

¿Existe flexibilidad en el comportamiento de forrajeo en el carbonero común?



Máster en Etología
Universidad de Córdoba
Curso 2012-13

Trabajo Fin de Máster

Autor/a: Montserrat Valls (montse.email@gmail.com)

Director/a del Trabajo: Juan Carlos Senar

Tutor/a Académico/a: Pilar Recuerda



UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA



museu de
ciències naturals
de Barcelona



¿Existe flexibilidad en el comportamiento de forrajeo en el carbonero común?

Trabajo Fin de Máster
Perfil: Investigador

Máster en Etología
Universidad de Córdoba
Curso 2012-13

Septiembre 2013



El/La alumno/a

Montse Valls



VºBº Director/a del Trabajo

Juan Carlos Senar

VºBº Tutor/a Académico/a

Pilar Recuerda

ÍNDICE	Página
Resumen	2
Introducción	3
Material y métodos	5
Área del Estudio	5
Diseño Experimental	5
Monitorización del comportamiento de alimentación	7
Análisis Estadístico	10
Resultados	11
Discusión	17
Agradecimientos	21
Referencias bibliográficas	22

RESUMEN

El comportamiento de aprovisionamiento en aves durante la época de cría ha sido ampliamente estudiado durante décadas como medida de esfuerzo parental. En un entorno cambiante, las aves deberían ser capaces de hacer frente a variaciones imprevisibles, modificando su comportamiento para poder adaptar el esfuerzo parental a las nuevas necesidades. Así, el comportamiento de forrajeo podría variar a corto plazo en relación a diversos factores, entre ellos por el transcurso del día, por fluctuaciones climatológicas, por el nivel de demanda de la pollada o, en el caso del cuidado biparental, por la reducción de la aportación de la pareja o por la ausencia total de aportación a causa de abandono o muerte de uno de los progenitores.

*En el presente estudio pusimos a prueba la flexibilidad en el comportamiento de forrajeo en *Parus major*, tanto en relación a la capacidad de alterar la cantidad de alimento aportado, como a la capacidad de modificar el tamaño o tipo de presa entregado. Para poder estudiar dicha flexibilidad ante cambios repentinos, se manipuló el tamaño de nidada añadiendo o retirando dos pollos, de forma que se aumentaba o reducía el nivel de estrés de los padres. El ratio de aprovisionamiento aumentó cuando se incrementó el tamaño de nidada mientras que disminuyó cuando se redujo su tamaño. Sin embargo, la manipulación no alteró el número de presas recibidas por pollo, el tamaño medio de las presas ni los porcentajes de tipos de presas entregadas. No encontramos tampoco diferencias entre sexos en la forma en la que los progenitores respondieron a la manipulación. Nuestros resultados revelaron la existencia de flexibilidad parcial en el comportamiento de forrajeo del carbonero común, adaptando la cantidad de alimento entregado, aunque no la selección de calidad de presa, al nivel de demanda de la pollada.*

INTRODUCCIÓN

El comportamiento de forrajeo de los animales ha sido ampliamente estudiado durante décadas y uno de los objetivos ha sido elaborar modelos teóricos capaces de predecir diferentes procesos de decisión, entre ellos la decisión de elección de presa de los predadores (Stephens *et al.*, 2007).

Los modelos clásicos de forrajeo óptimo explican la selección de presa en base a la maximización de energía ingerida por unidad de tiempo, y centran estas decisiones únicamente en factores extrínsecos, tales como el contenido calórico del alimento, la abundancia de presas y sus ratios de encuentro, la presencia de predadores o el tiempo de manejo del alimento (Pyke *et al.*, 1977; Krebs *et al.*, 1978). Estas restricciones son externas puesto que son impuestas al animal por la disponibilidad de alimento y sus características o bien por el riesgo de captura. Sin embargo, estudios más recientes han enfatizado la importancia de factores internos, relacionados con la ontogenia del animal, en el proceso de elección de presa (Rechten *et al.*, 1983; Lifjeld, 1988; Belke & Kwan, 2000; Banbura *et al.*, 2004). Así, factores como la condición física del predador o bien el nivel de requerimiento de alimento por parte de las crías podrían alterar la estrategia de forrajeo óptima y por tanto modificar el proceso de elección de presa. En relación a esto, diversos estudios han mostrado la existencia de flexibilidad en el comportamiento de aprovisionamiento de los padres para adaptar su esfuerzo parental a los requerimientos de alimentación de las crías, incrementando o reduciendo el ratio de aprovisionamiento en relación al tamaño de nidada (Wright & Cuthill, 1990b; Siikamäki *et al.*, 1998; Magrath *et al.*, 2007; García-Navas & Sanz, 2010) o al nivel de apetito de los pollos (Grundel, 1990; Grieco, 2001).

Por otro lado, la maximización de alimento entregado en el nido está también fuertemente relacionada con el presupuesto de tiempo del que dispone el predador. Generalmente se asume que una mayor tasa de aprovisionamiento se relaciona con presas de menor tamaño o peor calidad (Nour *et al.*, 1998; Grieco, 2002) lo cual podría ser una estrategia óptima para conseguir intereses a corto plazo (por ejemplo, reducir las probabilidades de muerte por inanición de las crías). Así, una selección de presa menos exigente podría garantizar una mayor supervivencia de la descendencia en condiciones de estrés elevado o alto requerimiento de alimentación

de las crías (Lifjeld, 1988; Wright & Cuthill, 1990b). En este caso, el presupuesto de tiempo del forrajeador para buscar alimento puede verse mermado por el alto requerimiento de alimento de los pollos y esto, a su vez, puede repercutir en el tamaño y tipo de presa entregado en el nido. Sin embargo, en períodos de menor estrés o bajo requerimiento de alimentación de las crías y, por tanto, mayor presupuesto de tiempo para la búsqueda de presas, una estrategia alternativa podría ser reducir la tasa de aprovisionamiento y ser más selectivo, proporcionando presas de mayor tamaño o mejor calidad (García-Navas & Sanz, 2010).

Así, el nivel de demanda de las crías puede alterar no solo el número de presas aportado por los padres sino también la elección de dieta, variando aspectos como el tamaño y el tipo de presa. Por ejemplo, el carbonero común, *Parus major*, incorpora a la dieta de sus crías diferentes tipos de presas. La mayoría de estudios han subrayado la importancia de las orugas como recurso trófico (Gibb & Betts, 1963; Balen, 1973; Wilkin *et al.*, 2009). No obstante, investigaciones más recientes han remarcado también la importancia de las arañas como recurso, sobretodo en hábitats Mediterráneos (Blondel *et al.*, 1991; Gadjos & Kristin, 1997; Naef-Daenzer *et al.*, 2000; Pagani-Nuñez *et al.*, 2011), así como la relevancia de incorporar este tipo de presa, rica en diversos nutrientes, en la dieta de los pollos en etapas tempranas del desarrollo (Naef-Daenzer *et al.*, 2000; Arnold *et al.*, 2007; García-Navas *et al.*, 2013). Asumiendo pues que el nivel de demanda de las crías podría influenciar en las decisiones de elección de dieta, podríamos esperar que bajo condiciones de elevada demanda de alimento por parte de las crías, los padres ajustaran el comportamiento de forrajeo maximizando la cantidad de presas entregada en el nido y que, por el contrario, en condiciones de baja demanda, los padres dirigieran su esfuerzo a maximizar la calidad del alimento entregado (García-Navas & Sanz, 2010).

El carbonero común ha sido escogido como especie modelo para nuestro estudio por la extensa literatura relacionada con el comportamiento de alimentación referente a esta especie y por su tendencia a criar en cajas nido, lo cual facilita la realización de nuestro experimento. El objetivo de nuestro estudio es comprobar si existe plasticidad en el comportamiento de alimentación de esta especie para adaptar el esfuerzo parental al nivel de demanda de los pollos. Esta comprobación se realizará a través de la manipulación del tamaño de nidada, incrementando o

reduciendo el número de pollos. En caso de observar flexibilidad en las tácticas de forrajeo, se comprobará: I) si se observan cambios en relación a la cantidad de alimento suministrado o los ratios de aprovisionamiento. II) si se dan cambios en relación a la calidad de las presas entregadas, es decir, en cuanto al tamaño y las proporciones de tipo de presa. III) si existen diferencias intersexuales en cuanto a dicha flexibilidad del comportamiento de forrajeo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Nuestro estudio se realizó durante la temporada de cría de 2012 (abril-junio), en un bosque mixto dominado por encinas (*Quercus ilex*), robles (*Quercus cerruoides*) y pinos (*Pinus halepensis*) en la estación de campo de Can Catà, que presenta una extensión de 80 hectáreas y está situada dentro del parque de Collserola (Cerdanyola, Barcelona, Noroeste de la Península Ibérica, latitud 45° 27'N, longitud 2°8'E).

Se utilizaron un total de 182 cajas nido, situadas en los troncos de encinas y robles, aproximadamente a una altura de 1,30 m. En la entrada de las cajas, por donde acceden las aves al nido, se colocó un tubo cilíndrico de plástico de 10 cm de longitud y 5 cm de diámetro, diseñado para proteger el interior de las cajas de posibles predadores.

Diseño experimental

Para comprobar la adaptación del esfuerzo parental y la selección de presa al nivel de demanda de los pollos, se realizaron experimentos de aumento o disminución de pollada (Smith *et al.*, 1988; Horak, 2003). Posteriormente se comparó el comportamiento de alimentación de los padres cebando a su puesta original con el mostrado cuando se modificó el tamaño de nidada, aumentándolo o reduciéndolo. Se tomó como medida de esfuerzo parental la tasa de entrada al nido y como medidas de selección de presa, el tamaño y el tipo de presa aportada.

Durante la estación de cría se revisaron las cajas nido cada día, de forma que se pudo determinar la fecha de puesta, de incubación, de eclosión y el tamaño de

puesta. Se inició el experimento con una muestra de 38 nidos, aunque debido a la elevada tasa de abandono y a que fueron descartados del estudio aquellos nidos en los que únicamente realizó comportamiento de alimentación uno de los padres, nuestra muestra inicial se redujo a 19 nidos (n=38 sujetos).

Se capturó a los padres dentro de las cajas nido colocando una lámina de acetato transparente sujeta en la entrada por la parte superior, de forma que pudieran entrar en la caja pero no salir. Aquellos que no disponían de anilla metálica identificativa fueron anillados y, además, se les colocó una anilla blanca de PVC numerada para ser más fácilmente identificados durante las filmaciones. Ocho de los padres no pudieron ser capturados.

Para llevar a cabo el experimento se filmaron 48 horas de comportamiento de alimentación de los padres en cada nido, 24 horas en las que no se manipuló el tamaño de nidada original y 24 horas modificando el número de pollos presentes en el nido y por tanto, el nivel de requerimiento de alimento.

Se crearon dos grupos experimentales: el grupo experimental Aumentado, con mayor requerimiento de alimentación, en el cual se introdujeron dos pollos adicionales, y el grupo experimental Reducido, con menor requerimiento de alimentación, en el que se extrajeron dos pollos del nido. Este tamaño de nidada aumentada y reducida en dos pollos es el utilizado habitualmente en estudios de manipulación de puesta (Orell *et al.*, 1996; Siikamäki *et al.*, 1998; Horak, 2003). Al ser un diseño apareado, los mismos padres ejercieron de control de sí mismos durante las horas de grabación en las que no se modificó el tamaño de nidada original.

El intercambio de pollos se realizó entre díadas de nidos que habían eclosionado en la misma fecha, de forma que se reducía el tamaño de nidada extrayendo dos pollos de uno de los nidos de la díada que, a su vez, se introducían en el otro nido para aumentarlo. De esta manera se conseguía modificar el tamaño de puesta de ambos nidos intercambiando pollos de edades y nivel de requerimiento similares. Los pollos que fueron intercambiados entre nidos fueron marcados para diferenciarlos de los pollos del nido hospedador pintando sus uñas con rotulador indeleble. Este tipo de marcaje fue utilizado por dos motivos fundamentalmente, por una parte porque no se han detectado efectos perjudiciales con su uso en el desarrollo ni en la tasa de

supervivencia de los pollos y por otra, porque tiene una duración corta pero suficiente que permitía identificar y devolver a los pollos a su nido de origen después de realizar el experimento (Quesada & Senar, 2012).

Dentro de cada día, se asignó al azar uno de los nidos al grupo experimental Aumentado y otro al grupo experimental Reducido. También se determinó al azar el orden del tratamiento, es decir, si se manipulaba el tamaño de puesta el primer día de filmación o bien el segundo. El primer día de filmación se iniciaba entre las 13:00 y las 14:00 horas y duraba hasta el mismo intervalo horario del día siguiente. El segundo día de filmación se iniciaba a la misma hora (es decir, inmediatamente después de la finalización del día uno) y duraba 24 horas más. Al día en el que no hay modificación del tamaño de nidada le llamaremos de ahora en adelante día control y al día en el que sí hay modificación le llamaremos día experimental.

Las grabaciones se realizaron entre el 23 de mayo y el 19 de junio de 2012. La filmación se iniciaba cuando los pollos tenían una edad comprendida entre 10 y 14 días, para estandarizar los posibles efectos de la edad de las crías sobre el comportamiento de forrajeo de los padres (Moreno, 1987; Cowie & Hinsley, 1988) y para obtener los datos en el período de mayor demanda energética (Naef-Daenzer & Keller, 1999).

Monitorización del comportamiento de alimentación

El comportamiento de alimentación de los padres fue monitorizado para comprobar si modificaban los patrones o tácticas de alimentación en respuesta a un cambio en el tamaño de nidada. Para filmar dicho comportamiento utilizamos cámaras Micro D (Mini Color Sony IR Camera SK-C170IR) unidas a la tapa de la caja nido. Las baterías de dichas cámaras se situaban en una caja estanca en la base del árbol en el que se sostenía la caja nido y era cubierta con ramas y hojas, de forma que la estructura quedaba camuflada. Para minimizar posibles efectos producidos por la falta de habituación al sistema de grabación, dos días antes de iniciar los experimentos, se instalaba material que simulaba el equipo de filmación. Este material era sustituido por el equipo de filmación real el día en el que se iniciaban los experimentos. Las cámaras estaban provistas de visión infrarroja y sensor de movimiento, de forma que podían filmar en la oscuridad del interior del nido y empezaban a grabar cuando detectaban movimiento, deteniendo la filmación cuando

dicho movimiento finalizaba. Además, se situaron de forma que enfocaban la entrada del nido para así poder filmar a los padres en primer plano cuando traían alimento. Las cámaras fueron activadas entre las 13:00 y las 14:00 horas del primer día de filmación. Aunque en general los padres rápidamente retomaron su actividad alimentando a los pollos, para minimizar los posibles efectos derivados de la instalación del equipo de filmación sobre el comportamiento de forrajeo, los datos que se utilizaron para los análisis fueron los obtenidos entre las 7:00 y las 12:00 horas de la mañana siguiente al inicio de la grabación y el mismo rango horario para el segundo día de filmación. El intercambio de pollos se realizó entre las 13:00 y las 14:00 horas, bien del primer día de filmación o bien del segundo, en función del orden del tratamiento asignado. Los pollos fueron manipulados tanto si había intercambio como si no, para igualar las condiciones de manipulación entre el día control y el día experimental. Las baterías de las cámaras también se reponían entre las 13:00 y las 14:00 horas ambos días.

Las grabaciones fueron visualizadas usando el programa Micro-D Player. Para realizar la toma de datos se capturaron los fotogramas en los que se producía una entrada en el nido con alimento. Para cada evento de alimentación se anotaron los siguientes datos: hora exacta de entrada, sexo de los padres (fácilmente identificable por la mayor intensidad del negro del píleo y la mayor amplitud de la corbata en los machos en comparación con las hembras), y finalmente tipo y tamaño de presa. En cuanto al tipo de presa establecimos tres categorías diferentes: orugas (Imagen 1 y 2), arañas (Imagen 3 y 4) y otros (Imagen 5 y 6). La categoría "otros" incluía ortópteros, lepidópteros, fásmidos, dípteros, coleópteros, himenópteros, pupas, restos de vegetación, restos de insectos, capullos, larvas, frutos y artrópodos no identificados. Las entradas en el nido con más de una presa fueron anecdóticas, ya que esta especie normalmente carga una única presa en cada viaje (Barba *et al.*, 2009). Este hecho facilitó su reconocimiento y medición, permitiéndonos clasificar el 100% de las presas aportadas en las categorías establecidas (un porcentaje muy reducido permaneció sin identificar debido a su pequeño tamaño y se clasificó en la categoría "otros" como restos de insectos y artrópodos no identificados). En referencia al tamaño de presa, se establecieron tres medidas: pequeña, mediana y grande. Se tomó como referencia el tamaño del pico para determinar la categoría de medida en la que se clasificaba la presa. Si la presa era igual o menor al tamaño del

pico se consideraba pequeña, si la presa era más grande que el pico y hasta llegar a duplicar el tamaño de éste, mediana, y finalmente, si la presa triplicaba el tamaño del pico y en adelante se consideraba grande.



Imagen 1. Ejemplo de tipo de presa: Oruga



Imagen 2. Ejemplo de tipo de presa: Oruga



Imagen 3. Ejemplo de tipo de presa: Araña



Imagen 4. Ejemplo de tipo de presa: Araña



Imagen 5. Ejemplo de tipo de presa: Otros (Fruto)



Imagen 6. Ejemplo de tipo de presa: Otros (Lepidóptero)

Análisis estadístico

Se utilizaron únicamente los datos de aquellos nidos en los que ambos padres habían realizado comportamiento de alimentación (19 nidos, $n=38$ sujetos) y, dentro de los nidos que cumplían este requisito, solo se utilizaron los datos que quedaban dentro del rango horario establecido (de 7:00 a 12:00). Así, se registraron un total de 2.744 entradas con alimento que fueron utilizadas en los análisis de nuestro estudio.

Se calculó para cada sujeto, tanto en el día control como en el día experimental, los ratios de entrada en nido, el tamaño medio de las presas aportadas (asignando el valor 1 a las presas pequeñas, el valor 2 a las medianas y el valor 3 a las presas grandes) y, finalmente, el porcentaje de cada tipo de presa aportado en nido (arañas, orugas y otros). Para calcular los porcentajes de cada categoría se dividió el total de presas de una determinada categoría entre el total de presas identificadas de las tres categorías.

Para lograr la normalización de los datos se transformaron los porcentajes de presa utilizando la función de arcoseno de la raíz cuadrada del valor absoluto y los datos de ratios de entrada con la raíz cuadrada del valor.

Para el análisis de nuestros datos se utilizó el paquete estadístico Statistica 8.0 (STATSOFT, 2007). Nuestras variables dependientes para el estudio fueron los ratios de aprovisionamiento, el tamaño de presa y los porcentajes de cada tipo de presa. Para comprobar si se daban cambios en el comportamiento de alimentación en relación a dichas variables se utilizaron modelos lineales generales de medidas repetidas (RMANOVA), donde la secuencia del experimento era el factor de medidas repetidas, es decir, día control y día experimental o bien a la inversa. Se incluyó como factores en el modelo el tipo de tratamiento (Aumentado o Reducido) y el sexo de los sujetos. La inclusión del sexo de los progenitores como factor permitió determinar si la respuesta al tratamiento de aumento o reducción de nidada difería entre sexos. Como covariante fue incluida la fecha de eclosión, para evaluar la existencia de variación estacional en la capacidad de los progenitores de ajustar el comportamiento de forrajeo a cambios en la demanda de sus crías, además de controlar los posibles cambios en disponibilidad de tipos de presa relacionado con el transcurso de la estación de cría.

En los casos en los que el efecto de la manipulación sobre la variable de estudio fue significativo, se utilizaron Test Post Hoc (Unequal N HSD) para comprobar si existían diferencias significativas entre los grupos (control vs experimental y aumentado vs reducido).

Finalmente, para todos los modelos se realizaron test de potencia estadística para conocer la fiabilidad de nuestros análisis, a través del programa GPower 3.0 (Faul *et al.*, 2007).

RESULTADOS

La media de número de cebas proporcionada por cada padre durante el día control en el rango horario establecido (5h) fue de 36,05 cebas ($n=38$, $DE=22,86$; rango=3-113). No se observaron diferencias significativas en cuanto al número de cebas proporcionadas por los padres en el día control de ambos grupos experimentales, aumentado y reducido (Test Post Hoc: tasa de cebas día control Aumentado vs tasa de cebas día control Reducido, $n=38$, $p=0,87$), es decir, que ambos grupos control partieron de tasas de aprovisionamiento similares. Sin embargo, la tasa de cebas fue

sensible a la manipulación experimental del tamaño de la nidada, de forma que varió significativamente entre el día control y el día experimental (Test de potencia estadística: $1-\beta=0,98$. Tabla 1). Así, el número de cebras se incrementó marcadamente después de aumentar el tamaño de la nidada en comparación con el día control (Test Post Hoc: tasa de cebras día control Aumentado vs tasa de cebras día experimental Aumentado $n=16$, $p<0,001$) mientras que disminuyó significativamente cuando redujimos el tamaño de nidada en comparación con el día control (Test Post Hoc: tasa de cebras día control Reducido vs tasa de cebras día experimental Reducido, $n=22$, $p<0,05$). Así pues, debido al efecto de la manipulación del tamaño de la nidada, la tasa de cebras el día experimental del grupo Aumentado fue significativamente superior a la tasa de cebras del grupo Reducido (Test Post Hoc: tasa de cebras día experimental Aumentado vs tasa de cebras día experimental Reducido, $n=38$, $p<0,001$. Figura 1) a pesar de que, como ya se indicó anteriormente, las tasas durante el día control de ambos grupos fueron similares.

Por otra parte, no se encontró efecto alguno en relación al factor sexo (Test de potencia estadística: $1-\beta=0,98$. Tabla 1), de forma que el número de cebras no se vio afectado por el sexo del progenitor y además, el efecto del experimento en cuanto a la tasa de cebras no fue sexo-dependiente (Test de potencia estadística: $1-\beta=0,98$. Tabla 1) ya que ambos sexos se vieron afectados de un modo similar a la manipulación del tamaño de nidada. La tasa de cebras, independientemente del tipo de tratamiento aplicado, fue sensible también a la fecha de eclosión (Test de potencia estadística: $1-\beta=0,98$. Tabla 1), de modo que el número de eventos de alimentación varió con el transcurso de la estación de cría, en este caso cuanto más tarde se producía la eclosión menos cebras proporcionaron los padres (Test de potencia estadística: $1-\beta=0,98$. Tabla 1).

Tasa de Cebas

Variables	F _{1,33}	p
Sexo	2,4	0,13
Tratamiento	2,7	0,11
Fecha de eclosión	18,9	0,00 *
Sexo*Tratamiento	0,1	0,71
TIEMPO	5,0	0,03 *
TIEMPO*Sexo	0,01	0,94
TIEMPO*Tratamiento	26,5	0,00 *
TIEMPO*Fecha eclosión	7,0	0,01 *
TIEMPO*Sexo*Tratamiento	0,9	0,36

Tabla.1: ANOVA de medidas repetidas (RMANOVA) comparando la tasa de cebas entre el día control y el día experimental (variable TIEMPO), en relación al Tratamiento realizado (Aumento o Reducción de nidada), el factor Sexo de los padres y el factor Fecha de eclosión.

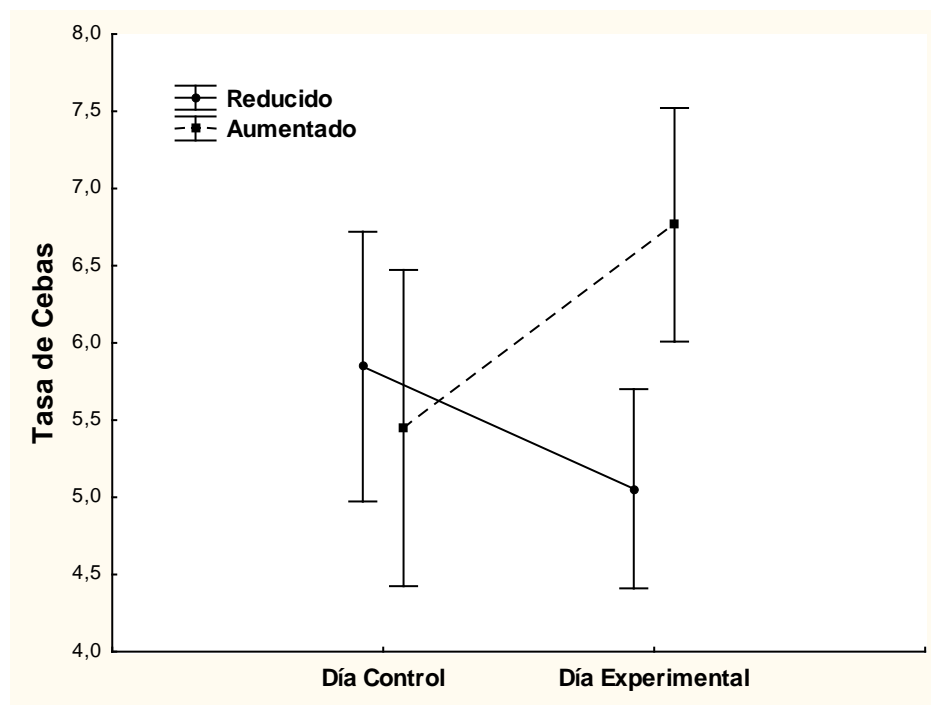


Fig.1: Diferencias en el ratio de aprovisionamiento (Nº de cebas) entre el día control y el día experimental en relación al tratamiento de manipulación de tamaño de nidada (Aumentado o Reducido). Número de sujetos del grupo Aumentado = 16 y número de sujetos del grupo Reducido = 22.

En relación a la tasa de cebas por pollo, la media de presas recibida por cada pollo durante el día control fue de 7,18 (n=38, DE=5,15, rango=0,75-28,3). No se encontraron en relación a esta variable diferencias significativas entre el día control y el día experimental (Test de potencia estadística: $1-\beta=0,85$. Tabla 2). En este caso, el número de cebas por pollo que proporcionaron los padres durante el día experimental fue similar al proporcionado durante el día control, independientemente de si se aumentó o se redujo el tamaño de nidada. Tampoco encontramos un efecto del sexo del progenitor, es decir, que los sujetos aportaron un número similar de cebas por pollo independientemente del tratamiento recibido e independientemente del sexo del progenitor (Test de potencia estadística: $1-\beta=0,85$. Tabla 2). La tasa de cebas por pollo fue sensible a la fecha de eclosión (Test de potencia estadística: $1-\beta=0,85$. Tabla 2), por el mismo motivo que lo fue la tasa de aprovisionamiento (Tabla 1).

Tasa de cebas por pollo		
Variables	F _{1,33}	p
Sexo	2,2	0,14
Tratamiento	0,3	0,59
Fecha de eclosión	15,1	0,00 *
Sexo*Tratamiento	0,0	0,83
TIEMPO	2,6	0,12
TIEMPO*Sexo	0,0	0,85
TIEMPO*Tratamiento	0,4	0,51
TIEMPO*Fecha eclosión	4,3	0,05 *
TIEMPO*Sexo*Tratamiento	2,0	0,16

Tabla.2: ANOVA de medidas repetidas (RMANOVA) comparando la tasa de cebas por pollo entre el día control y el día experimental (variable TIEMPO), en relación al Tratamiento realizado (Aumento o Reducción de nidada), el factor Sexo de los padres y el factor Fecha de eclosión.

En cuanto al tamaño de presa, la media de tamaño proporcionado durante el día control fue 2,06 (n=38, DE= 0,34, rango= 1,26-2,64), teniendo en cuenta que tamaño inferior es uno y el tamaño mayor es tres. No hubo un efecto del tratamiento en el tamaño de presa proporcionado por los padres, de forma que la medida de los ítems

entregados durante el día control fue similar a los entregados durante el día experimental, independientemente de si se aumentó o se redujo el tamaño de la nidada (Test de potencia estadística: $1-\beta=0,76$. Tabla 3).

Tampoco encontramos en este caso un efecto del sexo del progenitor en relación al tamaño de presa en función del tratamiento aplicado (Test de potencia estadística: $1-\beta=0,76$. Tabla 3).

Tamaño de Presa		
Variables	F_{1,33}	p
Sexo	0,1	0,82
Tratamiento	2,4	0,13
Fecha de eclosión	0,2	0,70
Sexo*Tratamiento	2,7	0,11
TIEMPO	0,1	0,71
TIEMPO*Sexo	1,5	0,23
TIEMPO*Tratamiento	1,4	0,24
TIEMPO*Fecha eclosión	0,1	0,82
TIEMPO*Sexo*Tratamiento	0,2	0,68

Tabla.3: ANOVA de medidas repetidas (RMANOVA) comparando el Tamaño de Presa entre el día control y el día experimental (variable TIEMPO), en relación al Tratamiento realizado (Aumento o Reducción de nidada), el factor Sexo de los padres y el factor Fecha de eclosión.

Finalmente, en referencia a la selección del tipo de presa, los porcentajes de presa medio proporcionados durante el día control fueron 44% de orugas ($n=38$, $DE=0,20$, rango=9-83%), 15% de arañas ($n=38$, $DE=0,10$, rango=0-42%) y 41% de otros ($n=38$, $DE=0,18$, rango=8-81%). La manipulación del tamaño de nidada, independientemente del tipo de tratamiento, no alteró significativamente los porcentajes de presas aportados por los padres. Así, para ninguna de las tres categorías de presas establecidas se observaron diferencias significativas entre el día control y el día experimental, ni en el caso de aumentar ni en el de reducir experimentalmente el tamaño de nidada (Test de potencia estadística: Arañas: $1-\beta=0,87$. Orugas: $1-\beta=0,71$ y Otros: $1-\beta=0,81$. Tablas 4-6).

El factor sexo del progenitor tampoco tuvo efecto en el porcentaje de presas proporcionado en relación al tratamiento aplicado (Tablas 4-6). En el caso del

porcentaje de arañas, hay un efecto del sexo previo al experimento (Test de potencia estadística: $1-\beta=0,87$.Tabla 4) ya que las hembras aportan en media un porcentaje superior de arañas que los machos. Sin embargo, el efecto del experimento tampoco fue sexo-dependiente, de forma que el porcentaje de arañas aportado no se vio afectado por el tratamiento aplicado en función del sexo del progenitor (Test de potencia estadística: $1-\beta=0,87$; Tabla 4). Por otro lado, la fecha de eclosión también afectó a los porcentajes de presas entregados (Tablas 4-6).

Porcentaje de Arañas

Variables	F _{1,33}	p
Sexo	8,0	0,01 *
Tratamiento	0,2	0,67
Fecha de eclosión	0,3	0,60
Sexo*Tratamiento	0,5	0,47
TIEMPO	5,9	0,02 *
TIEMPO*Sexo	0,3	0,59
TIEMPO*Tratamiento	1,1	0,29
TIEMPO*Fecha eclosión	6,7	0,01 *
TIEMPO*Sexo*Tratamiento	0,0	0,84

Tabla.4: ANOVA de medidas repetidas (RMANOVA) comparando el Porcentaje de Arañas entre el día control y el día experimental (variable TIEMPO), en relación al Tratamiento realizado (Aumento o Reducción de nidada), el factor Sexo de los padres y el factor Fecha de eclosión.

Porcentaje de Orugas

Variables	F _{1,33}	p
Sexo	2,0	0,17
Tratamiento	5,4	0,03 *
Fecha de eclosión	4,2	0,05 *
Sexo*Tratamiento	0,0	0,94
TIEMPO	1,0	0,34
TIEMPO*Sexo	0,6	0,46
TIEMPO*Tratamiento	0,0	0,84
TIEMPO*Fecha eclosión	1,1	0,31
TIEMPO*Sexo*Tratamiento	0,1	0,80

Tabla.5: ANOVA de medidas repetidas (RMANOVA) comparando el Porcentaje de Orugas entre el día control y el día experimental (variable TIEMPO), en relación al Tratamiento realizado (Aumento o Reducción de nidada), el factor Sexo de los padres y el factor Fecha de eclosión.

Porcentaje de Otros

Variables	F _{1,33}	p
Sexo	0,0	0,99
Tratamiento	6,2	0,02 *
Fecha de eclosión	4,2	0,05 *
Sexo*Tratamiento	0,0	0,92
TIEMPO	0,0	0,83
TIEMPO*Sexo	1,3	0,27
TIEMPO*Tratamiento	2,0	0,16
TIEMPO*Fecha eclosión	0,1	0,81
TIEMPO*Sexo*Tratamiento	0,1	0,76

Tabla.6: ANOVA de medidas repetidas (RMANOVA) comparando el Porcentaje de Otros entre el día control y el día experimental (variable TIEMPO), en relación al Tratamiento realizado (Aumento o Reducción de nidada), el factor Sexo de los padres y el factor Fecha de eclosión.

DISCUSIÓN

Los resultados mostrados en nuestro estudio indican que los carboneros comunes de nuestra población fueron capaces de responder de forma inmediata en términos de esfuerzo parental a la manipulación del tamaño de nidada. La tasa de aprovisionamiento fue sensible a nuestro experimento, reduciéndose al disminuir el tamaño de nidada respecto del tamaño original e incrementándose al aumentarla. Estos resultados concuerdan con los obtenidos en diversos estudios previos, que también manipularon el tamaño de nidada en *Parus major* (Verhulst & Tinbergen, 1997; Sanz & Tinbergen, 1999; Neuenschwander *et al.*, 2003) y en diferentes especies de aves paseriformes (Nur, 1984; Orell *et al.*, 1996; Sanz & Tinbergen, 1999; Magrath *et al.*, 2007), en los que también se observó flexibilidad en el comportamiento de forrajeo en cuanto a cantidad de alimento entregado en el nido.

Además, en nuestro estudio los padres se adaptaron al nivel de demanda de la pollada, esforzándose en aumentar el número de cebas cuando la nidada fue aumentada, de forma que la cantidad de alimento proporcionado a cada pollo se mantuvo prácticamente constante respecto al día control. Así, la tasa de cebas por pollo no fue afectada por el tipo de tratamiento aplicado y tanto los pollos de las nidadas que fueron aumentadas como los pollos de las que fueron reducidas recibieron un número de cebas similar. De esta forma, los progenitores fueron capaces de compensar totalmente el aumento de demanda incrementando el

número de cebas en proporción. Estos resultados coinciden con los obtenidos en trabajos similares en esta especie (Sanz & Tinbergen, 1999; Neuenschwander *et al.*, 2003) y en otras especies de passeriformes (Moreno *et al.*, 1995; García-Navas & Sanz, 2010). No obstante, este patrón no ha sido reportado en todos los trabajos. Encontramos así casos en los que, aunque se incrementaron las tasas de cebas con el aumento de demanda de la progenie, la compensación no llegó a ser total y la tasa de cebas por pollo fue menor en las nidadas aumentadas que en las reducidas (Wright & Cuthill, 1990a; Rytönen *et al.*, 1996; Naef-Daenzer *et al.*, 2000; Magrath *et al.*, 2007). Esto podría estar indicando que hay un techo o tope a partir del cual ya no es posible compensar, y el hecho de que en nuestro estudio los padres fueran capaces de compensar totalmente podría sugerir que el aumento de esfuerzo aplicado (incrementar con dos pollos más el tamaño de nidada original) resultó leve o insuficiente y no se llegó a alcanzar un nivel de esfuerzo máximo. Una explicación alternativa para estas discrepancias podría radicar en la existencia de diferencias en la diversidad de presas o en la distribución de alimento en las áreas de estudio, de forma que en algunos casos podría estar limitando la capacidad de respuesta de los padres ante una situación de elevada demanda de alimento de la progenie.

Por otro lado, en nuestra población de estudio, la flexibilidad en términos de esfuerzo parental se plasmó de un modo similar independientemente del sexo del progenitor, también en concordancia con los resultados obtenidos en diversos trabajos con la misma especie (Verhulst & Tinbergen, 1997; Sanz & Tinbergen, 1999; Neuenschwander *et al.*, 2003). Sin embargo, en otros experimentos con carbonero común sí se observaron diferencias entre sexos. Richner *et al.* (1995) observaron que las hembras en las puestas aumentadas no incrementaban el ratio de cebas en comparación con el grupo control, mientras que los machos sí lo hacían. Por otra parte, Sanz y Tinbergen (Sanz & Tinbergen, 1999) encontraron diferencias en los ratios de cebas entre machos y hembras cuando los pollos tenían seis días de edad, cebando los machos a tasas más elevadas que las hembras. No obstante, estas diferencias entre sexos desaparecieron cuando los pollos alcanzaron el pico de requerimiento de alimentación a la edad de doce días. Estos resultados aparentemente contradictorios, podrían sugerir que diferentes poblaciones, dentro de la misma especie, podrían responder de forma diferente ante una manipulación

similar del tamaño de nidada cuando las situaciones ecológicas difieren o bien en función del transcurso del período de cría.

En cuanto a la flexibilidad en relación a la selección de presa, en los resultados del presente estudio no se observó efecto del tratamiento aplicado en cuanto al tamaño de presa medio entregado en nido. Así pues, tanto los progenitores que tenían un alto requerimiento de alimento como aquellos a los que se redujo el tamaño de nidada aportaron presas de un tamaño similar a las entregadas durante el día control. Sin embargo, no son pocos los estudios que han encontrado una relación negativa entre nivel de requerimiento y el tamaño medio de presas entregadas en diferentes especies de aves. García-Navas y Sanz (2010) en su experimento de manipulación de nidada en *Cyanistes caeruleus*, observaron que los padres a los cuales se aumentó el tamaño de nidada redujeron el tamaño de presa medio entregado respecto al día control, mientras que los padres a los que se redujo el tamaño de nidada aumentaron el tamaño de presa medio. Existe pues, en este estudio, una fuerte evidencia de la existencia de un trade-off entre cantidad y calidad de presa, entendida como tamaño del alimento entregado. Encontramos además numerosos ejemplos de progenitores capaces de adaptar el nivel de exigencia de selección de presa, en relación al tamaño, al tiempo disponible para buscar alimento, que a su vez viene determinado por el nivel de requerimiento de alimento de la descendencia (Lifjeld, 1988; Grieco, 2001; Grieco, 2002). En nuestro experimento, sin embargo, no hemos observado flexibilidad en este sentido.

El concepto de selección de presa, además de ser entendido en relación al tamaño del ítem, puede referirse también al tipo o clase de presa. En este sentido, diversos estudios han constatado que los tipos de presas difieren entre sí en varios aspectos, por ejemplo en cuanto a cantidad y tipo de proteínas, carotenoides y antioxidantes que contienen (Arnold *et al.*, 2010), nivel de calcio, (García-Navas *et al.*, 2013) y cantidad de agua (Frey-Roos *et al.*, 1995). Así pues, podemos hablar de presas de distintas características y de diferente calidad. En relación a esto, diversos estudios previos encontraron una relación entre nivel de demanda de la pollada y la selección del tipo de presa. En el estudio de Wright *et al.* (1998) en *Sturnus vulgaris*, los padres con tamaños de puestas grandes incrementaron el ratio de cebas y compensaron de forma que sus pollos recibieron la misma cantidad de alimento que los pollos de puestas pequeñas. Sin embargo, las presas proporcionadas fueron de menor calidad

(con una mayor proporción de material no digerible por gramo) y esto repercutió en la condición física de la descendencia. Volviendo de nuevo al estudio de García-Navas y Sanz (2010), los resultados con Herrerillo mostraron que los padres que estaban sometidos a un mayor estrés con puestas aumentadas, y que por tanto aportaron un número de cebas superior, facilitaron presas más variadas y más fáciles de localizar en la zona de estudio (Tortricidos), mientras que los padres con puestas reducidas y menor nivel de estrés aportaron menos variedad de presas y mayor proporción de presas más difíciles de conseguir (Noctuidos). Además, las nidadas aumentadas recibieron un menor porcentaje de arañas en comparación con el día sin manipulación de puesta, mientras que las nidadas reducidas mantuvieron un porcentaje de arañas similar al aportado el día sin manipulación.

En nuestro experimento, sin embargo, no encontramos indicios de la existencia de flexibilidad en la selección del tipo de presa. El porcentaje de presas aportado no fue sensible al experimento, manteniéndose de forma similar los porcentajes de presas entregados (arañas, orugas u otros) en el día control y en el día experimental, independientemente del tipo de tratamiento aplicado (Moreno *et al.*, 1995; Siikamäki *et al.*, 1998). Un factor que podría haber afectado a la capacidad de adaptación en la selección de presa es la disponibilidad de alimento. Las condiciones ambientales durante la estación de cría en la que se llevó a cabo el presente estudio fueron especialmente severas, con precipitaciones muy abundantes durante las primeras fases del desarrollo de la pollada. Durante este mismo periodo, la zona de estudio estuvo también sometida a trabajos forestales que eliminaban parte de la cobertura arbustiva y de los árboles. Todas estas condiciones pudieron repercutir en la disponibilidad de alimento, reduciendo la abundancia de presas y por tanto limitando la capacidad de adaptar las tácticas de forrajeo a los cambios en la demanda de la pollada. De hecho, comparando los porcentajes de presas obtenidos durante el día control en nuestro estudio con los observados en el estudio de Pagani- Nuñez *et al* (2011) podemos comprobar que existe una gran diferencia en las proporciones de tipos de presa entregadas. Dicho estudio se desarrolló en la misma área en la que se llevó a cabo nuestro experimento pero durante la estación de cría del 2001. Así, mientras Pagani- Nuñez *et al* (2011) contabilizaron a través de filmaciones 44% de orugas, 42% de arañas y 14% de otros, nuestros porcentajes fueron 44% de orugas, 15% de arañas y 41% de

otros. El porcentaje de orugas se mantuvo igual, sin embargo los porcentajes de arañas y otros variaron considerablemente. Teniendo en cuenta que diferentes estudios subrayan la importancia de las arañas como recurso trófico para esta especie (Gadjos & Kristin, 1997; Arnold *et al.*, 2010; García-Navas *et al.*, 2013), el bajo porcentaje de arañas observado en nuestros resultados podría estar indicando una especial carencia de recursos tróficos, que podría a su vez estar limitando la capacidad de respuesta en la selección de presa. Por otro lado, la elevada tasa de abandono de nidos sufrida durante el estudio podría ser un indicador más de la especial crudeza sufrida durante el período de cría del 2012 y que podría estar repercutiendo en los resultados obtenidos.

Los resultados de nuestro experimento apoyaron la existencia de flexibilidad en el comportamiento de forrajeo en cuanto a cantidad de alimento aportado, entendido como esfuerzo parental, pero no mostraron indicios de la existencia de flexibilidad en cuanto a calidad de presa, entendida como selección de tamaño y tipo de presa. Esto sugiere que si bien nuestra población fue capaz de adaptar la cantidad de alimento entregado en nido en proporción al nivel de demanda de la progenie, sin embargo, no presentó la capacidad de adaptar la táctica de forrajeo al nivel de requerimiento de la pollada, variando la selección de presa. Alternativamente y como ya se ha comentado, nuestros resultados negativos podrían ser producto de que el aumento de pollada con solo dos pollos no fuera suficiente para observar cambios en la estrategia de forrajeo en cuanto a selección de presa. El hecho de que los padres aumentaran su tasa de trabajo hasta compensar totalmente el número de cebas por pollo, sugiere que el aumento de esfuerzo requerido fue perfectamente alcanzado. Sería interesante, de cara a próximas investigaciones, incrementar el número de pollos intercambiados entre nidos para comprobar si con diferencias mayores en el nivel de requerimiento se observan cambios a nivel de selección de presa.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a la dirección del Máster de Etología dado que su trabajo de organización me ha permitido conocer a compañeros extraordinarios y profesores enamorados de su trabajo que me han contagiado su pasión. Gracias también por brindarme la oportunidad de colaborar con el equipo del Museo de Ciencias

Naturales de Barcelona, entre los cuales, quiero agradecer especialmente a Juan Carlos Senar y a Lluisa Arroyo por su apoyo constante durante la elaboración del estudio y su cercanía en momentos difíciles, a Emilio Pagani-Nuñez por el trabajo de campo realizado y a Javier Quesada por su paciencia y saber escuchar, por su ayuda en el análisis estadístico de los datos y por sus consejos constructivos.

REFERENCIAS

- Arnold, K.E., Ramsay, S.L., Donaldson, C. & Adam, A. (2007) Parental prey selection affects risk-taking behaviour and spatial learning in avian offspring. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274, 2563-2569
- Arnold, K.E., RAMSAY, S.L., HENDERSON, L.I.N.D. & LARCOMBE, S.D. (2010) Seasonal variation in diet quality: antioxidants, invertebrates and blue tits *Cyanistes caeruleus*. *Biol. J. Linn. Soc.* 99, 708-717
- Balen, J.H.V. (1973) A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. *Ardea* 61, 1-93
- Banbura, J., Perret, P., Blondel, J., Thomas, D.W., Cartan-Son, M. & Lambrechts, M.M. (2004) Effects of Protocalliphora parasites on nestling food composition in Corsican Blue Tits *Parus caeruleus*: consequences for nestling performance. *Acta Ornithologica* 39, 93-103
- Barba, E., ATIENZAR, F., Marin, M., MONROS, J.S. & Gil-Delgado, J.A. (2009) Patterns of nestling provisioning by a single-prey loader bird, Great Tit *Parus major*. *Bird Study* 56, 187-197
- Belke, T.W. & Kwan, T.Y. (2000) The effect of changes in availability on food selection at different levels of deprivation. *Psychological Record* 50, 529-541
- Blondel, J., Dervieux, A., Maistre, M. & Perret, P. (1991) Feeding ecology and life history variation of the blue tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. *Oecologia* 88, 9-14
- Cowie, R.J. & Hinsley, S.A. (1988) Feeding ecology of great tits (*Parus major*) and blue tits (*Parus caeruleus*), breeding in suburban gardens. *The Journal of Animal Ecology* 611-626
- Faul, F., Erdfelder, E., Lang, A.G. & Buchner, A. (2007) G* Power 3: A flexible statistical power analysis program for the social, behavioral, and biomedical sciences. *Behavior research methods* 39, 175-191
- Frey-Roos, F., Brodmann, P.A. & Reyer, H.U. (1995) Relationships between food resources, foraging patterns, and reproductive success in the water pipit, *Anthus sp. spinoletta*. *Behav. Ecol.* 6, 287-295

- Gadjos, Peter and Kristin, Anton (1997) Spiders (Araneae) as bird food
- García-Navas,V., Ferrer,E.S. & Sanz,J.J. (2013) Prey Choice, Provisioning Behaviour, and Effects of Early Nutrition on Nestling Phenotype of Titmice. *Ecoscience* 20, 9-18
- García-Navas,V. & Sanz,J.J. (2010) Flexibility in the Foraging Behavior of Blue Tits in Response to Short-Term Manipulations of Brood Size. *Ethology* 116, 744-754
- Gibb,J.A. & Betts,M.M. (1963) Food and food supply of nestling tits (Paridae) in Breckland pine. *The Journal of Animal Ecology* 489-533
- Grieco,F. (2001) Short-term regulation of food-provisioning rate and effect on prey size in blue tits, *Parus caeruleus*. *Anim. Behav.* 62, 107-116
- Grieco,F. (2002) Time constraint on food choice in provisioning blue tits, *Parus caeruleus*: the relationship between feeding rate and prey size. *Anim. Behav.* 64, 517-526
- Grundel,R. (1990) The role of dietary diversity, prey capture sequence and individuality in prey selection by parent mountain chickadees (*Parus gambeli*). *The Journal of Animal Ecology* 959-976
- Horak,P. (2003) When to pay the cost of reproduction? A brood size manipulation experiment in great tits (*Parus major*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54, 105-112
- Krebs,J.R., Kacelnik,A. & Taylor,P. (1978) Test of Optimal Sampling by Foraging Great Tits. *Nature* 275, 27-31
- Lifjeld,J.T. (1988) Prey choice and nestling hunger: an experiment with pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Anim. Behav.* 36, 134-139
- Magrath,M.J., Janson,J., Komdeur,J., Elgar,M.A. & Mulder,R.A. (2007) Provisioning adjustments by male and female fairy martins to short-term manipulations of brood size. *Behaviour* 144, 1119-1132
- Moreno,J., Cowie,R.J., Sanz,J.J. & Williams,R.S.R. (1995) Differential Response by Males and Females to Brood Manipulations in the Pied Flycatcher - Energy-Expenditure and Nestling Diet. *J. Anim. Ecol.* 64, 721-732
- Moreno,J. (1987) Parental care in the wheatear *Oenanthe oenanthe*: effects of nestling age and brood size. *Ornis Scandinavica* 291-301
- Naef-Daenzer,B. & Keller,L.F. (1999) The Foraging Performance of Great and Blue Tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in Relation to Caterpillar Development, and Its Consequences for Nestling Growth and Fledging Weight. *J. Anim. Ecol.* 68, 708-718
- Naef-Daenzer,L., Naef-Daenzer,B. & Nager,R.G. (2000) Prey selection and foraging performance of breeding Great Tits *Parus major* in relation to food availability. *J. Avian Biol.* 31, 206-214

- Neuenschwander, S., Brinkhof, M.W., Kruuk, M. & Richner, H. (2003) Brood size, sibling competition, and the cost of begging in great tits (*Parus major*). *Behavioral Ecology* 14, 457-462
- Nour, N., Currie, D., Matthysen, E., VAN DAMME, R. & Dhondt, A.A. (1998) Effects of habitat fragmentation on provisioning rates, diet and breeding success in two species of tit (great tit and blue tit). *Oecologia* 114, 522-530
- Nur, N. (1984) Feeding frequencies of nestling blue tits (*Parus caeruleus*): costs, benefits and a model of optimal feeding frequency. *Oecologia* 65, 125-137
- Orell, M., Rytönen, S., Koivula, K., Ronkainen, M. & Rahiala, M. (1996) Brood size manipulations within the natural range did not reveal intragenerational cost of reproduction in the Willow Tit *Parus montanus*. *Ibis* 138, 630-637
- Pagani-Nuñez, E., Ruiz, I., Quesada, J., Negro, J.J. & Senar, J.C. (2011) The diet of Great Tit *Parus major* nestlings in a Mediterranean Iberian forest: the important role of spiders. *Animal Biodiversity and Conservation* 34, 355-361
- Pyke, G.H., Pulliam, H.R. & Charnov, E.L. (1977) Optimal Foraging - Selective Review of Theory and Tests. *Quarterly Review of Biology* 52, 137-154
- Quesada, J. & Senar, J.C. (2012) Marking Great tit *Parus Major* nestlings: identifying sources of paint loss and assessing an effective marking effort. *Revista Catalana d'Ornitologia* 28, 20-27
- Rechten, C., Avery, M. & Stevens, A. (1983) Optimal Prey Selection - Why do Great Tits Show Partial Preferences. *Anim. Behav.* 31, 576-584
- Richner, H., Christie, P. & Oppliger, A. (1995) Paternal investment affects prevalence of malaria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92, 1192-1194
- Rytönen, S., Koivula, K. & Orell, M. (1996) Patterns of per-brood and per-offspring provisioning efforts in the Willow Tit *Parus montanus*. *J. Avian Biol.* 27, 21-30
- Sanz, J.J. & Tinbergen, J.M. (1999) Energy expenditure, nestling age, and brood size: an experimental study of parental behavior in the great tit *Parus major*. *Behav. Ecol.* 10, 598-606
- Siikamäki, P., Haimi, J., Hovi, M. & Rätti, O. (1998) Properties of food loads delivered to nestlings in the pied flycatcher: effects of clutch size manipulation, year, and sex. *Oecologia* 115, 579-585
- Smith, H.G., Kruuk, H., Fontell, K. & Ljungström, M. (1988) Feeding frequency and parental division of labour in the double-brooded great tit *Parus major*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22, 447-453
- Stephens, D.W., Brown, J.S. & Ydenberg, R.C. (2007) *Foraging: Behavior and Ecology*, The University of Chicago Press, Chicago
- Verhulst, S. & Tinbergen, J.M. (1997) Clutch size and parental effort in the Great Tit *Parus major*. *Ardea* 85, 111-126

- Wilkin, T.A., King, L.E. & Sheldon, B.C. (2009) Habitat quality, nestling diet, and provisioning behaviour in great tits *Parus major*. *J. Avian Biol.* 40, 135-145
- Wright, J., Both, C., Cotton, P.A. & Bryant, D. (1998) Quality vs. quantity: energetic and nutritional trade-offs in parental provisioning strategies. *J. Anim. Ecol.* 620-634
- Wright, J. & Cuthill, I. (1990a) Biparental care: short-term manipulation of partner contribution and brood size in the starling, *Sturnus vulgaris*. *Behavioral Ecology* 1, 116-124
- Wright, J. & Cuthill, I. (1990b) Manipulation of sex differences in parental care: the effect of brood size. *Animal behaviour* 40, 462-471