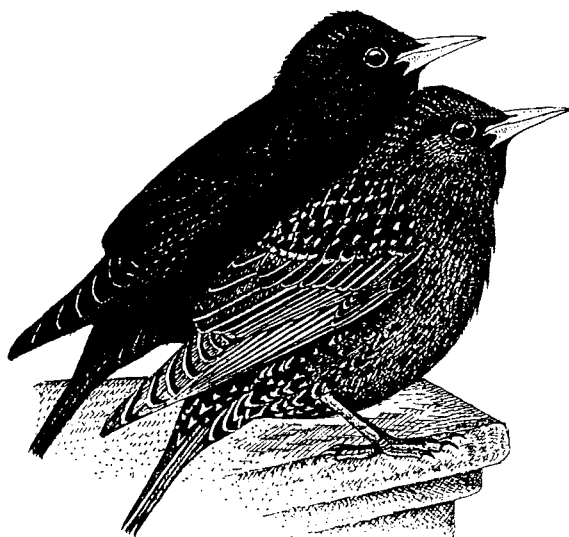


**TERRITORIALITAT INTERSPECÍFICA DE  
*Sturnus vulgaris* L. I *Sturnus unicolor* Temm., DUES  
ALOESPÈCIES EN CONTACTE SECUNDARI:  
HÀBITAT DE CRIA, CONDUCTA AGONÍSTICA I  
CANTS TERRITORIALS**



**Anna Motis i Berta**

**Barcelona, 2 de març del 1994**

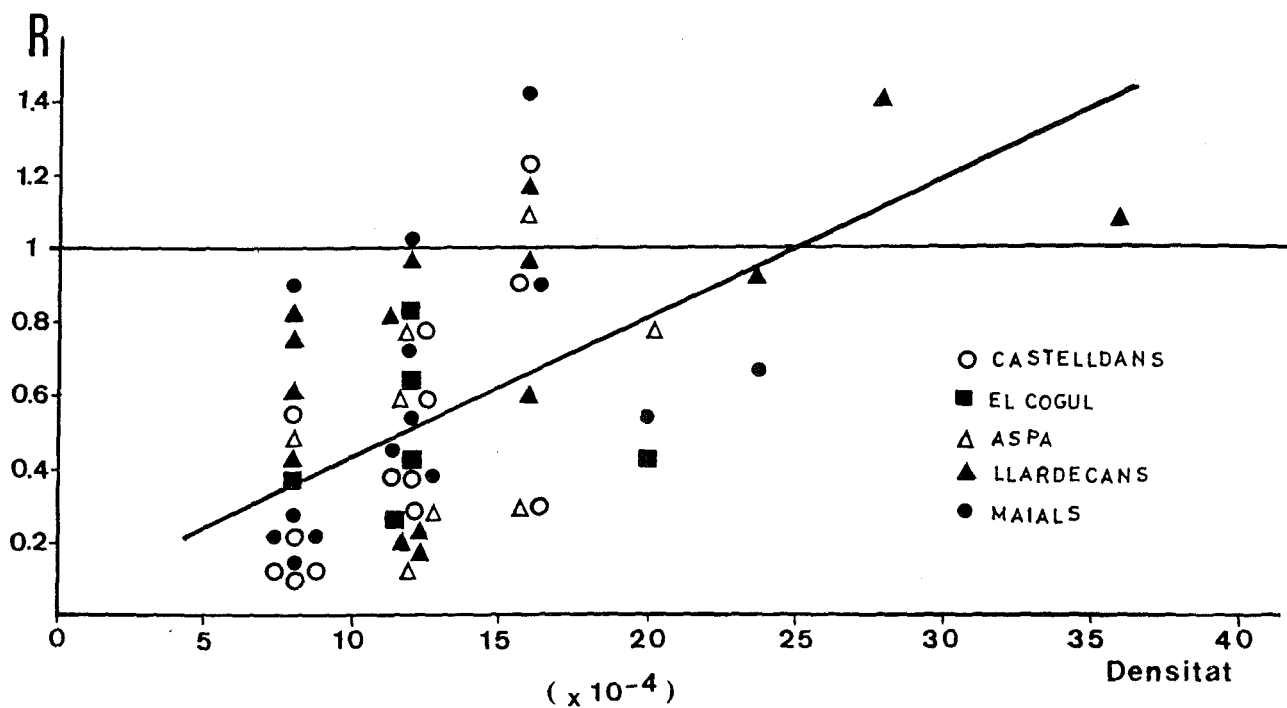


FIGURA 17.- Variació de l'índex d'agregació R en funció de la densitat (nombre de vessants ocupats/m<sup>2</sup>) pel conjunt de mostres obtingudes en tots els pobles (vegeu Material i Mètodes, apartat 6.2.).  $R=0.087+0.037 \times \text{densitat} (x10^{-3})$ .



## CASTELLDANS

FIGURA 18a

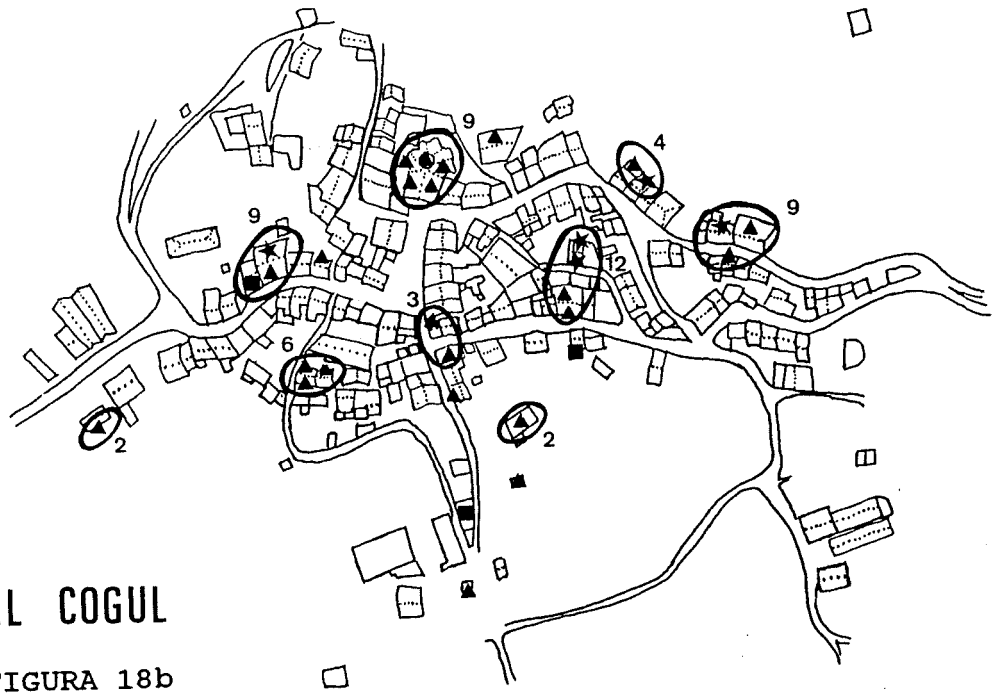
FIGURES 18a-e .- Vessants ocupats amb almenys una parella en cadascuna de les localitats mostrejades. Cada agrupació encerclada correspon a un nucli reproductor. La xifra indica el nombre de parelles del nucli.

▲ Sturnus vulgaris

■ Sturnus unicolor

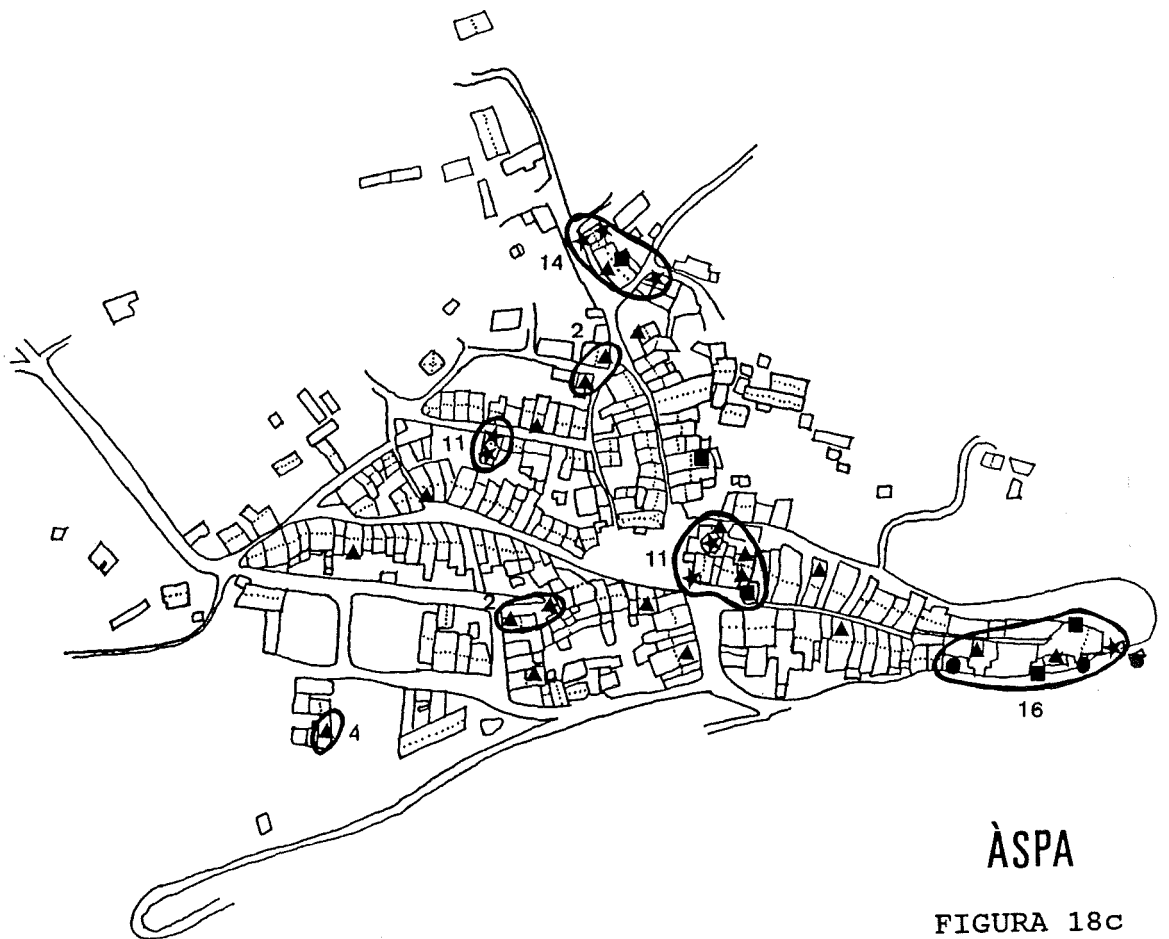
● Sturnus spp.

★ vessant amb les dues espècies



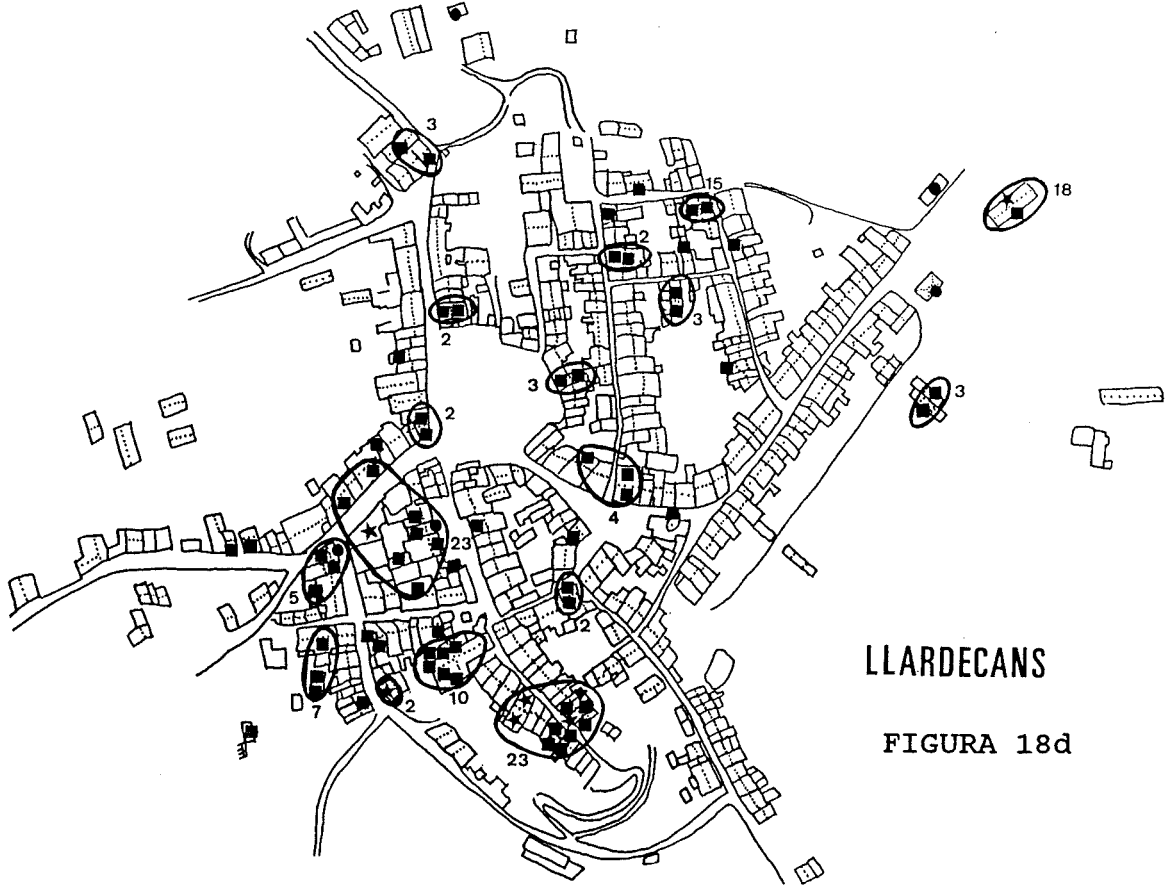
**EL COGUL**

FIGURA 18b



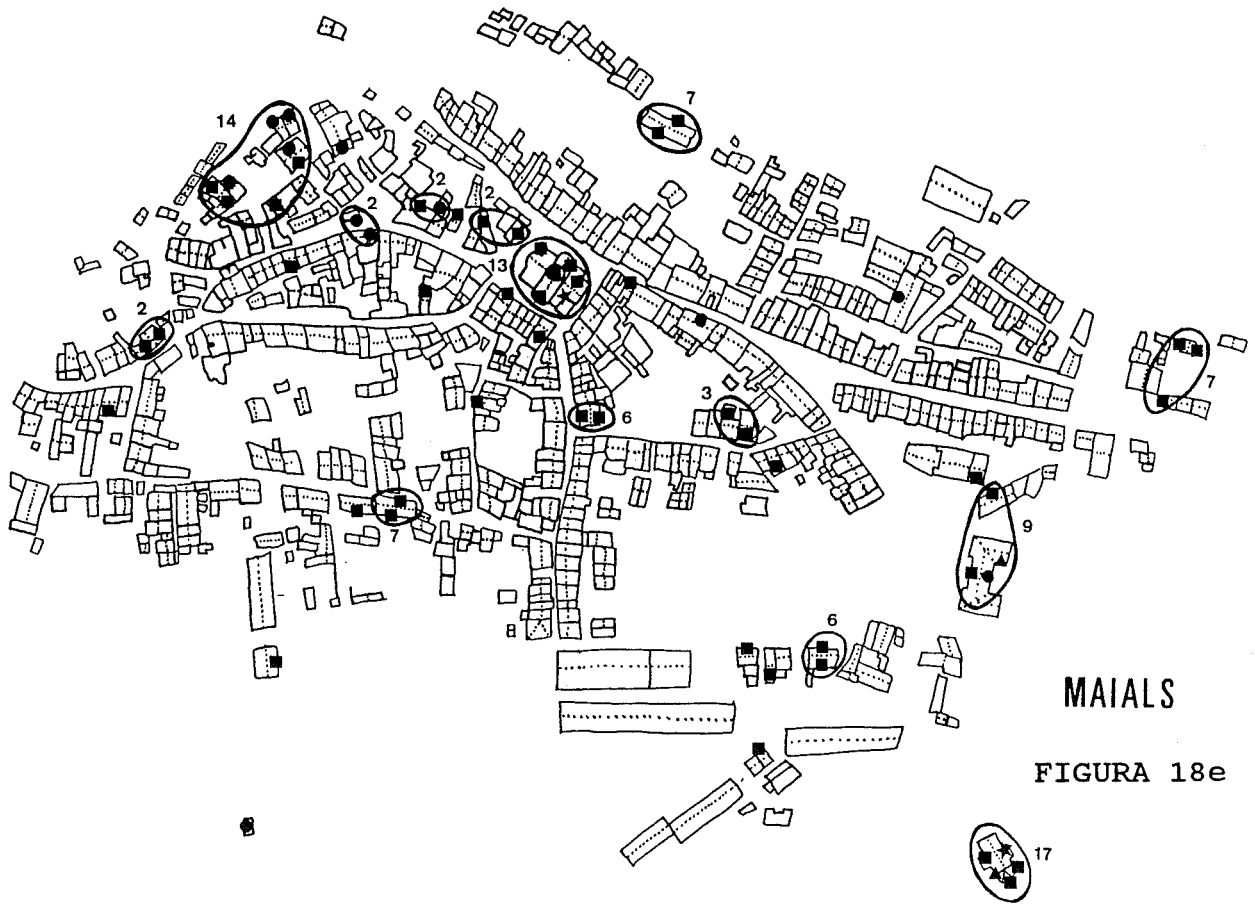
**ÀSPA**

FIGURA 18c



LLARDECANS

FIGURA 18d



MAIALS

FIGURA 18e

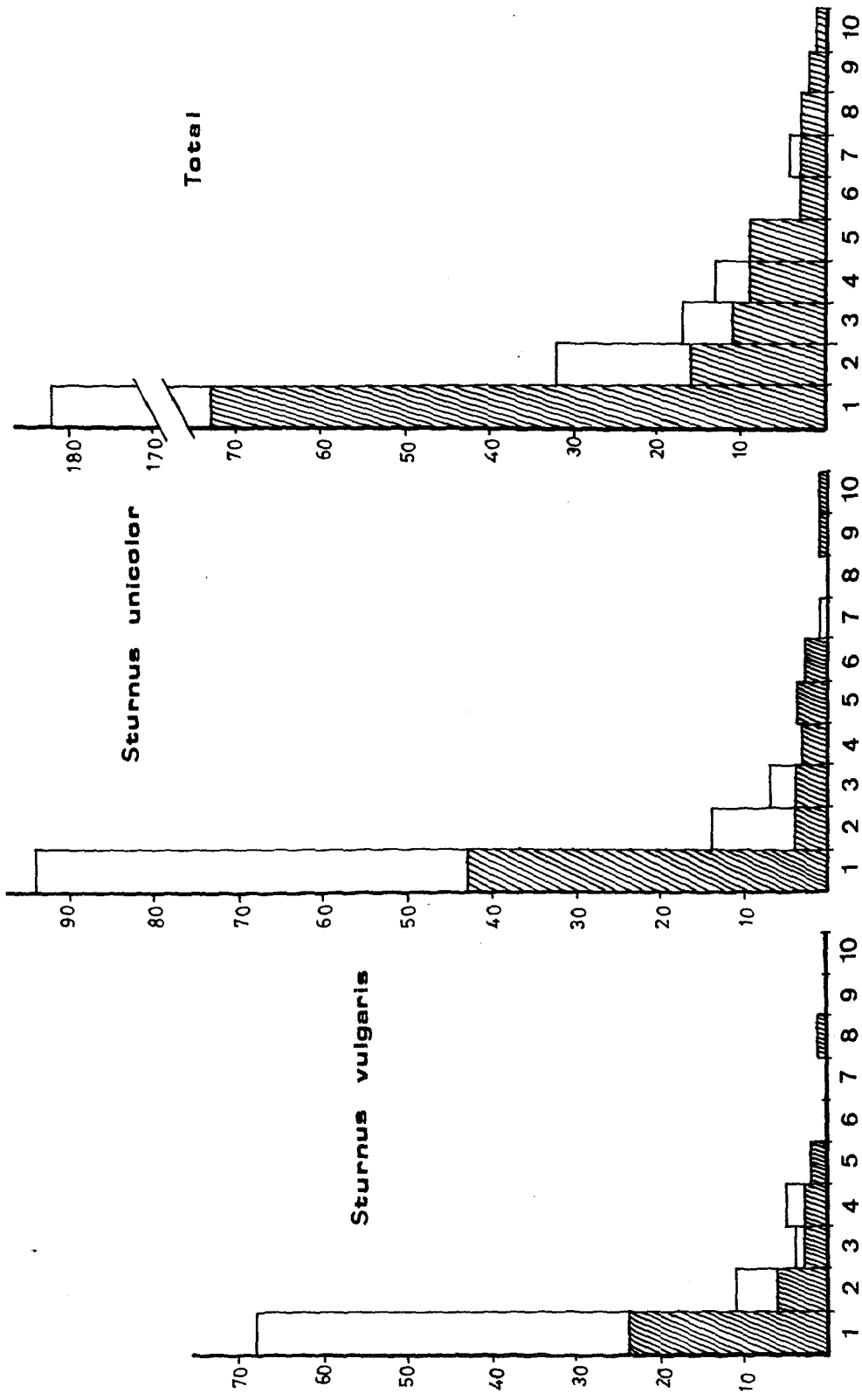


FIGURA 19.- Freqüència de vessants en funció del nombre de nius per a cadascuna de les espècies (sense considerar els vessants mixtes), i pel total (que inclou vessants mixtes i *Sturnus spp.*). La part ratllada indica el nombre de vessants que son òptims (de categories A3 i A2).

### 7.2.2. Densitat de parelles

La mitjana del nombre de parelles per nucli reproductor en cada localitat es mostra a la Taula 7. El màxim trobat ha estat d'un nucli amb 22 parelles i dos amb 23. La mitjana dels pobles ocupats amb Sturnus vulgaris (Castelldans i El Cogul) és lleugerament inferior a la dels pobles amb Sturnus unicolor (Llardecans i Maials), però aquestes diferències no resulten significatives en cap dels casos (U de Mann-Whitney dues cues,  $U_{16,17}=105$ ,  $U_{16,14}=81$ ,  $U_{9,17}=71.5$  i  $U_{9,14}=62$  respectivament, n.s.). Àspa, la localitat amb la proporció d'espècies més equilibrada, és la que presenta les mitjanes més elevades.

En la distribució de la freqüència del nombre de parelles per vessant que es mostra en la Figura 19, s'adverteix una gran quantitat de vessants amb una sola parella i que la distribució de les freqüències és similar en ambdues espècies, arribant però Sturnus unicolor a xifres més elevades. La mitjana del nombre de nius/vessant, sense considerar els vessants amb un sol niu per tal d'evitar l'excessiva influència de les parelles que crien aïllades (Taula 8), no presenta però diferències significatives entre ambdues espècies (U de Mann-Whitney dues cues,  $Z_{23,34}=0.7726$ , n.s.).

També el nombre de vessants amb 5 o més nius és més elevat en Sturnus unicolor que en Sturnus vulgaris, però les diferències tampoc no són significatives (chi-quadrat,  $X^2=1.262$ , 1 g.l.l.,  $p=0.2614$ , n.s.) (Taula 8). El màxim trobat en Sturnus vulgaris és d'un vessant amb 8 parelles, mentre que en Sturnus unicolor s'han obtingut dos vessants amb 9 i 10 parelles respectivament. Tots aquests resultats són sense tenir en compte els vessants mixtes, amb presència de parelles de les dues espècies, els quals són tractats a continuació.

	$\bar{X} \pm SD$	N
CASTELLDANS	5.4 ± 5.9	16
EL COGUL	6.2 ± 3.6	9
ÀSPA	8.5 ± 5.8	7
LLARDECANS	7.4 ± 7.5	17
MAIALS	6.9 ± 4.8	14
TOTAL POBLES	6.7 ± 5.8	63

TAULA 7.- Mitjana i desviació típica del nombre de parelles per nucli reproductor en cada localitat i en el conjunt dels pobles.

	$\bar{X} \pm SD$	5 o + parelles	N
<u>Sturnus vulgaris</u> *	3.1 ± 1.5	13.0%	23
<u>Sturnus unicolor</u> *	3.5 ± 2.0	29.4%	34
Vessants mixtes	4.5 ± 2.4	45.4%	22

TAULA 8.- Mitjana i desviació típica del nombre de parelles per vessant i percentatge del total de vessants ocupats per 5 o més parelles, pel conjunt de les localitats.

\*: no s'han considerat els vessants amb només una parella.

### 7.3. Característiques de les colònies mixtes

En el conjunt de les localitats estudiades, les dues espècies s'han trobat nidificant juntes en un total de 22 vessants, que suposen un 27.8% del total de vessants ocupats amb dues o més parelles.

En totes les localitats excepte Àspa, una de les espècies és molt més nombrosa que l'altra (vegeu Taula 4). Aquest fet, fa interessant saber on situen el niu les parelles de l'espècie minoritària dins d'un poble que està ocupat per l'altra espècie. A la Taula 9 s'observa com en tots els casos és més elevat el nombre de parelles situades en els vessants ocupats



també per l'altra espècie, que els nius aïllats o en grups monoespecífics de l'estornell que es troba en minoria numèrica.

La major part dels vessants "mixtes" són de característiques òptimes, sobretot de categoria A3 (Figura 20). D'altra banda, en comparació amb les colònies monoespecífiques, presenten un nombre de parelles per vessant més elevat (Taula 8), que resulta significativament superior respecte dels vessants amb només Sturnus vulgaris ( $t=3.905$ , 43 g.ll.,  $p\leq 0.001$ ). Així mateix, la proporció de vessants mixtes amb 5 o més parelles també és significativament més elevada respecte de Sturnus vulgaris (chi-quadrat,  $X^2=4.280$ , 1 g.ll.,  $p=0.0386$ ), però no en el cas de Sturnus unicolor (chi-quadrat,  $X^2=0.880$ , 1 g.ll.,  $p=0.3482$ , n.s.). El màxim nombre de parelles trobat en aquests vessants mixtes ha estat de dos amb 8 i un amb 9 parelles.

Pel que fa als nuclis reproductors, si considerem només els mixtes, la mitjana del nombre de parelles per nucli és de  $\bar{X} \pm SD = 13 \pm 5.9$  ( $N=16$ ), significativament superior a la de  $\bar{X} \pm SD = 6.7 \pm 5.8$  ( $N=63$ ) del total de nuclis reproductors ( $t=3.831$ , 77 g.ll.,  $p\leq 0.001$ ).

Així doncs, els vessants amb parelles de les dues espècies són la majoria de característiques òptimes i presenten una mitjana de nombre de nius superior a la general, tant pel que fa al propi vessant com en el conjunt de parelles que formen el nucli reproductor.

	A	B	ESPÈCIE MINORITÀRIA
CASTELLDANS	3 (100%)	0 (0%)	<u>S. unicolor</u>
EL COGUL	8 (72.8%)	3 (27.3%)	<u>S. unicolor</u>
ÀSPA	19 (73.1%)	7 (26.9%)	<u>S. unicolor</u>
LLARDECANS	6 (100%)	0 (0%)	<u>S. vulgaris</u>
MAIALS	2 (66.7%)	1 (33.3%)	<u>S. vulgaris</u>

TAULA 9.- Situació de les parelles de l'espècie minoritària en cada localitat. A: nombre de parelles situades en vessants mixtes (amb parelles de l'altre espècie). B: nombre de parelles aïllades o en grups monoespecífics.

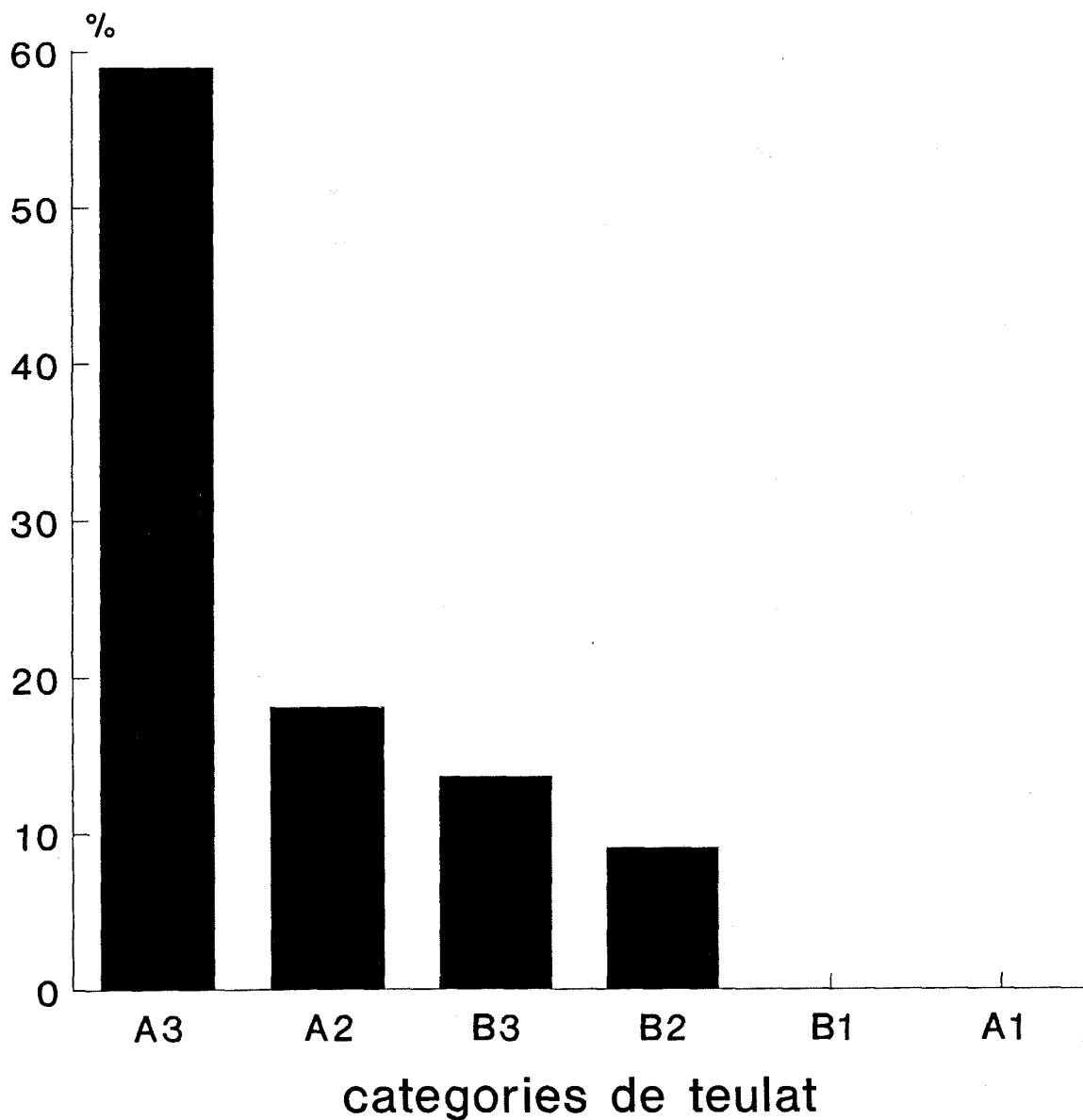


FIGURA 20.- Percentatge de vessants mixtes (amb ambdós estornells) segons cada categoria, respecte del total mostrejat.

A: vessant aïllat; B: vessant no aïllat

1: sense forats; 2: 1-5 forats; 3: més de 5 forats

## 8. DISCUSSIÓ

Dels anteriors resultats es desprèn que les dues espècies, sobretot Sturnus unicolor, mostren una forta preferència pels vessants aïllats, la qual cosa indica que un dels principals factors que influeixen en la selecció del niu és la inaccessibilitat en front de molèsties i predadors (en aquest cas bàsicament l'home i els animals domèstics). Tenint en compte també, que molts d'aquests vessants aïllats sobresurten clarament dels de l'entorn, s'ha de considerar que els efectes de "talaia" des d'on controlar les rodalies, i de punt de referència fàcil de localitzar entremig del poble, també poden jugar un paper important. En Sturnus vulgaris a Bèlgica, VERHEYEN (1969) conclou que en aquesta espècie els paràmetres físics més importants són l'orientació i l'alçada, però també és determinant una tranquil·litat suficient respecte dels destorbs i els predadors. Alguns autors consideren que l'alçada no és important (SCHNEIDER, 1952), mentre que d'altres conclouen que quan més alt és el lloc, més favorable és per Sturnus vulgaris (KLUIJVER, 1933; DELVINGT, 1961 in VERHEYEN, 1969). Pel que fa a Sturnus unicolor, PERIS (1984a) a Salamanca troba que la tranquil·litat (en el sentit anteriorment indicat) és poc determinant en la selecció del niu; en canvi, l'alçada té una importància significativa.

La preferència cap els vessants que presenten més forats sembla evidentment produïda per la facilitat de trobar-hi una bona cavitat per a l'ubicació del niu, però, anant una mica més enllà, podria està també relacionada amb la possibilitat d'acollir un nombre més elevat de parelles, fet que d'altra banda està en consonància amb la tendència gregària d'aquestes espècies.

L'orientació és l'únic paràmetre on es troben diferències entre ambdues espècies. Sturnus vulgaris presenta una preferència per l'orientació SE i E, que està d'acord amb el trobat per VERHEYEN (1980) a Bèlgica i que segons FEARE (1984) podria ser per aprofitar l'escalfor de la sortida del sol. Aquesta preferència però no es manté en totes les localitats

aquí estudiades, fet que pot estar relacionat amb la presència de l'altra espècie (vegeu més avall). En canvi, Sturnus unicolor sembla no tenir preferències pel que fa a l'orientació. Per aquesta espècie, PERIS (1984a) a Salamanca, troba que l'orientació només té importància en la cria en arbres (preferència E-SE), però és relativament poc important en la nidificació en els teulats, donat que els nius sota les teules estan més ben protegits. Això sembla permetre generalitzar la poca influència de l'orientació en la nidificació d'aquesta espècie, almenys pel que fa referència a la cria en teulats.

Cal destacar la lleugera, encara que no significativa, tendència de Sturnus unicolor a formar grups de parelles més nombrosos, fet que contrasta fortament amb l'opinió de FEARE (1986), que, segurament degut a l'escassetat de les seves dades, conclou que aquesta espècie nidifica en densitats inferiors a les de Sturnus vulgaris. Una conducta més gregària de Sturnus unicolor, ha estat també detectada per PERIS (1981) a Salamanca, en la comparació de les mides dels estols d'alimentació d'ambdues espècies al llarg de tot l'any.

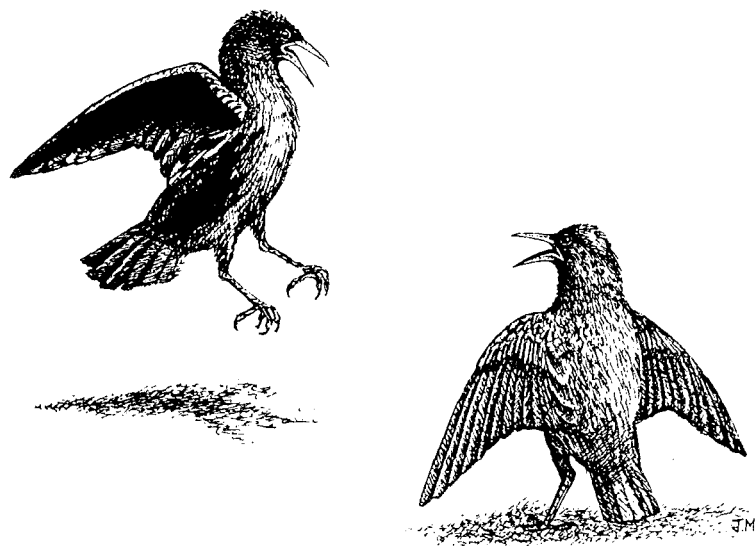
A partir de les preferències dels estornells i dels resultats de l'anàlisi de la distribució en relació a la densitat de parelles, hom pot fer una hipotètica reconstrucció de com es porta a terme la colonització d'un poble per part dels estornells. En els estadis preliminars, quan la densitat de parelles és baixa, la distribució pren la forma de grups o nuclis de reproducció, que s'estableixen en els teulats de característiques òptimes, els quals actuen com a "centres condensadors" de parelles. A mida que el nombre d'estornells augmenta i aquests teulats òptims es saturen, les parelles comencen a ocupar teulats propers menys favorables. Més endavant, i mentre els nuclis reproductors originals es mantenen i s'estenen, apareixen nous nuclis formats a l'entorn de nous teulats òptims. En els estadis més avançats, la distribució es pot fer gairebé uniforme, sempre depenent però

de l'existència de llocs potencials on situar el niu.

Com s'ha vist, la presència de colònies mixtes és un fenomen freqüent en aquesta àrea de simpatria (27.8% de casos). De fet, en el moment d'escollir el lloc d'ubicació del niu en una determinada localitat, les parelles de l'espècie que es troba en minoria són atretes pels nuclis reproductors importants en nombre de parelles de l'altre espècie. Aquesta tendència afecta a les dues espècies de la mateixa manera. De fet, la preferència de Sturnus vulgaris per l'orientació SE i E només queda palesa a Castellldans, on hi nidifica quasi en exclusiva, mentre que a les altres localitats -on hi més és present l'altre espècie- el paper que juga la presència de parelles properes com a factor d'atracció, pot ser el motiu que la faci superar la tendència per una orientació preferent.

En la Part I s'ha posat de manifest com a partir del moment en que les àrees de distribució de les dues espècies entren en contacte, es produeix un fre de la seva expansió. La gran similitud en els requeriments del lloc d'ubicació del niu que es dona entre les dues espècies, i que per tant implica una competència per l'ús de les àrees de cria, explica que quan aquestes ja estan parcialment ocupades per una de les espècies, l'altra vegi frenat el seu avenç, i per tant l'expansió es faci més lenta.

## ***PART III***



# ***ACTIVITAT TERRITORIAL I COMPORTAMENT AGONÍSTIC***

## 9. INTRODUCCIÓ

L'existència de territoris, entesos com a àrees ocupades per un individu, parella o grup d'individus, per menjar, reproduir-se, o descansar, porta associada l'existència de mecanismes de defensa territorial (CAMPBELL & LACK, 1985).

A l'època de reproducció, una gran part del temps dels ocells, generalment dels mascles, es destina a la delimitació i defensa d'un territori de cria. MORSE (1974) defineix la conducta dominant com: prioritat d'accés als recursos que resulta de guanyar atacs, lluites o accions de suplantació presents o passades. Així doncs, la qualitat del territori d'un mascle dependrà sobretot de la seva capacitat per dominar als competidors, i per tant, de poder escollir la millor àrea de cria. I de fet, s'ha demostrat com l'estatus de dominància en els ocells esta positivament correlacionat amb la taxa d'alimentació, les condicions fisiològiques o la supervivència (MURTON, 1968; SMITH i col., 1980).

### 9.1. Territorialitat en els estornells

Pel que fa als estornells, i sense entrar en el cant territorial (àmpliament tractat en la Part IV d'aquesta memòria), en Sturnus vulgaris diversos autors han estudiat qüestions relatives a la territorialitat intraspecífica (conductes de defensa, interaccions agressives, jerarquia social). En aquesta espècie, les parelles no defensen un territori gran, només el niu i una àrea molt petita al voltant (DAVIS, 1959). L'activitat per a la delimitació i defensa del niu va, des de la simple vigilància (presència a la colònia), a les conductes territorials actives, tant vocalitzacions (cant xiulat i refilat) com conductes agressives (comportament agonístic). El primer en descriure les conductes agonístiques

d'aquesta espècie fou DAVIS (1959), que estudià el comportament territorial tan en captivitat com en condicions naturals, i trobà l'existència d'una jerarquia social (on dominen mascles i adults a femelles i joves). Aquesta jerarquia es manifesta sobretot en captivitat, on existeix una molt més gran competència pels recursos alimentaris o de nidificació. El mateix conclouen autors posteriors a partir d'estudis del comportament agonístic d'individus en captivitat (ELLIS, 1966; VAN DER MUIJEREN, 1977, 1980; FEARE & INGLIS, 1979; LEJEUNE, 1980). Altres aspectes de l'activitat territorial en aquesta espècie han estat tractats per VERHEYEN (1970) (funció de les persecucions en vol) i MERKEL (1980, 1982) (relació entre posició jeràrquica de les femelles i èxit reproductor).

En Sturnus unicolor en canvi, la informació sobre conducta territorial és pràcticament nul·la. Només FEARE (1986) fa alguns comentaris de l'activitat al niu a partir de l'observació d'una sola parella, i conclou que aquesta espècie defensa un territori més gran que Sturnus vulgaris.

## 9.2. Objectius del present estudi

El present capítol considerarà aspectes directament lligats a la defensa intra/interspecífica del territori de cria en les dues espècies, especialment pel que fa al comportament agonístic.

En primer lloc però, es farà una aproximació a l'activitat en general dels mascles a la colònia. Comprovada la tendència a la cria sincrònica en les parelles de les colònies mixtes a partir de l'observació directa dels nius (MOTIS, 1985), aquí s'analitzarà si l'activitat territorial dels mascles (presència i activitat diària a la colònia) també és sincrònica. Aquest fet té importància de cara a establir les possibilitats de relació dels individus tan intraspecíficament com, i sobretot, interspecíficament.

Així mateix, es delimitaran els territoris defensats pels mascles, amb els objectius de:



- analitzar com es distribueixen aquests territoris en les colònies mixtes.

- comprovar si hi ha diferències interspecífiques pel que fa a la seva superfície.

Respecte del comportament agonístic, es farà una anàlisi de les interaccions agressives intra/interspecífiques en dos contextos diferents: en les colònies de cria i en grups d'alimentació, amb els objectius de:

- examinar el nombre d'interaccions agressives segons sexe, espècie i context, amb especial atenció al cas de les colònies mixtes.

- establir quines són les relacions jeràrquiques segons sexe, espècie i context.

Així mateix, es caracteritzaran les diferents conductes agonístiques utilitzades en les interaccions per tal de:

- comprovar si les conductes descrites en Sturnus vulgaris són les mateixes que les de Sturnus unicolor, les quals no han estat descrites fins ara.

- establir si hi ha diferències en l'utilització de determinades conductes en relació al sexe i a si els encontres són intraspecífics o interspecífics.

## 10. MATERIAL I MÈTODES

### 10.1. Àrees d'estudi

Els diversos mostratges de l'activitat dels mascles en relació a la defensa del niu (activitat diària, mida del territori, interaccions agonístiques) s'han efectuat dins l'àrea de simpatria, en les colònies i localitats que s'especifiquen a la Taula 10 (mapa a la Figura 3). En tots els casos es tracta de colònies situades en teulats d'edificis a l'interior o perifèria dels pobles.

Els mostratges de les interaccions agonístiques en grups d'alimentació també s'han portat a terme en l'àrea de simpatria, sempre en grups amb presència de les dues espècies, alimentant-se en conreus d'ametllers i oliveres i, sobretot, en femers de granges, bàsicament a la localitat de Sarroca, però també a les d'Àspa, Alcanó i Granyena.

	COLÒNIES	LOCALITATS	NÚM. PARELLES
<u>S. vulgaris</u>	A	Mollerusa	11
	B	Mollerusa	6
	C	Mollerusa	2
<u>S. unicolor</u>	D	Llardecans	17
	E	Maials	7
	F	Maials	4
	G	Maials	2
MIXTES	H	Àspa	6 V + 6 N
	I	Sarroca	1 V + 7 N
	J	Sarroca	5 V + 2 N

TAULA 10.- Localitats i nombre de parelles de les colònies mostrejades. V = Sturnus vulgaris N = Sturnus unicolor.

## 10.2. Mostratge: dates i material obtingut

Durant el període que dura la reproducció, els mascles passen una gran part del temps a la colònia. Aquest temps però, i les activitats que s'hi porten a terme, van variant amb les diferents fases de la reproducció. Mentre que al principi els mascles passen la major part del temps cantant prop del niu per atraure les femelles i/o defensar el territori, després de la posta es limiten bàsicament a estar-hi presents i és dediquen també a ajudar en les tasques de construcció del niu i incubació, i quan els ous eclosionen, gran part del seu temps és destinat a l'alimentació dels polls (DAVIS, 59; FEARE, 1984 entre d'altres). En el present estudi, per tal de fer el màxim de comparable l'activitat dels diferents mascles i colònies, tots els mostratges s'han realitzat en mascles de parelles que es troben en les primeres fases de la cria (construcció del niu, inici de la incubació).

Com que els mascles estudiats no han estat marcats de manera que fos possible la seva identificació visual, per reconèixer-los durant el mostratge s'han usat dos factors. D'una banda, la cavitat (niu) visitada durant l'estada del mascle al teulat; i d'altra banda, les parts individuals del cant de cada mascle, que sovint són ben característiques i permeten identificar cada individu dins la colònia (vegeu Part IV, capítol 15.2.).

La climatologia durant tots els mostratges ha estat força estable. Mai no s'han realitzat observacions en dies molt freds o sense sol, els quals, com s'ha demostrat en *Sturnus vulgaris*, poden influir disminuint l'activitat territorial i agonística (WALL-RAFF, 1953 in DAVIS, 1959; LEJEUNE, 1980).

En tots els casos, les observacions han estat fetes des d'una distància suficient per tal de no interferir en l'activitat dels individus tant a les colònies com en els grups d'alimentació, amb l'ajut de prismàtics Leitz 10 x 40 i en algunes ocasions d'una ullera de llarga vista Kowa 20-60 x 60. Les observacions s'han enregistrat en un microcassette recorder Aiwa TP-M7.

### 10.2.1. Activitat a la colònia.

Les observacions dels mascles a la colònia de cria van ser realitzades entre els dies 23 de març i 22 d'abril del 1986. Es van efectuar dos tipus de mostratges:

A) Per analitzar l'activitat territorial dels mascles, es van portar a terme les observacions durant les primeres hores del matí. Mostratges previs havien mostrat que durant aquest període és quan la presència dels individus a la colònia és més continuada. Entre les 7 i les 9.30 hores solars, s'efectuaren períodes de 15 minuts d'observació ininterrompuda per a cada mascle, anotant el temps en que estava present a la colònia, i, durant aquest temps, diferenciant els períodes de cant (tant de cant xiulat com refilat) i d'estada dins el niu. Es van controlar:

8	mascles	de <u>S.vulgaris</u>	de la colònia	A
8	"	de <u>S.unicolor</u>	"	D
6	"	de <u>S.vulgaris</u>	de la colònia mixta	H
4	"	de <u>S.unicolor</u>	"	" H

amb un total de 12 hores d'observació.

B) Per comparar l'evolució de l'activitat territorial al llarg del dia dels diferents individus en una colònia mixta, es van controlar simultàniament 6 mascles, tres de cada espècie, de la colònia mixta H. Es va aplicar durant dos dies seguits (9/10 d'abril 1986) el mostratge següent: 7 períodes d'observació de 15 minuts, distribuïts al llarg de tot el dia (es a dir cada dues hores) des de les 5.40 a les 18.45 hores solars, amb un total de 26 hores d'observació. Les pautes anotades van ser les mateixes que s'han descrit més amunt.

El temps s'ha considerat sempre en relació a l'hora solar.

### 10.2.2. Mida del territori

Per establir quins són els límits del territori defensat per cada mascle dins la colònia, es portà a terme un mostratge

entre el 23 de març i el 22 d'abril del 1986, que consistí en el control de diferents individus d'una mateixa colònia durant tres dies consecutius. El mostratge fou efectuat entre les 7 i les 9 hores solars, i consistí en períodes de 15 minuts d'observació continuada separats per almenys 10 minuts, fins a obtenir un total de 3 períodes de 15 minuts per a cada mascle/dia. Durant el període d'observació s'anotà en cada moment la situació del mascle respecte del niu. Aquest paràmetre es va poder establir en base a les teules, usades com a unitats de mesura, donada la relativa uniformitat que presenten tant de mida com de disposició en el conjunt dels teulats estudiats, i especialment dins un mateix teulat, fet que uniformitza les dades preses pels diferents mascles de la mateixa colònia. No s'han considerat els punts de la colònia on els mascles es posen al venir volant (sovint marges del teulat o el carener), de camí cap el seu territori, o els punts ocupats de manera puntual com a producte d'una baralla intensa que els fa desplaçar per tota la superfície de la colònia.

Els càlculs de les dimensions del territori de cada mascle s'han fet utilitzant dos mètodes diferents; la mesura de la superfície total delimitada per la unió dels punts on el mascle es situa quan està a la colònia, i la mesura de la superfície del Mínim Polígon Convex (KENWARD,1987), utilitzant aquests mateixos punts.

Es van controlar:

4	mascles de	<u>S.vulgaris</u>	de la colònia	A
4	"	<u>S.unicolor</u>	"	E
2	"	<u>S.unicolor</u>	"	G
3	"	<u>S.vulgaris</u>	de la colònia mixta	H
4	"	<u>S.unicolor</u>	"	" H

amb un total de 39 hores d'observació.

### 10.2.3. Interaccions agonístiques

En totes les interaccions agonístiques s'ha considerat **agressor** l'individu que inicia el comportament agonístic envers un altre. Així mateix, es considera un individu com a **guanyador**

si hi ha hagut desplaçament físic de l'antagonista.

#### 10.2.3.1. A la colònia de cria

El mostratge de les interaccions agonístiques en el context reproductor es va portar a terme entre el 15 de març i el 21 d'abril del 1986. Va consistir en l'anotació de totes les interaccions agressives observades en el marc de la colònia de cria durant 5 minuts seguits, alternats amb períodes de 10 minuts de descans, fins un total de dues hores, sempre situades entre les 5 i les 9 hores solars (vegeu descripció de les conductes agonístiques considerades a l'apartat 10.3.).

En Sturnus vulgaris es van obtenir 7 períodes de dues hores en tres colònies diferents; en Sturnus unicolor 8 períodes en quatre colònies; i, en tres colònies mixtes, un total de 6 períodes, que suposen en conjunt 38.30 hores d'observació, amb l'obtenció d'un total de 218 interaccions (vegeu Taula 11).

En ocasions, dins la mateixa interacció agressiva poden haver-hi dues o més conductes agonístiques diferents associades. En el conjunt d'interaccions observades s'ha obtingut un total de 262 conductes diferents.

#### 10.2.3.2. En grups d'alimentació

L'obtenció de dades sobre les interaccions agonístiques dins els grups d'alimentació, forma part d'un mostratge més ampli sobre la conducta alimentària (que no es presenta en aquesta memòria), efectuat entre el 24 d'abril i el 8 de juny del 1985 a l'àrea de simpatria. El mostratge es va efectuar sempre entre les 5.30 i les 10.30 hores solars i va consistir en el seguiment continuat durant un minut i mig d'un mateix individu alimentant-se en un grup mixt (amb les dues espècies), anotant les diverses pautes d'alimentació utilitzades, així com les interaccions agonístiques amb d'altres individus (vegeu

descripció de les conductes considerades en el proper apartat).

La dinàmica d'intercanvi permanent d'individus en els grups alimentaris, molt intensa durant l'època de reproducció, no ha fet possible quantificar el nombre d'individus de cada espècie presents dins el grup en el moment del mostratge, i per tant no ha estat possible quantificar l'abundància relativa d'interaccions interspecífiques i intraspecífiques.

El total d'hores d'observació va ser de 69, es van mostrejar 672 individus: 165 mascles i 162 femelles de Sturnus vulgaris, i 170 mascles i 175 femelles de Sturnus unicolor; s'obtingueren 226 interaccions agonístiques.

	COLÒNIES	TEMPS OBSERV.	NÚM. INTERACC.
<u>S. vulgaris</u>	A	3.40 h.	23
	B	5.30 h.	17
	C	3.40 h.	4
<u>S. unicolor</u>	D	3.40 h.	45
	E	3.40 h.	19
	F	3.40 h.	11
	G	3.40 h.	18
MIXTES	H	5.30 h.	53
	I	1.50 h.	15
	J	3.40 h.	13
TOTAL		38.30 h.	218

TAULA 11.- Temps d'observació (en hores) i nombre d'interaccions agonístiques observades en cadascuna de les colònies mostrejades.

### 10.3. Tipus de conductes agonístiques estudiades

Les conductes agonístiques considerades en els mostratges precedents, han estat les prèviament descrites per DAVIS (1959) i sobretot per ELLIS (1966) en *Sturnus vulgaris*. Donat que en el present estudi l'objectiu és analitzar les interaccions interspecífiques i intraspecífiques, del conjunt del repertori agonístic d'aquesta espècie s'han considerat, bàsicament, les conductes clarament agressives i dirigides cap a un oponent determinat. Altres conductes territorials agonístiques no dirigides cap a un individu en concret, com el "Wing-wawing" i la major part de les conductes de "Crowing", no s'han tingut en compte.

Com que a la major part dels casos no hi ha un mot equivalent en català, hom ha optat per mantenir la nomenclatura anglesa que correspon a la descripció original de cada conducta per part d'ELLIS (1966). Algunes conductes agressives no han estat detectades en els contextos estudiats ("Bill-fencing", "Twitching"), mentre que d'altres ho han estat molt rarament ("Fluffing", "Tall posture", "Horizontal posture") i s'agruparan sota el nom d'Altres conductes.

A continuació es descriuen les conductes principals analitzades en el present estudi. Entre parèntesi s'indiquen les sigles amb les que s'hi farà referència en el capítol de resultats.

**"Sidling" (S)**: Exclusivament relacionat amb la defensa del territori de cria. L'individu camina o va fent petits salts en direcció a l'oponent, per tal d'allunyar-lo progressivament del niu.

**"Charge" (C)**: L'individu ataca l'oponent, avançant amb les plomes del cos estarrufades i un batec complet de les ales ("flapping"), acompanyat de vocalitzacions aspres.

**"Dance fighting" (DF)**: Agressió ràpida que consisteix en que l'individu salta una o més vegades en l'aire, amb els peus estesos en direcció a l'oponent.

**"Crowing"**: (CR) es correspon al conjunt de postures i



vocalitzacions de l'emissió del cant refilat. El cos està inclinat, el bec dirigit endavant, les plomes de la gola eriçades i vibrants, i la cua vertical. Aquesta conducta és efectuada pels mascles territorials de manera continuada i indiscriminada durant l'època de cria. En el present mostratge només s'ha considerat quan estava clarament dirigida cap a un individu oponent (generalment formant part d'una seqüència de conductes d'atac)

**"Supplanting attack" (SA):** L'individu atacant simplement salta o vola cap on es troba situat un altre individu, per tal de desplaçar-lo i ocupar el seu lloc.

**"Wing-flick" (WF):** Amenaça que consisteix en un ràpid moviment ("flicking") de la part més externa de l'ala, mentre l'húmer queda plegat al costat del cos. De vegades acompanyat de vocalitzacions agudes. Fet per un individu quan un altre se li acosta; es produeix sobretot en grups d'alimentació.

A més dels comportaments descrits, aquí s'en diferenciaran dos més:

**"Persecució" (P):** En el territori de cria. L'individu agressor surt volant en persecució de l'oponent; sovint s'acompanya de crits. Aquesta conducta té característiques similars a la persecució de caràcter sexual que es produeix entre els dos membres d'una parella (descripcions a VERHEYEN, 1970). Per aquest motiu, en les interaccions intersexuals, per evitar errors, s'han considerat només les persecucions que formaven part d'una seqüència amb d'altres conductes agressives.

**"Robatori de presa" (RP):** En els grups d'alimentació. Quan un individu intenta o aconsegueix prendre-li la presa capturada a un altre. No es tracta en realitat d'una conducta agonística en sentit estricte, però donat l'interés que podria tenir aquest fenomen de cara a una possible dominància interspecífica, s'ha considerat dins el present mostratge.

## 11. RESULTATS

### 11.1. Activitat territorial a la colònia

A la Taula 12 es mostren els temps de presència durant el mostratge de les primeres hores del mati de diferents mascles a les colònies estudiades, i la part d'aquest temps dedicat a cantar, que és l'activitat bàsica de "display" territorial en aquestes espècies, o a estar dins el niu (arreglant-lo o incubant).

En totes les colònies (A,D,i H), s'observa com durant el període de mostratge tots els mascles controlats han estat presents en algun moment a la colònia. Hi ha diferències significatives entre les colònies A i D en el total de temps de presència a la colònia i d'estada dins del niu (U de Mann-Whitney dues cues,  $U_{8,8}=10$  i 8 respectivament,  $p\leq 0.05$ ), que presumiblement es deuen a una certa diferència en la fenologia de la colònia, la qual, en el primer cas, està lleugerament avançada respecte de la colònia D. En canvi, el temps destinat al cant no presenta diferències entre les dues colònies (U de Mann-Whitney dues cues,  $U_{8,8}=24$ ,  $p\leq 0.05$ ).

Pel que fa als resultats de les dues espècies de la mateixa colònia mixta H, no es troben diferències significatives en cap dels tres paràmetres analitzats (U de Mann-Whitney dues cues,  $U_{6,4}=10,10$  i 11 respectivament,  $p\leq 0.05$ ). Aquests resultats són atribuïbles a la sincronia que mostren els diferents mascles d'una colònia, i que en aquest cas es manifesta també entre individus de diferent espècie.

#### 11.1.1. Activitat al llarg del dia

Dins de la colònia mixta H, s'ha efectuat el seguiment de l'activitat diària de tres mascles de cada espècie (A,C i F *Sturnus vulgaris*, E,H i I *Sturnus unicolor*). A la Figura 21 es mostra la variació en el temps de presència a la colònia al

MASCLES									$\bar{X} \pm SD$
COLÒNIA A <u>S.vulgaris</u> N=8									
a	9.50	11.14	6.37	8.55	6.29	12.45	6.40	9.37	9.00±2.19
b	0.47	2.39	1.21	0.39	0.40	1.32	0.00	1.02	1.05±0.47
c	2.37	6.00	1.00	0.05	0.17	0.55	2.43	0.05	0.58±1.06
COLÒNIA D <u>S.unicolor</u> N=8									
a	1.39	9.08	5.10	6.42	1.45	8.10	0.24	3.25	4.32±3.15
b	1.32	7.10	0.31	1.13	1.16	4.31	0.00	0.00	2.01±2.31
c	0.00	0.00	0.52	0.32	2.00	0.00	0.00	0.00	0.10±0.20
COLÒNIA H (mixta)									
<u>S.vulgaris</u> N=6									
a	7.08	0.37	13.15	13.38	2.45	4.27			8.25±6.15
b	0.00	0.37	2.54	1.55	1.45	0.00			1.21±1.14
c	0.00	0.00	0.37	8.15	0.05	0.18			2.00±3.13
<u>S.unicolor</u> N=4									
a	7.30	2.28	11.38	11.20					10.00±5.30
b	3.22	0.22	2.45	0.00					2.27±3.05
c	0.00	0.00	4.21	3.25					1.55±2.16

TAULA 12.- Resultats de l'activitat dels mascles a la colònia de cria durant el període de mostratge de 15 minuts a les primeres hores del matí. Per a cada mascle es dona:

- a) temps total (en minuts) d'estada a la colònia
- b) temps destinat a cantar
- c) temps a l'interior del niu

llarg del dia de cada mascle. Per tots els individus, excepte pel mascle C, el màxim de presència es troba durant aproximadament les 7 i les 8 hores solars, seguit d'una forta caiguda. Cap al migdia, entre les 12 i 14 hores solars, tres mascles (A, C i E) tornen a presentar un pic de presència, i més tard, entre les 16 i les 18 hores solars, tots els individus (excepte el mascle C ja esmentat) tornen a experimentar un augment de la seva presència, encara que no assoleix el de la primera hora del matí. A la mateixa Figura 21 es mostra la mitjana de presència a la colònia pel conjunt dels mascles analitzats.

Pel que fa al temps destinat al cant, a la Figura 22 es pot observar com varia al llarg del dia. Tres mascles (A, F i H) segueixen un patró similar: un màxim d'activitat vocal entre les 5.30 i les 6.30 hores solars, que disminueix fins a desaparèixer cap a les 10-12 hores solars i torna a augmentar al final de la tarda (16-18 hores solars). El mascle E presenta un patró completament oposat a l'anterior, i els mascles C i I pràcticament no canten en tot el dia. A la mateixa Figura 22 es mostren les mitjanes del temps destinat al cant pel conjunt de mascles.

D'aquests resultats es dedueix que no hi ha un ritme d'activitat diferenciat segons l'espècie, sino que dins d'un marc general relativament uniforme, on els mascles de les dues espècies presenten un mateix ritme d'activitat diària, es donen diferències de caire individual, presumiblement degudes a lleugeres variacions en l'estadi de la cria de cada mascle.

Durant els períodes destinats al cant, a la colònia mixta H s'han observat repetidament sessions de "song-matching" (és a dir, interaccions vocals entre individus, que en els estornells són realitzades amb el cant xiulat). Aquestes interaccions s'han comprovat entre mascles de diferent espècie, de la mateixa manera que es produeixen entre conespecífics.

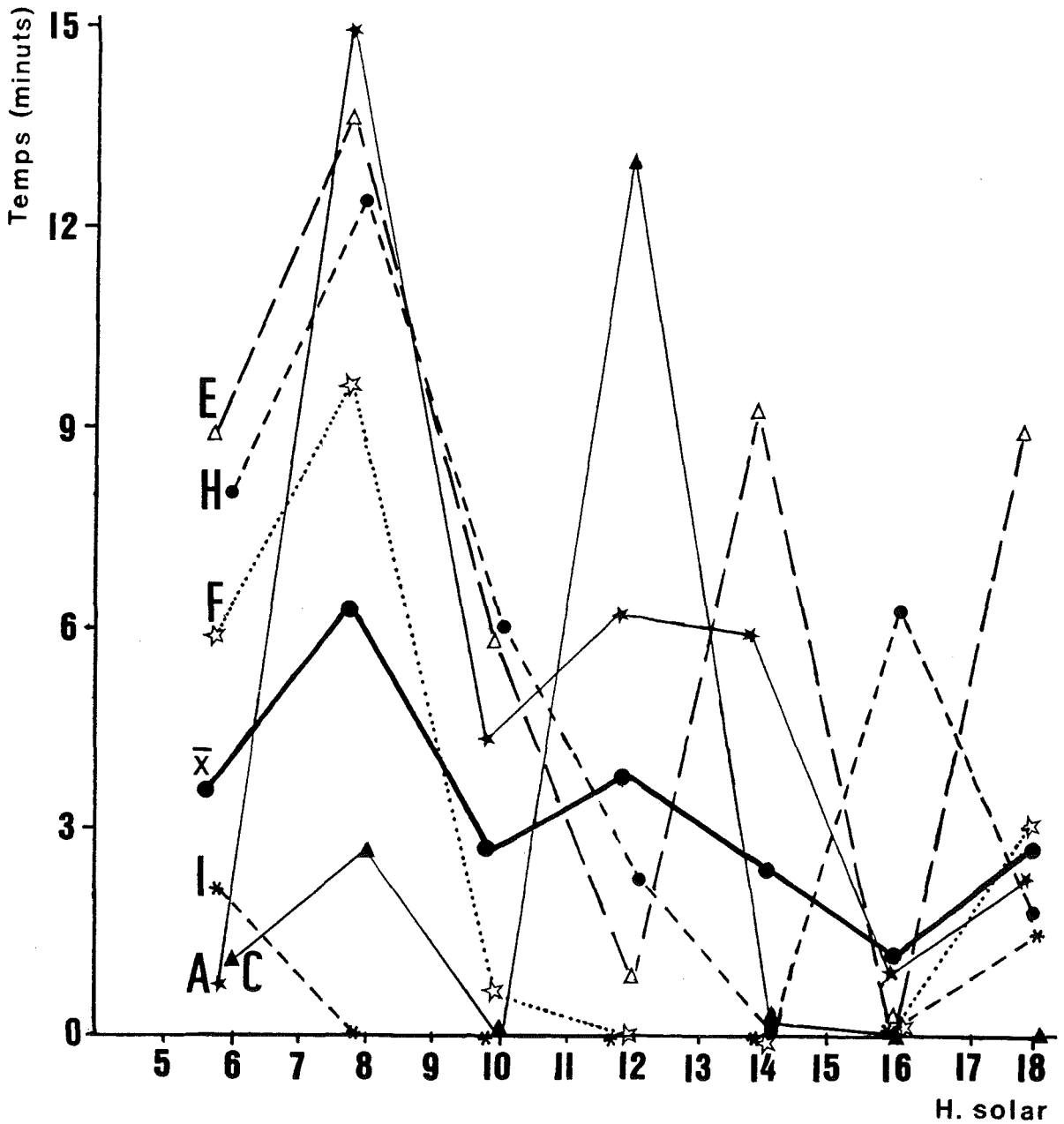


FIGURA 21.- Temps de presència al llarg del dia a la colònia de cadascun dels sis mascles estudiats en una mateixa colònia mixta, i mitjana pel conjunt dels mascles. Mascles A,C,F: *Sturnus vulgaris*; Mascles E,H,I: *Sturnus unicolor*.

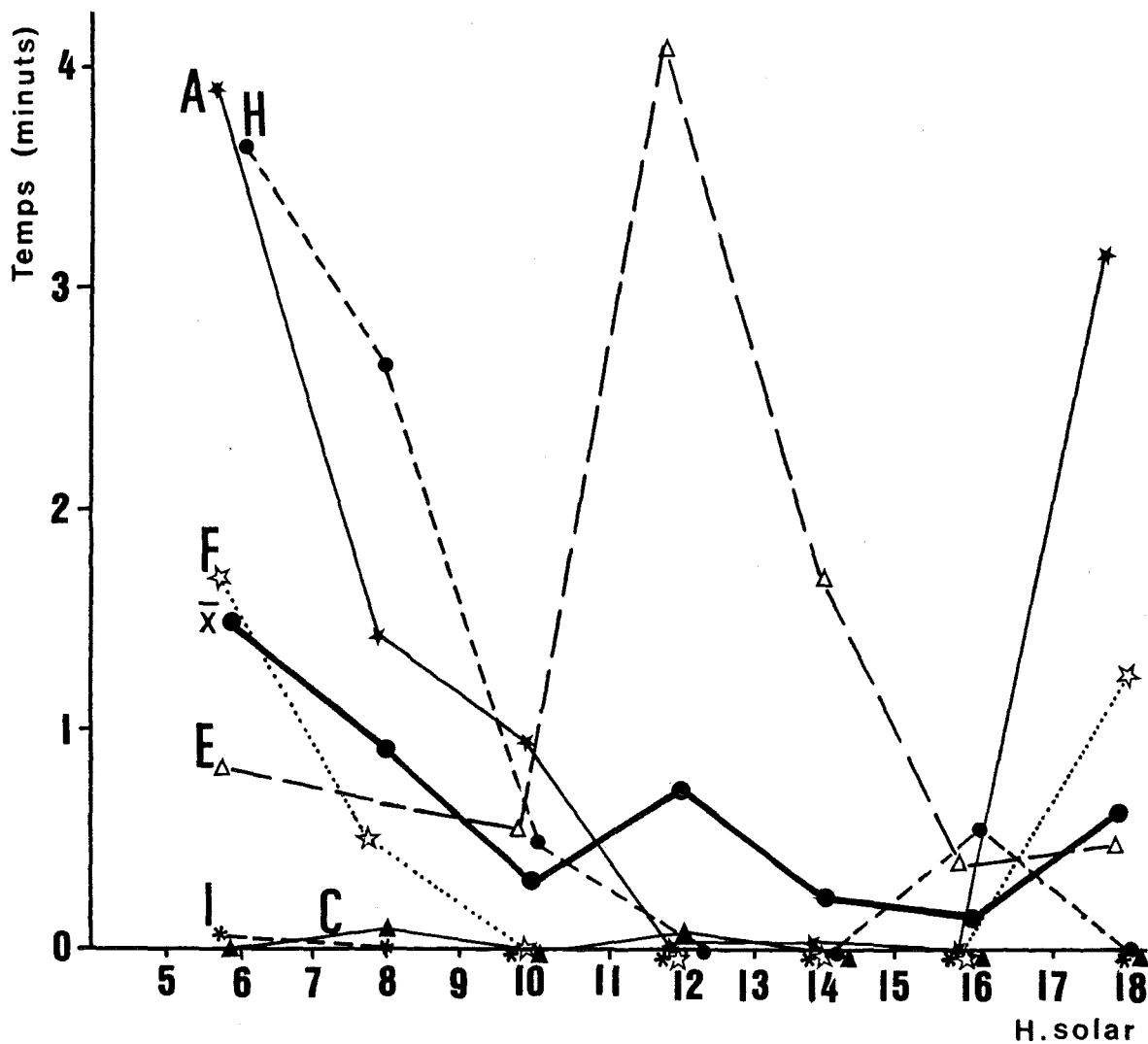


FIGURA 22.- Temps destinat a cantar al llarg del dia a la colònia per cadascun dels sis mascles estudiats en una mateixa colònia mixta, i mitjana pel conjunt dels mascles. Mascles A,C,F: Sturnus vulgaris; Mascles E,H,I: Sturnus unicolor.

## 11.2. Territori de cria

A les Figures 23a,b i c es mostra el territori de cada mascle, definit en base als punts on el mascle es situa quan està present a la colònia.

Els resultats indiquen que la mida dels territoris és molt variable (Taula 13). D'una banda, depèn de la presència d'altres parelles properes, com per exemple s'observa en el cas dels mascles L i D de la colònia A de Sturnus vulgaris (Figura 23a), amb un territori molt restringit donat el seu "arracona-

	MASCLES	SUPERF. TERRITORI (m <sup>2</sup> )
COLÒNIA A <u>S.vulgaris</u>	L	0.27 (0.32)
	D	0.37 (0.50)
	E	1.85 (2.00)
	K	3.10 (4.65)
COLÒNIA D <u>S.unicolor</u>	A	3.44 (4.08)
	C	3.92 (3.84)
	E	5.20 (7.04)
	F	16.88 (17.60)
COLÒNIA G <u>S.unicolor</u>	A	18.49 (25.29)
	B	6.86 (7.00)
COLÒNIA H colònia mixta	A <u>S.vul.</u>	4.64 (4.44)
	C <u>S.vul.</u>	3.43 (3.97)
	F <u>S.vul.</u>	3.90 (4.87)
	B <u>S.uni.</u>	1.24 (1.83)
	E <u>S.uni.</u>	9.63 (13.65)
	H <u>S.uni.</u>	3.51 (3.86)
	I <u>S.uni.</u>	0.58 (0.58)

TAULA 13.- Mesures de la superfície del territori de cria dels mascles estudiats. Es dona la superfície real observada i entre parèntesi la obtinguda mitjançant el Mínim Polígon Convex (KENWARD, 1987).

ment" a l'extrem del teulat. De tota manera, aquest no és un factor determinant, com es mostra en el cas el mascle K de la mateixa colònia A, el qual malgrat tenir diversos nius propers, regenta un territori força extens. Aiximateix, com es mostra a la colònia E de Sturnus unicolor (Figura 23b), les quatre parelles controlades de les sis presents a la colònia, malgrat tenir una gran superfície per "repartir-se", rarament rebassen l'àrea marcada. En aquesta colònia, el territori més gran correspon al mascle F, que té dos nius. El cas més extrem el trobem a la colònia G de Sturnus unicolor (Figura 23b), on els únics dos mascles presenten una gran diferència en la mida del seu territori, essent el del mascle A molt més gran que el del mascle B.

Malgrat que en alguns casos hi ha un cert grau de solapament en els límits dels territoris, (per exemple mascles E i D o E i K de la colònia A i mascles A i B de la colònia G), en molt poques ocasions els mascles utilitzen exactament el mateix lloc (en aquest cas la mateixa teula) per emetre el seu cant territorial. I en aquests casos, la major part de les vegades (87%, N=27), és per realitzar interaccions vocals ("song-matching").

En la Figura 23c, es mostren els resultats obtinguts en la colònia mixta H. Com es pot veure, els nius d'ambdues espècies es troben dispersos per tota la superfície del teulat, i els territoris dels diferents mascles són de mida molt variable, tenint el mascle I (Sturnus unicolor) el territori més petit, mentre que els més grans corresponen als mascles A (Sturnus vulgaris) i E (Sturnus unicolor). En la colònia estudiada, la mida del territori dels mascles de les dues espècies no presenta diferències significatives (U de Mann-Whitney dues cues,  $U_{3,4}=4$ ,  $p \leq 0.05$ ). Els diferents territoris pràcticament no es sobreposen, excepte en el cas dels mascles B i E de Sturnus unicolor. Però en aquest cas, el mascle B aparentment va desaparèixer de la colònia després d'alguns mostratges, i no va ser fins llavors que el mascle E va ocupar part del seu territori.



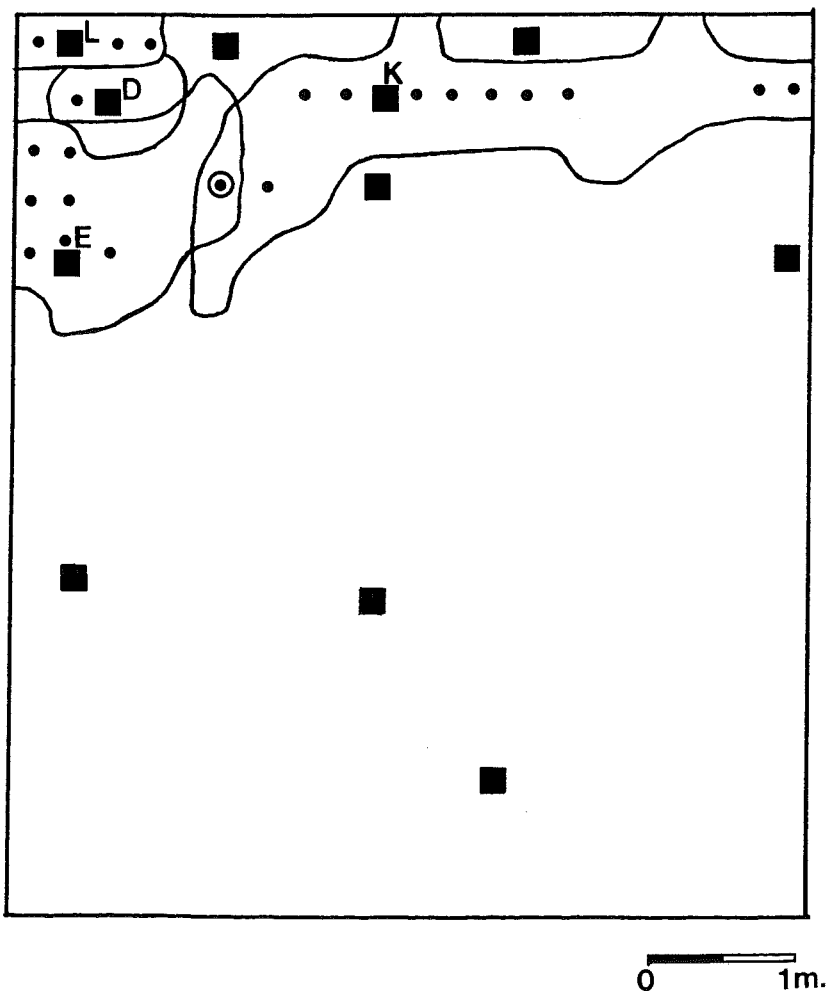

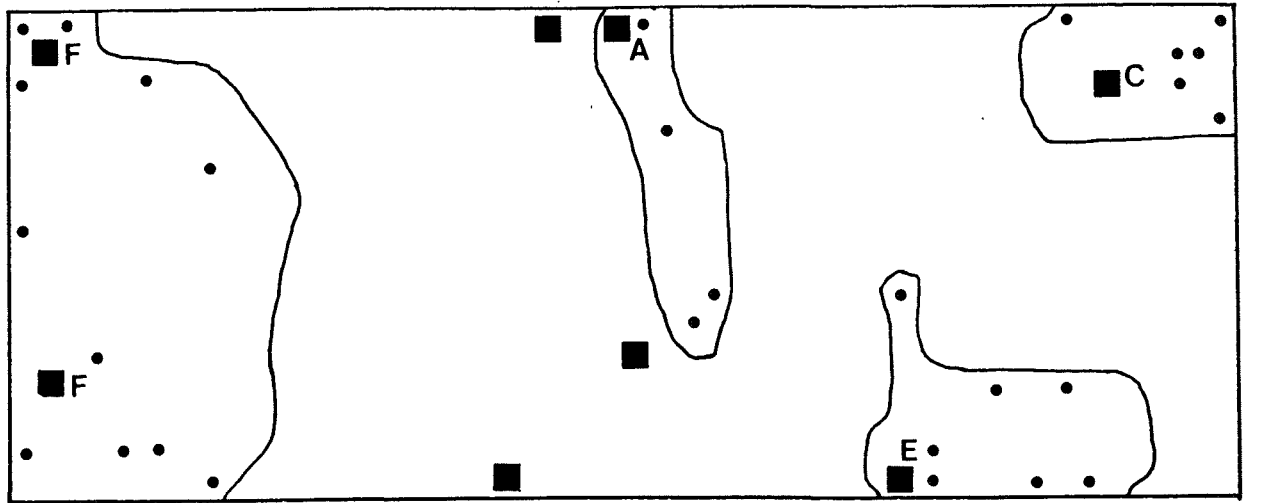
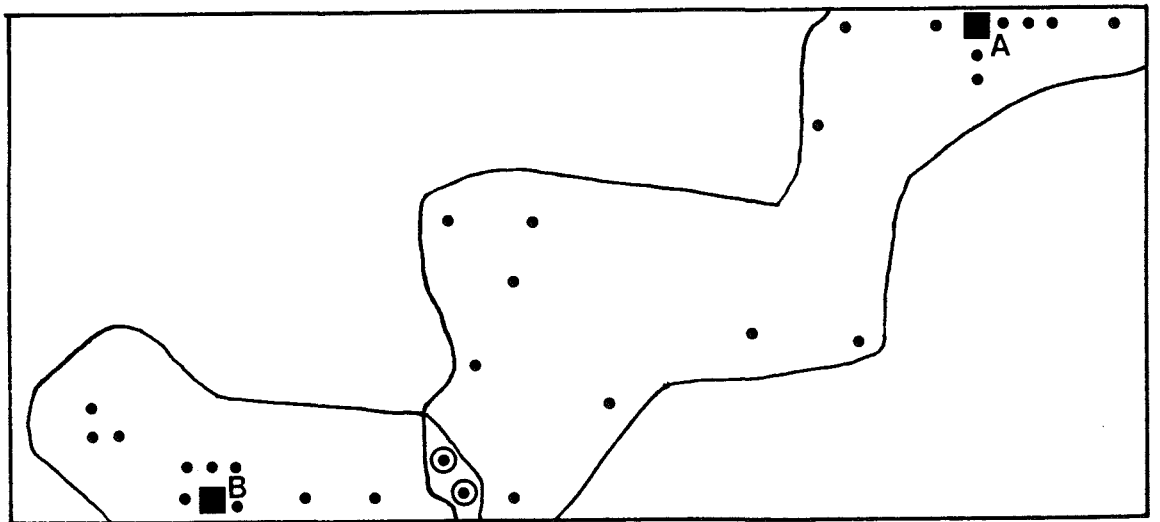


FIGURA 23a.- Colònia A (Mollerusa) de *Sturnus vulgaris*.

- situació de tots els nius de la colònia
-  límit del territori ocupat a la colònia per cadascun dels mascles estudiats (identificats amb una lletra)
- punts usats pel mascle del territori per a cantar
- ⊙ punts on canten dos mascles contigus, sovint fent "duos"



0 1m.



0 1m.

FIGURA 23b.- Colònies E (a dalt) i G (a baix) (Maials) de Sturnus unicolor. Vegeu peu de la Figura 23a.

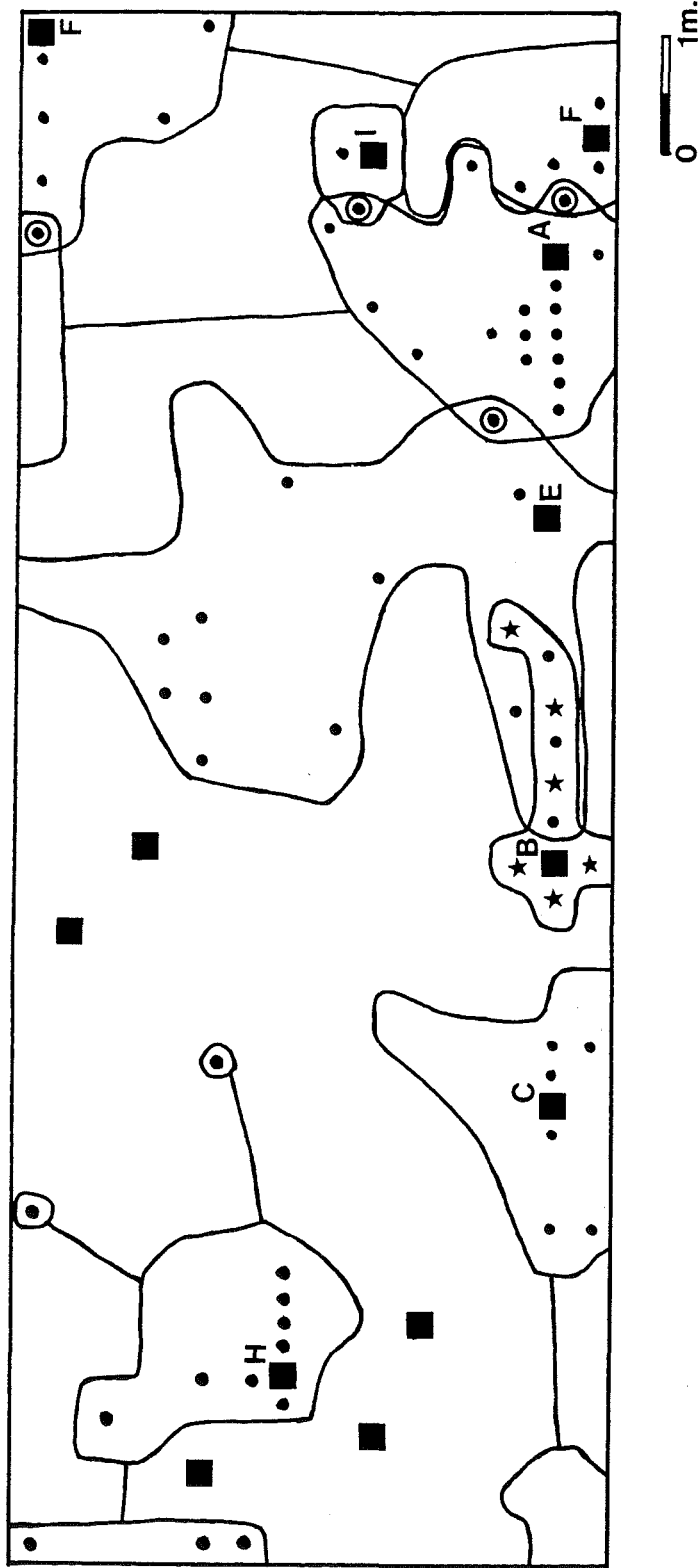


FIGURA 23c.- Colònia mixta H (Åspa). Mascles A,C,F: *Sturnus vulgaris*. Mascles B,E,I,H: *Sturnus unicolor*. Vegeu peu de la Figura 23a. Els asteriscs corresponen als punts de cant del mascle B.

### 11.3. Interaccions agonístiques

#### 11.3.1. A la colònia

A la Taula 14 es mostren els resultats del nombre d'interaccions obtingudes en les diferents colònies, en relació als sexes implicats. En totes les colònies la major part de les conductes agonístiques tenen a mascles com protagonistes (el 95% del total dels casos, N=201), sobretot en interaccions mascle-mascle. Les femelles només estan presents en el 32.4% (N=201) del conjunt de casos, especialment en encontres

	MASCLE-MASCLE	FEMELLA-FEMELLA	MASCLE-FEMELLA
<u>S.vulgaris</u>			
COLÒNIA A	6 (40.0)	0 ( 0.0)	9 (60.0)
COLÒNIA B	13 (56.5)	3 (13.1)	7 (30.4)
COLÒNIA C	3 (100)	0 ( 0.0)	0 ( 0.0)
SUBTOTAL	22 (53.6)	3 ( 7.3)	16 (39.1)
<u>S.unicolor</u>			
COLÒNIA D	36 (83.7)	1 ( 2.3)	6 (14.0)
COLÒNIA E	16 (84.2)	0 ( 0.0)	3 (15.8)
COLÒNIA F	7 (63.6)	1 ( 9.1)	3 (27.3)
COLÒNIA G	15 (100)	0 ( 0.0)	0 ( 0.0)
SUBTOTAL	74 (84.1)	2 ( 2.3)	12 (13.6)
MIXTES			
COLÒNIA H	22 (48.9)	4 ( 8.9)	19 (42.2)
COLÒNIA I	12 (80.0)	0 ( 0.0)	3 (20.0)
COLÒNIA J	6 (60.0)	1 (10.0)	4 (40.0)
SUBTOTAL	40 (56.3)	5 ( 7.0)	26 (36.7)
TOTAL	136 (67.6)	10 ( 5.0)	55 (27.4)

TAULA 14.- Nombre d'interaccions agonístiques en relació als sexes implicats en cadascuna de les colònies estudiades. Entre parentesi s'indica el percentatge respecte del total d'interaccions de la colònia.

intersexuals. Les interaccions femella-femella només arriben al 15.4% (N=65) de les que tenen femelles i al 5.0% (N=201) del total de les interaccions. A la mateixa Taula 14 s'observa que el nombre d'interaccions entre mascles en les colònies de Sturnus unicolor és molt alt, significativament superior al de les altres colònies (chi-quadrat,  $X^2=18784$ , 2 g.l.,  $p \leq 0.001$ ); aquest fenomen és circumstancial i presumiblement degut a un estadi fenològic més primerenc que el de les altres colònies, amb els mascles encara establint els seus territoris i, per tant, amb encontres agonístics més freqüents.

#### 11.3.1.1. Colònies mixtes

A l'analitzar les interaccions sexe/espècie dins les colònies mixtes (Taula 15), s'observa com el major nombre d'interaccions es produeix entre individus de la mateixa espècie (75.0%, N=64), i només el 25.0% correspon a interaccions interspecífiques, de les quals el 56.2% (N=16) són mascle-mascle, el 37.5% mascle-femella i el 6.2% femella-femella.

El nombre d'interaccions intraspecífiques i interspecífiques però, ha d'estar per força influït pel nombre de parelles de cada espècie que hi ha a la colònia. Per aquest motiu, a la Taula 16 s'han desglossat les interaccions obtingudes per a cadascun dels mostratges de les colònies mixtes i es donen els resultats del test chi-quadrat de la diferència entre el nombre d'interaccions de cada tipus observades, i les esperades, tenint en compte el nombre de parelles de cada espècie existents a la colònia el dia del mostratge. En tres dels sis casos, les diferències són significatives; en els tres casos de la colònia H es dona un molt més gran nombre d'interaccions entre individus de Sturnus vulgaris de l'esperat, i menor nombre d'interaccions entre individus de Sturnus uni-color i interspecífiques de l'esperat. En tot cas, el nombre d'interaccions interspecífiques és sempre reduït, i només en dos dels sis casos estudiats supera lleugerament els valors esperats.

	MASCLE V	FEMELLA V	MASCLE N	FEMELLA N
MASCLE V	13	-	-	-
FEMELLA V	15	4	-	-
MASCLE N	9	4	11	-
FEMELLA N	2	1	5	0
SEXE? V	0	2	0	0
SEXE? N	1	0	0	0

TAULA 15.- Matriu del nombre d'interaccions agonístiques segons el sexe i l'espècie obtingudes en el conjunt de colònies mixtes. Total=67 interaccions. V=S.vulgaris N=S.unicolor

		NOMBRE D'INTERACCIONS			valor X <sup>2</sup>	p≤0.05 2gll
	Nombre de parell.	V-V	N-N	V-N		
COL. H	6V + 6N	18 (5.5)	2 (5.5)	4 (13.0)	37.867	sig.
"	4V + 4N	6 (2.3)	2 (2.3)	3 (6.4)	7.798	sig.
"	4V + 4N	5 (1.3)	0 (1.3)	1 (3.4)	13.525	sig.
COL. I	1V + 7N	0 (0.0)	10 (11.2)	5 (3.8)	0.173	n.s.*
COL. J	5V + 2N	3 (4.7)	2 (0.6)	5 (4.7)	3.901	n.s.
"	5V + 2N	1 (1.4)	1 (0.2)	1 (1.4)	3.429	n.s.

TAULA 16.- Nombre d'interaccions intraspecífiques i interspecífiques observades en les colònies mixtes estudiades (entre parèntesi freqüències esperades) i resultat del test chi-quadrat per a cada cas. S'indica el nombre total de parelles de la colònia el dia del mostratge. \*=1 g.ll.

V=S.vulgaris N=S.unicolor

### 11.3.1.2. Resultat de les interaccions

En la gran majoria dels casos el guanyador és l'individu que ha iniciat l'encontre, és a dir, l'agressor. En el conjunt de colònies això succeeix en el 90.4% (N=218) de les interaccions, havent-hi un 8.7% de casos d'empat i només un 0.9% d'agressors que hagin perdut l'encontre. Les dades per a cada grup de colònies es troben a la Taula 17.

Aquest gran nombre de casos on l'individu agressor guanya, està indubtablement lligat al contexte on es produeixen aquestes interaccions: la colònia i la defensa del territori del niu. De fet, a la mateixa Taula 17 es mostra com la gran part dels casos observats es refereixen a actituds de defensa directe del niu (l'individu està sobre el niu o a poca distància i agredeix a qui s'hi apropa); a més, molts dels casos que a la Taula 17 es donen com a indeterminats (per exemple, perquè l'agressió s'ha produït a certa distància del niu) segurament tenen el mateix

objectiu. En tot cas, almenys el 80.7% (N=218) de les interaccions de totes les colònies en conjunt, tenen com objectiu l'actitud agressiva del propietari cap a individus tant de la pròpia colònia com externs, per tal de defensar el seu territori. De tots els casos estudiats, només en quatre ocasions (en colònies de *Sturnus unicolor*) l'individu que començà la interacció agonística no fou el propietari del niu i només en una d'aquestes ocasions es tractà d'un exemplar exterior a la colònia, que, a més, guanyà l'encontre.

El fet que l'agressor sigui en la gran majoria dels casos el propietari del niu i tingui una major probabilitat de guanyar en les interaccions agonístiques, fa que en el cas de les colònies mixtes, els resultats d'aquestes interaccions (Taula 18) no es puguin interpretar en base a una jerarquia entre individus o espècies. De tots els casos d'interaccions interspecífiques, almenys el 66.6% (N=18) corresponen a una agressió per part del propietari d'un territori, i en tots els casos aquest guanya, sigui quina sigui la seva espècie. De tota manera, i malgrat que el nombre de dades es baix, cal indicar

que de les 6 interaccions d'origen no determinat següents:

3 casos: mascle de S.unicolor contra mascle de S.vulgaris  
 2 " : mascle de S.unicolor contra femella de S.vulgaris  
 1 " : femella de S.unicolor contra mascle de S.vulgaris

l'agressor i guanyador de l'encontre interspecífic va ser sempre l'individu de Sturnus unicolor.

AGRESSOR EN COLÒNIES DE <u>S.vulgaris</u>			
	GUANYA	PERD	EMPATA
DEFENSA DEL NIU	36 (97.3%)	0	1 ( 2.7%)
INDETERMINAT	5 (71.4%)	0	2 (28.6%)
TOTAL	41 (93.2%)	0	3 ( 6.8%)

AGRESSOR EN COLÒNIES DE <u>S.unicolor</u>			
	GUANYA	PERD	EMPATA
DEFENSA DEL NIU	74 (90.3%)	1 (1.2%)	7 (8.5%)
INDETERMINAT	10 (90.9%)	0	1 (9.1%)
TOTAL	84 (90.3%)	1 (1.1%)	8 (8.6%)

AGRESSOR EN COLÒNIES MIXTES			
	GUANYA	PERD	EMPATA
DEFENSA DEL NIU	51 (89.5%)	0	6 (10.5%)
INDETERMINAT	21 (87.5%)	1 (4.2%)	2 ( 8.3%)
TOTAL	72 (88.9%)	1 (1.2%)	8 ( 9.9%)

TAULA 17.- Resultat de les interaccions agonístiques per part del individu agressor en els tres grups de colònies. Els casos on no s'ha pogut determinar amb certesa si es tractava de la defensa directa del niu, es posen com a indeterminats. Un individu es considera guanyador quan produeix el desplaçament físic de l'oponent.



	MASCLE N	FEMELLA N	SEXE? N	$\bar{X}$ PROB.
GUANYADOR MASCLE V	3	1	0	0.44
GUANYADOR FEMELLA V	1	0	0	0.20
PERDEDOR MASCLE V	5	1	0	0.56
PERDEDOR FEMELLA V	3	1	0	0.80
GUANYADOR SEXE? V	0	0	1	
GUANYADOR SEXE? V	2	0	0	

TAULA 18.- Resultats dels encontres agonístics interspecífics a les colònies mixtes. La probabilitat de guanyar (o de perdre) de cada classe d'individu, és el resultat de dividir la suma de tots els seus encontres guanyats (o perduts) pel total d'encontres que ha tingut. V= S.vulgaris N=S.unicolor

### 11.3.1.3. Conductes utilitzades

En les dues espècies apareixen les mateixes conductes agonístiques considerades en el present mostratge, amb excepció d'algunes de presència molt rara, i que només han estat detectades en Sturnus vulgaris. A més, apareixen en una proporció similar en les dues espècies. A la Taula 19 es mostren les freqüències d'aparició de cada conducta per a cada grup de colònies estudiades. En el conjunt de colònies, la conducta més freqüent és el "Sidling" (S), seguit de "Charge" (C). També es donen amb certa freqüència Persecucions (P), menys sovint casos de "Supplanting attack" (SA), "Crowing" (CR) i "Dance fighting" (DF), i molt rarament altres ("Horizontal posture" (H), "Fluffing" (F), "Tall posture" (T)). Les tres conductes més freqüents, per ordre S,C i P, tenen un grau d'agressivitat diferenciat i progressiu, essent el S la menys agressiva, seguida de la C, que ja implica un atac directe, i

	<u>S. vulgaris</u>	<u>S. unicolor</u>	Mixtes	TOTAL
SIDLING-S	25 (43.1)	54 (49.6)	34 (35.8)	113
CHARGE-C	15 (25.9)	37 (33.9)	45 (47.4)	97
PERSECUCIÓ-P	7 (12.1)	8 ( 7.4)	9 ( 9.5)	24
CROWING-CR	6 (10.4)	4 ( 3.7)	1 (1.1)	11
SUPLANTINGATTACK-SA	2 ( 3.4)	3 ( 2.7)	5 ( 5.3)	10
DANCE FIHGTING-DF	0	3 ( 2.7)	1 ( 1.1)	4
TALL POSTURE-T	1 (1.7)	0	0	1
HORIZONTAL POSTURE-H	1 (1.7)	0	0	1
FLUFFING-F	1 (1.7)	0	0	1

TAULA 19.- Freqüència i percentatge (entre parentesi) d'aparició de cada conducta agonística en cadascun dels tres grups de colònies.

finalment la P, que significa una persecució en vol.

El grup de les colònies mixtes presenta, a diferència dels altres, una freqüència superior de C que de S, però que no està relacionada amb les interaccions interspecífiques, ja que com es pot veure a la Taula 20, són les interaccions entre els individus de Sturnus vulgaris les responsables d'aquesta major presència de C. De fet, no hi ha diferències significatives en les freqüències d'aparició de cada conducta en els tres grups de colònies ( $\chi^2=13.538$ , 8 gll.,  $p=0.0946$ , n.s.).

Pel que fa referència a les conductes utilitzades en relació al sexe, la taula 21 mostra com en les interaccions entre mascles és el S la conducta més freqüent, seguida de C i amb menys freqüència P. En les interaccions intersexuals on l'iniciador de l'encontre és el mascle, la C resulta més freqüent que el S tant en el grup de colònies de Sturnus vulgaris, com en el de mixtes. Aquest fet però no sembla tenir cap explicació evident i pot ser degut a que les mostres parcials són reduïdes. En el cas contrari, quan és la femella qui agredeix un mascle, es manté la tendència d'una major proporció de S, al igual que en les interaccions entre femelles, tot i que també la mostra és reduïda.

	INTERACCIONS		
	V - V	N - N	V - N
SIDLING-S	11 (28.9)	9 (52.9)	11 (52.3)
CHARGE-C	20 (52.6)	7 (41.2)	7 (33.3)
PERSECUCIÓ-P	5 (13.1)	0	2 (9.5)
CROWING-CR	1 (2.6)	0	0
SUPPLANTING ATTACK-SA	0	1 (5.9)	1 (4.7)
DANCE FIGHTING-DF	1 (2.6)	0	0

TAULA 20.- Freqüència i percentatge (entre parentesi) de cada conducta agonística en interaccions intraspecífiques i interspecífiques a les colònies mixtes.  
V = S.vulgaris N = S.unicolor.

Malgrat que les conductes agonístiques s'efectuen la major part de les vegades de forma aïllada, en un 15.2% (N=262) dels casos es troben combinades. En els diagrames de la Figura 24 s'observen les probabilitats de les diferents seqüències. De les tres conductes més freqüents (S,C i P), tant pel conjunt de les colònies com per cada espècie per separat, S sempre es presenta a l'inici de l'agressió (excepte en una ocasió entre 113 casos, que segueix a C); aquesta conducta sovint es perllonga durant una estona (la seqüència més llarga observada de S, fou de 7 minuts seguits), i algunes vegades, si no aconsegueix l'objectiu de fer fora l'oponent, S és seguit per C,P o CR. També C comença gairebé sempre les interaccions, excepte en 4 casos de 97 (4.1%), i pot ser seguida per P, DF o CR. La P sempre està precedida per S ó/i sobretot per C. També la major part de DF són conseqüència de C (3 de 4 casos, 75%), i els CR segueixen a S i C (8 de 11 casos, 72.7%).

Pel que fa a la resposta del individu agredit, en el contexte de la colònia reproductora, pràcticament mai respòn mitjançant una conducta agonística a l'agressor. Això només ha estat observat en 3 ocasions:

2 casos: femella respòn amb C a la C d'un mascle (S.vulgaris)  
1 " : mascle respòn amb DF a la C d'un mascle (S.unicolor)

COLÒNIES DE <i>S. vulgaris</i>				
	♂ - ♂	♀ - ♀	♂ - ♀	♀ - ♂
SIDLING	16 (61.6)	2 (40.0)	4 (23.5)	3 (50.0)
CHARGE	4 (15.4)	0 (0.0)	7 (41.2)	3 (50.0)
PERSECUCIÓ	1 (3.8)	1 (20.0)	4 (23.5)	0 (0.0)
ALTRES	5 (19.2)	2 (20.0)	2 (11.8)	0 (0.0)

COLÒNIES DE <i>S. unicolor</i>				
	♂ - ♂	♀ - ♀	♂ - ♀	♀ - ♂
SIDLING	43 (47.8)	1 (50.0)	8 (80.0)	1 (50.0)
CHARGE	33 (36.6)	1 (50.0)	1 (10.0)	0 (0.0)
PERSECUCIÓ	7 (7.8)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)
ALTRES	7 (7.8)	0 (0.0)	1 (10.0)	1 (50.0)

COLÒNIES MIXTES				
	♂ - ♂	♀ - ♀	♂ - ♀	♀ - ♂
SIDLING	21 (45.6)	5 (83.3)	4 (15.4)	3 (60.0)
CHARGE	18 (39.1)	0 (0.0)	18 (69.2)	0 (0.0)
PERSECUCIÓ	5 (10.9)	0 (0.0)	3 (11.5)	0 (0.0)
ALTRES	2 (4.4)	1 (16.7)	1 (3.9)	2 (40.0)

TOTAL				
	♂ - ♂	♀ - ♀	♂ - ♀	♀ - ♂
SIDLING	80 (51.9)	8 (66.7)	16 (32.6)	7 (53.8)
CHARGE	55 (35.8)	1 (8.3)	26 (53.1)	3 (23.1)
PERSECUCIÓ	5 (3.2)	0 (0.0)	3 (6.1)	0 (0.0)
ALTRES	14 (9.1)	3 (25.0)	4 (8.2)	3 (23.1)

TAULA 21.- Freqüència i percentatge (entre parentesi) de cada conducta agonística en relació al sexe dels oponents. En les interaccions intersexuals s'indica primer el sexe de l'agressor.

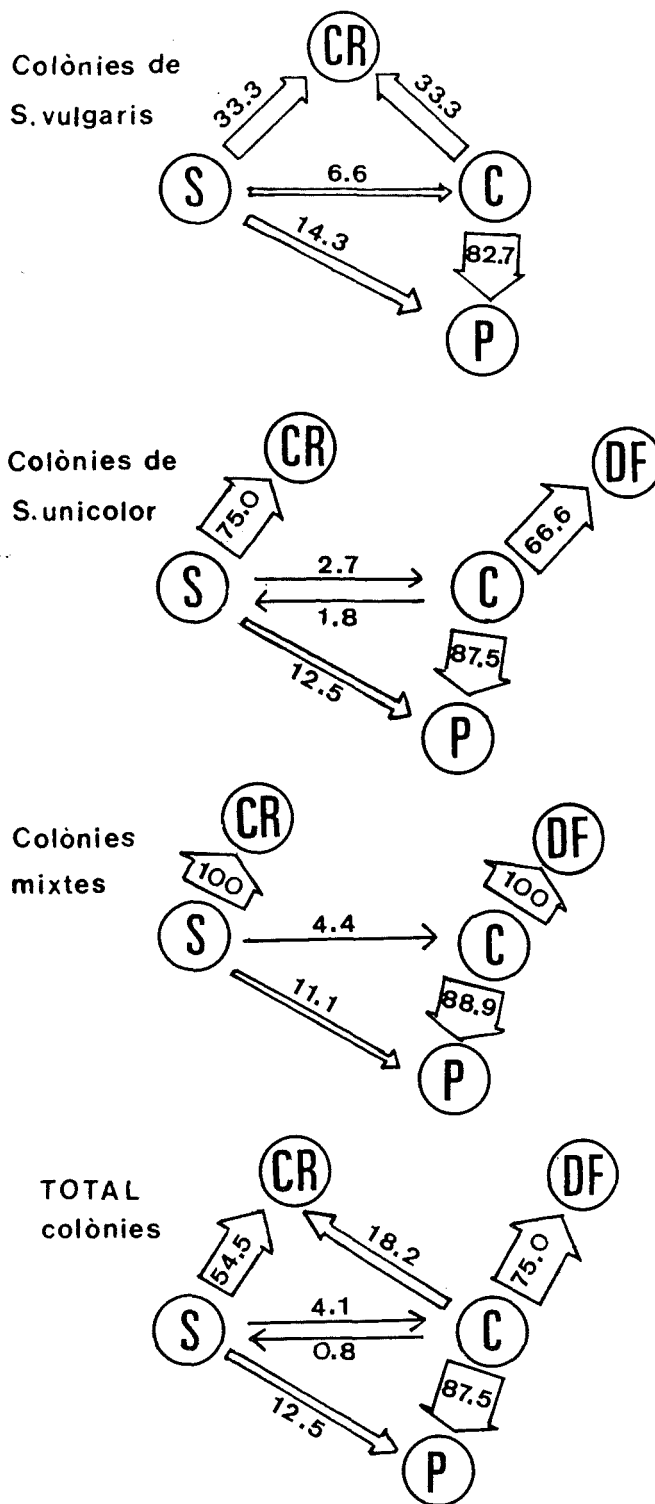


FIGURA 24.- Diagrames per a cada grup de colònies i pel total, que indiquen la probabilitat que, en una interacció agonística, una conducta determinada estigui precedida per la conducta d'on surt la fletxa.

S: "Sidling", C: "Charge", CR: "Crowing", DF: "Dance fighting", P: persecució.

### 11.3.2. En grups d'alimentació

Dels 672 individus mostrejats, 226 (33.6%) van presentar algun tipus d'interacció agonística durant el temps de mostratge (Taula 22). A la Taula 23 es pot veure la freqüència d'interaccions en relació als sexes implicats. Com es pot observar, i a l'igual que succeeix en el marc de la colònia, en la major part dels encontres agonístics els mascles són els protagonistes (85.2% del total de les interaccions, N=169), essent igual de freqüents els encontres entre mascles que entre mascles i femelles. Les femelles per la seva banda, estan presents en el 58.0% (N=169) del conjunt d'interaccions, especialment en encontres intersexuals. Les interaccions femella-femella només arriben al 25.5% (N=98) de les que tenen femelles, i al 14.8% (N=169) del total de les interaccions. No hi ha diferències significatives en el nombre d'interaccions intraspecífiques i interspecífiques en relació als sexes implicats (chi-quadrat,  $X^2=5705$ , 4 gl.,  $p=0.2223$ , n.s.).

	MASCLE V	MASCLE N	FEMEL. V	FEML. N	SEXE? V	SEXE? N
MASCLE V	15	-	-	-	-	-
MASCLE N	33	23	-	-	-	-
FEMELLA V	13	34	10	-	-	-
FEMELLA N	3	23	8	7	-	-
SEXE? V	10	8	6	3	3	-
SEXE? N	6	6	8	2	2	3

TAULA 22.- Matriu del nombre d'interaccions agonístiques segons el sexe i l'espècie obtingudes en els grups d'alimentació. Total = 226 interaccions. V=S.vulgaris N=S.unicolor

INTERACCIONS	MASCLE-MASCLE	FEMELLA-FEMELLA	MASCLE-FEMELLA
INTRASPECÍFIQUES			
<u>S. vulgaris</u>	15 (39.5%)	10 (26.3%)	13 (34.2%)
<u>S. unicolor</u>	23 (43.4%)	7 (13.2%)	23 (43.4%)
INTERSPECÍFIQUES	33 (42.3%)	8 (10.2%)	37 (47.5%)
TOTAL	71 (42.0%)	25 (14.8%)	73 (43.2%)

TAULA 23.- Nombre d'interaccions agonístiques intraspecífiques i interspecífiques en relació als sexes implicats en els grups d'alimentació. Entre parentesi s'indica el percentatge respecte del total d'interaccions.

#### 11.3.2.1. Resultat de les interaccions

Pel que fa als resultats dels encontres agonístics, només 6 (2.6%, N=226) van acabar en un empat, es a dir, cap dels dos individus va resultar desplaçat com a resultat de l'interacció. En tots els altres casos (97.4%), hi va haver un guanyador. En la majoria de les interaccions, l'individu agressor és el que guanyà l'encontre (88.9%, N=198). A la Taula 24 es mostren els resultats dels encontres entre els individus segons el sexe i l'espècie, i a partir d'aquests resultats s'ha confeccionat el diagrama de la Figura 25. Els mascles de Sturnus unicolor són els que presenten la major probabilitat de guanyar en les interaccions agonístiques davant de qualsevol oponent sigui quin sigui el seu sexe o espècie. La diferència és molt important també en els encontres amb els mascles de Sturnus vulgaris. Els mascles de Sturnus vulgaris per la seva banda, guanyen la major part dels encontres amb les femelles de qualsevol espècie. En encontres interspecífics entre femelles, la major probabilitat de guanyar correspon a les femelles de Sturnus unicolor. Així doncs, l'ordre jeràrquic de major a menor dominància és el següent: mascle Sturnus unicolor, mascle Sturnus vulgaris, femella Sturnus unicolor, femella Sturnus vulgaris.

GUANYADORS	PERDEDORS				X̄ PROB. GUANYAR
	MASCLE V	MASCLE N	FEMEL. V	FEMEL. N	
MASCLE V	-	10 (0.31)	8 (0.62)	2 (0.67)	0.42
MASCLE N	22 (0.69)	-	28 (0.82)	18 (0.90)	0.79
FEMEL. V	5 (0.38)	6 (0.18)	-	1 (0.12)	0.22
FEMEL. N	1 (0.33)	2 (0.10)	7 (0.88)	-	0.32
X̄ PROB. PERDRE	0.58	0.21	0.78	0.68	

TAULA 24.- Resultats dels encontres agonístics intraspecífics i interspecífics en els grups d'alimentació. Entre parentesi la probabilitat que cada cas es produeixi. La probabilitat de guanyar (o de perdre) de cada classe d'individu, és el resultat de dividir la suma de tots els seus encontres guanyats (o perduts) pel total d'encontres que ha tingut.  
V= S.vulgaris N= S.unicolor

	MASCLE N	FEMELLA N	SEXE? N	X̄ PROB.
GUANYADOR MASCLE V	10	2	1	0.35
" FEMELLA V	6	1	1	0.18
PERDEDOR MASCLE V	22	1	1	0.65
" FEMELLA V	28	7	2	0.82
GUANYADOR SEXE? V	2	0	1	-
PERDEDOR SEXE? V	0	1	0	-
GUANYADOR <u>S.vulgaris</u>	18	3	3	0.28
PERDEDOR <u>S.vulgaris</u>	50	9	3	0.72
	MASCLE V	FEMELLA V	SEXE? V	X̄ PROB.
GUANYADOR MASCLE N	22	28	0	0.65
" FEMELLA N	1	7	1	0.82
PERDEDOR MASCLE N	10	6	2	0.35
" FEMELLA N	2	1	0	0.18
GUANYADOR SEXE? N	1	2	0	-
PERDEDOR SEXE? N	1	1	1	-
GUANYADOR <u>S.unicolor</u>	24	37	1	0.72
PERDEDOR <u>S.unicolor</u>	13	8	3	0.28

TAULA 25.- Resultats dels encontres agonístics interspecífics en els grups d'alimentació per cadascuna de les espècies. La probabilitat de guanyar (o de perdre) de cada classe d'individu, és el resultat de dividir la suma de tots els seus encontres guanyats (o perduts) pel total d'encontres que ha tingut.  
V= S.vulgaris N= S.unicolor



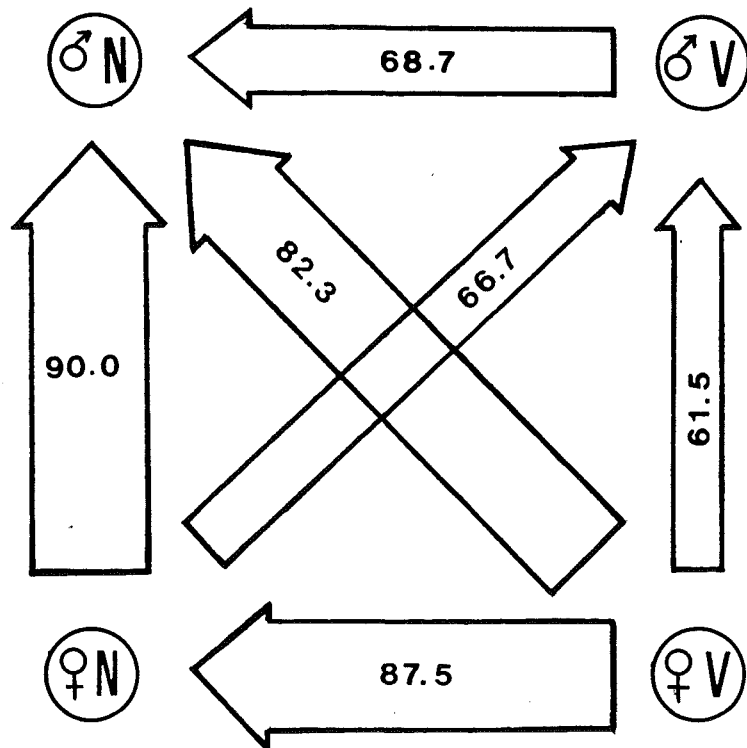


FIGURA 25.- Diagrama dels resultats de les diferents possibilitats d'interaccions agonístiques dos a dos. Les xifres indiquen la probabilitat que un encontre sigui guanyat per l'individu assenyalat per la fletxa.

A la Taula 25 es mostren els resultats corresponents exclusivament a les interaccions interspecífiques. En resum, en encontres interspecífics la probabilitat de guanyar és considerablement més elevada per Sturnus unicolor (0.72, N=86). Només hi ha hagut dos casos d'empat en interaccions interspecífiques, que han estat entre mascles.

#### 11.3.2.2. Conductes utilitzades

Les conductes agonístiques detectades en el mostratge de grups d'estornells en alimentació han estat de quatre tipus: "Supplanting attack" (SA), "Wing-flick" (WF), "Charge" (C) i Robatori de presa (RP). Com es pot veure a la Taula 26, les quatre conductes apareixen en les dues espècies tant en interaccions intraspecífiques com interspecífiques i en una proporció similar. La conducta més freqüent pel conjunt de dades és SA, que consisteix en la simple ocupació del lloc d'un altre, seguida d'aprop per WF, i després per C. Les accions dirigides a prendre la presa a l'oponent (RP), tot i que apareixen en tots els casos, resulten molt poc freqüents tant intra- com interspecíficament. No hi ha diferències significatives entre els tres grups pel que fa a l'ordre de freqüències de cada conducta (chi-quadrat,  $X^2=4961$ , 6 gll.,  $p=0.5488$ , n.s.). Aquest ordre està en relació amb el grau d'agressivitat de les conductes, essent les més freqüents les menys agressives, SA i WF. La C, que comporta ja un atac més violent, és, en els grups d'alimentació, força menys freqüent que en el marc de la colònia (chi-quadrat,  $X^2=10584$ , 2 gll.,  $p \leq 0.01$ ).

Pel que fa referència a les conductes utilitzades en relació al sexe (Taula 27), en les interaccions intersexes es manté tant en casos intraspecífics com interspecífics l'ordre anteriorment indicat. En les interaccions entre mascles, s'observa que en els casos intraspecífics les conductes més utilitzades per les dues espècies són SA i C, mentre que en els

	INTERACCIONS			TOTAL
	V - V	N - N	V- N	
SUPLANTING ATTACK-SA	22 (32.9)	25 (42.4)	44 (44.0)	91 (40.3)
WING FLICK-WF	23 (34.4)	18 (30.5)	32 (32.0)	73 (32.3)
CHARGE-C	20 (29.8)	14 (23.7)	18 (18.0)	52 (23.0)
ROBATORI DE PRESA-RP	2 ( 2.9)	2 ( 3.4)	6 ( 6.0)	10 ( 4.4)

TAULA 26.- Freqüència i percentatge (entre parentesi) d'aparició de cada conducta agonística en interaccions intraspecífiques i interspecífiques en els grups d'alimentació. V = S.vulgaris N = S.unicolor

encontres interspecífics C és menys freqüent, però no de manera significativa (chi-quadrat,  $X^2=2456$ , 2 gll.,  $p=0.2928$ , n.s.), essent SA i WF les més utilitzades. La poca mostra obtinguda d'interaccions entre femelles no permet comparar cada grup per separat; pel total de les dades s'observa que la conducta més agressiva (C), és també la menys freqüent.

En el contexte de grups alimentaris, normalment les interaccions són molt ràpides, surgeixen molt sobtadament entre individus físicament molt propers i la resol.lució és també molt ràpida. Generalment comporten una única conducta agonística; només en poques ocasions (7.9%, N=226) s'ha observat una seqüència de conductes combinades, que sempre ha consistit en SA o WF seguides de C.

Pel que fa a l'individu agredit, en la majoria dels casos no respòn a l'agressió, i simplement es retira deixant lloc a l'oponent dins el grup alimentari. Només en un 19.1% (N=215) d'interaccions respòn a l'atac de l'agressor. Els casos han estat:

agressió amb SA resposta en 1 ocasió (1.1%, N=91) amb WF  
 agressió amb WF resposta en 6 ocasions (8.9%, N=67) amb WF  
 agressió amb C resposta en 8 ocasions (17.0%, N=47) amb C  
 agressió amb E resposta en 2 ocasions (20%, N=10) amb WF i C

	INTERACCIONS ENTRE <i>S.vulgaris</i>		
	$\sigma - \sigma$	$\varphi - \varphi$	$\sigma - \varphi$
SUPLANTING ATTACK-SA	4 (26.7)	3 (30.0)	5 (38.6)
WING FLICK-WF	3 (20.0)	6 (60.0)	4 (30.7)
CHARGE-C	7 (46.7)	1 (10.0)	4 (30.7)
ROBATORI DE PRESA-RP	1 ( 6.6)	0 ( 0.0)	0 ( 0.0)

	INTERACCIONS ENTRE <i>S.unicolor</i>		
	$\sigma - \sigma$	$\varphi - \varphi$	$\sigma - \varphi$
SUPLANTING ATTACK-SA	10 (43.5)	2 (28.6)	13 (56.5)
WING FLICK-WF	4 (17.4)	3 (42.8)	6 (26.1)
CHARGE-C	8 (34.8)	2 (28.6)	4 (17.4)
ROBATORI DE PRESA-RP	1 ( 4.3)	0 ( 0.0)	0 ( 0.0)

	INTERACCIONS INTERSPECÍFIQUES		
	$\sigma - \sigma$	$\varphi - \varphi$	$\sigma - \varphi$
SUPLANTING ATTACK-SA	15 (45.5)	3 (37.5)	24 (64.9)
WING FLICK-WF	9 (27.3)	1 (12.5)	6 (16.2)
CHARGE-C	8 (24.2)	3 (37.5)	5 (13.5)
ROBATORI DE PRESA-RP	1 ( 3.0)	1 (12.5)	2 ( 5.4)

	TOTAL		
	$\sigma - \sigma$	$\varphi - \varphi$	$\sigma - \varphi$
SUPLANTING ATTACK-SA	29 (40.8)	8 (32.0)	42 (57.5)
WING FLICK-WF	16 (22.6)	10 (40.0)	16 (21.9)
CHARGE-C	23 (32.4)	6 (24.0)	13 (17.8)
ROBATORI DE PRESA-RP	3 ( 4.2)	1 ( 4.0)	2 ( 2.4)

TAULA 27.- Freqüència i percentatge (entre parentesi) de cada conducta agonística en relació al sexe dels oponents.

## 12. DISCUSSIÓ

Els resultats sobre l'activitat portada a terme pels mascles a les colònies demostren com les parelles d'ambdues espècies a les colònies mixtes segueixen -amb diferències de caire individual- el mateix patró d'activitat territorial bàsica, en aquest cas concretat en el temps de presència a la colònia i el destinat a cantar. D'altra banda, aquestes dades i, encara més, les obtingudes amb l'observació directe dels nius en colònies mixtes (MOTIS,1985), manifesten la sincronia en la fenologia de cria que ambdues espècies presenten quan es troben nidificant a la mateixa colònia. Aquesta sincronia contrasta amb el fet que, a l'àrea de simpatria en general, les dues espècies presenten un considerable decalatge en la seva fenologia, començant Sturnus vulgaris la nidificació uns quinze dies abans que Sturnus unicolor (vegeu Part I, capítol 4.1.).

D'altra banda, dins la superfície de la colònia mixta, els mascles no situen els nius en grups de conespecífics sinó que es barregen de manera indiscriminada. Aiximateix, cada mascle es manté dins un espai determinat, que té el niu com a punt de referència, sense invair l'àrea defensada pel mascle veí, encara que sigui de l'altra espècie.

Dins aquest marc general doncs, en les colònies mixtes els mascles d'ambdues espècies presenten en un principi les mateixes possibilitats d'interrelació (en el temps i en l'espai) que entre conespecífics, tant pel que fa a la defensa del territori (interaccions agonístiques, cant) com a la cohesió colonial ("song-matching"). El fenomen del "song-matching", que consisteix en interaccions vocals entre dos o més mascles i presenta gran importància en la cohesió social i la preservació dels dialectes (BAKER i col.,1981b; PAYNE,1981a), serà més ampliament tractat en la Part IV de la present memòria (capítols 15.2. i 15.3.).

Respecte de les mides dels territoris, a les colònies estudiades en les dues espècies són variables però de petites dimensions, d'acord amb l'observat en Sturnus vulgaris per

SCHUZ (1942 in DAVIS, 1959), que no trobà territoris superiors a 5 metres de radi, i KESSEL (1957), que comprovà com els mascles només ataquen a d'altres individus si aquests estan a 0.5 metres o menys del niu. La mida del territori presumiblement pot variar en relació a les condicions de les àrees de cria (arbres, pals elèctrics, murs o parets d'edificis, teulats de teules, etc) i a la densitat de parelles. Això pot explicar les aventurades afirmacions de FEARE (1986), segons les quals Sturnus unicolor defensa un territori més gran que l'altra espècie, fetes a partir de l'observació d'una única parella nidificant a la paret d'un edifici a Marbella (Málaga, Espanya) el mascle de la qual defensava el niu en un radi de 20-50 metres.

Pel que fa a les interaccions agonístiques, en les dues espècies s'han trobat les mateixes conductes, que fins ara havien estat descrites en Sturnus vulgaris, i les seves freqüències d'aparició són també similars. La no detecció en Sturnus unicolor d'algunes conductes de rara aparició en l'altra espècie, és deguda segurament a una manca de mostra suficient. En els encontres interspecífics, tant a la colònia com en grups alimentaris, es donen també les mateixes conductes que en els intraspecífics i en similar proporció. D'això es desprén que, entre antagonistes de diferent espècie, aparentment no hi ha problemes d'interpretació de les conductes, incloses les menys agressives ("sidling", "supplanting attack"). Aquest fet, juntament amb l'existència de interaccions vocals interspecífiques, presenta una marcada diferència amb el trobat per MINOCK (1972) en Parus atricapillus i Parus gambeli, dues espècies també molt properes taxonòmicament i amb iguals requeriments ecològics, en les quals el cant quasi mai és usat en les interaccions interspecífiques, que en canvi, presenten més encontres físics agressius degut, segons l'autor, a la dificultat de l'altra espècie en interpretar conductes menys agressives (com el "supplanting attack").

Els resultats (guanyador/perdedor) de les interaccions en el marc de la colònia de cria, es veuen extremadament condicionats per l'existència d'un propietari del territori, que pràcticament sempre inicia l'agressió davant un invasor, i que presenta una molt gran probabilitat de guanyar els encontres. Enlloc d'un mostratge quan els territoris estan ja ben definits, com ha estat el present cas, presumiblement un mostratge molt primerenc, quan els territoris de cria encara no s'han establert, sigui més adient per obtenir relacions de dominància interspecífica més clares.

En les interaccions dins els grups alimentaris acostuma a guanyar, igual que en les colònies, l'individu que inicia l'agressió; però en aquest cas, sembla factible interpretar-ho en el sentit que, els estornells, dins els compactes grups que formen mentre van menjant, no agredeixen de forma indiscriminada a qualsevol altre individu, sino que ho fan especialment quan tenen probabilitats d'èxit. De tota manera, els antagonistes es troben, en principi, en igualtat de condicions alhora de defensar un determinat punt d'alimentació, i per tant les interaccions donen una idea clara de les relacions de dominància entre sexes i espècies. Dels resultats es desprén que, en els encontres intraspecífics, els mascles dominen les femelles (tal com ja havia estat trobat per DAVIS, 1959 i VAN DER MUIJEREN, 1977). Les femelles a més, presenten en general una conducta menys agressiva, tant a la colònia com en grups alimentaris, fet que coincideix amb DAVIS (1959) i VAN DER MUIJEREN (1981), el qual, en una població en captivitat, troba que, mentre els mascles utilitzen conductes d'agressió directa a l'oponent, les femelles usen significativament més sovint conductes de fugida.

D'altra banda, aproximadament dos de cada tres encontres interspecífics entre mascles, els guanya Sturnus unicolor, i les femelles d'aquesta espècie guanyen també set de cada vuit encontres amb femelles de Sturnus vulgaris. Aquesta clara dominància de Sturnus unicolor respecte de Sturnus vulgaris pot ser explicada per la seva mida, lleugerament superior a la de l'altra espècie (a l'àrea d'estudi les mitjanes del pes de

Sturnus vulgaris són  $\sigma$ :80.2 $\pm$ 4.34g, n=38 i  $\varphi$ :79.2 $\pm$ 7.37g, n=34 i les de Sturnus unicolor són  $\sigma$ :90.0 $\pm$ 4.87g, n=22 i  $\varphi$ :85.7 $\pm$ 4.32g, n=25). Tot i que en alguns estudis de dominància interspecífica resulta dominant l'espècie de menor tamany (MINOCK, 1972 en Parus atricapillus i Parus gambeli; WAGNER & GAUTHREAU, 1990 en Melospiza melodia i Zonotrichia albicollis), la major part dels estudis conclouen que la mida és el factor més important (MORSE, 1970; DAVIS, 1973; KALINOSKI, 1975; FISLER, 1977; MILLIKAN i col. 1985). Per exemple, MORSE (1974) fent un recull d'exemples bibliogràfics, comptabilitzà que de 35 casos de dominància interspecífica, en 31 casos l'espècie dominant és la de mida més gran.

En l'àmbit de la colònia, s'ha vist com a les colònies mixtes en alguns casos són menys freqüents les interaccions interspecífiques que les intraspecífiques. Aquest fet podria provenir d'una certa diferència en la fenologia reproductora entre les dues espècies dins la mateixa colònia, que produís un major nombre d'encontres agonístics en les parelles de la mateixa espècie, dins d'un mateix estadi reproductor. Però la ja comentada sincronia de les parelles de colònies mixtes en general, i l'existència de diferències de caire individual i no específic en la fenologia dels exemplars de la colònia H, que és la que presenta les diferències més grans entre interaccions intra/interspecífiques, fan concloure que les relacions territorials de caire agonístic entre les dues espècies són menys marcades (en el marc de la colònia) que les que es donen entre els individus de la mateixa espècie.

D'una banda, aquesta diferència en la conducta territorial intra/interspecífica implica que la territorialitat entre aquestes dues espècies no respòn a un simple error d'identificació, sinò que hi ha un reconeixement específic, tal com ha estat trobat en casos similars (EMLEN i col., 1975; GORTON, 1977; LEISLER, 1988 entre d'altres).

D'altra banda, si hom considera que Sturnus vulgaris és l'espècie que presenta una diferència més marcada entre les interaccions intra/interspecífiques, i que és precisament



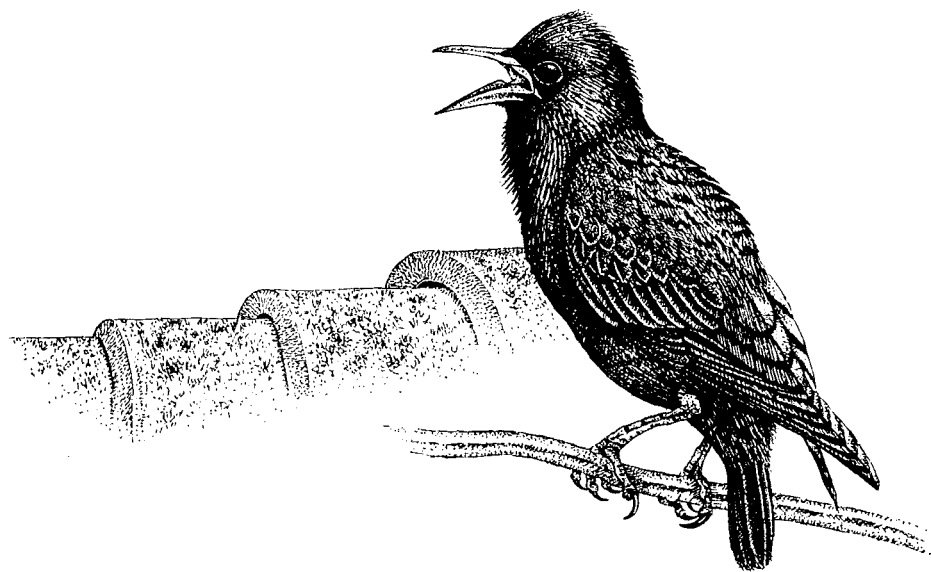
aquesta espècie la que perd més sovint en els encontres interspecífics, es pot pensar que Sturnus vulgaris evita activament les interaccions interspecífiques, preferint les intraspecífiques. Aquesta mateixa hipòtesi es donada per SHEDD (1990) respecte de Carpodacus mexicanus i Carpodacus purpureus: dues espècies simpàtriques des de mitjans de segle a U.S.A. i que presenten en grups d'alimentació hivernal menys interaccions interspecífiques que intraspecífiques (21% menys de l'esperat), degut a que la segona espècie evita encontres interspecífics (on perd) i prefereix els intraspecífics. En el cas de les interaccions entre Carpodacus mexicanus i Passer domesticus, la primera espècie és dominada per la segona i també presenta més agressions intraspecífiques que interspecífiques (la segona presenta les mateixes) (KALINOSKI, 1975).

De tota manera, aquesta dominància de Sturnus unicolor sobre Sturnus vulgaris que es dona en la major part dels encontres agonístics, no impedeix l'existència de colònies mixtes, on els territoris dels mascles d'ambdues espècies estan ben delimitats i són respectats pels mascles veïns. MEYERRIECKS & BAIRD (1968) estudiant les relacions territorials interspecífiques en dues espècies que arriben a produir híbrids (Vermivora pinus i Vermivora chrysoptera), assenyala com un dels indicadors de la dominància de la primera espècie, el fet que canta sovint des dels llocs principals de cant de la segona; en el cas dels estornells no es dona de cap manera aquest tipus d'invasió del territori de cria entre les dues espècies.

A escala geogràfica però, les conseqüències semblen ésser diferents. Aquests resultats sobre la dominància de Sturnus unicolor, poden contribuir a explicar les dades obtingudes sobre el procés de colonització i les àrees de simpatria (vegeu Part I, capítol 4.1.), on aquesta espècie ja semblava mostrar una tendència a "envair" amb certa facilitat les àrees ocupades per Sturnus vulgaris. Es a dir, que en una determinada àrea de coexistència, la dominància de Sturnus unicolor, exercida en el moment d'establir els territoris de cria, pot fer que a la

llarga aquesta espècie arribi a ser més nombrosa que Sturnus vulgaris. En el futur, un control periòdic dels límits i les densitats de població de cada espècie en les zones de simpatria serà molt important de cara a confirmar aquesta hipòtesi.

## *PART IV*



### *ELS CANTS TERRITORIALS: ESTRUCTURA I VARIABILITAT*

### 13. INTRODUCCIÓ

#### 13.1. Generalitats

D'entre tot el repertori vocal dels ocells (crits d'alarma, de demanda d'aliment per part dels polls, veus de contacte...), els cants territorials apareixen com un tipus de vocalització especial. Són les vocalitzacions socials per excel·lència, generalment fetes només pels mascles, els quals les emeten amb més freqüència quan es troben dins el seu territori o prop del niu, en circumstàncies de defensa territorial i per atraure les femelles, sovint sense que cap pertorbació particular aparegui en l'entorn (THORPE, 1961).

En moltes espècies, els cants territorials són una manifestació vocal llarga i complexa, amb una estructura basada en una successió de notes que produeixen la impressió d'una melodia (THORPE, 1958). L'increment de la taxa de cant en els períodes previs a l'aparellament, fenomen demostrat en moltes espècies (CATCHPOLE, 1973; GREIG-SMITH, 1982; LOGAN, 1983), posa en evidència la funció del cant en l'atracció de les femelles, que a més, sembla que es veuen estimulades a efectuar la posta (BROACKWAY, 1969; KROODSMA, 1976; HINDE & STEEL, 1978; ERIKSSON & WALLIN, 1986). També s'ha comprovat la seva missió d'estimulació mútua i coordinació d'un grup reproductor pel que fa a la fenologia de cria (LOTT i col., 1967). D'altra banda, el cant també té una missió de defensa territorial indiscutible. De la capacitat del mascle per aconseguir i defensar un territori suficient, dependrà l'èxit de la reproducció, i gran part dels "contactes territorials" entre mascles es realitzen mitjançant interaccions vocals (PEEK, 1972; KREBS 1976, 1978). Així mateix, la qualitat del cant (mida del repertori) dels mascles, s'ha demostrat directament relacionada amb la capacitat d'aquests d'atraure femelles (NOTTEBOHM, 1972;

KROODSMA, 1976; MCGREGOR i col., 1981; CATCHPOLE i col., 1984; CATCHPOLE, 1986; EENS i col., 1991).

Un aspecte bàsic per aprofundir en l'anàlisi de les funcions dels cants territorials rau en la seva descodificació, és a dir, en l'estudi de la diferent informació continguda en els senyals acústics. Aquesta informació és molt important en la vida quotidiana dels individus, i serveix a diferents nivells:

- Discriminació interspecífica
- Discriminació de grup (familiar, colonial)
- Discriminació de l'individu dins del grup o població

Així mateix, els cants informen al receptor d'altres aspectes com l'estat de motivació de l'emissor, del seu estatus territorial o reproductiu i de la probabilitat que produeixi una resposta agressiva o sexual cap el receptor (EMLEN, 1972).

Totes aquestes funcions impliquen l'existència de determinada variabilitat. Aquesta variabilitat però, ha d'estar equilibrada amb la presència de trets més estereotipats per permetre la diferenciació específica i impedir errors d'interpretació. Aquest "compromís" entre estabilitat i variació sembla resoldre's a partir dels diferents elements que formen part de l'estructura dels cants, els quals actuen donant cadascún diversos tipus d'informació (MARLER, 1960; EMLLEN, 1972).

Des dels primers treballs de THORPE (1961), un aspecte que ha estat objecte de nombrosos estudis ha estat el de l'ontogènia i aprenentatge de les vocalitzacions, per tal de determinar quines són les parts adquirides i quines les sotmeses a l'aprenentatge, com es produeix la selecció del que és après, si hi han diferències entre poblacions sedentàries i migratòries, com influeixen les variables ambientals en l'estructura dels cants, etc. El fenomen de l'aprenentatge vocal en les aus ha estat comprovat en els ordres dels Psitaciformes, Apodiformes i Passeriformes i, dins d'aquests, en el grup dels "Oscines" es troba extremadament estès

(KROODSMA, 1982).

El fet que les vocalitzacions dels ocells siguin en gran part conseqüència de l'aprenentatge, és el que fa que es puguin produir diferències individuals en la seva estructura. Així mateix, dos factors: en primer lloc el període durant el qual aquest aprenentatge es porta a terme, bàsicament quan els joves estan dins l'estructura social reproductora; i, en segon lloc, les característiques de la dispersió dels individus, determinen l'aparició de variacions geogràfiques en el cant dins d'una mateixa espècie (MARLER & TAMURA, 1962; KROODSMA, 1982; CUNNINGHAM & BAKER, 1983).

Deixant de banda l'existència d'una component hereditària doncs, i en base a l'aprenentatge, els cants territorials són passats de generació en generació per transmissió cultural. Aquest procés però fa que un determinat cant transmès estigui sotmès a canvis en el temps, fenomen anomenat "evolució cultural" (vegeu més avall). El fet és que, a partir de l'aprenentatge, els ocells han adquirit la possibilitat de produir al llarg del temps canvis continuats i ràpids en l'estructura de les vocalitzacions. Aquest potencial de variabilitat és molt important en relació a la comunicació intraspecífica però també interspecífica, i com suggereixen NOTTEBOHM (1972) o THIELCKE (1976) pot jugar un paper decisiu en els processos d'especiació, tant intensos en el grup dels oscines, ja que els cants poden produir modificacions molt més ràpidament que les mutacions genètiques.

### 13.2. Variació geogràfica de les vocalitzacions. Dialectes.

Hom ha vist com cada mascle d'una determinada espècie té un conjunt de manifestacions vocals que li es propi, ja que, dins d'uns límits estructurals específics, els individus presenten certa capacitat de desenvolupament del propi repertori, de manera que poden presentar formes diferenciades (locals) o fins i tot crear-ne de particulars (individuals).

Aproximadament en 65 espècies d'ocells s'han comprovat variacions geogràfiques en les vocalitzacions (MUNDINGER, 1982), un 96% de les quals corresponen al grup dels oscines (ROST, 1988). Aquestes variacions poden donar-se a escales molt diferents, des de centenars de quilòmetres en unes espècies a desenes de metres en d'altres (BERGMAN, 1980; LETHONEN, 1983). Les variacions a molt gran escala s'anomenen "macrogeogràfiques", mentre que les que es produeixen a petita escala s'anomenen "microgeogràfiques" o "dialectals".

L'anàlisi de la distribució i característiques de les variacions geogràfiques dels cants ha estat objecte de nombrosos estudis, i s'ha especulat considerablement sobre el seu origen i significat biològic (MARLER & TAMURA, 1962; NOTTEBOHM, 1969; THIELCKE, 1969; BAKER, 1975; BAPTISTA, 1975; LEMON, 1975; BAKER & MEWALDT, 1978; BITTERBAUM & BAPTISTA, 1979; PAYNE, 1981a; PETRINOVICH i col., 1981; MUNDINGER, 1982; entre d'altres).

Diversos treballs (GUTTINGER, 1979; MARLER & SHERMAN, 1985) conclouen que les regles generals de l'organització de les vocalitzacions i el seu àmbit de variació global venen regulades genèticament, mentre que l'estructura exacta i l'ordenació seqüencial dels diferents elements que componen un cant determinat provenen de l'aprenentatge. I és en aquest aprenentatge on sembla que es troba la clau de les variacions dialectals (MARLER & TAMURA, 1962). El període durant el qual els individus joves són capaços d'aprendre tot o la major part del repertori vocal es dona en les primeres etapes de la vida (MARLER, 1970; NOTTEBOHM, 1975; BAPTISTA & PETRINOVICH, 1984) i aquest aprenentatge és imprescindible per a que es produeixi el normal desenvolupament dels cants. Aquest període, anomenat període sensitiu o sensible, es dona bàsicament quan els individus joves es troben dins l'estructura social reproductora o post-reproductora, fenomen que contribueix al manteniment de l'estructura dialectal (CUNNINGHAM & BAKER, 1983).

D'altra banda, sembla que generalment els joves escullen com a model o tutor de l'aprenentatge al pare biològic (IMMELMAN, 1969; BÖHNER, 1983; GRANT, 1984; EALES, 1985;

MILLINGTON & PRICE, 1985; CLAYTON 1987), tot i que també poden aprendre d'altres mascles de la colònia (WILLIAMS, 1990). Hi ha però un procés dinàmic de canvi en el temps, que prové de desigualtats de les vocalitzacions entre tutors i "aprenents". Aquests canvis en el temps s'han detectat en diverses espècies i les hipòtesis sobre el seu origen són també diverses: "errors" en la transmissió, improvisacions, i també manca de tutor o errors en la seva elecció; aquestes desigualtats són les que produiran diferències individuals i futures variacions temporals en els dialectes ("evolució cultural") (LEMON, 1975; JENKINS, 1978; BJERKE, 1982; BOHNER, 1983; THIELCKE, 1985). Variacions respecte dels cants dels tutors es produeixen també per aïllament dels joves per dispersió cap a àrees de nova colonització abans de finalitzar el període sensible, i per aprenentatge posterior en interaccions vocals entre mascles, com han evidenciat KROODSMA (1974) en Thryomanes bewicki i PAYNE (1981b, 1982) en Passerina cyanea.

Pel que fa a la funció dels dialectes, diversos autors han proposat que en algunes espècies poden servir per a reduir el flux genètic entre grups localment ben adaptats, a partir, d'una banda, de la tendència dels individus de la major part de les espècies a criar en les seves zones natal, i d'altra banda, a base de mecanismes d'aparellament selectiu controlat per les femelles (MARLER & TAMURA, 1962; KONISHI, 1965; NOTTEBOHM, 1969; MARLER, 1970; BAKER, 1975; BAKER & MEWALDT, 1978). Efectivament, en alguns casos s'ha demostrat que les femelles responen amb més sol·licitud davant el cant territorial dialectal de la seva àrea natal, fenomen que implicaria una selecció activa cap a mascles del mateix origen (BAKER i col., 1982b, 1987; PETRINOVICH & PATERSON, 1981), els resultats però són contradictoris, perquè en altres casos, la resposta de les femelles ha estat independent o fins i tot contrària (BAPTISTA & MORTON, 1982; PETRINOVICH & BAPTISTA, 1984; MCGREGOR i col. 1988; CHILTON i col. 1990).

Aquestes hipòtesis sobre que els dialectes tenen com a funció bàsica actuar de barreres de dispersió genètica són però



discutides davant la importància adaptativa dels dialectes en relació a l'estructura i relacions socials. Efectivament, encara que en alguns casos (BACKER i col. 1982a) s'han aportat dades sobre que diferències genètiques entre poblacions estan associades a la presència de diferents dialectes, diversos autors (PAYNE, 1978, 1981a; PETRINOVICH i col., 1981; KROODSMA, 1982) donen molta importància als factors socials (integració i cohesió intergrup) com a origen i manteniment de les diferències locals del cant territorial. En aquest sentit semblen anar els resultats de FEEKES (1982) sobre Cacicus c. cela, espècie que presenta un cant característic per cada grup reproductor, i en la qual els mascles imiten el cant de la colònia on s'instal·len; o les conclusions de BROWN (1985) per Corvus brachyrhynchus, on sembla que el cant és un mecanisme adaptatiu relacionat amb l'aprenentatge i integració en un determinat grup social i que té la finalitat d'obtenir més cohesió dins aquest grup. Encara anant més lluny, alguns autors com WIENS (1982) amb Amphispiza belli i LEMON i col. (1985) amb Setophaga ruticilla, postulen que per aquestes espècies, les diferències dialectals són només efectes secundaris ("epiphenomena") produïts a l'atzar com a resultat de diversos factors com l'ontogènia del cant, les relacions entre mascles, la dispersió dels joves, etc.

De tota manera, i deixant de banda l'origen o la finalitat última de les variacions dialectals, està clar que aquestes es manifesten dins l'àmbit del territori de cria i que en elles han de tenir importància les interaccions vocals entre mascles. El cant territorial no serveix exclusivament per a la defensa agressiva del territori, sinó també pel posterior manteniment de l'estructura social establerta. Mitjançant el context d'emissió i l'experiència, els mascles poden moderar tant el missatge com les respostes, i el cant territorial es converteix així en un important sistema de comunicació i regulació social entre veïns. De fet, ha estat demostrat que els ocells són capaços de discriminar no només entre diferents estructures de so o diferents dialectes (PETRINOVICH & PATTERSON, 1981;

TOMBACK i col., 1983 entre d'altres) sinó entre el mateix cant fet per un veí territorial o un individu més llunyà (BAKER i col., 1981a).

### 13.3. Imitacions. Significat funcional

En els ocells, les imitacions dels cants o les veus d'altres espècies són un fet que es presenta amb relativa freqüència, especialment dins els passeriformes. En aquest grup, almenys un 20% de les espècies poden efectuar imitacions (VERNON, 1973) i aproximadament un 5% les fan de forma freqüent dins el seu repertori (HINDMARSH, 1986). Algunes espècies arriben a conformar la major part del seu repertori a base d'imitar a d'altres espècies. Aquest és el cas de Menura superba d'Austràlia, on les imitacions representen el 75-80% del cant complet (CHISHOLM, 1932; ROBINSON, 1974). Així mateix, en l'espècie americana Vireo griseus, la mitjana de notes imitatives en el cant és del 55% (amb extrems individuals que van del 35% al 78%) (ADKISOON & CONNER, 1978). Però el cas més extrem i més estudiat és el d'Acrocephalus palustris, amb imitacions de 212 espècies europees i africanes identificades en el seu cant, i una mitjana de 76 espècies imitades per individu, que conformen pràcticament la totalitat del seu repertori (DOWSETT-LEMAIRE, 1979).

Són relativament freqüents els treballs sobre els repertoris mimètics de les diferents espècies (CHISHOLM, 1932; SNOW, 1974; MORTON, 1975; EBERHARDT & BAPTISTA, 1977; HINDMARSH, 1984 entre d'altres). Més difícil és però, obtenir dades sobre el significat funcional d'aquestes imitacions. Les hipòtesis són variades, essent les més considerades les que parteixen de l'augment de variació o, el que és el mateix, de la disminució de la monotonia que l'incorporació d'imitacions dins un cant continu suposa. Aquest augment de riquesa del repertori pot servir, segons MARLER (1960), per facilitar el reconeixement individual. Però d'altres autors (FALLS &

D'AGINCOURT, 1981; SEARCY i col., 1981; HINDMARSH, 1986) consideren que l'increment del repertori que això suposa fa més difícil el reconeixement, a més que sovint individus veïns comparteixen imitacions. Una hipòtesi molt admesa es basa en que un repertori més llarg i variat pot resultar més efectiu en l'atracció de les femelles (NOTTEBOHM, 1972; KROODSMA, 1976; CATCHPOLE, 1980; CATCHPOLE i col., 1984). Aquest fet sembla corroborat per autors com HOWARD (1974), que ha trobat en Mimus polyglottos una correlació positiva entre el repertori dels mascles i les dates d'aparellament, tot i que la mida del territori és més important en la selecció del mascle que la complexitat del cant. De la mateixa manera que una major diversitat en el cant pot atreure les femelles, també s'ha proposat que pot incrementar l'eficiència en la defensa territorial. En Parus major s'ha comprovat una habituació més ràpida als cants repetitius que als més variats (KREBS, 1986). Hi ha però, un altre grup d'hipòtesis no funcionals, que consideren la incorporació d'imitacions en el cant com part del procés d'aprenentatge, el qual presenta "errors" en l'elecció dels models imitats (HANSEN, 1975; EBERHARD & BAPTISTA, 1977; HINDMARSH, 1986). De fet, s'ha demostrat que l'efectivitat del cant en espècies de cant complex, no es troba en la morfologia detallada de les notes sinó en el ritme i sintaxis general (BREMOND, 1968; FLETCHER & SMITH, 1978; AUBIN & BREMOND, 1983), la qual cosa permet l'incorporació de noves notes o frases sense alterar l'efecte general. Finalment, NOTTEBOHM (1972) suggereix que l'ús extensiu d'imitacions extraespecífiques, a l'introduir fàcilment més variabilitat en el cant, pot ser un mecanisme d'acceleració del procés d'especiació, facilitant l'aïllament reproductor entre espècies properes, d'una manera molt més ràpida que mitjançant la diferenciació genètica.

#### 13.4. Les vocalitzacions dels estornells

Els estornells són ocells amb una siringa molt evolucionada, que presenten l'espectre de freqüències més ampli

de tots els "oscines" (de 600 Hz a 10 Khz o més en Sturnus vulgaris segons EENS. i col., 1991b). En les dues espècies les manifestacions vocals suposen un mecanisme primordial d'interacció social. Es tracta a més, d'ocells colonials a l'època de cria, però que també formen grups d'alimentació i joques comunitàries i, per tant, presenten una gran variació de contextos i estructures socials on les vocalitzacions intervenen com a mecanisme de relació. Així mateix, les espècies amb una estructura social complexa com és la nidificació colonial presenten característiques molt adequades per a que apareguin variacions dialectals en els cants; especialment si, com en el cas de les dues espècies d'estornells, els mascles crien any rera any a la mateixa colònia i àdhuc al mateix niu; fenomen comprovat en Sturnus vulgaris tant en poblacions sedentàries (MORLEY, 1941 a Gran Bretanya; FLIX & FLIX, 1981 a Nova Zelanda, observacions inèdites a l'àrea d'estudi) com en poblacions migratòries (MERKEL, 1980 a Alemanya) i en Sturnus unicolor (observacions inèdites a l'àrea d'estudi).

Són varis els estudis realitzats fins ara sobre les manifestacions vocals dels estornells, restringides però bàsicament a Sturnus vulgaris, tant pel que fa als crits i veus (HARTBY, 1969; GAILLY, 1979; WEIDENHAMMER, 1982; AUBIN & BREMOND, 1992) com als cants territorials (KEULEN, 1982; HINDMARSH, 1984; CUTHILL & HINDMARSH, 1985) de entre els que s'han de destacar els treballs d'ADRET-HAUSBERGER (per exemple 1982, 1983, 1984, 1986a, 1988, 1989) que analitzen en profunditat el cant xiulat, el seus tipus, caràcter específic, variacions dialectals i possibles funcions, i els d'ADRET-HAUSBERGER & JENKINS (1988) i EENS i col. (1989, 1991a, b, 1992a) sobre les característiques estructurals del cant refilat.

Les vocalitzacions de Sturnus unicolor, espècie de distribució molt més restringida, no han estat objecte de cap tipus d'anàlisi, si exceptuem una primera descripció de notes xiulades enregistrades en una joca hivernal d'aquesta espècie a Doñana feta per URIBE (1984).

Dels treballs sobre Sturnus vulgaris anteriorment citats es dedueix que, la gran variabilitat en el cant territorial d'aquesta espècie, està organitzada però dins d'una estructura, en la qual es poden distingir diferents nivells o jerarquies. Cal fer una primera divisió entre dos tipus molt diferenciats de cant territorial, tant per la seva estructura com per les seves funcions: el CANT XIULAT i el CANT REFILAT.

#### 13.4.1. Cant Xiulat

Aquest tipus de cant ("whistled song" i "chant sifflé" en anglès i francès respectivament), està format per estructures simples, a base de síl.labes modulades assimilables als xiulets. Aquests xiulets són canvis progressius de freqüència ascendent o descendent, simples o compostos. S'emeten de forma discontinua, són curts (generalment menys de dos segons), i normalment d'una sola síl.laba, es a dir, segons definició de SHIOVITZ (1975), un traç ininterromput en l'espectrograma.

La potència d'emissió d'aquest tipus de cant és superior a la del cant refilat. El cant xiulat s'utilitza en les interaccions vocals entre els mascles i apareix lligat a la reproducció (defensa del lloc de nidificació), però també és usat en agrupacions d'alimentació i en jocs, manifestant una funció més ampla de cohesió social que l'exclusiva de defensa del territori de cria (ADRET-HAUSBERGER, 1986b).

Les interaccions vocals es porten a terme en forma del que s'anomena "song matching": el mascle receptor tendeix a respondre amb el cant del seu propi repertori més semblant a l'emès pel mascle veí (THORPE, 1961). Les interaccions vocals entre els individus faciliten la comunicació, estrènyen les relacions socials i ajuden a la preservació dels dialectes (BAKER i col., 1981b; PAYNE, 1981a; FALLS i col., 1982). I els dialectes per la seva banda, fan que les interaccions vocals siguin més intenses i efectives (CODY, 1969; NOTTEBOHM, 1969; TRAINER; 1980). En diverses espècies per exemple, s'ha comprovat com són els dialectes més familiars els que indueixen

a respostes més intenses en els mascles (THIELCKE, 1973; KREUTZER, 1974 entre d'altres).

En els estornells, concretament en Sturnus vulgaris, s'ha descrit el "song-matching" com un fenomen molt freqüent entre els mascles, realitzat exclusivament mitjançant el cant xiulat; així mateix, en aquesta espècie també s'han detectat variacions geogràfiques en el cant xiulat (HAUSBERGER, 1981; ADRETHAUSBERGER, 1983). Malgrat la migrada informació sobre la veritable transcendència del sistema dialectal en els estornells, cal remarcar que la comprovada capacitat de discriminació dels dialectes per part dels individus (ADRETHAUSBERGER, 1986a), podria permetre l'establiment de relacions diferencials entre els animals provinents de diferents zones de reproducció, en les joques o d'altres agrupacions. Per exemple, BAKER (1975) i PAYNE (1981a) proposen que els diferents dialectes fan augmentar la tolerància entre individus dins el mateix grup d'alimentació. Així doncs, a part de la influència dels dialectes dins les colònies de reproducció, cal considerar-los un element important en les relacions entre els individus en els diferents àmbits del seu cicle vital.

#### 13.4.2. Cant Refilat

Aquest cant ("warbling song" i "gazouilli" en anglès i francès respectivament), és un tipus de cant d'organització més complex que el cant xiulat, emès en seqüències llargues i contínues (fins varis minuts), i de baixa intensitat (per ser escoltat a curta distància). Presenta una extremada variabilitat interindividual.

Mentre que els cants curts i estereotipats, amb poca variabilitat interindividual, tenen funcions de comunicació entre mascles territorials (com seria el cas del cant xiulat), els cants complexos, llargs i variats s'atribueixen a les relacions entre mascle i femella (KROODSMA, 1976; CATCHPOLE, 1982; SLATER, 1983; entre d'altres); les característiques estructurals esmentades del cant refilat, fan suposar doncs que

es tracta d'un cant destinat a la relació intersexual.

A més de l'estructura però, també el context en que s'emet aquest tipus de cant indica la seva funció de comunicació intersexual: a diferència del cant xiulat, el cant refilat no és mai utilitzat en les interaccions vocals entre mascles (ADRET-HAUSBERGER & JENKINS, 1988 i obs.pers.), a més les còpules solen estar precedides pel cant refilat del mascle com una forma d'invitació a la còpula (HARTBY, 1969) i la taxa de cant dels mascles disminueix de manera molt marcada després de l'aparellament (HINDMARSH, 1984 *in* EENS i col., 1991a). En aquest sentit CUTHILL & HINDMARSH (1985) demostraren experimentalment un increment de fins a sis vegades de la taxa de cant refilat en els mascles quan s'els hi treu la seva femella. Així mateix, EENS i col. (1990) troben un significatiu augment de la taxa de cant refilat entre els mascles d'un aviari al introduir-hi una femella, augment que no es produeix en el cas d'introduir-hi un mascle.

D'altra banda, els resultats d'EENS i col. (1991a, 1992a) indiquen que els mascles joves presenten repertoris més petits i menor longitud de les seqüències de cant que els adults; i segons aquests autors, hi ha una relació significativa entre la longitud de les seqüències i mida del repertori del cant refilat dels mascles i la selecció d'aquests per part de les femelles; i encara més, sembla haver-hi relació directa entre la mida del repertori i l'èxit reproductor (especialment en les poblacions amb poligàmia), indicant potser que les femelles identifiquen un major repertori amb un edat superior del mascle, i el prefereixen perquè és més experimentat. Aquesta relació entre la mida del repertori i l'èxit reproductor s'ha demostrat també en altres espècies com Parus major (MCGREGOR i col., 1981) o Acrocephalus arundinaceus (CATCHPOLE, 1986).

Totes aquestes dades conflueixen en la relació del cant refilat amb la comunicació intersexual, i indiquen que aquest actua influint les decisions de les femelles alhora de la selecció dels mascles. De tota manera, MOUNTJOY & LEMON (1991) han evidenciat que la complexitat del cant refilat pot també ser un indicador de la qualitat dels mascles i que podria ser

usat també per aquests per tal d'estimar la competència potencial dels seus rivals.

L'organització estructural i terminologia dels dos tipus de cant es descriuen amb detall a Material i Mètodes (apartats 14.6. i 14.7.).

#### 13.4.3. Imitacions

En els dos tipus de cant territorial hi ha una part del repertori considerada específica (comuna a tots els mascles), i una sèrie d'elements particulars que incrementen el repertori total, entre els quals són força freqüents les imitacions de sons d'altres espècies, especialment ocells. En aquest sentit, els estornells es situen dins una categoria més o menys intermèdia dins el grup de passeriformes imitadors. Aquestes imitacions són en general acurades i ben identificables. En la seva major part corresponen a veus i cants d'altres espècies d'ocells, però també poden ser imitacions de mamífers (6% del total en el cant refilat de Sturnus vulgaris, segons HINDMARSH, 1984), amfibis, etc. i fins i tot d'altres fonts no animals (sorolls produïts per l'aigua, l'activitat humana, etc.). També poden aprendre imitacions d'altres estornells.

Les imitacions es presenten tant dins les seqüències de cant refilat, representant del 7% a aproximadament un terç del total del cant segons HINDMARSH (1984) i ADRET-HAUSBERGER i col. (1991) respectivament en Sturnus vulgaris, com aïllades entremig de les seqüències de cant xiulat (fins el 40% del total segons ADRET-HAUSBERGER i col., 1991).

Aquests dos grups d'imitacions presenten característiques estructurals diferenciades i es basen en models imitats diferents, presentant els estornells un grau de selectivitat diferent segons es tracti d'incorporar una determinada imitació dins el cant refilat o d'emetre-la de forma aïllada. En resum, les imitacions de dins el cant refilat són més variades, sovint compostes de notes curtes i trinades, presenten una gran



variabilitat individual i molt poca selecció per part dels estornells. En canvi, les que s'emeten aïllades entremig dels xiulets són menys variades, inclouen preferentment parts xiulades, amb només una o dues notes, presenten un alt grau de selecció i són compartides per individus de poblacions molt allunyades (ADRET-HAUSBERGER i col., 1991 en Sturnus vulgaris). En els dos casos, però especialment en les imitacions aïllades, es produeix una forta correspondència entre l'estructura específica del cant dels estornells i el tipus de so imitat. Segons ADRET-HAUSBERGER i col. (1991), les imitacions incorporades al cant refilat contribueixen a diversificar-lo i a fer-lo més complex, la qual cosa -si com sembla, el cant refilat esta lligat especialment a les relacions mascle/femella- fomentaria l'hipòtesi de funció en la selecció sexual de les imitacions apuntada a l'apartat 13.3.. Les imitacions dins les seqüències de cant xiulat en canvi, semblarien tenir la missió de facilitar el reconeixement individual dins de la colònia, donat que, unides als temes xiulats individuals, donen un caràcter encara més particularitzat al repertori d'un determinat individu.

SUTHERS (1982) demostra en Sturnus vulgaris com els individus poden anar integrant al llarg dels anys noves imitacions que van augmentant la complexitat del cant, existint així una relació directe entre l'edat i el repertori dels individus. En aquesta espècie l'esperança de vida mitjana és de 12-18 mesos, però els individus adults poden arribar a longevitats elevades. Les màximes enregistrades són de 16 anys 10 mesos a Gran Bretanya, 17 anys 8 mesos a Estats Units, i un individu que va ser recuperat 21 anys 4 mesos després de ser anellat a Alemanya (FEARE, 1984).

### 13.5. Objectius del present estudi

Com hem vist en els capítols anteriors, les dues espècies estudiades tenen similars requeriments pel que fa a les àrees de cria i en concret al lloc d'ubicació dels nius. Així mateix,

en les zones de coexistència es formen sovint grups colonials mixtes, on les dues espècies tenen sovint interaccions de tipus agonístic. En aquestes circumstàncies, i donada la importància de la comunicació vocal en aquests ocells, l'estudi dels cants territorials presenta un gran interès de cara a l'anàlisi dels mecanismes de relació interspecífica, tant pel que fa a les interaccions entre els mascles d'ambdues espècies, com al fenomen d'elecció de les femelles.

L'observació superficial del cant territorial de Sturnus unicolor, sembla revelar una gran similitud amb el de Sturnus vulgaris, però només un estudi aprofundit pot fer veure fins a quin grau aquesta similitud existeix: té Sturnus unicolor les mateixes estructures dels dos tipus de cant territorial?, i el mateix grau de variabilitat?, presenta, com ho fa Sturnus vulgaris, formes geogràfiques o dialectals en el cant xiulat?, té la mateixa capacitat per incorporar per imitació sons d'altres ocells?. I, d'altra banda, com són els cants d'ambdues espècies quan es troben en situació de simpatria?, com afecta la coexistència (interaccions vocals) en el repertori dels individus de les dues espècies?, com actua l'aprenentatge dels cants en el cas de les colònies mixtes, on els polls escolten els mascles d'ambdues espècies alhora?, es presenten les mateixes variacions dialectals del cant xiulat en els mascles de diferent espècie de la mateixa colònia?; en definitiva, apareix en la població simpàtrica una tendència a potenciar les possibles diferències interspecífiques ("character displacement")? o, al contrari, es tendeix a potenciar les similituds ("character convergence")?.

Per tal d'intentar respondre aquests interrogants, en aquesta part de la memòria s'ha aprofundit en l'anàlisi de l'estructura i variabilitat tant intraspecífica com interspecífica dels cants territorials. El cant xiulat s'ha tractat d'una manera molt més extensa per diversos motius. D'una banda, per la seva funció d'interacció entre mascles territorials ja prou demostrada en la literatura anteriorment citada; i d'altra banda, per la seva simplicitat estructural, i relativa poca

variabilitat interindividual i intraindividual (sobretot en relació al cant refilat), que faciliten l'estudi comparatiu, a la vegada que presenta un sistema dialectal que permet incidir en temes com l'aprenentatge vocal interspecífic i la cohesió en colònies mixtes.

Primer, s'ha estudiat el cant xiulat en colònies reproductores de dues zones "control" d'alopatria, una per a cada espècie (apartat 15.1.), amb quatre objectius principals:

- comparar els resultats de S.vulgaris amb els obtinguts en d'altres poblacions europees.

- descriure per primera vegada i d'una forma exhaustiva, el cant xiulat de Sturnus unicolor. A més, donada la pràcticament nul·la informació disponible sobre el cant d'aquesta espècie, s'ha cregut d'interès exposar també els resultats d'un posterior anàlisi de les notes xiulades enregistrades a Doñana per URIBE(1984), tant per la distància que separa aquesta població de la de l'àrea d'estudi, com per les diferències temporal (mes de gener) i de context (joca), que poden produir variacions en la freqüència d'emissió de les diferents parts del repertori.

- establir les similituds i diferències entre el cant xiulat de les dues espècies.

- obtenir la base per efectuar les posteriors comparacions amb el cant d'ambdós estornells en l'àrea de simpatria

En segon lloc, s'analitza la variabilitat del cant xiulat entre els diferents individus d'una mateixa colònia de cria (apartat 15.2.). Aquest anàlisi té els objectius de:

- assegurar que el cant xiulat d'un mascle és representatiu de les variants dialectals de la colònia, premissa bàsica per tal de confirmar que l'elecció d'un mascle a l'atzar dins una colònia de cria és adequada per establir les variacions dialectals a una escala geogràfica més gran.

- donar les bases per comparar en l'àrea de simpatria els repertoris d'ambdues espècies en una mateixa colònia mixta.

Pel que fa a la variabilitat intraindividual, no s'ha

realitzat el seu anàlisi donat que no era un objectiu del present estudi. A més, resultats d'anteriors treballs en altres poblacions de Sturnus vulgaris (ADRET-HAUSBERGER, 1986b) demostren que aquesta és molt petita en comparació a la variabilitat interindividual.

En tercer lloc, es procedeix a l'anàlisi del cant xiulat en les dues espècies en simpatria (apartat 15.3.), amb l'objecte de:

- establir els repertoris dels individus de les dues espècies, i comparar-los amb els de les àrees alopàtriques.
- analitzar les variants dialectals de les dues espècies, especialment en el cas de les colònies mixtes.
- considerar els resultats en relació a les teories anteriorment exposades sobre la territorialitat interspecífica.

Finalment, es fa una anàlisi de les imitacions d'altres ocells dins el cant xiulat de les dues espècies (apartat 15.4.) per tal de:

- descriure per primera vegada el grau quantitatiu i qualitatiu d'incorporació d'imitacions dins el repertori de Sturnus unicolor.
- comparar els resultats obtinguts en les dues espècies a l'àrea d'estudi.
- comparar els resultats amb els obtinguts a d'altres poblacions europees de Sturnus vulgaris.

En darrer terme, es presenten els resultats d'un estudi preliminar del cant refilat d'ambdues espècies (apartat 16). Considerant el paper que aquest tipus de cant sembla tenir en la selecció de la parella reproductora, el seu anàlisi presenta interès de cara a incidir en el fenomen de l'aparellament interspecífic. Els objectius són:

- establir per primera vegada les característiques estructurals del cant refilat en Sturnus unicolor.
- comparar els resultats entre ambdues espècies a l'àrea d'estudi i amb els obtinguts a Centreeuropa en Sturnus

vulgaris, per tal de comprovar si hi ha diferències interspecífiques que poguessin ser determinants de cara al reconeixement específic per part de les femelles.

## 14. MATERIAL i MÈTODES

### 14.1. Anàlisi de les vocalitzacions dels ocells

El desenvolupament relativament recent de les tècniques d'enregistrament, reproducció i anàlisi del so, ha produït un canvi molt significatiu en l'estudi del comportament animal. La possibilitat de "visualitzar" i quantificar els paràmetres estructurals del so, ha fet possible aprofundir en els mecanismes de la comunicació. En el cas concret dels ocells, aquest fet ha donat un gran impuls a l'estudi de les vocalitzacions, un dels aspectes bàsics de relació interindividual en la majoria de les espècies i que fins ara, no havia estat possible d'analitzar d'una forma sistemàtica.

A més de les eines bàsiques usades actualment en l'enregistrament dels sons en la natura (magnetòfons portàtils, micròfons direccionals i paràboles reflectores) (revisió de tècniques i equips a GULLEDGE, 1977), un cop enregistrat el so en les cintes magnètiques, cal processar-les mitjançant un analitzador d'espectres de freqüència anomenat espectrògraf de so. Aquest, analitza mostres de les cintes d'una longitud de 2.5 segons, i representa gràficament el seu contingut en un paper sensible especial, en funció de la freqüència (eix d'ordenades) i del temps (eix d'abscisses). Aquesta representació s'anomena espectrograma (exemple en la Figura 26) i permet la descripció i quantificació dels diferents elements que constitueixen un determinat so en relació a la freqüència (normalment mesurada en kilohertz) i la longitud (en segons). Quan més agut és el so enregistrat, la seva freqüència és més elevada i més alt surt el traç en l'espectrograma.

L'espectrògraf de so convencional és especialment vàlid en el cas del cant xiulat dels estornells, discontinu i de curta durada (poques vegades sobrepassen el segon i mig). En el cas de llargues seqüències de so continuat, com és el cant en moltes espècies d'ocells, i en concret el cant refilat dels estornells, la limitació de longitud en els espectrogrames

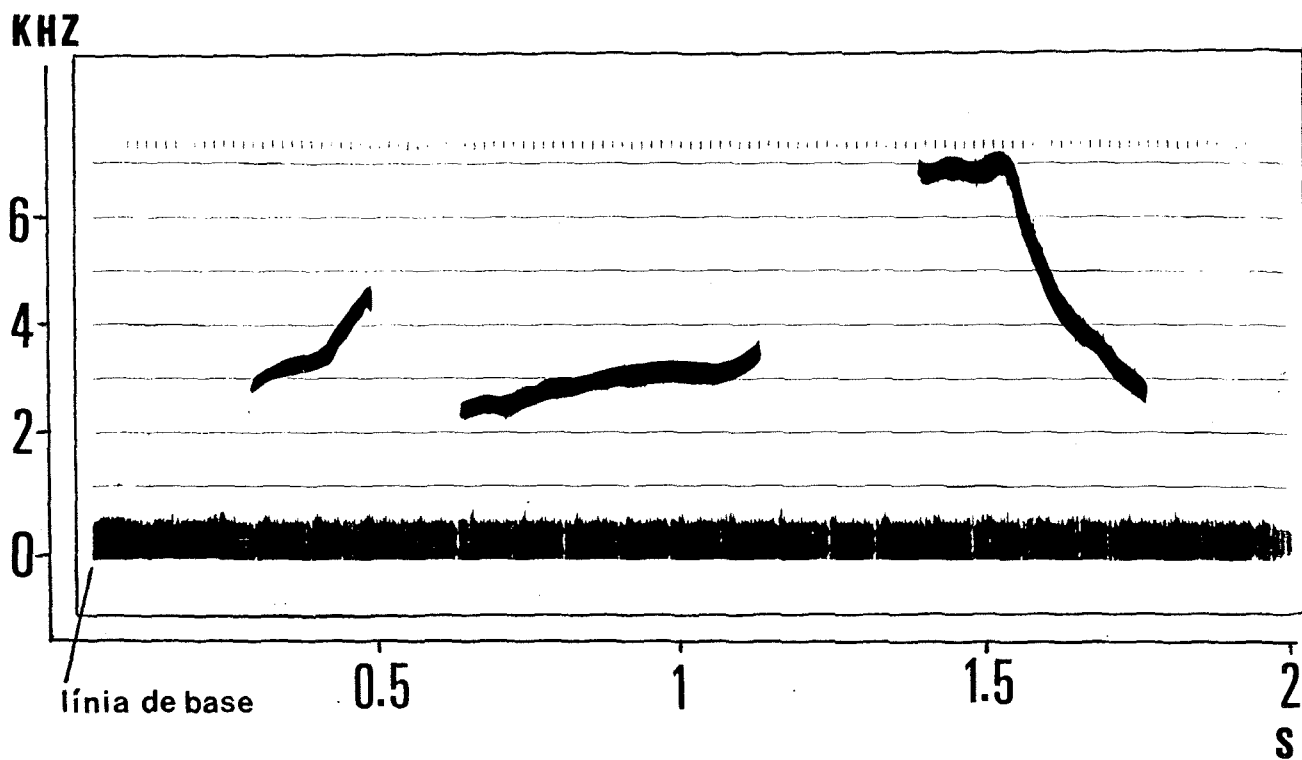


FIGURA 26.- Exemple d'espectrograma: representació gràfica en funció de la freqüència (en Kiloherztzs) i del temps (en segons), del cant xiulat d'un estornell.

convencionals a 2.5 segons presenta inconvenients que es poden resoldre amb la utilització d'espectrògrafs de so d'anàlisi continu de freqüències, o amb els actuals programes informàtics d'anàlisi del so, que per la seva comoditat, rapidesa i possibilitats tècniques, han estat un important avenç en aquest camp.

#### 14.2. Material d'enregistrament

Els enregistraments dels mascles en el camp s'han efectuat amb el següent material:

magnetòfons: UHER 4000 Report Monitor, UHER 4200 Report i UHER 4200 Report Stereo Ic.

micròfons: direccionals AKG models CK9 i D320.

cinta magnetofònica: Ampex Grand Master.

L'enregistrament s'ha fet a una velocitat de 9.5 cm per segon.

L'obtenció dels espectrogrames del cant xiulat s'ha fet mitjançant un espectrògraf de so analògic marca Voice Identification, 700 Series, fent servir el filtre ample (300Hz.), que és el més comú en les anàlisis de les vocalitzacions dels ocells, i que afavoreix una millor lectura de l'espectrograma en funció del temps. La configuració de l'anàlisi ha estat 0-8 Khz en escala lineal.

Per a l'obtenció dels espectrogrames del cant refilat, s'ha comptat amb el programa informàtic especial per a l'anàlisi de l'estructura del so adaptat a un microordenador Amiga 2000 elaborat per RICHARD (1991).

#### 14.3. Àrees d'estudi

S'han efectuat enregistraments en tres àrees geogràfiques diferents (Figura 27). Dues corresponen a les zones d'alopatria de cada espècie, usades com a "control" i una a l'àrea de simpatria (vegeu descripcions al capítol B). Aquestes àrees presenten una superfície i gual o superior a 10 km x 10 km,



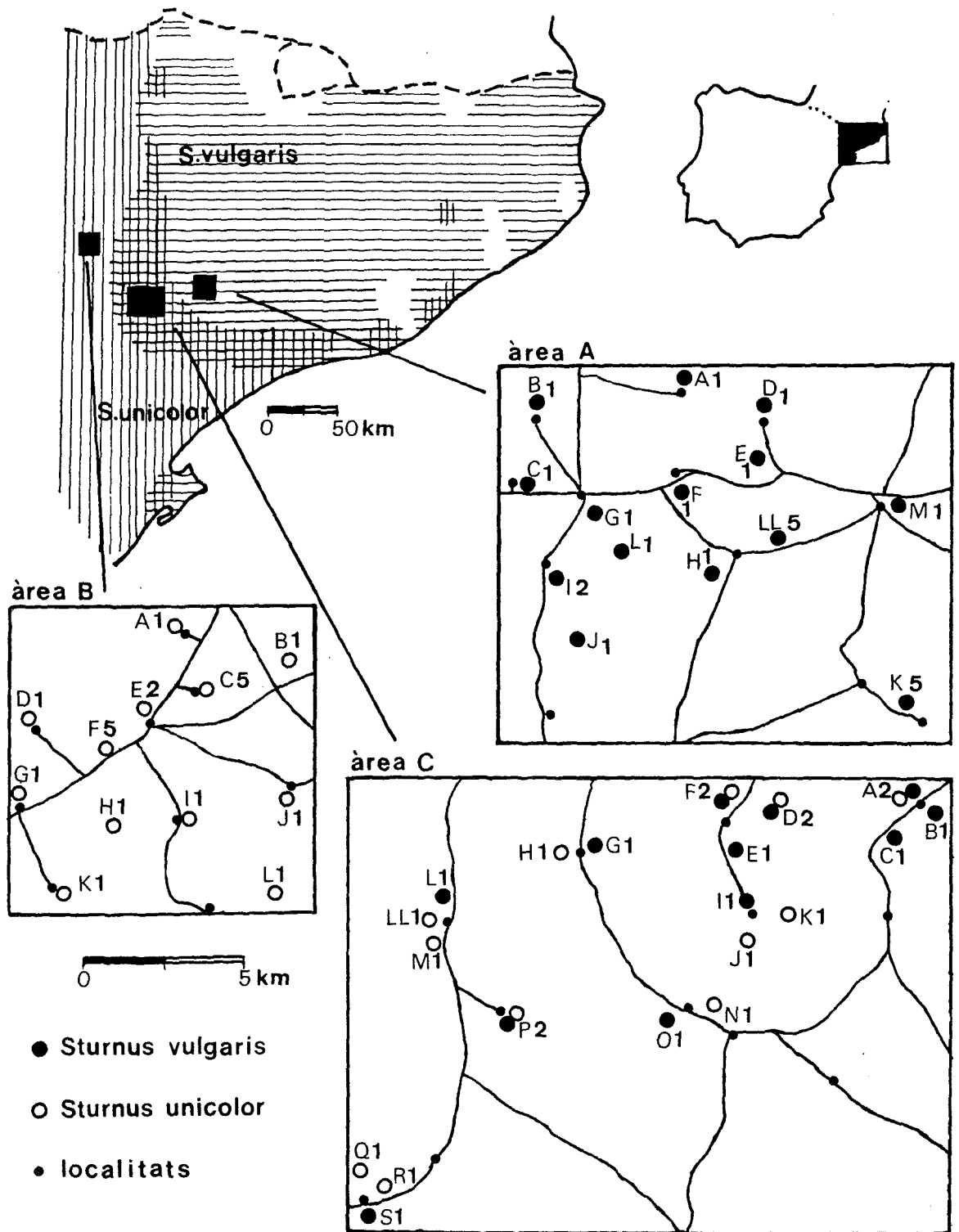


FIGURA 27.- Situació de les colònies on es van efectuar enregistraments del cant en cadascuna de les tres àrees d'estudi. Cada colònia s'indica amb una lletra, i la xifra correspon al nombre de mascles enregistrats. A la Figura 3 es mostra el nom de les localitats assenyalades.

superfície suficient per a l'obtenció d'una mostra representativa del cant dels mascles de la població i amb prou extensió per detectar-hi variacions dialectals, mentre que d'altra banda, estan situades prou prop com per no estar sotmeses a diferències intraspecífiques degudes a la variació geogràfica a gran escala (M. Hausberger, com.pers.).

A l'àrea d'alogatria corresponent a S.vulgaris (àrea A) les poblacions on s'han efectuat enregistraments han estat: Vilasana, Palau d'Anglesola, Fondarella, Castellnou de Seana, Golmes, Mollerusa, Vilanova de Bellpuig, Miralcamp, La Clota, Maldà i Bellpuig.

A l'àrea d'alogatria de S.unicolor (àrea B) s'han efectuat enregistraments a les següents localitats: Alfages, Las Puebas, Casasnovas, Esplús, Chaparro, Montejulia, Rafales, Torregrossa, Peña Roa i Rastrillador.

A l'àrea de simpatria (àrea C), les poblacions on han estat efectuades les gravacions són: Castellldans, Àspa, Alcanó, El Cogul, Sarroca, Granyena, Torrebesses i Llardecans.

#### 14.4. Mostratge, dates i material obtingut

L'enregistrament del cant xiulat de les dues espècies en les tres àrees d'estudi A,B i C, es va portar a terme durant la temporada de reproducció del 1984. La concentració dels enregistraments en un mateix any evita els efectes de l'evolució del cant al llarg del temps que es produeix tant dins el cant d'un mateix individu com en el conjunt d'una població (ADRET-HAUSBERGER, 1986b), la qual podria afectar a les comparacions intraspecífiques i interspecífiques, especialment pel que fa als individus de la mateixa colònia. Les dates d'enregistrament es mostren a la Taula 28 i la distribució dels mascles enregistrats a la Figura 27.

El mostratge per a l'anàlisi del cant xiulat consisteix en l'enregistrament de cinc minuts de cant efectiu de cada mascle, temps que permet d'obtenir pràcticament tots els possibles temes emesos per l'ocell, deixant de banda els més

	DATES (1984)	N MASCLES		N COLÒNIES
ÀREES D'ALOPATRIA <u>S.vulgaris</u> <u>S.unicolor</u>	19/03- 6/04	23		14
	7/04-18/04	21		12
ÀREA DE SIMPATRIA  <u>S.vulgaris</u> <u>S.unicolor</u>	26/04-15/05	<b>A</b>	<b>B</b>	
		8	4	12
		7	5	12

TAULA 28.- Cant xiulat. Dates d'enregistrament, nombre de mascles enregistrats i de grups colonials diferents als que pertanyen. A l'àrea de simpatria: **A** = mascles que pertanyen a colònies mixtes. **B** = mascles que no pertanyen a colònies mixtes (però propers a colònies amb mascles de l'altre espècie).

rars del seu repertori, que representen menys del 5% de totes les formes emeses, segons HAUSBERGER (1981).

S'han enregistrat els mascles cantant sobre el teulat de la colònia, gairebé sempre al costat mateix del niu. Aquest fet és important de cara a la composició qualitativa del repertori, ja que algunes parts del cant xiulat presenten un percentatge de presència diferenciat segons si el context és hivernal, en grups alimentaris, però també a l'època de cria segons la distància al niu (ADRET-HAUSBERGER, 1984; ADRET-HAUSBERGER & GÜTTINGER, 1984).

L'obtenció dels cinc minuts de cant efectiu suposa, en general, una permanència de dues a cinc hores davant del niu. El reconeixement de l'individu en procés d'enregistrament, s'ha fet en relació a la cavitat visitada durant l'època de construcció del niu i la posta dels ous, que és quan els mascles presenten una activitat vocal més intensa. De tota manera, les seqüències de cant dels individus que no van immediatament al niu, s'han eliminat per evitar errors d'identificació.

El mostratge s'ha realitzat sempre a primera hora del matí, des de mitja hora després de l'alba fins aproximadament les 9 hores solars, i s'han escollit els mascles de forma que estiguessin repartits el més uniformement possible per les àrees d'estudi. S'han obtingut en total enregistraments del repertori complet de 68 mascles, que suposen unes 300 hores de treball d'enregistrament.

L'existència d'un decalatge d'unes dues setmanes entre el cicle reproductor de les dues espècies (MOTIS, 1985), ha permès disposar de més temps per obtenir els enregistraments dins la mateixa temporada de reproducció. Com es pot observar a la Taula 28 la primera campanya d'enregistrament és va efectuar en l'àrea alopàtrica de Sturnus vulgaris (el primer en començar la cria), la segona en la de Sturnus unicolor, i la tercera, en l'àrea de simpatria, va ser portada a terme durant les primeres etapes de les segones postes d'ambdues espècies, moment en que es torna a produir un augment en les taxes de cant dels mascles.

Les dades del cant xiulat de Sturnus unicolor a l'època reproductora, s'han pogut complementar amb l'anàlisi de les cintes enregistrades a l'hivern al Parc Nacional de Doñana (Sevilla), una zona que es troba dins l'àrea de distribució tradicional de l'espècie. L'enregistrament es portà a terme els dies 24 i 25 de gener del 1984 en una joca d'aquesta espècie (primera descripció dels resultats a URIBE, 1984).

#### 14.4.1. Variació intracolonial.

Per tal d'analitzar les característiques i la variabilitat del cant en els mascles que pertanyen al mateix grup colonial, s'han enregistrat diferents mascles de la mateixa colònia reproductora. Dins el mostratge anteriorment descrit, en les àrees d'alopatria s'han obtingut els repertoris de cinc mascles de cada colònia, en dues colònies de Sturnus vulgaris i dues de Sturnus unicolor. Les dues colònies de la primera espècie pertanyen a les localitats de Maldà (K en el mapa de la Figura

27) i Vilanova de Bellpuig (LL), i en la segona espècie a Las Pueblas (C) i Chaparro (F).

#### 14.4.2. Imitacions

Les imitacions considerades han estat les que s'ha reconegut auditivament que pertanyen al cant o veu d'un altre espècie, en base a l'experiència de l'observador en cants d'ocells en general, i posteriorment confirmades per la gran similitud dels espectrogrames de l'espècie-model i de la imitació. S'assumeix que, donada la precisió de les imitacions i la diversitat de models utilitzats, el fenomen de convergència es negligible (ADRET-HAUSBERGER i col., 1991). Podrien haver passat desapercebudes algunes imitacions, especialment de sorolls d'origen no animal, però en tot cas tindrien poca importància quantitativa; de tota manera, no s'ha considerat en l'anàlisi cap imitació dubtosa o que no s'hagi vist positivament que ha estat un estornell qui la feia.

#### 14.4.3. Cant Refilat

En les mateixes tres àrees d'estudi A,B i C usades pel mostratge del cant xiulat, es procedí entre el 10/03 i el 8/05 de la temporada de cria del 1988 a enregistrar el cant refilat de diferents mascles: 2 S.vulgaris en la zona alopàtrica, 3 S.unicolor en la zona alopàtrica, i 2 de cada espècie en la zona de simpatria (dates i localitats a la Taula 29).

La metodologia d'enregistrament té les mateixes característiques detallades anteriorment pel mostratge del cant xiulat, amb la diferència que, en aquest cas, donada la major variabilitat d'aquest tipus de vocalització respecte del cant xiulat, s'han obtingut sis minuts de cant efectiu per cada mascle, que segons M. Hausberger (com.pers.), són suficients per obtenir la major part del repertori.

S'han enregistrat els mascles cantant al costat del niu

	MASCLE	LOCALITAT	DATA
<u>S.vulgaris</u> ALOPATRIA	A	Miralcamp	10/03/88
	B	Palau d'Anglesola	"
SIMPATRIA	C	Àspa	11/03/88
	D	"	"
<u>S.unicolor</u> ALOPATRIA	E	Torregrossa	8/05/88
	F	"	"
SIMPATRIA	G	"	"
	H	Àspa	11/03/88
	I	"	"

TAULA 29.- Mascles, localitats i dates d'enregistrament del cant refilat de les dues espècies en les tres àrees d'estudi.

i, en el cas que no s'obtinguin els sis minuts d'enregistrament amb la presència continuada del mascle, només s'han considerat el conjunt de les seqüències de cant refilat dels individus que tornaven immediatament al seu niu.

#### 14.5. Anàlisi i mesura dels espectrogrames

A partir del material enregistrat, s'ha procedit a l'obtenció dels espectrogrames del repertori vocal dels diferents individus mostrejats. L'anàlisi d'aquests espectrogrames permet quantificar directament paràmetres relatius a les freqüències (inicials, màximes, finals...), i la duració temporal dels elements del cant.

Les mesures quantitatives (freqüències, longitud) del espectrogrames del cant xiulat s'han portat a terme mitjançant una mateixa plantilla adaptada als calibrats de freqüència/temps de l'espectrògraf de so utilitzat, confeccionada per URIBE (1991). La plantilla s'ha col.locat

sobre els espectrogrames, usant la línia de base d'aquests com a punt de referència. Les mesures de les freqüències s'han fet a la part central del traç marcat pel xiulet en l'espectrograma.

Pel que fa a la modulació del cant xiulat, s'ha aplicat a l'anàlisi dels espectrogrames un índex de similitud destinat a integrar el màxim de paràmetres, i molt especialment el de la modulació de la freqüència. Aquest índex, derivat de MILLER (1979) i perfeccionat per HAUSBERGER (1981) es basa en la comparació dels espectrogrames dos a dos, mostrant el grau de similitud entre ambdós i permetent evidenciar l'existència de variants dialectals diferents (vegeu apartat 14.5.1.).

Tots els càlculs efectuats sobre el repertori del cant xiulat del conjunt de la població de les àrees estudiades (nombre de temes/individu, freqüència d'emissió dels diferents temes, etc.) s'han fet considerant només un individu per colònia (escollit a l'atzar si n'hi ha més d'un amb el repertori enregistrat), i en l'anàlisi dels paràmetres estructurals dels diferents temes (freqüències, longitud, modulació), s'ha escollit del repertori d'aquests individus un espectrograma a l'atzar per cada tipus de tema (definició de "tema" en l'apartat 14.6.).

Pel que fa a l'anàlisi comparativa dels resultats del present mostratge amb els d'altres poblacions europees, s'observarà com en algunes ocasions s'ha hagut de procedir a la comparació qualitativa, degut a la impossibilitat d'efectuar tests estadístics per manca de dades prou completes a la literatura.

#### 14.5.1. Índex de similitud

El mètode consisteix en situar sobre l'espectrograma un paper d'acetat transparent amb una quadrícula de 5 mm x 5 mm. A cadascuna de les caselles se li atribueix una lletra (eix del temps) i una xifra (eix de les freqüències) (vegeu Figura 28).

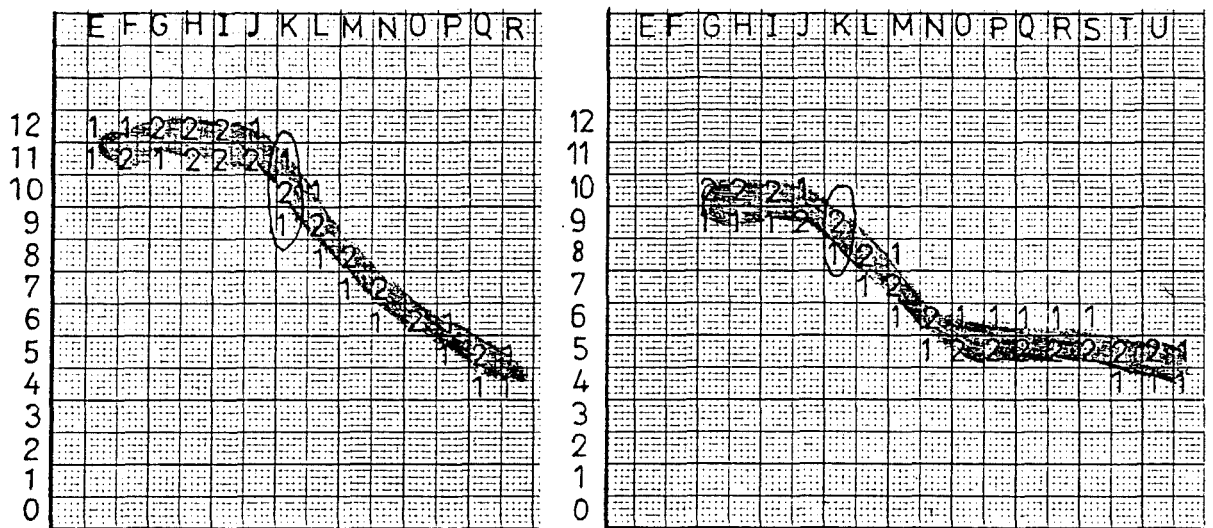


FIGURA 28.- Exemple de comparació de dos espectrogrames mitjançant l'índex de similitud. L'element característic del tema (en aquest cas l'inici de la pendent), es posa en una columna de referència (aquí la K). Vegeu text apartat 14.5.1. Extret d'ADRET-HAUSBERGER (1983).



L'alçada sobre l'eix de les freqüències es manté constant mitjançant una línia de base pre-establerta en la quadrícula, que es fa coincidir amb la línia de base de l'espectrograma. Pel que fa a l'eix del temps, es fa un trasllat usant una casella de referència on es situa "l'element característic" de cada tema xiulat. Aquest element característic és de fàcil reconeixement i varia segons el tipus de xiulet: inici de la part descendent en el tema descendent uniforme, inici de la pendent forta que segueix a la inflexió en els temes descendents amb inflexió o inici de la "segona veu" en el tema descendent amb harmònics.

A cada casella de 5 mm x 5 mm se li atribueix una xifra: 2 si el recobriment de la casella per part de l'espectrograma supera el 50% de la superfície i 1 si és inferior al 50%. Així doncs, cada espectrograma pot ser descrit per un seguit de caselles amb les xifres que hi corresponen (vegeu Figura 28).

Al comparar les caselles equivalents entre dos espectrogrames A i B se'ls hi atribueix un 2 si presenten la mateixa xifra, un 1 si és diferent i un 0 si no tenen cap juxtaposició. Sumant totes aquestes noves xifres s'obté una xifra total (**S**) que és funció del nombre de caselles que presenten juxtaposició entre ambdós espectrogrames. Aplicant correccions per evitar les diferències en **S** donades per la longitud dels diferents tipus de temes xiulats i per ponderar la diferent longitud en dos espectrogrames d'un mateix tema, l'equació per obtenir l'**índex de similitud (I)** entre dos espectrogrames és:

$$I = \frac{I \text{ calculat}}{I \text{ màxim}} \times 100 \quad (\text{en } \%)$$

on  $I \text{ calculat} = S$

$I \text{ màxim} = \text{nombre de caselles ocupades per l'espectrograma A} + \text{nombre de caselles ocupades per l'espectrograma B.}$

Segons HAUSBERGER (1981) i en base a resultats obtinguts de comparacions interindividuals generals, l'índex de Similitud del 50% estableix el límit entre dues variants dialectals d'un

tema xiulat determinat:

- índex superior al 50% indica xiulets que pertanyen a la mateixa variant dialectal.
- índex inferior al 50% indica xiulets de dues variants dialectals diferents.

En el cas del present estudi, aquest índex s'ha aplicat només en alguns casos, on s'ha sospitat la presència de variants dialectals que no ha estat possible de determinar directament.

Per aplicar l'índex de similitud interindividual, un espectrograma d'un determinat tema xiulat, s'ha prè a l'atzar del repertori de cadascun dels individus mostrejats a l'àrea d'estudi i s'ha comparat amb tots els espectrogrames del mateix tema xiulat escollits de la mateixa manera dels altres individus. Després de traslladats els resultats de l'índex de similitud al mapa de distribució dels mascles a l'àrea d'estudi, s'ha procedit a agrupar dins d'una mateixa àrea dialectal els mascles veïns amb un índex superior al 50%.

#### 14.6. Estructura i terminologia del cant Xiulat

Prenent com a base el treball d'HAUSBERGER (1981) en Sturnus vulgaris, tenim que aquestes notes xiulades s'agrupen en diferents categories o "temes". Són incloses en un mateix tema quan la seva semblança estructural permet considerar-les homòlogues. Dins d'un mateix tema però, apareixen variants que presenten diferències de caràcter menor en la seva estructura encara que segueixen las característiques generals del tema. Alguns dels temes són emesos per tots o la major part dels individus i apareixen en molt diverses poblacions (França, Alemanya, Australia) i amb similars taxes de variabilitat. Aquest fet fa que siguin englobats dins una categoria de temes anomenats "específics".

Cada individu presenta un repertori de varis temes específics, que en general emet amb una gran estabilitat

estructural, i a més té d'altres temes no-específics, que poden ser compartits per un mateix grup poblacional (colònia de cria) o poden ser exclusivament individuals. A Europa central el nombre total de temes per individu oscil·la entre 7 i 12 (HAUSBERGER & GUYOMARC'H, 1981).

A continuació es detalla l'estructura dels diferents temes considerats específics i d'altres no-específics però molt característics i estesos. Aquesta classificació i les característiques estructurals i de variabilitat de cada tema que es donen tot seguit, són les donades per HAUSBERGER (1981) a partir de l'estudi del cant en Sturnus vulgaris a Europa central, i són les que s'han considerat per establir les bases de l'anàlisi que es presenta en aquesta memòria.

#### 14.6.1. Temes específics

HAUSBERGER (1981) considera específics els temes a partir de la seva presència en tots o la majoria dels individus, i de l'anàlisi del reconeixement d'aquests temes pels mateixos estornells, a partir de les seves respostes a experiments de "play back". A la Figura 29 es mostren els diferents temes que s'anomenen a continuació.

- TEMES DESCENDENTS. En aquesta modalitat de xiulet descendent s'agrupen diferents temes:

- TEMES DESCENDENTS AMB INFLEXIÓ (TDI): presenten una marcada inflexió en un punt determinat, seguida d'una pendent forta (aproximadament de 45°). Es divideixen en dues formes o temes:

- **TDI-a** (forma alta): Comença aproximadament als 8 Khz i sovint té una estructura trinada o vibrada. Es tracta probablement d'un tema específic, tot i que en algunes poblacions no va ser trobat, potser degut a les dates d'enregistrament. Presenta una gran

estabilitat interindividual pel que fa a les bandes extremes de freqüència, i tot i que es poden distingir els diferents individus per la modulació de freqüència, no es poden diferenciar variants dialectals.

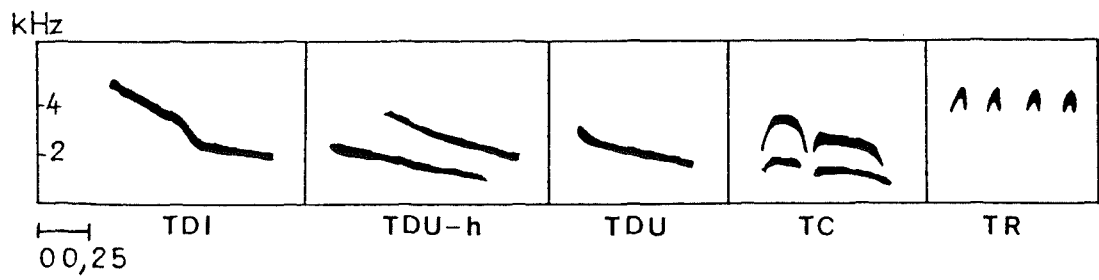
- **TDI-b** (forma baixa): Sempre comença en una freqüència inferior que l'anterior (menor de 7 KHz). És un dels temes específics més importants, trobat en tots els individus de les poblacions estudiades. Així mateix, presenta una gran variació interindividual, tant en la modulació de freqüència com en la durada total, que permet la diferenciació en variants dialectals, mentre que hi ha una gran estabilitat intraindividual.

- **TEMA DESCENDENT UNIFORME AMB HARMÒNICS (TDU-h)**: Obtingut en quasi tots els individus, encara que amb una gran variació interindividual. Es caracteritza per l'aparició de múltiples bandes de freqüència, en general una o dues, que en realitat no són harmònics (freqüències múltiples de la nota fonamental). Intervé aquí el fenomen de doble control motor de la siringa.

- **TEMA DESCENDENT UNIFORME (TDU)**: Present en tots els individus, es tracta d'una pendent suau que va baixant de freqüència de manera uniforme. Hi ha poca variabilitat interindividual pel que fa a la modulació de freqüència; en canvi, apareixen variants segons la durada: forma curta, forma llarga i forma molt llarga.

- **TEMA COMPOST (TC)**: Tema obtingut en molts individus. Està format per l'associació de dues o més notes xiulades. En general, el primer element es força curt i va seguit per un altre de més llarg, essent d'una freqüència més elevada el primer que el segon. La variabilitat interindividual es dona molt més en la durada que en la freqüència d'emissió, essent

### TEMES ESPECÍFICS



### TEMES NO-ESPECÍFICS

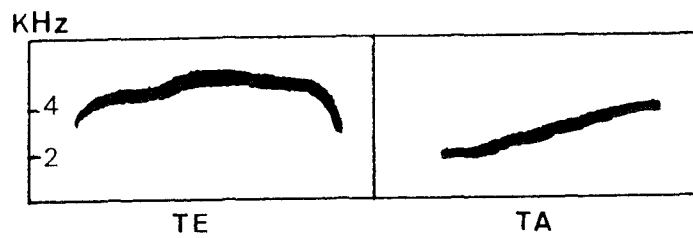


FIGURA 29.- Temes específics i no-específics més freqüents en Sturnus vulgaris segons ADRET-HAUSBERGER (1983).

més variable el segon element que el primer.

- TEMA RÍTMIC (TR): Es un tema obtingut en tots els individus. Consisteix en una agrupació d'elements curts de característiques idèntiques, emesos a intervals petits i regulars (3 a 7 notes per segon).

Segons les hipòtesis d'ADRET-HAUSBERGER (1981, 1986b), les estructures bàsiques dels diferents temes venen regulades genèticament (estructures que venen definides per la durada total i les bandes de freqüència d'emissió que es mantenen en la població) mentre que certes característiques (modulació de freqüència), es podrien veure modificades per aprenentatge individual. La influència genètica seria més o menys important segons el tema considerat. Per exemple, forta pel TDU que només pot variar en la duració mentre que la modulació de freqüència és molt estereotipada; en canvi, el TDI estaria més obert a l'aprenentatge individual ja que només el desenvolupament global de la modulació sembla constant.

Els temes específics són els únics usats en les relacions vocals entre els mascles ("song-matching") i mitjançant les respostes d'aquests a experiències de "play-back", s'ha comprovat com els individus són capaços de distingir els diferents temes, tendint a respondre amb el tema que acaben d'escoltar (encara que sigui amb una variant dialectal no familiar) (HAUSBERGER, 1981). D'altra banda, cada tema específic presenta uns ritmes d'emissió estacionals i nictemerals propis, fent-se servir d'una forma quantitativament molt diferent segons el context (colònia de cria, joca, àrea d'alimentació). Els diferents temes específics apareixen doncs, com entitats independents, i l'ús diferencial que en fan els estornells fa entreveure una funcionalitat específica de cada tema. No es coneix pràcticament res però, sobre la funció concreta de cadascun dels temes. De tota manera, donades les complexes relacions socials en Sturnus vulgaris, es possible que cada tema correspongui a un tipus d'interacció que explicaria

aquesta utilització diferencial dels xiulets en els diversos agrupaments. Segons ADRET-HAUSBERGER (1982,1983) alguns podrien servir per atraure mascles joves a la colònia de cria, altres en l'estimulació sexual de les femelles, i altres servarien pel reconeixement del grup colonial. Aquest darrer podria ser el cas del Tema Rítmic: és el que a Europa central presenta les unitats dialectals més petites i pràcticament característiques de cada colònia, i és el que s'emet amb més freqüència en les joques, potser (segons WYNNE-EDWARDS, 1962) per permetre als individus cantant la mateixa variant dialectal restar junts per marxar junts el dia següent cap a la colònia. A aquest respecte és interessant destacar que a Austràlia, on el Tema Rítmic no existeix, es substitueix pel Tema Descendent amb Inflexió a les joques, essent precisament aquest tema el que presenta zones dialectals més petites en aquest país (ADRET-HAUSBERGER,1986b).

#### 14.6.2. Temes no-específics

A continuació es descriuen dos dels grups de temes considerats per HAUSBERGER (1981) com a individuals, es a dir, que no són reconeguts per altres mascles en experiències de "play-back". En la present memòria és considera més adequat qualificar aquests temes de "no-específics" donat que sovint poden ser compartits per diferents individus. S'usarà el terme "individual" només en el cas de temes trobats exclusivament en un mascle determinat.

A part dels temes estables i ascendents, el repertori no específic es completa amb imitacions d'altres espècies i amb d'altres temes d'estructura tan diversa que no permet que siguin englobats en un determinat grup o categoria.

- TEMES ASCENDENTS (TA): Es tracta de temes que presenten gran varietat de formes. Són xiulets que ascendeixen sobre almenys el 50% de la seva durada total. Poden ser xiulets purs o estar proveïts d'harmònics. Pràcticament cada individu presenta una forma diferent. Figura 29.

- TEMES ESTABLES (TE): Aquesta categoria agrupa un conjunt de temes, trobats en alguns individus geogràficament dispersos, que BERGMANN (1977) suggereix podrien ser imitacions de xiulets humans. Consisteixen en tipus de xiulets força simètrics, amb certa tendència al desdoblament i amb la possibilitat individual d'introduir un vibrat de 35-40 pulsacions per segon. Presenten molt poca variabilitat intraindividual en tots els paràmetres. Figura 29.

La presència de temes no-específics en el repertori dels mascles, sembla tenir una missió d'enriquiment del repertori (ADRET-HAUSBERGER, 1986b). D'una banda, aquest enriquiment pot incidir en una major variació en el cant, evitant així la monotonia d'un cant massa estereotipat, i en conseqüència augmentant l'eficiència de la defensa territorial, tal com suggereixen MARSHALL (1950), OATLEY (1971) o HOWARD (1974). D'altra banda, la incorporació de temes individuals, o compartits només per algun altre mascle, pot contribuir a facilitar el reconeixement individual (MARLER, 1960), aspecte que en espècies gregàries i de cria colonial com són els estornells pot tenir gran importància.

Per facilitar la lectura de la memòria, en els resultats es referiran els diferents temes fent servir la nomenclatura de sigles utilitzada en aquest capítol. Es a dir, al Tema Descendent amb Inflexió forma alta l'anomenarem amb les sigles TDI-a, al Tema Compost amb les sigles TC, etc.

#### 14.6.3. Variació dialectal

Les variacions geogràfiques del cant xiulat (descrites a HAUSBERGER, 1981 i ADRET-HAUSBERGER, 1983 en Sturnus vulgaris) són molt complexes, atès que cada tema específic presenta variants o formes dialectals amb una repartició geogràfica determinada. Apareix així un sistema de dialectes múltiple: un per a cada tema a manera de mosaic amb diferents nivells de



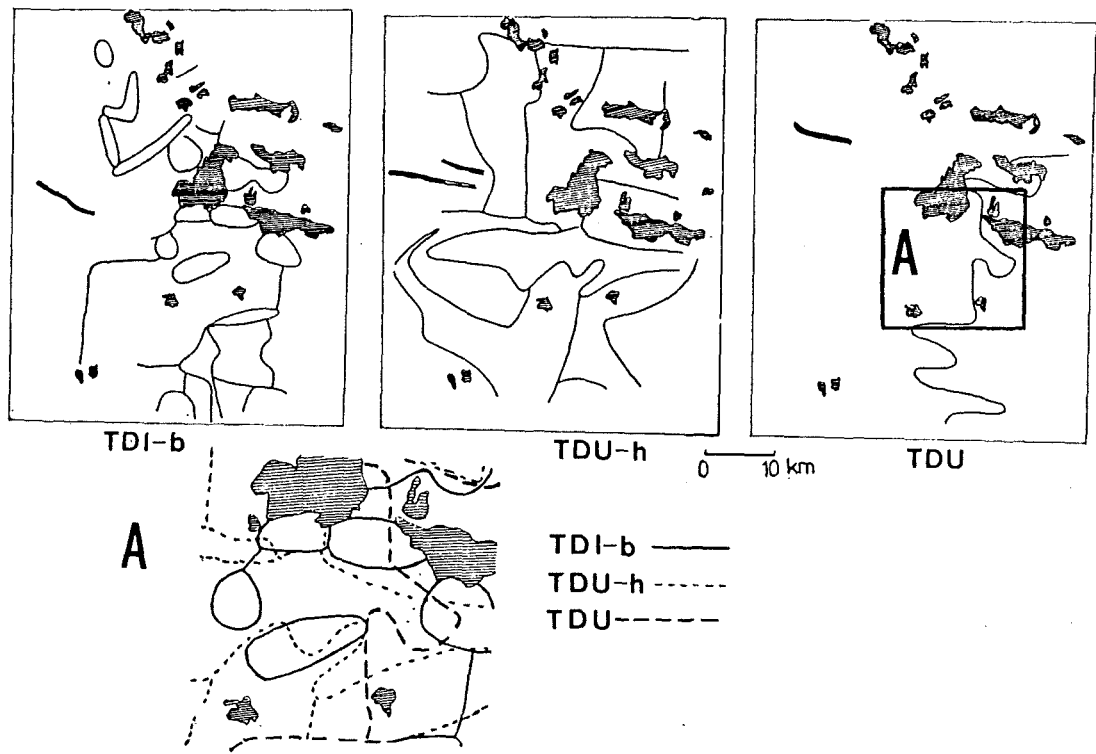


FIGURA 30.- Fronteres dialectals en tres temes específics de Sturnus vulgaris en una zona de Bretanya (França).  
**A:** mostra de la no imbricació de les fronteres dialectals dels diferents temes en una part de la zona estudiada. Extret d'ADRET-HAUSBERGER (1983).

variació sobreposats i aparentment independents (vegeu Figura 30). Cada individu emet generalment una única variant de cada tema, malgrat que en agrupacions hivernals o d'altres circumstàncies pot escoltar d'altres formes. Això, unit a que la repartició observada de les variants dialectals es basa en les àrees de reproducció, sembla indicar que l'aprenentatge del cant xiulat es realitza a la colònia de cria, on el mascle jove aprèn a realitzar les variants dialectals de cada tema pròpies de la seva colònia natal.

Igual que els diferents temes apareixen com entitats diferenciades quan s'examina el seu context d'emissió, els diferents nivells de dialectes semblen indicar també funcions múltiples (recordar la possible relació anteriorment esmentada entre les unitats dialectals del Tema Rítmic i la seva funció en el reconeixement del grup colonial). Són diverses les variables que influeixen en la repartició dialectal (temps, estructura de la població, hàbitat...), però cap actua en la organització general i només semblen tenir influència sobre els detalls i límits concrets. L'estudi de l'evolució temporal dels dialectes (ADRET-HAUSBERGER, 1986a), ha mostrat certa estabilitat del sistema dialectal en conjunt, a la vegada que flexibilitat en la distribució en detall.

#### 14.7. Estructura i terminologia del cant Refilat.

L'estructura del cant refilat ha estat definida en Sturnus vulgaris per ADRET-HAUSBERGER & JENKINS (1988) i EENS i col. (1989, 1991a, b). Segons aquests autors, és un cant caracteritzat per canvis molt ràpids de freqüència, emès en SEQÜÈNCIES consecutives separades entre si per pauses d'un a pocs segons, que formen en conjunt llargues sessions de cant (sovint duren més d'un minut). Aquestes seqüències estan constituïdes a base de grups de notes que aquí s'anomenaran MOTIUS ("motifs" segons ADRET-HAUSBERGER & JENKINS, 1988; o "song-types" segons EENS i col., 1989). Cada motiu és repetit quasi sense variacions dins el repertori individual, el qual d'altra banda, presenta una

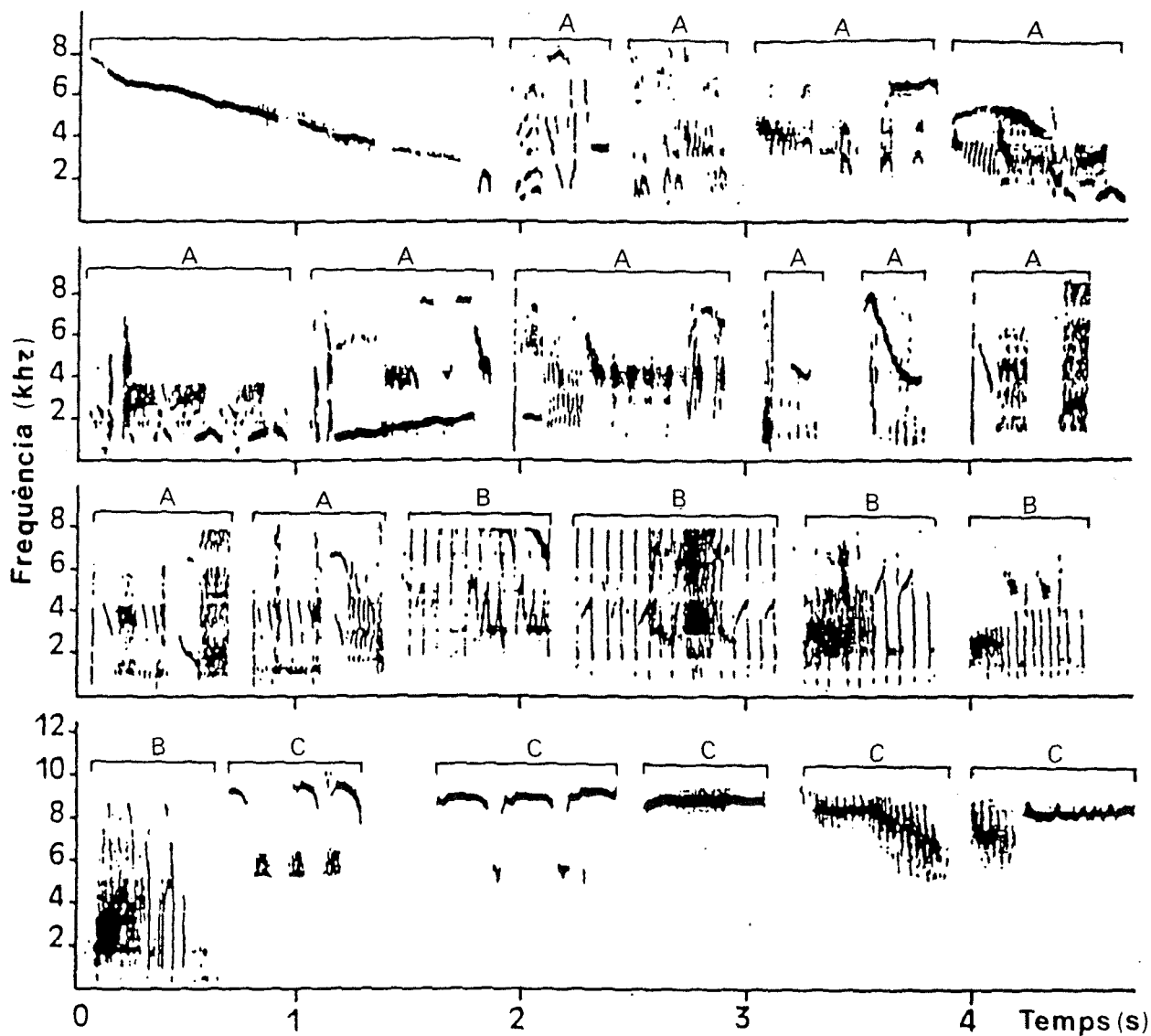


FIGURA 31.- Representació del xiulet inicial i cadascun dels 22 motius diferents d'una seqüència de cant refilat d'un mascle de Sturnus vulgaris a Bèlgica (modificat d'EENS i col., 1989).

A: motius variables

B: motius amb notes polsades i trinades

C: motius finals d'alta freqüència

gran variació en l'estructura dels diferents motius. Entre els diferents individus, els motius no són compartits, exceptuant els que es troben a la part final de les seqüències, que presenten un caràcter específic (vegeu més avall).

Les NOTES (cada nota és un traç ininterromput en l'espectrograma) que componen els motius són molt variables, cobrint un ampli espectre de freqüències en temps molt curts, amb notes xiulades, polsades, trinades, entrexocar de bec; inclouen imitacions i sovint notes sobreposades que indiquen doble control motor del cant.

Malgrat la complexitat del cant refilat, existeix una organització seqüencial clarament definida. Generalment, una seqüència està precedida per un o més xiulets, i a continuació, comencen els motius. Cada motiu és generalment repetit varies vegades abans de ser seguit d'un altre diferent, produint-se de vegades motius intermedis (associacions del motiu precedent i el posterior). A mida que avança la seqüència, coincidint amb un progressiu augment de la intensitat del so, s'emeten un seguit de motius que, a més de notes trinades de baixa freqüència, inclouen notes polsades en successió molt ràpida. Finalment, la seqüència s'acaba assolint la màxima intensitat amb una sèrie de motius constituïts per notes trinades d'alta freqüència (6-10 Khzs), acompanyades d'un característic moviment de ràpida rotació de les ales ("wing-waving"). Vegeu un exemple dels motius d'una seqüència a la Figura 31. Tant el grup de motius amb notes trinades de baixa freqüència i notes polsades sobreposades, com els trinats d'alta freqüència finals, són característics de tots els individus encara que amb diferències en l'execució, i se'ls hi atribueix caràcter específic (ADRET-HAUSBERGER & JENKINS, 1988).

## 15. CANT XIULAT

### 15.1. REPERTORI DEL CANT XIULAT DE LES DUES ESPÈCIES EN ALOPATRIA

#### 15.1.1. RESULTATS

##### 15.1.1.1. Descripció dels temes obtinguts en Sturnus vulgaris

Com es pot observar en la Figura 32, a l'àrea d'estudi A (Lleida) han estat identificats els mateixos temes trobats a Centreeuropa (descrits a l'apartat 14.6.), amb l'excepció del tema específic TDU-h, que no s'ha detectat en cap dels individus mostrejats. Tant pel que fa al nombre d'individus que presenten cada tema com a la seva freqüència d'emissió dins el repertori, els temes específics més comuns han estat, per ordre: el TDI-a, el TDI-b i el TDU, mentre que el TC i el TR són poc freqüents. Així mateix, tots els individus presenten temes no específics, els quals formen la part quantitativament més important del repertori.

La mitjana del nombre de temes del repertori per individu és de  $\bar{X} \pm SD = 11.0 \pm 3.4$  (N=14), amb uns extrems de 5 a 17 temes/individu. Els repertoris doncs, són superiors als de les poblacions centreeuropees, on el màxim rang trobat ha estat de 12 temes/individu (HAUSBERGER & GUYOMARC'H, 1981).

Tot seguit es detallen les característiques dels diferents temes a l'àrea d'estudi.

#### a) Temes Descendents amb Inflexió (TDI)

##### a.1.) Forma alta (TDI-a)

Es el tipus de tema més generalitzat, trobat en el 100% dels individus mostrejats i amb una mitjana de freqüència d'emissió dins el repertori del 18,6% (N=14) (Figura 32).

# Sturnus vulgaris

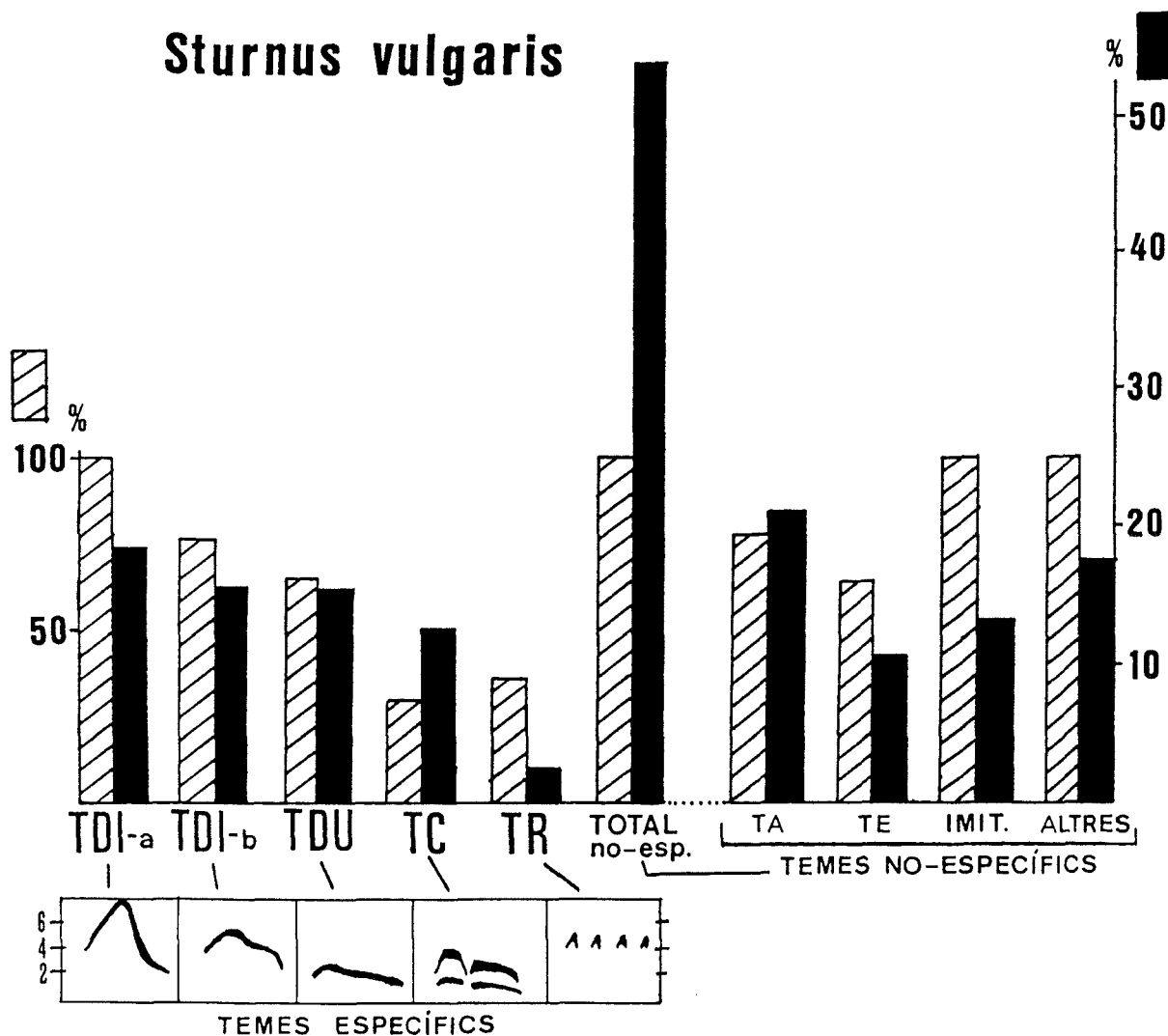




FIGURA 32.- *Sturnus vulgaris* a l'àrea d'alopatria

 Percentatge de mascles que presenten cadascun dels temes en el seu repertori

 Mitjana (pel conjunt de mascles) de la freqüència d'emissió (en percentatge) de cadascun dels temes dins el repertori

- TDI-a: Tema Descendent amb Inflexió-forma alta
- TDI-b: Tema Descendent amb Inflexió-forma baixa
- TDU: Tema Descendent Uniforme
- TC: Tema Compost
- TR: Tema Rítmic
- TA: Tema Ascendent
- TE: Tema Estable
- IMIT: Imitacions

Presenta una particularitat respecte de l'estructura d'aquest mateix tema trobada en estudis anteriors a França, Alemanya o Austràlia (ADRET-HAUSBERGER 1986b) (vegeu Figura 29) i és la presència d'una fase ascendent, de curta durada, situada a l'inici del tema (vegeu Figura 33). Tots els individus presenten aquesta fase ascendent, tot i que hi ha dos individus que tenen dues variants, una amb i una sense part ascendent (colònies J i K, Figura 34).

A la Figura 33, es mostren les mitjanes de les freqüències inicial, màxima i final d'aquest tema. S'observa força uniformitat d'aquests paràmetres entre els diferents individus (vegeu coeficients de variació a la mateixa Figura 33), així com de la modulació del tema, existint però una forma amb la fase descendent curta (colònies E, B i F, Figura 34). Aquesta uniformitat no permet l'establiment d'àrees dialectals per aquest tema.

	PRESENT ESTUDI	FRANÇA	AUSTRÀLIA
<b>TDI-a</b>	N=14	N=11	N=13
FR. INICIAL <sup>+</sup>	7.1 CV= 7.0%	8.0 CV= 0.5%	8.0 CV= 0.5%
FR. FINAL	3.3 CV= 9.1%	4.1 CV= 4%	2.8 CV=10%
LONG. TOTAL	936 CV=16.3%	217 CV=25%	403 CV=27%
" FASE DESCEND.	595 CV=25.9%	"	"

TAULA 30.- Mitjanes i coeficients de variació (CV) de les freqüències inicial i final (en Kilohertz) i de la longitud total i parcial (en milisegons) del tema Tema Descendent amb Inflexió, forma alta (TDI-a) en Sturnus vulgaris. Dades d'altres poblacions extretes d'ADRET-HAUSBERGER (1986b).

N = nombre d'individus analitzats. Escollit a l'atzar un espectrograma de cada individu.

+ = en el cas del present estudi i donat que en aquest tema a l'àrea d'estudi existeix una primera fase ascendent, per poder efectuar les comparacions s'ha usat la freqüència màxima i no la inicial.

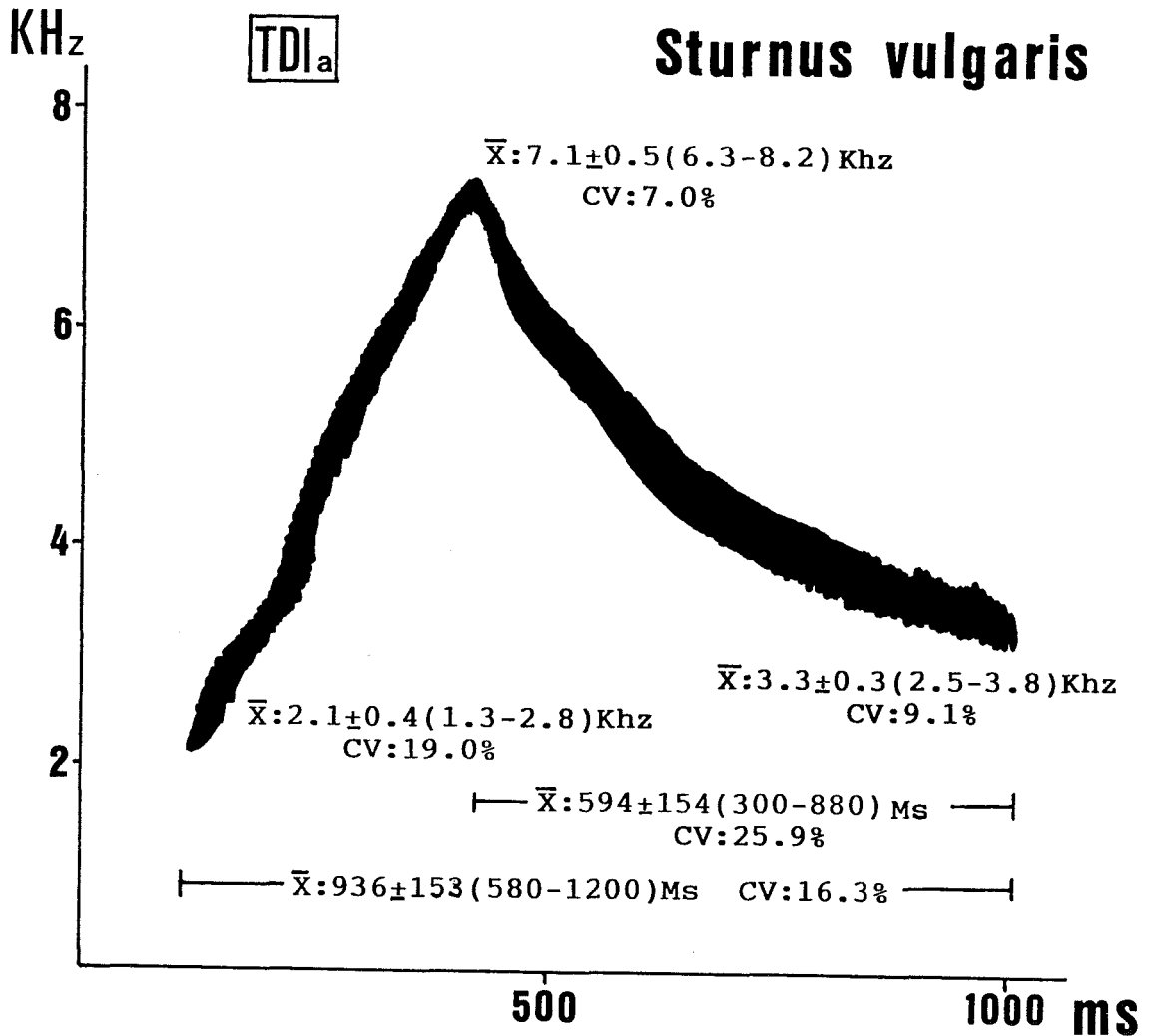


FIGURA 33.- Tema Descendent amb Inflexió-forma alta (TDI-a) en Sturnus vulgaris a l'àrea d'alopatria. Es donen la mitjana, les mesures extremes (entre parèntesi), i el coeficient de variació (CV) de les freqüències inicial, màxima i final i de la longitud parcial i total.



ÀREA A

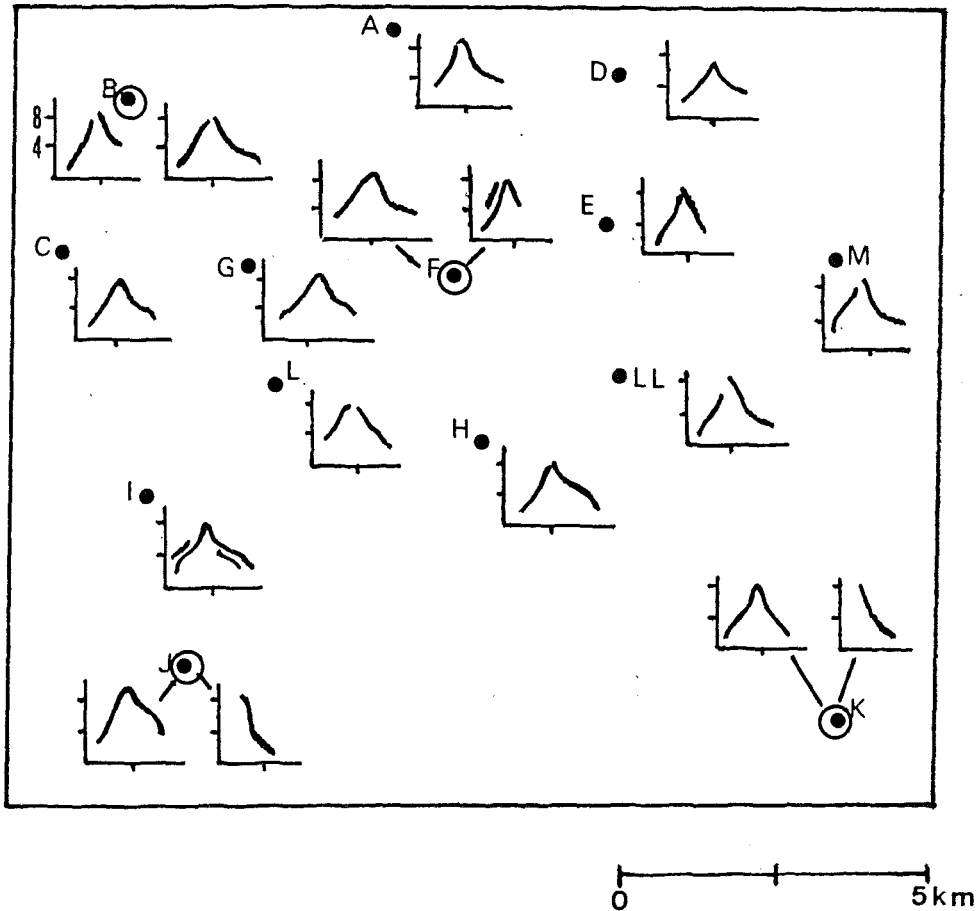


FIGURA 34.- Espectrogrames escollits a l'atzar del Tema Descendent amb Inflexió-forma alta (TDI-a) d'un mascle de cadascuna de les colònies estudiades a l'àrea d'alogatria de Sturnus vulgaris. Els mascles de les colònies assenyalades amb un cercle presenten dues formes diferents.

A la Taula 30 es comparen les mitjanes de freqüències de l'àrea d'estudi amb les d'altres poblacions. La freqüència inicial en l'àrea d'estudi es inferior a les de les altres poblacions (t-test,  $t=4.2979$  i  $t=4.6082$ , 23 i 25 g.ll. respectivament,  $p \leq 0.01$ ). Potser el desenvolupament general del tema en l'àrea del present estudi, amb una fase inicial ascendent des de freqüències molt més baixes ( $\bar{X} \pm SD = 2.1 \pm 0.4$ ), fa que la freqüència màxima no arribi a ser tant elevada com en les altres poblacions on el tema s'inicia ja a partir de les freqüències de 8 Khz. També la freqüència final resulta diferent a la de França (t-test,  $t=7.6997$ , 23 g.ll.,  $p \leq 0.01$ ) i a la d'Australia (t-test,  $t=4.4052$ , 25 g.ll.,  $p \leq 0.01$ ).

A més de la remarcable diferència ja comentada que suposa l'aparició generalitzada d'una fase ascendent respecte a anteriors descripcions d'aquest tema, i les diferències entre poblacions pel que fa als paràmetres de freqüència, cal destacar també la major longitud d'aquest tema a l'àrea d'estudi respecte les dades d'altres poblacions, tant de la fase descendent, com, evidentment, del total del tema (Taula 30). En els dos casos les mesures de longitud de la població lleidatana presenten diferències significatives tant respecte de França (t-test,  $t=7.4762$  i  $14.3056$ , 23 g.ll.,  $p \leq 0.01$ ) com d'Australia (t-test,  $t=3.6628$  i  $10.2136$ , 25 g.ll.,  $p \leq 0.01$ ).

#### a.2.) Forma baixa (TDI-b)

Aquest tema està present en la gran majoria dels individus (78.5%,  $N=14$ ) i amb una mitjana de freqüència d'emissió dins el repertori del 15.4% ( $N=12$ ) (Figura 32).

Pel que fa a la modulació de freqüència, el 100% ( $N=14$ ) dels mascles el fan amb una part ascendent inicial, un fenomen rar a les poblacions estudiades a Bretanya. D'altra banda, alguns d'aquests individus (33.3%) emeten també variants amb només la part descendent.

Els coeficients de variació de les freqüències inicial, màxima i final (Figura 35) indiquen, com en el tema anterior,

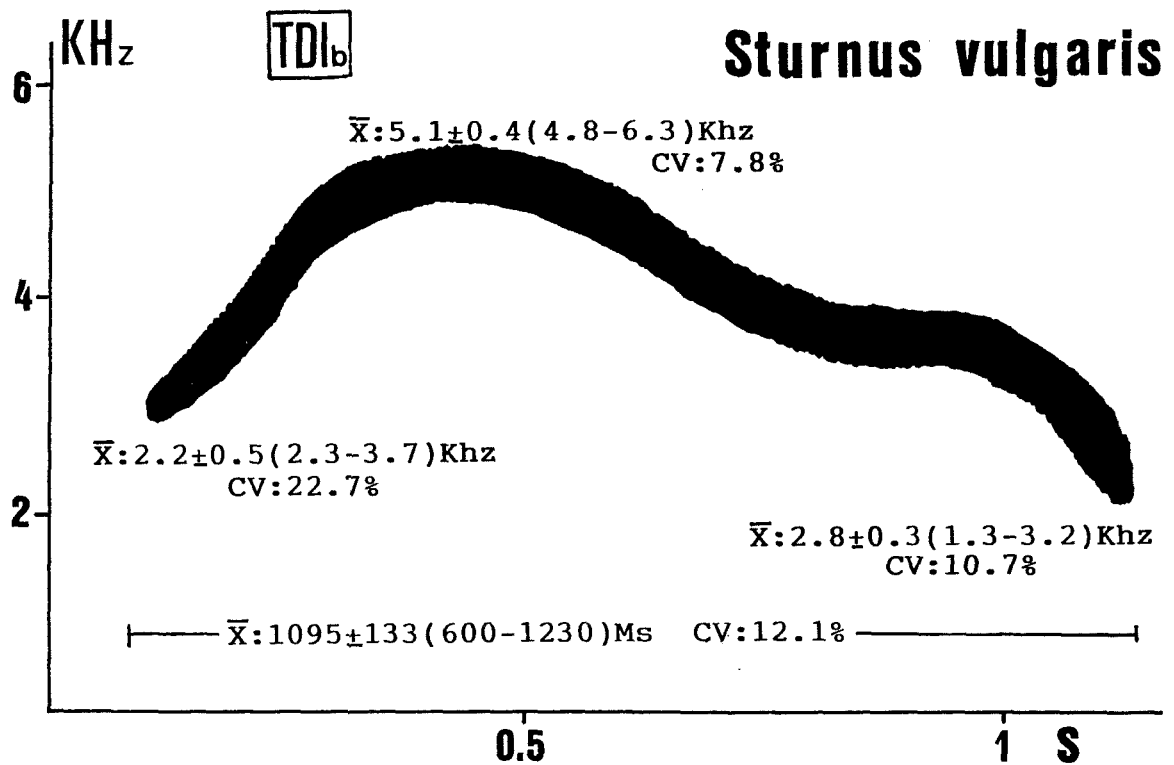


FIGURA 35.- Tema Descendent amb Inflexió-forma baixa (TDI-b) en Sturnus vulgaris a l'àrea d'allopatría. Es donen la mitjana, les mesures extremes (entre parèntesi), i el coeficient de variació (CV) de les freqüències inicial, màxima i final i de la longitud total.

força uniformitat. La comparació de les mitjanes amb les d'altres poblacions es mostra a la Taula 31. La freqüència inicial de la població lleidatana és significativament superior a la de França (t-test,  $t=3.2320$ , 143 g.ll.,  $p \leq 0.01$ ) i inferior a la d'Austràlia (t-test,  $t=2.8735$ , 60 g.ll.,  $p \leq 0.01$ ). La freqüència final resulta significativament superior a les de França i Austràlia (t-test,  $t=6.1881$  i  $t=7.3452$ , 143 i 60 g.ll.,  $p \leq 0.01$ ) i Alemanya (t-test,  $t=2.4891$ , 23 g.ll.,  $p \leq 0.05$ ).

Hi ha una notable variabilitat entre individus, pel que fa a la modulació de freqüència. Però si hom aplica l'índex de similitud, els resultats no són gaire clars de cara a definir variants dialectals (Figura 37), atès que apareixen moltes formes "intermèdies", es a dir amb un índex al voltant del 50%. De tota manera, al considerar les formes més similars (amb un índex igual o superior al 50%) i situar-les sobre el mapa, apareixen agrupacions geogràfiques d'aquestes formes (Figura 36). Aquestes àrees dialectals tenen una superfície que

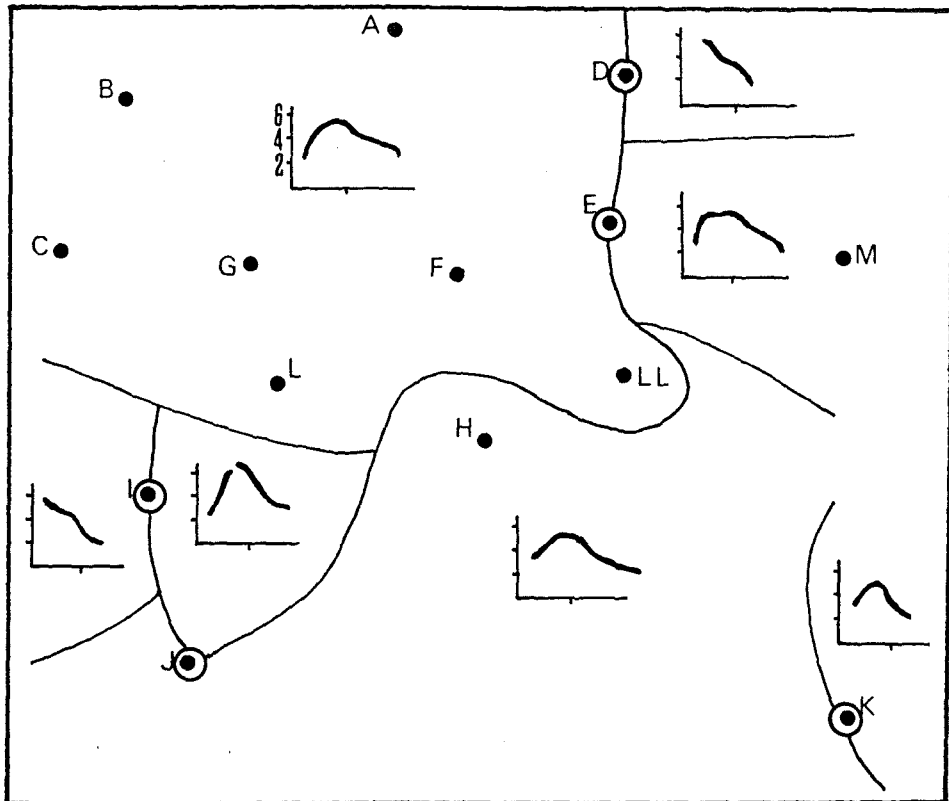
	PRESENT ESTUDI	FRANÇA	ALEMANYA	AUSTRÀLIA
<b>TDI-b</b>	N=12	N=133	N=13	N=50
FR.INICIAL <sup>+</sup>	5.1 CV=7.8%	4.1 CV=26%	5.5 CV=13%	5.6 CV=10%
FR.FINAL	2.8 CV=10.7%	1.8 CV=31%	2.4 CV=19%	2.1 CV=14%

TAULA 31.- Mitjanes i coeficients de variació (CV) de les freqüències inicial i final (en Kiloherctzs) del tema Tema Descendent amb Inflexió, forma baixa (TDI-b) en Sturnus vulgaris. Dades d'altres poblacions extretes d'ADRET-HAUSBERGER (1986b).

N = nombre d'individus analitzats. Escollit a l'atzar un espectrograma de cada individu.

+ = en el cas del present estudi i donat que en aquest tema a l'àrea d'estudi existeix una primera fase ascendent, per poder efectuar les comparacions s'ha usat la freqüència màxima i no la inicial.

ÀREA A



0 5km

FIGURA 36.- Àrees dialectals del Tema Descendent amb Inflexió-forma baixa (TDI-b) a l'àrea d'allopatria de Sturnus vulgaris. Els mascles de les colònies assenyalades amb un cercle presenten dues variants dialectals diferents.

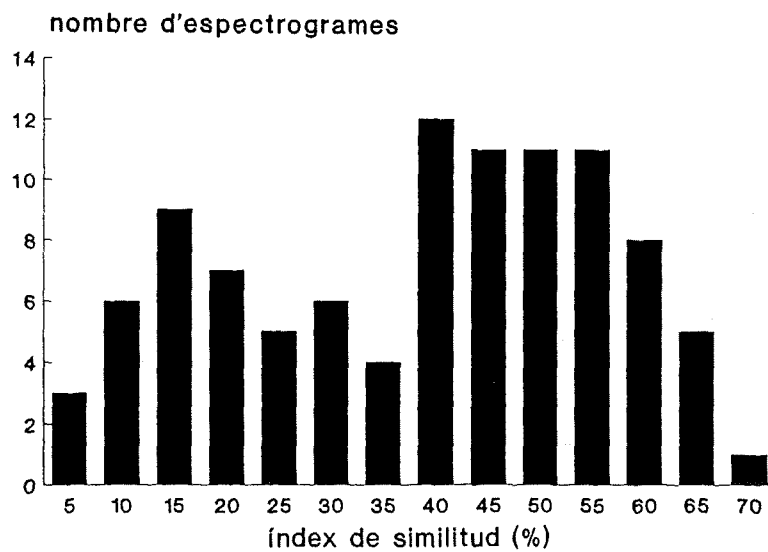


FIGURA 37.- Resultats de la comparació d'espectrogrames dos a dos mitjançant l'índex de similitud del Tema Descendent amb Inflexió-forma baixa (TDI-b) en Sturnus vulgaris a l'àrea d'allopatria.

oscil·la entre els 15 i els 60 km<sup>2</sup>. De fet, el que s'observa és una diferenciació progressiva amb la distància, es a dir, no hi ha barreres dialectals ben definides sinó que les variants dialectals més extremes estan unides per formes intermèdies que fan una espècie de transició progressiva. Per aquest tema i aplicant el mateix índex de similitud, la superfície de les àrees dialectals trobada a Bretanya és més petita, de 5-10 km<sup>2</sup>, amb un extrem de 25 km<sup>2</sup>. D'altra banda, també a Bretanya apareixen àrees de transició que fan difícil definir aquestes variants dialectals (HAUSBERGER, 1981). Com es pot observar a la mateixa Figura 36, hi ha 5 individus-frontera, que presenten dues variants dialectals diferents.

Pel que fa a la longitud del tema (mitjana a la Figura 35), en el present estudi no s'ha detectat l'existència de formes curtes i llargues intraindividuals a diferència d'ADRET-HAUSBERGER (1986b) en d'altres poblacions.

#### b) Tema Descendent Uniforme (TDU)

Es presenta en el 64.3% (N=14) dels mascles, amb una mitjana de freqüència d'emissió dins el repertori del 15.1% (N=10) (vegeu Figura 32).

Pel que fa a la modulació de freqüència, una vegada més apareix en aquest tema, com en els anteriors, una fase inicial ascendent, encara que només en una part dels individus (60%). Així doncs, aquest tema presenta a l'àrea d'estudi una variabilitat interindividual superior en la modulació si es compara a la trobada en els estudis anteriors a Centreeuropa. Apareixen tres formes bàsiques que configuren tres àrees dialectals diferents: una llarga i només descendent, una llarga amb una fase inicial ascendent, i una curta (Figura 39). Cada individu repeteix però la seva variant amb una gran estabilitat. Alguns individus fan dues variants (colònies C, G i L) i un individu totes tres (colònia A) (Figura 39).

La longitud dels xiulets es mostra en l'histograma de la Figura 38. S'observa un buit entre les formes curtes i llargues



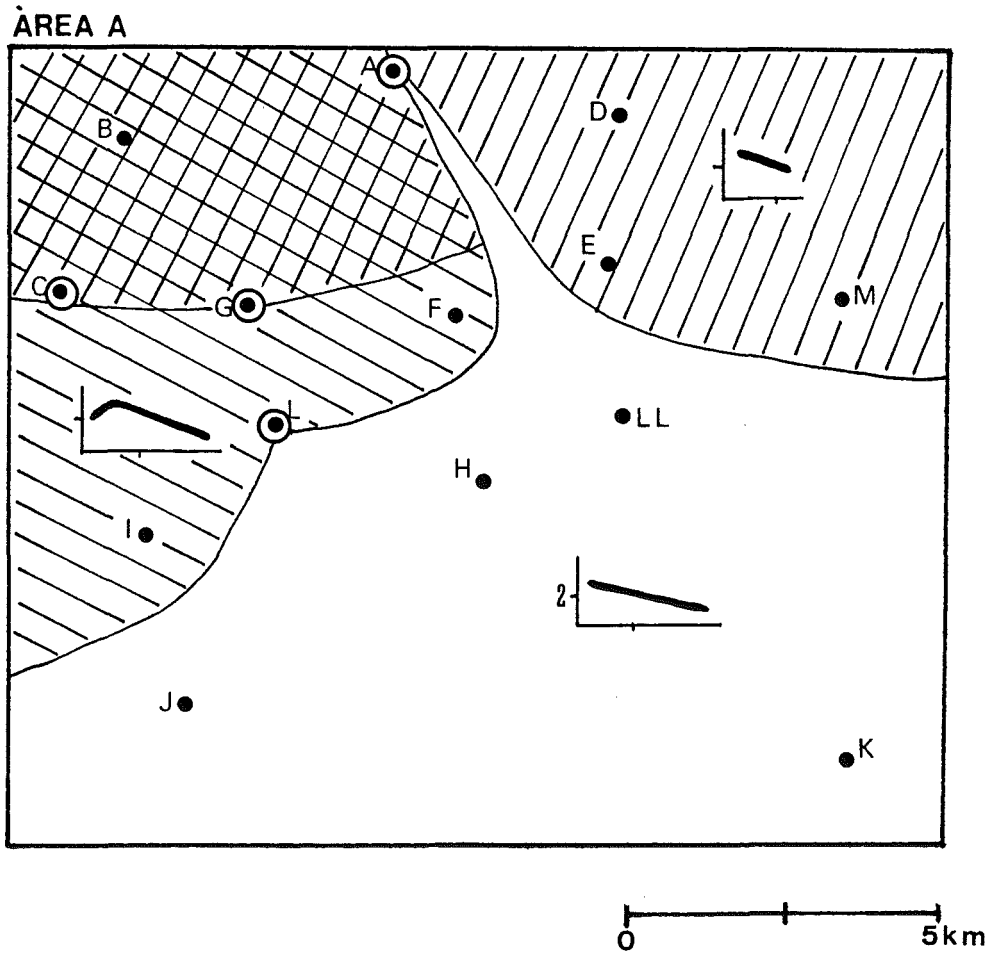


FIGURA 39.- Àrees dialectals del Tema Descendent Uniforme (TDU) a l'àrea d'allopatria de *Sturnus vulgaris*. Els mascles de les colònies assenyalades amb un cercle presenten dues o tres variants dialectals diferents.



que es manté en el mateix punt que a Centreeuropa (aproximadament entre 600 i 700 milisegons), i apareixen també xiulets d'una longitud molt superior que podrien pertànyer a una variant extra-llarga (de 1000 a 1200 ms), tal com s'ha trobat a Alemanya (ADRET-HAUSBERGER & GUTTINGER, 1984), tot i que caldria confirmar-ho amb més dades. Les mitjanes de les freqüències inicial i final (Taula 32) no presenten diferències ni amb la població estudiada a França (t-test,  $t=1.0822$  i  $t=0.2564$  respectivament, 141 g.ll., n.s.) ni amb la d'Alemanya (t-test,  $t=1.6268$  i  $t=1.5009$  respectivament, 21 g.ll., n.s.). En canvi, resulten significativament inferiors a les d'Austràlia (t-test,  $t=5.2049$  i  $t=6.9491$  respectivament, 58 g.ll.,  $p \leq 0.01$ ).

	PRESENT ESTUDI	FRANÇA	ALEMANYA	AUSTRÀLIA
<b>TDU</b>	N=10	N=133	N=13	N=50
FR.INICIAL <sup>+</sup>	2.9 CV=13.7%	3.0 CV= 9%	2.6 CV=17%	4.5 CV= 2%
FR.FINAL	1.8 CV=16.6%	1.8 CV=13%	1.7 CV=16%	2.6 CV=13%

TAULA 32.- Mitjana i coeficient de variació (CV) de les mesures de freqüència (en Kiloherctzs) del Tema Descendent Uniforme (TDU) en *Sturnus vulgaris*. Dades d'altres poblacions extremes d'ADRET-HAUSBERGER (1986b).

N = nombre d'individus analitzats. Escollit a l'atzar un espectrograma de cada individu.

+ = en el cas del present estudi i donat que en aquest tema a l'àrea d'estudi existeix una primera fase ascendent, per poder efectuar les comparacions s'ha usat la freqüència màxima i no la inicial.

c) Tema Descendent Uniforme amb harmònics (TDU-h)

Aquest tema no ha estat detectat en cap dels individus mostrejats a l'àrea d'estudi. De tota manera, el TDU-h, freqüent a França i Austràlia, es abundant sobretot quant la cria està molt avançada, després de l'estadi d'incubació. D'altra banda, s'ha trobat també molt rar en mostratges d'individus al costat del niu realitzats a Alemanya, mentre que s'emet bàsicament en agrupaments fora del lloc de cria (ADRETT-HAUSBERGER, 1986b). Així doncs, potser aquest tema està present en el repertori dels mascles de l'àrea d'estudi, però no ha estat detectat donades les característiques del mostratge (individus justament al costat del niu i en estadis inicials de la reproducció). De tota manera, cal remarcar que en observacions no sistemàtiques a l'àrea d'estudi en èpoques més avançades de la reproducció i en agrupacions hivernals d'alimentació o joques, no s'ha identificat mai auditivament l'emissió d'aquest tema, d'altra banda, fàcilment identificable per una oïda habituada a discriminar els diferents xiulets.

d) Tema Compost (TC)

Apareix en pocs individus (28.5%, N=14), i la seva freqüència d'emissió dins el repertori és també baixa (9.7%, N=4) (vegeu Figura 32). En tots els casos consta de dues notes, la primera més curta i amb una freqüència superior a la segona (Figura 40). Com es pot veure a la Taula 33, les freqüències d'emissió són molt estables a nivell interindividual; igualment la modulació és força uniforme. Això, unit als pocs individus que presenten aquest tema i a la seva dispersió geogràfica, no permet l'establiment de variants dialectals. La major variabilitat es situa, al igual que a Centreeuropa, en la longitud, sobretot de la segona nota. Pel que fa a les freqüències de la població d'estudi comparades amb les de França, resulten significativament inferiors en el cas de la primera nota (t-test,  $t=17.9775$ , 59 g.l.,  $p \leq 0.01$ ), encara que

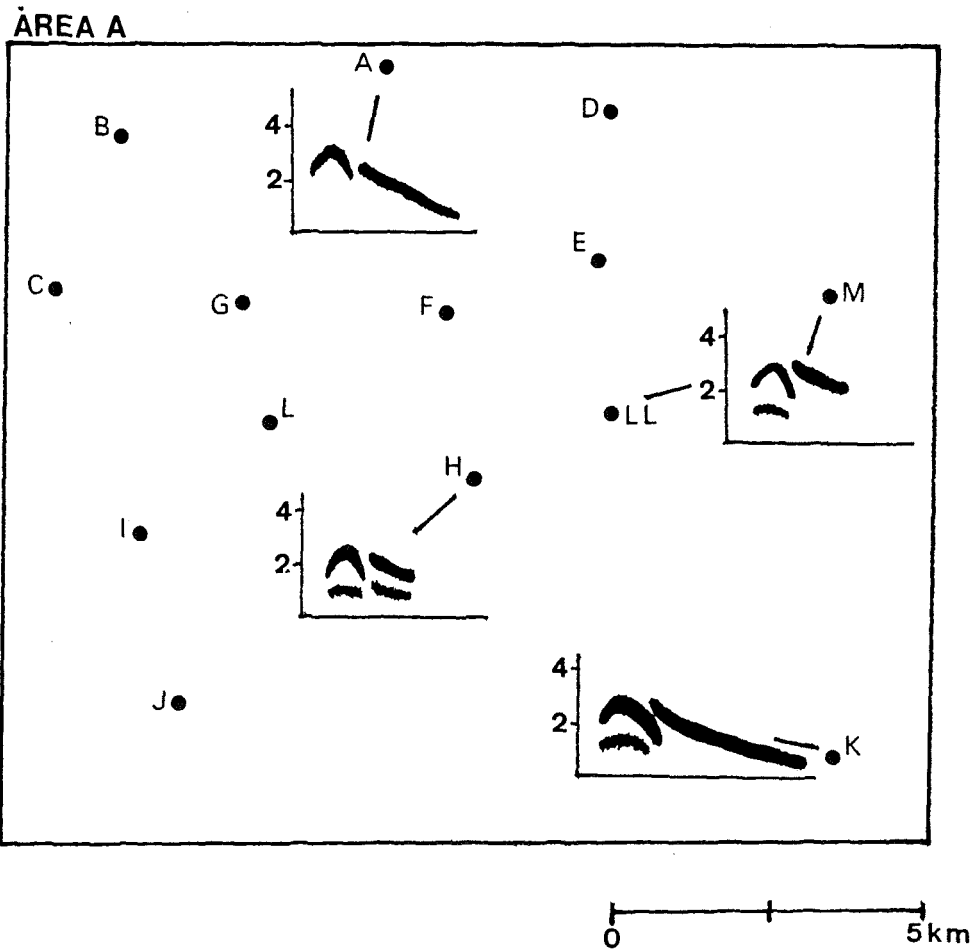


FIGURA 40.- Espectrogrames escollits a l'atzar de cadascun dels mascles on es presenta el Tema Compost (TC) a l'àrea d'alopatria de Sturnus vulgaris.

la mostra a l'àrea d'estudi és petita; pel que fa a la segona nota, no hi ha diferències (t-test,  $t=0.0898$ , 59 g.l.l., n.s.). (Taula 33).

	PRESENT ESTUDI	FRANÇA	ALEMANYA
TC	N=5	N=56	N=?
FR. MÀXIMA:			
PRIMERA NOTA (EXTREMS)	2.8 CV=1.4% (2.8-2.9)	3.6 CV=6%	2.6 CV=9%
SEGONA NOTA (EXTREMS)	2.6 CV=1.9% (2.6-2.7)	2.7 CV=16%	2.4 CV=14%
LONGITUD:			
PRIMERA NOTA (EXTREMS)	196 CV=32.2% (130-270)	148 CV=20%	195 CV=36%
SEGONA NOTA (EXTREMS)	410 CV=57% (190-700)	390 CV=48%	155 CV=45%

TAULA 33.- Mitjana i coeficient de variació (CV) de les mesures de freqüència (en Kiloherctzs) i longitud (en milisegons) del Tema Compost (TC) en Sturnus vulgaris. Dades d'altres poblacions extretes d'ADRET-HAUSBERGER (1986b).  
N = nombre d'individus analitzats. Escollit a l'atzar un espectrograma de cada individu.

#### e) Tema Rítmic (TR)

Aquest tema és considerat a Centreeuropa un dels temes específics més importants, especialment per la seva extremada variabilitat dialectal, amb variants característiques per cada grup reproductor, que el fan el més adequat per a la definició d'unitats colonials (vegeu apartat 14.6.3.). Malgrat això, a la zona d'estudi s'ha trobat només en el 42.8% (N=14) dels

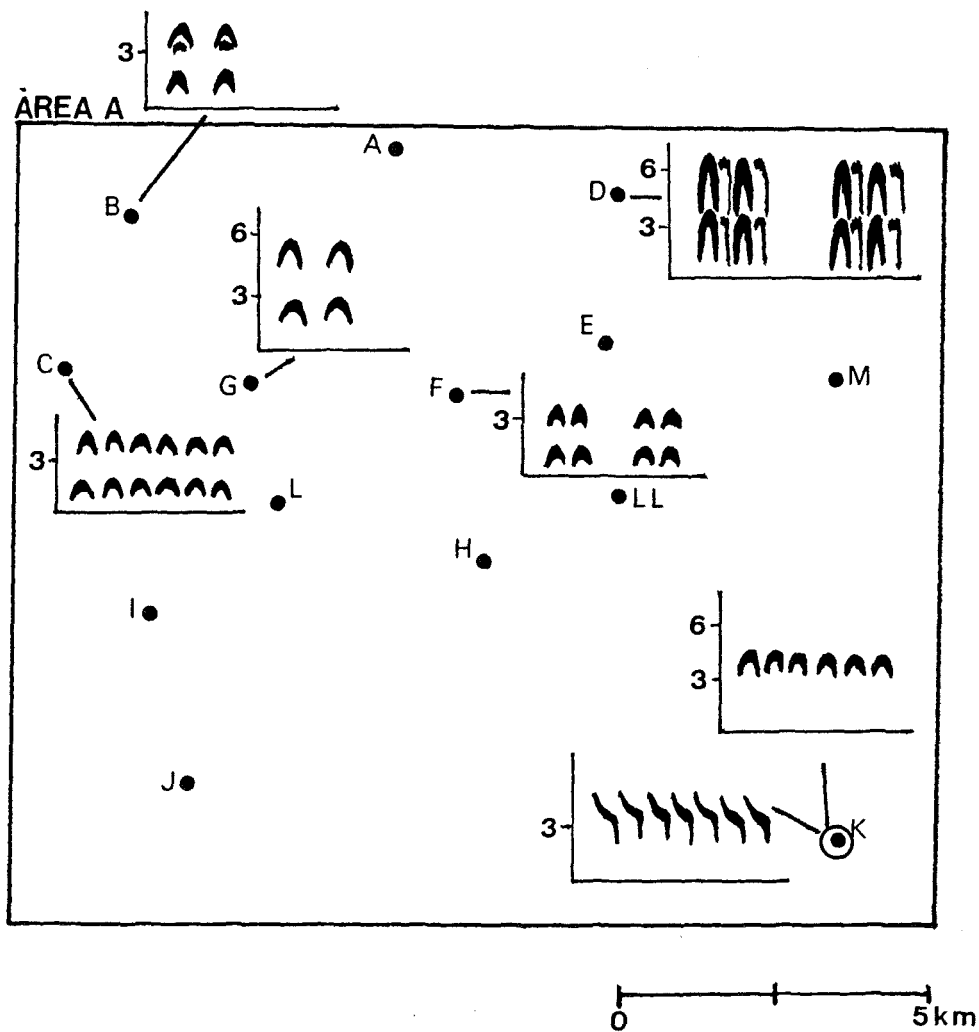


FIGURA 41.- Espectrogrames escollits a l'atzar de cadascun dels mascles on es presenta el Tema Rítmic (TR) a l'àrea d'alopatria de *Sturnus vulgaris*. El mascle de la colònia assenyalada amb un cercle presenta dues variants diferents.