distancia media poblacional). La probabilidad de poligamia fue calculada como el número de casos de poligamia / número de parejas totales, en cada intervalo de distancia.

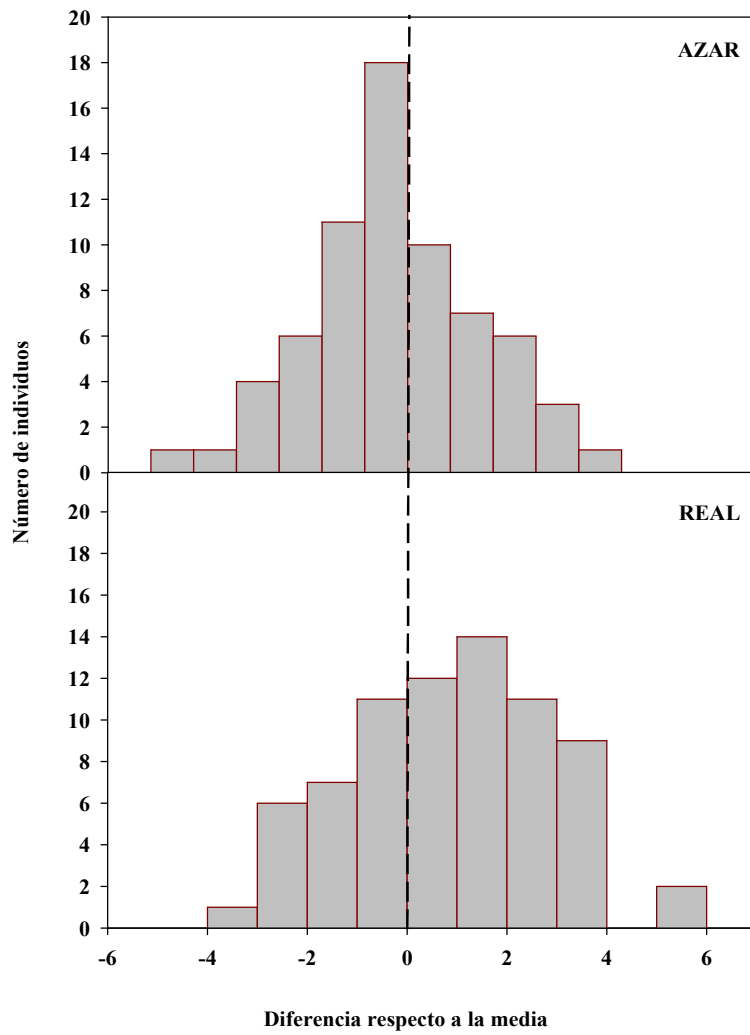


Figura 4: Distribución real y generada al azar de las diferencias de valores de la longitud del ala del macho focal respecto a sus vecinos. Valores mayores que 0 indican que el macho focal (macho polígamo) tuvo una longitud de ala mayor que sus vecinos.

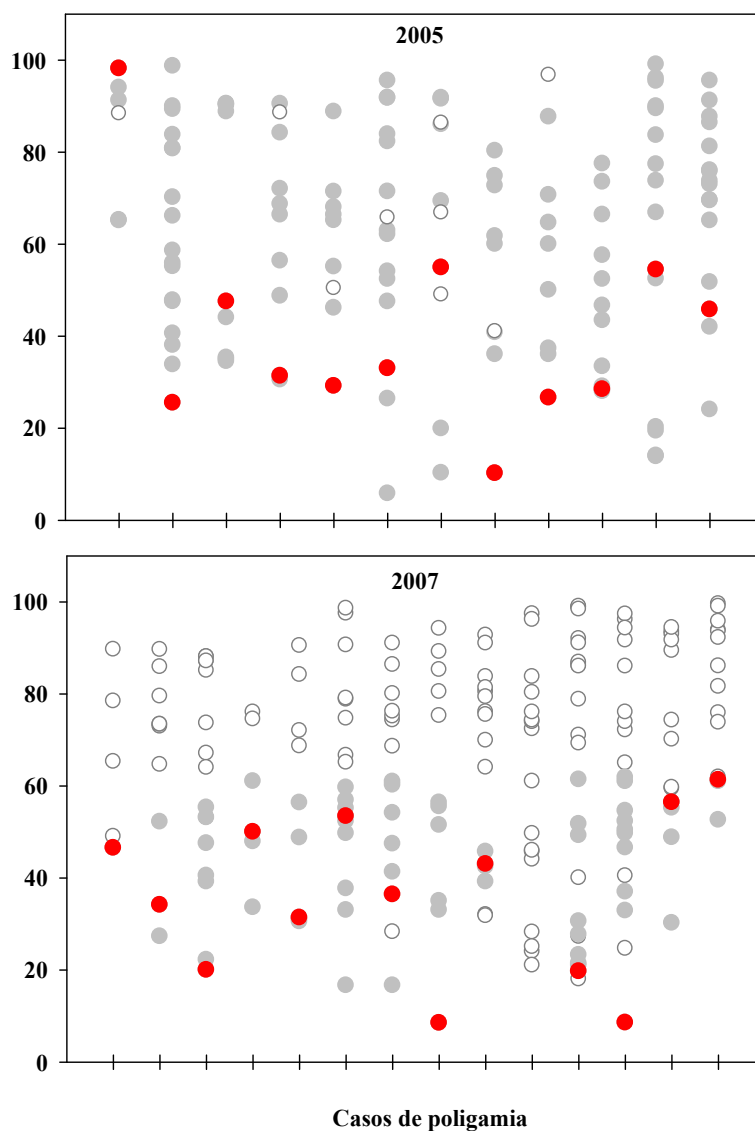


Figura 5: Distribución espacial de los casos de poligamia (nido primario con respecto al secundario: círculos rojos) en 2005 y 2007 (los dos años con mayor número de casos registrados). Los círculos grises indican los nidos vecinos coetáneos respecto al nido secundario y los círculos blancos aquellos nidos que se encontraban espacialmente dentro del vecindario pero que no fueron coetáneos al nido secundario.

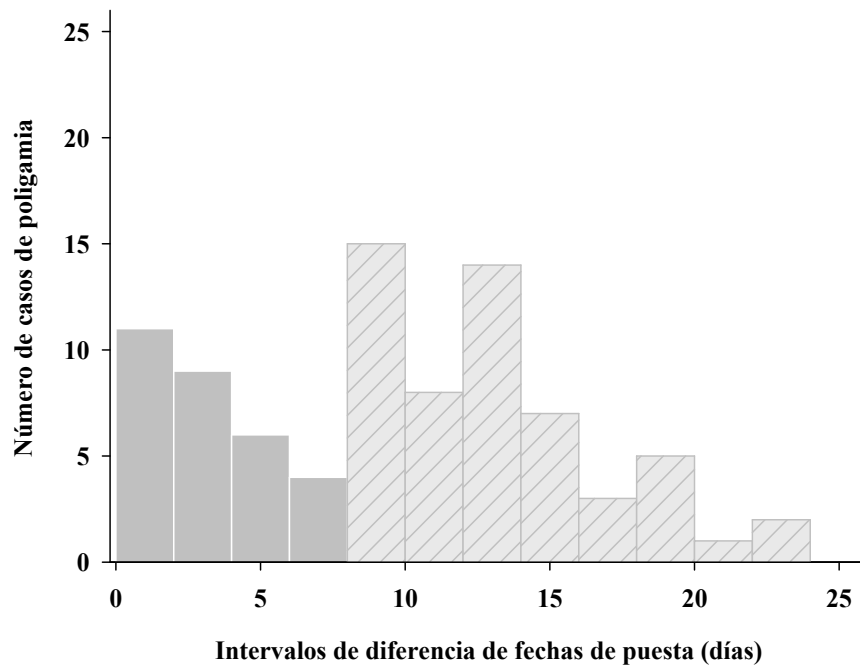


Figura 6: Número de casos de poligamia (barras) de acuerdo a las diferencias de fechas de puesta entre los nidos primario y secundario (FP = 0). Los casos de poligamia incluidos en el área *gris homogénea* corresponden a los machos polígamos tardíos y los incluidos en el área *rayada* pertenecen a machos polígamos tempranos.

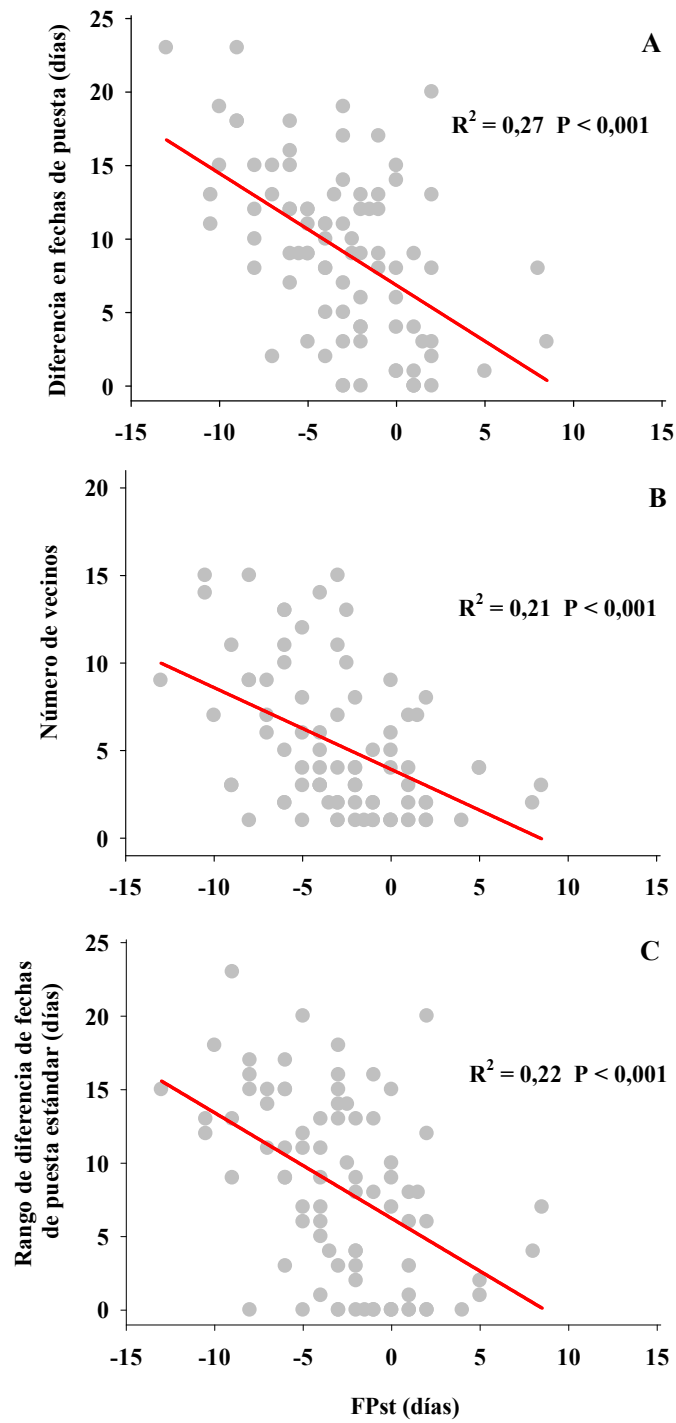


Figura 7: (A) Relación entre la diferencia de fechas de puesta y la fecha de puesta estándar de la población (FPst). (B) Número y (C) rango de diferencia de fechas de puesta de las hembras vecinas en relación a la FPst de la población.