

VOLUMEN 20- N.º 2

DICIEMBRE, 1993

DOÑANA

ACTA VERTEBRATA



Estación Biológica de Doñana
Consejo Superior de Investigaciones Científicas

DOÑANA - ACTA VERTEBRATA

Revista del Consejo Superior de Investigaciones Científicas

ISSN 0210-5985

EDITORES

Juan A. Amat
Pedro Jordano

SECRETARIA DE REDACCION

Josefa Pérez

EVALUADORES

Las personas que a continuación se relacionan evaluaron artículos para el volumen 20 (2) de la revista. Los editores les agradecen mucho su esfuerzo.

E. Aguilera*, M. Alcántara, A. C. Andreu, A. Barbosa, J. C. Blanco, P. Cordero, C. de la Cruz, J. A. Díaz, J. Domínguez, Ph. Hulme, C. Ibáñez, F. Jaksic, M. J. López Fúster, R. Márquez, A. Martín, P. Martínez Rica, F. Palomares, S. Peris*, R. C. Soriguer, J. M. Vargas.

Correspondencia: Los manuscritos deben dirigirse a los editores. Estación Biológica de Doñana, Apartado 1056, 41080 Sevilla, España, y deben ajustarse a las Normas de Publicación de la revista.

Suscripciones:

Precio anual 2.000 ptas. España.

3.000 ptas. Extranjero.

Solicitudes: Biblioteca Estación Biológica de Doñana.

Depósito Legal: SE-87-1977

DOÑANA
ACTA VERTEBRATA
VOLUMEN 20, Nº 2

SEVILLA, 1993

La publicación de este número ha sido parcialmente subvencionada
con fondos de la DGICYT

ACTIVIDAD TROFICA DE LIMICOLAS INVERNANTES EN SALINAS Y CULTIVOS PISCICOLAS DE LA BAHIA DE CADIZ

A. PEREZ-HURTADO * y F. HORTAS **

* *Dpto. de Biología Animal, Vegetal y Ecología*

Fac. de Ciencias del Mar, Univ. de Cádiz,

Polígono Río San Pedro, Apto 40, 11510, Puerto Real, Cádiz

** *Laboratorio de Biología Marina,*

Dpto de Fisiología y Biología Animal, Fac. de Biología

Univ. de Sevilla, Apto 1095, 41080 Sevilla

RESUMEN

El presente trabajo muestra las diferencias de actividad trófica de nueve especies de limícolas invernantes en la Bahía de Cádiz (S. España). Los datos fueron tomados en dos hábitats con distinto grado de influencia humana (salina industrial y acuicultura extensiva). Los resultados obtenidos ponen de manifiesto la mayor importancia de las salinas como comederos alternativos a las zonas intermareales, con un 50% de sus aves en actividad trófica durante la bajamar. Este estudio también muestra la escasa importancia de los cultivos extensivos, donde sólo un 24% de las aves obtienen sus recursos en marea baja. Además las limícolas de pequeño tamaño no cubren sus necesidades tróficas exclusivamente en los hábitats intermareales, por lo que deben continuar su actividad trófica en humedales alternativos de la Bahía. Todas estas variaciones son discutidas en términos de disponibilidad de comederos adecuados, requerimientos energéticos y modificaciones morfológicas de las especies. Los resultados son comparados con los obtenidos por otros autores para hábitats similares en Portugal y otras latitudes.

Palabras clave: Acuicultura extensiva, Actividad trófica, Bahía de Cádiz, Limícolas y Salinas.

ABSTRACT

Feeding activity of wintering shorebirds in salines and extensive fishfarm of Cadiz Bay (Southern Spain).

The present study shows the differences in feeding activity between nine wintering wader species in Cadiz Bay (Southern Spain). The data have been collected in two habitats with different degree of human influence (industrial salines, and extensive fishfarms). The results show the higher importance of salines, than extensive fishfarm as alternative feeding grounds to the intertidal mudflats, with 50% of waders feeding in salines, at low tide. This paper also shows the minor importance of extensive fishfarms, because only 24% of the birds obtain their resources at low tide in such habitats. The smaller wader species do not meet their requirements feeding exclusively on intertidal mudflats, so they must continue their foraging activity in alternative wetlands of the Bay at high tide. All these variations have been discussed in relation to species morphology, their requirements and the availability of feeding grounds. Finally, the results are compared with those obtained, in other studies in similar habitats in Portugal and other latitudes.

Key words: Cadiz Bay, Feeding activity, Fishfarms, salines and Waders.

INTRODUCCION

Las limícolas son en su mayoría aves migradoras, lo que implica que sus necesidades energéticas y actividad trófica sean elevadas en períodos cercanos a las migraciones (Kersten y Piersma 1987, Velasquez y Hockey 1992). Normalmente este grupo de aves preda sobre invertebrados en las áreas intermareales de los sistemas litorales. Sin embargo, los cortos y variables períodos de emersión a los que queda expuesta la zona intermareal, hacen que estos hábitats se constituyan como comederos discontinuos tanto espacial como temporalmente, aumentando así la importancia relativa de comederos alternativos en pleamar. De hecho, el uso de zonas alternativas reduce la mortalidad de las limícolas, sobre todo en aquellas circunstancias donde los costes energéticos son elevados y la superficie intermareal por sí misma no satisface las necesidades tróficas diarias de las especies (Davidson y Evans 1986). Estos autores señalan también que la importancia de las zonas alternativas aumenta en aquellas áreas donde los hábitats intermareales han sido transformados, en estos casos la posibilidad de uso de comederos alternativos puede ser vital para la supervivencia de las poblaciones.

En el sur de la península ibérica los hábitats alternativos más comunes son los arrozales, zonas de marismas, salinas y cultivos piscícolas. Sin embargo, la información disponible sobre el uso de las salinas y cultivos marinos por las limícolas es todavía escasa y fragmentaria. (Rufino et al. 1984, Bijlsma et al. 1985, Batti 1988, Pérez-Hurtado 1992, Pérez-Hurtado y Hortas 1992, Rufino en prensa, Velasquez y Hockey 1992).

El objetivo del presente trabajo consiste en evaluar el papel de las salinas y cultivos piscícolas extensivos como comederos alternativos a hábitats intermareales durante la invernada.

AREA DE ESTUDIO Y METODOS

El complejo sistema de humedales de la Bahía de Cádiz comprende hábitats muy diversos, como fangos intermareales, playas, marismas, salinas en explotación y cultivos de peces tanto extensivos como semiintensivos (Pérez-Hurtado 1992). Esta diversidad de hábitats, unida a su estratégica posición geográfica en la vía migratoria del Atlántico Oriental, hace que la Bahía de Cádiz sea ampliamente utilizada por las limícolas tanto en la invernada como durante los pasos migratorios. Por todo ello la Bahía se convierte en zona idónea para nuestros objetivos.

Por otro lado, la Bahía está sometida a alteraciones humanas en las zonas intermareales y en comederos alternativos. Dentro de estas alteracio-

nes destacan la transformación de zonas de fango en zonas de cultivo del bivalvo *Venerupis semidecussata*, así como la reutilización de las salinas, bien para urbanización o bien para cultivar peces de estero en sus modalidades extensiva y semintensiva.

En general, los esteros destinados al cultivo extensivo se vacían entre octubre y diciembre para realizar el despesque durante varios días. Después las compuertas permanecen abiertas tres o cuatro meses, durante los cuales el estero queda bajo la influencia natural de las mareas. Sobre febrero-marzo se hace entrar agua en el estero y se vuelven a cerrar las compuertas hasta el próximo despesque. En esta situación la profundidad suele oscilar entre 0,5 y 1,5 metros (Arias y Drake 1991).

Para la toma de datos respecto a la utilización de cultivos marinos y salinas de la Bahía de Cádiz, elegimos una zona de salinas industriales (277 ha), que permanecía en explotación, y una zona de acuicultura extensiva (256 ha). En ambas áreas se han incluido las extensiones intermareales anexas a cada una de las zonas (22 ha y 256 ha, respectivamente), con el fin de no limitar el estudio exclusivamente a los hábitats elegidos.

Cultivos extensivos

Durante el invierno 1991/92 se realizaron cuatro censos en marea baja, así como un seguimiento más profundo de la actividad de las aves en pleamar, efectuando para ello doce censos entre noviembre de 1991 y enero de 1992.

De esta forma, además de obtener información sobre la actividad de las aves en la zona, también se siguieron a lo largo del invierno las variaciones de la actividad según el ciclo de manejo de los esteros, principalmente en los despesques.

Salinas La Tapa

Se ha seguido la misma metodología expuesta anteriormente. En este área se realizaron nueve censos en bajamar, y tres censos en pleamar, efectuados en el invierno 1991/92.

Evaluación de la actividad trófica

El parámetro que hemos utilizado para evaluar la importancia de los mencionados hábitats ha sido el porcentaje de actividad (alimentación o reposo) observado para las distintas especies, tanto en salinas como en culti-

vos extensivos, método ya empleado por otros autores (Rufino et al. 1984, Batti 1988). En el caso de las salinas La Tapa se refieren los porcentajes al total de aves existentes en las salinas y en fangos cercanos, ya que las poblaciones estaban bien delimitadas, considerando este total como la comunidad existente en ese área.

En la zona de cultivos marinos elegida, no fue posible precisar los límites de la zona intermareal utilizada por las aves, debido principalmente a la gran extensión de fangos que se descubre en marea baja (hasta 1 km lineal) y que puede coleccionar aves procedentes de otros cultivos próximos. Por lo que referimos los porcentajes al total de aves encontrado en los cultivos extensivos en pleamar.

En el análisis estadístico del trabajo se ha empleado la prueba no paramétrica de la "U" de Man-Whitney y el coeficiente de correlación de Spearman.

RESULTADOS

Actividad trófica en las salinas La Tapa

Durante la marea baja se observa una elevada proporción de las limícolas predando dentro de las salinas, casi un 50%, (Fig. 1a). En pleamar, hay una disminución del 10% de actividad trófica dentro de ese hábitat (Fig.1b).

Las aves que se alimentan en las salinas, tanto en bajamar como pleamar, pertenecen a un amplio espectro de especies: cigüeñuela (*Himantopus himantopus*), chorlito patinegro (*Charadrius alexandrinus*), chorlito grande (*Charadrius hiaticula*), chorlito gris (*Pluvialis squatarola*), correlimos menudo (*Calidris minuta*), correlimos común (*Calidris alpina*), aguja colinegra (*Limosa limosa*), aguja colipinta (*Limosa lapponica*) y archibebe común (*Tringa totanus*), con actividades tróficas diversas (Tabla 1).

La importancia de las salinas como comederos en bajamar varía de unas especies a otras. Así, la aguja colipinta y chorlito gris obtienen sus recursos principalmente en zonas intermareales, mientras que otras como la cigüeñuela, aguja colinegra y correlimos menudo, se alimentan en las salinas, destacando notablemente esta última especie con un 92 % de actividad trófica (Tabla 1). Por último, otras especies como el chorlito grande, chorlito patinegro, correlimos común, se alimentan tanto en los fangos intermareales como en salinas durante la bajamar y continúan predando en las salinas durante la pleamar (Tabla 2 y 3). Este comportamiento contrasta con el observado para especies de mayor tamaño como el chorlito gris o aguja colipinta cuya totalidad de efectivos descansa en pleamar.

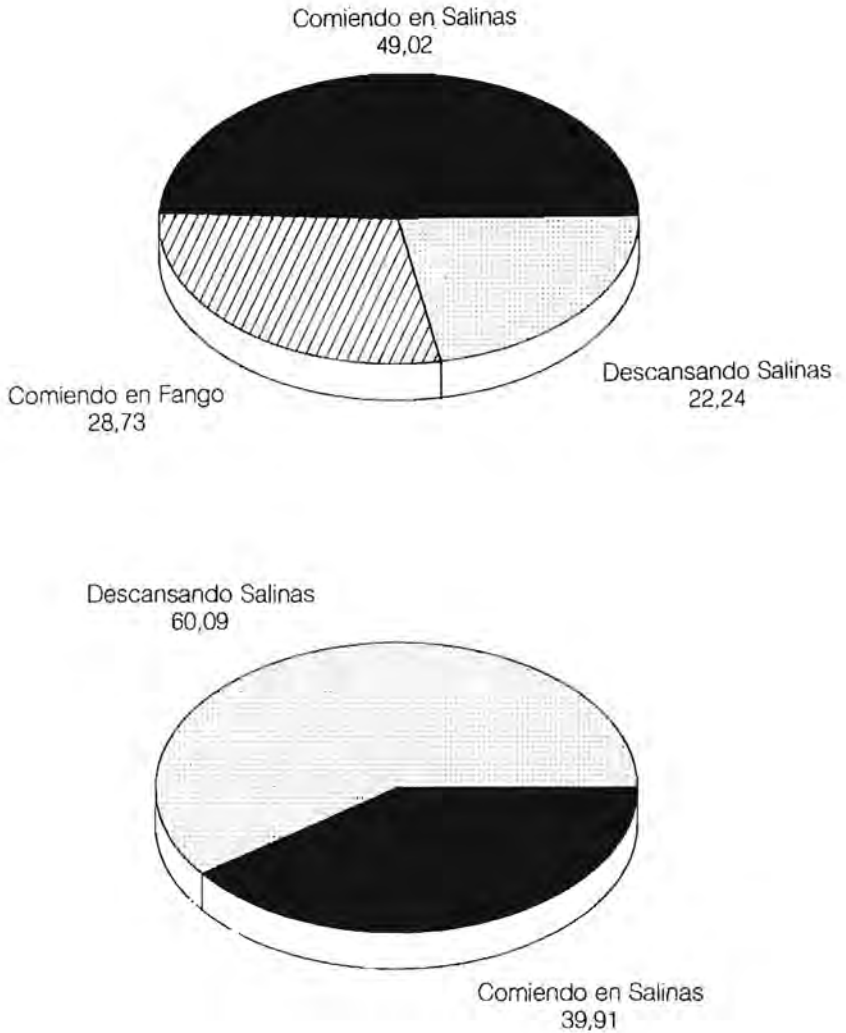


Figura 1 Porcentaje del número de limícolas observados en reposo o comiendo en salinas y en sus fangos adyacentes. (a) bajamar, (b) pleamar.
Activity patterns (% individuals) of waders in salinas and close mudflats. (a) low tide, (b) high tide.

TABLA 1

Actividad (expresada en porcentaje de individuos) de nueve especies limícolas en marea baja y pleamar obtenidos en salinas y cultivos extensivos de la Bahía de Cádiz. CS = comiendo en salinas; DS =descanso en salinas; CF = comiendo en fangos intermareales de las salinas; CCE = comiendo en cultivos extensivos; ES = error estándar.

Activity percentages of nine species of waders at low and high tide collected in salines and extensive fishfarms. CS = feeding in salines; DS = roosting in salines; CF = feeding in close fishfarms; CCE = feeding in extensive fishfarms; CFE = feeding in mudflats from extensive fishfarm.

	SALINAS LA TAPA										CULTIVOS EXTENSIVOS									
	MAREA BAJA					MAREA ALTA					MAREA BAJA					MAREA ALTA				
	(N=9)					(N=3)					(N=4)					(N=12)				
	CS	ES	DS	ES	CF	ES	CS	ES	DS	ES	CCE	ES	DCE	ES	CFE	ES	CCE	ES	DCE	ES
<i>Himantopus himantopus</i>	71,6	3,9	28,4	3,9	0,0	0,0	85,3	3,3	14,6	3,3	68,0	0,5	32,0	0,5	0,0	0,0	64,8	7,5	35,2	7,5
<i>Chardrius alexandrinus</i>	23,9	0,6	40,7	8,3	35,1	8,7	16,4	1,9	83,6	1,9	2,6	0,4	0,0	0,0	91,5	0,4	7,8	4,0	92,2	4,0
<i>Charadrius alexandrinus</i>	27,7	1,2	32,5	4,7	39,9	5,5	63,9	0,3	36,1	0,3	9,7	0,1	0,0	0,0	90,3	0,1	42,0	12,8	58,0	12,8
<i>Pluvialis squatarola</i>	3,3	0,1	58,1	6,7	38,6	6,7	0,0	0,0	100	0,0	0,5	0,3	0,0	0,0	99,5	0,3	1,7	1,2	98,3	1,2
<i>Calidris minuta</i>	92,0	2,6	6,4	2,4	1,6	1,6	67,3	2,1	32,8	2,1	17,3	1,8	0,0	0,0	82,7	1,8	87,2	10,1	12,8	10,1
<i>Calidris alpina</i>	74,6	10,5	0,0	0,0	25,4	10,5	25,2	0,4	74,8	0,4	0,3	0,2	0,0	0,0	99,8	0,2	17,8	6,1	82,2	6,1
<i>Limosa limosa</i>	99,9	0,1	0,0	0,0	0,1	0,1	19,0	9,7	81,0	9,7	100	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Limosa lapponica</i>	0,0	0,0	20,0	16,3	80,0	16,3	0,0	0,0	100	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100	0,0	0,0	0,0	100	0,0
<i>Tringa totanus</i>	48,3	1,1	14,1	4,8	37,6	5,4	33,8	1,6	66,2	1,6	21,0	6,4	0,0	0,0	79,0	6,4	65,6	9,3	34,4	9,3
TOTAL	49,0	12,5	22,2	6,5	28,7	8,6	39,9	0,1	60,1	0,1	24,4	11,9	3,6	3,6	72,1	13,9	35,8	11,9	64,1	11,9

TABLA 2

Número de individuos comiendo (C) o descansando (D) obtenidos a partir de 9 censos en marea baja en las Salinas la Tapa.

Numbers of feeding (C) or roosting (D) waders obtained from nine low tide counts in Salinas la Tapa.

	1				2				3			
	CF	CS	DS	T	CF	CS	DS	T	CF	CS	DS	T
<i>Himantopus himantopus</i>	0	4	1	5	0	1	1	2	0	3	1	4
<i>Charadrius hiaticula</i>	31	29	58	118	42	26	37	105	26	40	99	165
<i>Charadrius alexandrinus</i>	98	87	112	297	68	71	102	211	223	112	18	383
<i>Pluvialis squatarola</i>	13	2	52	67	16	1	11	28	15	1	15	31
<i>Caladris minuta</i>	0	46	1	47	0	17	1	18	0	37	1	38
<i>Caladris alpina</i>	1	479	0	480	37	491	0	528	56	552	0	608
<i>Limosa limosa</i>	0	516	0	516	0	405	0	405	0	45	0	45
<i>Limosa lapponica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tringa totanus</i>	26	92	63	181	58	127	85	270	41	85	42	168
TOTAL	169	1255	287	1711	221	1139	237	1597	361	875	206	1142

(CONTINUACION)

	4				5				6			
	CF	CS	DS	T	CF	CS	DS	T	CF	CS	DS	T
<i>Himantopus himantopus</i>	0	10	3	13	0	22	6	28	0	0	0	0
<i>Charadrius hiaticula</i>	70	26	11	107	19	35	89	143	83	37	33	153
<i>Charadrius alexandrinus</i>	214	90	64	368	64	91	154	309	112	78	74	264
<i>Pluvialis squatarola</i>	18	2	32	52	20	4	91	115	39	3	64	106
<i>Caladris minuta</i>	6	36	1	43	0	31	1	32	0	27	1	28
<i>Caladris alpina</i>	67	498	0	565	19	682	0	701	453	551	0	1004
<i>Limosa limosa</i>	0	615	0	615	0	147	0	147	0	24	0	15
<i>Limosa lapponica</i>	0	0	0	0	1	1	8	0	2	10	15	0
<i>Tringa totanus</i>	133	105	0	238	89	97	6	192	103	102	0	205
TOTAL	508	1382	112	2002	219	1109	349	1677	805	822	172	1799

TABLA 2 (CONTINUACION)

	7				8				9			
	CF	CS	DS	T	CF	CS	DS	T	CF	CS	DS	T
<i>Himantopus himantopus</i>	0	26	7	33	0	40	28	68	0	12	4	16
<i>Charadrius hiaticula</i>	144	35	1	180	26	32	72	130	5	31	90	126
<i>Charadrius alexandrinus</i>	244	72	68	384	105	139	230	474	101	91	118	310
<i>Pluvialis squatarola</i>	133	5	31	169	23	4	94	121	48	4	80	132
<i>Calidris minuta</i>	0	3	1	4	0	16	1	17	0	12	1	13
<i>Calidris alpina</i>	728	0	0	728	154	527	0	681	339	795	0	1134
<i>Limosa limosa</i>	2	268	0	270	0	159	0	159	0	81	0	81
<i>Limosa lapponica</i>	41	0	0	41	1	0	0	1	2	0	0	2
<i>Tringa totanus</i>	171	125	0	296	47	81	41	172	51	71	12	140
TOTAL	1463	534	108	2105	356	1001	466	1823	552	1097	305	1954

(CONCLUSION)

	\bar{X}		\bar{X}		\bar{X}	
	CF	ES	CS	ES	DS	ES
<i>Himantopus himantopus</i>	0	0	13,1	4,5	5,6	2,9
<i>Charadrius hiaticulata</i>	49,5	14,37	32,4	1,6	54,4	11,9
<i>Charadrius alexandrinus</i>	136,5	23,37	92,3	7,1	107,7	18,7
<i>Pluvialis squatarola</i>	36,1	12,7	2,8	0,4	52,2	10,6
<i>Calidris minuta</i>	0,6	0,6	25	1,6	1	0
<i>Calidris alpina</i>	206	83,4	508	72,3	0	0
<i>Limosa limosa</i>	0,2	0,2	25,4	71,5	0	0
<i>Limosa lapponica</i>	7,4	4,5	0	0	0,3	0,2
<i>Tringa totanus</i>	80,5	15,9	98,6	6,1	27,6	10,4
TOTAL	517	135,7	1023	84,2	249,1	38,7

TABLA 3

Número de individuos comiendo (C), descansando (D) y totales (T) obtenidos a partir de 3 censos realizados en pleamar las Salinas la Tapa.

Numbers of feeding (C) or roosting (D) individuals and totals (T) during three high tide counts on Salinas la Tapa.

	1			2			3			\bar{X}			
	D	C	T	D	C	T	D	C	T	D	ES	C	ES
<i>Himantopus himantopus</i>	9	43	52	13	57	10	6	68	74	9,3	2,0	56	7,2
<i>Charadrius hiaticula</i>	111	31	214	182	43	225	163	21	181	114	5,6	34,6	5,6
<i>Charadrius alexandrinus</i>	290	500	190	271	491	168	268	487	755	278,3	6,3	492	3,8
<i>Pluvialis squatarola</i>	80	0	80	74	0	14	81	0	81	80,3	3,7	0	0
<i>Calidris minuta</i>	21	52	73	36	65	101	22	43	65	29,6	4,0	53,3	6,3
<i>Calidris alpina</i>	556	186	742	564	198	162	541	119	126	555	4,9	187	5,5
<i>Limosa limosa</i>	73	34	107	105	0	105	83	28	111	87	9,4	20,6	10,4
<i>Limosa lapponica</i>	21	0	21	26	0	26	32	0	32	26,3	3,1	0	0
<i>Tringa totanus</i>	151	72	223	142	83	225	163	17	240	152	6,1	17,3	3,1
TOTAL	1378	924	2302	1419	937	2356	1371	906	2277	1389	14,9	922	8,9

Actividad trófica en los cultivos extensivos

Durante el período de marea baja (Tabla 4), las zonas de cultivos extensivos son utilizadas como comederos por un 22.4% (Fig. 2a), menos de la mitad que el observado para las salinas. Prácticamente el resto se desplaza para comer a las zonas de fangos intermareales próximos, ya que sólo el 3.5% permanece en el área descansando (Tabla 1). En cambio, con la marea alta se aprecia un incremento de la actividad trófica dentro de los cultivos alcanzándose el 35.8% (Fig. 2b). Basándonos en los resultados de los doce censos realizados en el invierno 1991/92 (Tabla 5), podemos señalar además

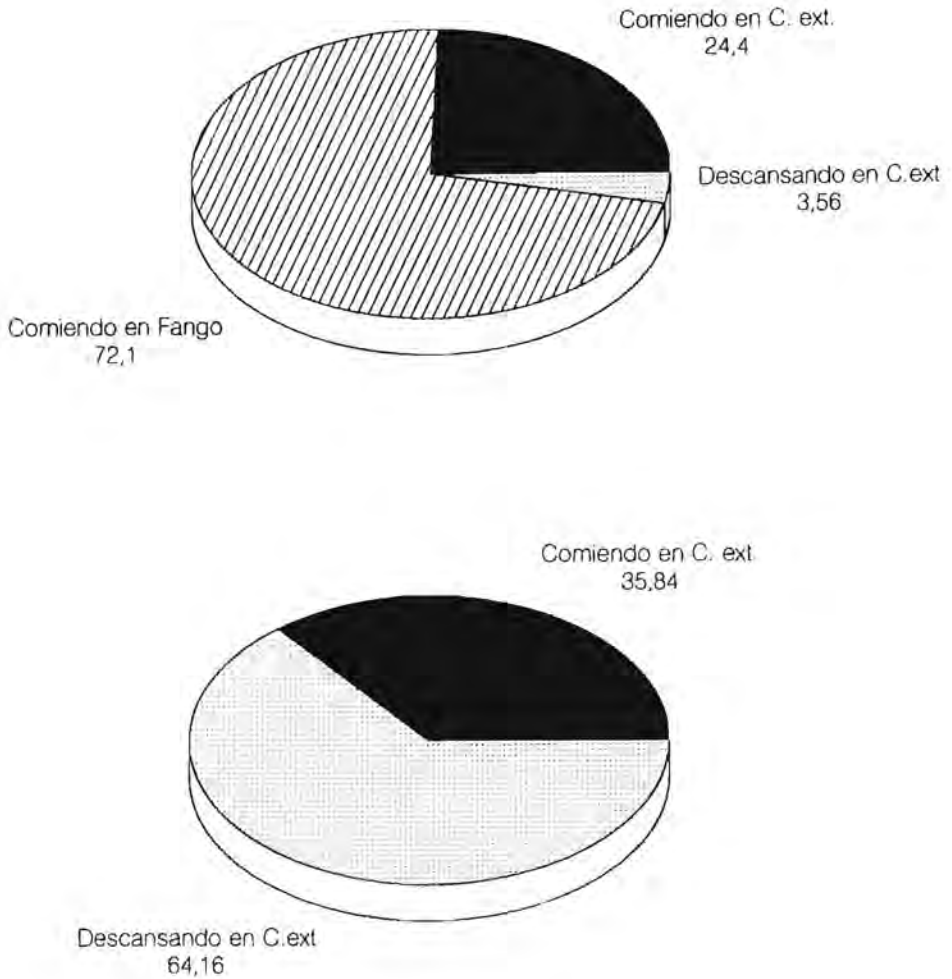


Figura 2 Porcentaje del número de limícolas observados en reposo o comiendo en cultivos extensivos y fangos adyacentes. (a) bajamar, (b) pleamar.
Activity patterns (% individuals) in extensive fishfarms and closely mudflats. (a) low tide (b) high tide.

TABLA 4

Número de individuos comiendo en cultivos extensivos (CEE), descansando en cultivos extensivos y comiendo en fangos intermareales (CF) obtenidos a partir de 4 censos realizados en marea baja en cultivos extensivos y fangos intermareales adyacentes.
Numbers of individuals feeding on extensive fishfarms (CEE), roosting in extensive fishfarms (DCE) and feeding in mudflats from extensive fishfarms (CF) obtained from four low tide counts in extensive fishfarm and closely mudflats

	1			2			3			4			\bar{X}		\bar{X}		\bar{X}	
	CCE	DCE	CF	CCE	OCE	CF	CCE	DCE	CF	CCE	DCE	CF	CCE	ES	DCE	ES	CF	ES
<i>Himantopus himantopus</i>	20	9	0	13	6	0	17	8	0	18	9	0	17	1,5	8	0,7	0	0
<i>Charadrius hiaticula</i>	6	0	244	4	0	210	5	0	215	7	0	189	5,5	0,6	0	0	214,5	11,3
<i>Charadrius alexandrinus</i>	18	0	162	20	0	189	22	0	199	19	0	183	19,8	0,9	0	0	183,2	7,8
<i>Pluvialis squatarola</i>	1	0	97	0	0	83	1	0	101	0	0	80	0,5	0,3	0	0	90,3	5,2
<i>Calidris minuta</i>	2	0	8	3	0	12	1	0	7	3	0	15	2,3	0,5	0	0	10,5	1,8
<i>Calidris alpina</i>	0	0	303	2	0	281	1	0	321	0	0	212	0,8	0,5	0	0	280,8	23,9
<i>Limosa limosa</i>	0	0	9	0	0	12	0	0	14	0	0	7	0	0	0	0	10,5	1,5
<i>Limosa lapponica</i>	121	0	0	150	0	0	130	0	0	138	0	0	135,5	5,6	0	0	0	0
<i>Tringa totanus</i>	16	0	38	15	0	55	19	0	14	20	0	55	17,5	1,2	0	0	48	4,2
TOTAL	187	9	861	201	6	848	196	8	901	205	9	141	198,8	4,6	8	0,7	845,8	33,9

TABLA 5

Número de individuos comiendo (C) y descansando (D) obtenidos a partir de 12 censos realizados en pleamar en cultivos piscícolas extensivos de la Bahía de Cádiz. Los días que se realizaron despesques se indican con un asterisco.
*Numbers of feeding (C) or roosting (D) individuals obtained during twelve high tide counts in extensive fisharms.
 The days when fishes were captured are indicated by asterisk.*

	1		2		3		4		5		6		7		8		9	
	C	D	C	D	C	D	C	D	C	D	C	D	C	D	C	D	C	D
<i>Hiamantopus hiamantopus</i>	18	12	7	13	6	19	1	0	-	-	43	9	5	6	22	4	13	7
<i>Charadrius hiaticula</i>	0	261	0	164	9	129	19	46	0	30	1	156	26	36	4	28	0	25
<i>Charadrius alexandrinus</i>	95	82	3	209	33	193	59	0	2	0	13	56	30	0	0	25	0	38
<i>Pluvialis squatarola</i>	0	10	0	56	0	13	0	67	13	88	0	103	0	181	4	51	0	26
<i>Calidris minuta</i>	0	0	3		0	30	2	0	62	20	46	0	7	0	0	0	0	0
<i>Calidris alpina</i>	3	299	0	112	94	423	40	35	46	41	590	997	53	208	0	135	0	130
<i>Limosa limosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Limosa lapponica</i>	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tringa totanus</i>	11	47	4	95	24	39	50	0	2	0	19	3	6	6	8	6	37	9
TOTAL	127	711	17	664	169	846	171	148	125	179	712	1324	127	437	38	249	110	235

TABLA (CONTINUACION)

Número de individuos comiendo (C) y descansando (D) obtenidos a partir de 12 censos realizados en pleamar en cultivos psicícolas extensivos de la Bahía de Cádiz. Los días que se realizaron despesques se indican con un asterisco.

Numbers of feeding (C) or roosting (D) obtained during twelve high tide counts on extensive fisharms.

The days when fishes were captured are indicated by asterisk.

	10		11		12		\bar{X}		\bar{X}	
	C	D	C	D	C	D	C	ES	D	ES
<i>Hiamantopus hiamantopus</i>	32	37	69	15	35	22	28,3	7,6	13,1	3,1
<i>Charadrius hiaticula</i>	0	23	2	65	0	221	5,1	2,5	98,7	24,4
<i>Charadrius alexandrinus</i>	1	1	0	?	0	1	19,7	8,7	55	23,2
<i>Pluvialis squatarola</i>	0	3	0	226	0	423	1,4	1,1	103,9	35,1
<i>Calidris minuta</i>	9	0	4	0	7	0	11,9	5,8	4,2	2,9
<i>Calidris alpina</i>	135	307	0	37	0	180	80,1	48,0	242	76,9
<i>Limosa limosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Limosa lapponica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1,3	1,3
<i>Tringa totanus</i>	12	2	26	1	7	3	17,2	4,2	17,6	8,4
TOTAL	189	373	101	344	49	850	161,2	52,4	530	102,4

que coincidiendo con el despesque de algún estero se produce un incremento del porcentaje de actividad trófica de las aves en pleamar, lo que se observa con bastante claridad en el chorlitejo patinegro y correlimos común (Figs. 3a y 3b respectivamente).

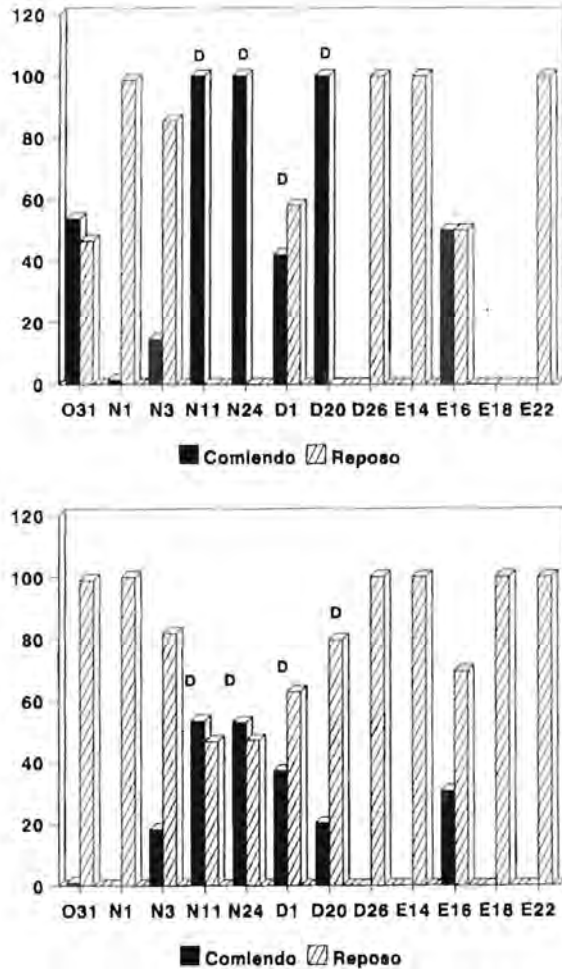


Figura 3 Actividad, expresada en tanto por ciento del número de individuos, de *Charadrius alexandrinus* (a) y *Calidris alpina* (b), obtenidos durante el invierno 1991/92 en cultivos extensivos de la Bahía de Cádiz. Aquellos censos que coinciden con la realización de un despesque se señalan con d. O = Octubre; N = Noviembre; D = Diciembre; E = Enero.

Activity patterns (% individuals) of Charadrius alexandrinus and Calidris alpina in extensive fishfarms during October (O), November (N), December (D) and January (E) 1991/92. Days with fish capture are denoted with d.

Este fenómeno está asociado a un aumento de aves que comen en dicha zona despescada. Sin embargo, hemos observado que este nivel de actividad sólo se mantiene durante los cinco o seis primeros días siguientes al despesque (Fig.4).

Durante la marea alta, sólo hemos encontrado cuatro especies con porcentajes superiores al 40% de sus poblaciones comiendo en cultivos extensivos: chorlitejo patinegro, archibebe común, cigüeñuela y correlimos menudo, destacando esta última especie con un 87.1% (Tabla 1).

En términos de densidades es interesante destacar el escaso papel que juegan los cultivos extensivos como comederos alternativos a los fangos intermareales ($U=2.16$, $p<0.03$) (Tabla 6). Por otro lado, la densidad de aves comiendo en salinas, en marea baja, es unas tres veces superior a la observada en los cultivos ($U=2.7$, $p<0.01$). La importancia de las salinas como comederos frente a los cultivos se observa también en pleamar ($U=2.09$, $p<0.03$)

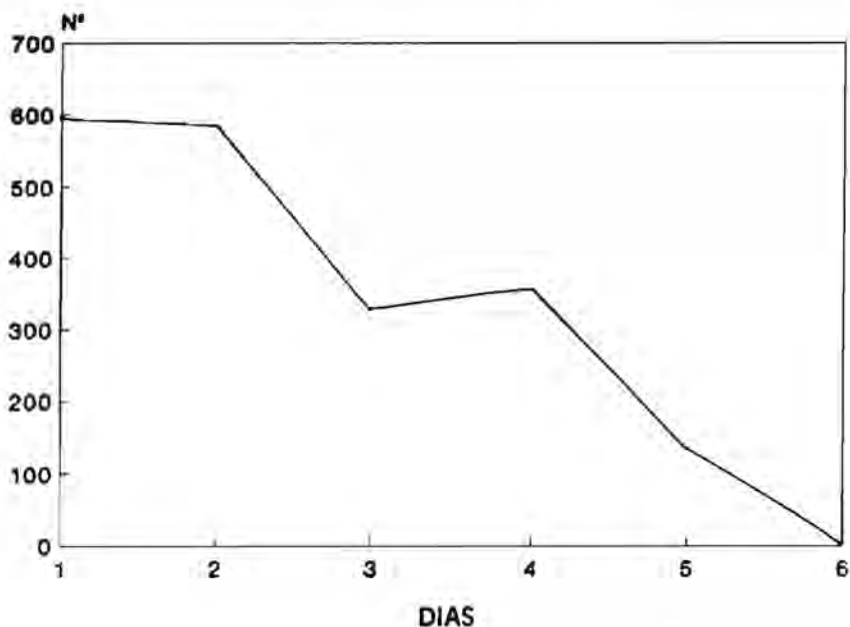


Figura 4 Abundancia de limícolas alimentándose en un estero durante los seis primeros días a partir del despesque.

Variations in abundance of waders following the six days after fish capture in a pond of extensive fishfarm.

TABLA 6

Densidades de aves limícolas (expresadas en número de individuos por hectárea) en salinas y cultivos extensivos en marea baja y pleamar. Ver Tabla 1 para las abreviaturas. *N*=número de censos.

Wader density (numbers/ha) recorded in salines and extensive fishfarms at low and high tides. See Table 1 for abbreviations. N=number of counts.

	SALINAS									CULTIVOS EXTENSIVOS								
	N	CS	ES	DS	ES	CF	ES	T	ES	N	CCE	ES	DCE	ES	CF	ES	T	ES
MAREA ALTA	3	3,3	0,03	5	0,05	-	-	8,3	0,08	12	0,8	0,2	2,6	0,5	-	-	3,4	0,7
MAREA BAJA	9	3,7	0,3	0,9	0,14	23,5	6,17	5,97	0,23	4	0,98	0,02	0,04	0,003	3,27	0,13	2,27	0,07

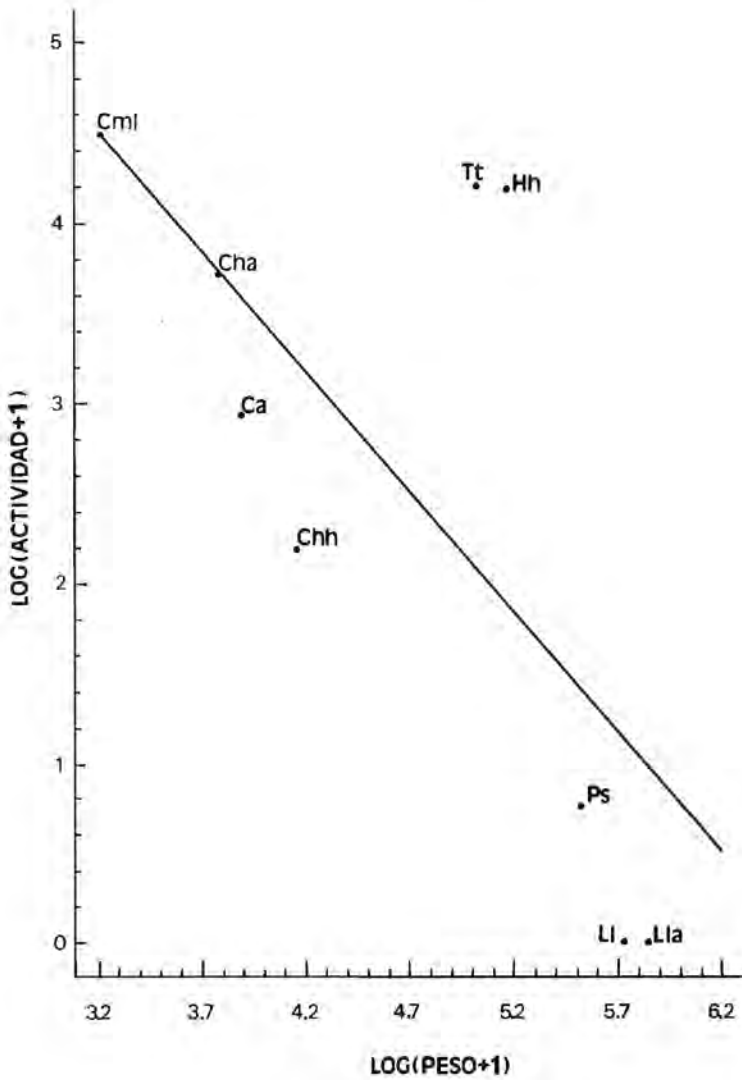


Figura 5 Relación entre la actividad trófica (expresada como porcentaje de individuos) de nueve especies de limícolas en cultivos extensivos y el peso medio estimado para cada una de ellas (según Cramp y Simmons 1983). Hh= *Himantopus himantopus*, Cha = *Charadrius alexandrinus* Chh= *Charadrius hiaticula*, Cm=*Calidris minuta*, Ca=*Calidris alpina* Tt =*Tringa totanus*, Ps = *Pluvialis squatarola* y Lla = *Limosa lapponica*.

Activity patterns (% individuals) of nine wader species in extensive fishfarms in relation to their respective body masses (obtained from Cramp and Simmons 1983).

DISCUSION

Según nuestras observaciones, las distintas especies de limícolas siguen diferentes patrones de actividad trófica en las salinas y cultivos extensivos. En general, las aves se desplazan a los fangos en bajamar para retornar en pleamar; sin embargo, algunos individuos permanecen en los cultivos extensivos o en las salinas obteniendo sus recursos. Este hecho ya ha sido también observado por Rufino et al. (1984), quienes señalan además que estas especies muestran una alta fidelidad por las salinas.

Nuestras observaciones nos llevan a destacar la importancia de las salinas estudiadas como comederos, tanto durante la bajamar como durante la pleamar. De hecho, un 49% de su población realiza la actividad trófica en las salinas durante la marea baja y un 39% durante la marea alta, cifras superiores a las encontradas por Batti (1988) para las salinas de la ría Formosa en Portugal.

En cuanto a las aves que descansan en las salinas, el porcentaje observado por nosotros en bajamar (22%) es comparable a los resultados de Rufino et al. (1984), quienes encuentran porcentajes que varían entre el 24 y el 36%.

En lo que respecta a la utilización de los cultivos extensivos, cabe destacar el menor porcentaje de limícolas que depreda en estos cultivos, tanto en marea baja como alta. La práctica totalidad de aves restantes se encuentra comiendo en la zona intermareal cercana y en pleamar no aumenta la actividad trófica ostensiblemente.

Vemos, pues, que la mayoría de las especies no limita su actividad trófica en marea baja, sino que continúa alimentándose también en pleamar, comportamiento observado por otros autores (Velasquez y Hockey 1992).

Este hecho parece indicar que los fangos cercanos a las áreas estudiadas son en mayor o menor grado insuficientes para facilitar los recursos diarios necesarios a las aves.

Nuestros resultados muestran también que las aves de pequeño tamaño, sobre todo el chorlito patinegro y correlimos menudo, no cubren sus necesidades tróficas predando únicamente en los fangos intermareales, ya que una gran proporción de sus efectivos continúa comiendo en marea alta.

Relacionando el peso del ave con su porcentaje de actividad trófica encontramos correlación negativa significativa, tanto en zonas de cultivos marinos ($r^s = -0,69$; $p < 0,02$) como en las salinas ($r^s = -0,61$; $p < 0,03$) (Fig. 5). Las especies de mayor peso (aguja colipinta y chorlito gris) presentan porcentajes muy pequeños de actividad trófica en los cultivos extensivos, durante la pleamar.

Velasquez y Hockey (1992) muestran resultados similares a los nuestros en el caso del chorlito gris, cuyos efectivos descansan en pleamar en

zonas de marisma y salinas de Suráfrica. Estos autores explican este comportamiento con tres hipótesis: señalando que las especies han satisfecho sus necesidades diarias, que las salinas no ofrecen el alimento adecuado o que la estructura de los hábitats imposibilita la alimentación. Creemos conveniente señalar que no hemos observado a esta especie alimentarse en los esteros despescados, por lo que en principio descartamos la tercera de las hipótesis para la Bahía de Cádiz.

Como exponíamos anteriormente, en otras especies observamos una fuerte tendencia a aumentar su porcentaje de actividad trófica a medida que disminuye su tamaño (chorlito patinegro, chorlito grande y correlimos menudo). Este fenómeno ya ha sido adelantado por otros autores, como Dann (1987) quien sugiere que las pequeñas limícolas suelen comer durante todo el tiempo que los fangos permanecen descubiertos y si pueden, continúan predando en áreas no mareales. Este autor sugiere que las aves más grandes son más eficientes a la hora de acumular grasas, estando limitado el número de pequeñas limícolas por la escasez de áreas alternativas a los fangos intermareales, no sufriendo esta limitación las especies mayores. Ello corrobora la alta dependencia por las salinas y otras áreas alternativas encontrada en las pequeñas limícolas de la Bahía de Cádiz (Pérez-Hurtado 1992).

Hay que tener en cuenta también que, en zonas donde las temperaturas son elevadas o soplan vientos muy fuertes se puede reducir la disponibilidad de presas en sedimentos blandos, ya que se mueven a mayor profundidad para evitar la desecación (Evans 1976, Puttick 1984). De esta forma, las pequeñas limícolas se verían más afectadas que las mayores, debido a que éstas se alimentan de presas a mayor profundidad (Recher 1966, Baker y Baker 1973, Burton 1974, Dann 1987). Si a este efecto le sumamos que la disponibilidad de presas debe variar a lo largo del ciclo mareal, el período de óptimo alimenticio es más corto en aquellas especies de menor tamaño, que sólo acceden a los invertebrados superficiales o que deben desplazarse continuamente siguiendo la orilla en bandos, donde la densidad incrementa y por tanto aumenta la interferencia inter e intraespecífica y disminuye la tasa de ingestión (Goss-Custard 1977). Ello explicaría los altos porcentajes de actividad trófica encontrados para las pequeñas especies en comederos alternativos de la Bahía, donde los fuertes vientos son frecuentes y la migración vertical de las presas debe aumentar, como demuestran Kalejta y Hokey (1991) para zonas de Suráfrica.

Es interesante señalar también la influencia de la estructura de los hábitats. Según Holmes y Pitelka (1968), en circunstancias de escasez de alimento, las especies tienden a segregarse en diferentes hábitats para obtener sus recursos. Sin embargo, la limitación morfológica (patas y picos cortos) de las especies de menor tamaño, condiciona la utilización de un rango de estanques

menos profundos. Suponemos que este hecho impide que la distribución espacial de estas especies sea amplia en los humedales alternativos. Este es el caso de los cultivos extensivos, donde, salvo los esteros recién despescados, la mayor parte de los estanques son inaccesibles a las limícolas pequeñas.

Por consiguiente, es de gran importancia que en la explotación de los cultivos extensivos se haga un manejo racional de los niveles de agua de los esteros, procurando que los despesques estén convenientemente espaciados. Ello permitiría obtener a las pequeñas especies recursos alternativos durante la invernada, lo que contribuiría notablemente a aumentar su supervivencia.

Davidson y Evans (1986) señalan que, en los casos en que ha habido transformaciones humanas en zonas intermareales, los humedales periféricos son muy importantes, ya que dan la oportunidad de obtener los recursos a lo largo del ciclo diario.

Las conclusiones de estos autores son perfectamente aplicables a la Bahía de Cádiz, donde la pérdida de áreas intermareales a causa de la construcción de paseos marítimos o la instalación de cultivos de bivalvos y la transformación de las antiguas salinas, incrementa la importancia que pueden tener las escasas salinas restantes y los cultivos extensivos como comederos alternativos para las limícolas.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer la ayuda prestada a M.I. Gil en la toma de datos de campo y observaciones al trabajo. A J.D. Goss-Custard y F.J. García por sus útiles sugerencias. A Alonso Cirre, director de las Salinas la Tapa y a la empresa C.U.P.I.M.A.R por todas las facilidades prestadas, agradecemos también a C. Bloechl por sus amables correcciones del inglés. Finalmente, destacar nuestro agradecimiento a los revisores anónimos y editor de la revista, por sus valiosas críticas al manuscrito.

BIBLIOGRAFIA

- ARIAS, A. M. y P. DRAKE (1991). *Acuicultura en esteros*. Master en Acuicultura. Universidad de Barcelona. 45 pp.
- BAKER, M. C. y A. E. M. BAKER (1973). Niche relationships among six species of shorebirds on their wintering and breeding ranges. *Ecol. Monog.* 43: 193-212.
- BATTI, L. (1988). Seasonal and diurnal variations in the feeding intensity of waders in the Ria Formosa, Portugal. *Wader Study Group Bull.* 54: 9-10.
- BILLSMA, R. G., P. L. MEININGER, M. REKERS, F. E. DE RODER, R. SCHULTING y R. VOGEL (1985). Waders counts on the Tejo estuary near Lisbon and on the salinas of South Portugal. *Wader Study Group Bull.* 43: 23-24.
- BURTON, P. J. K. (1974). *Feeding and the feeding apparatus in waders*. British Museum. London.
- CRAMP, S. y K. E. L. SIMMONS (1983). *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: The birds of the Western Palearctic*. Vol. 3. Oxford University Press, Oxford.

- DANN, P. (1987). The feeding behaviour and ecology of shorebirds. En Lone y Davies (Eds.) *Shorebirds of Australia*. Nelson, Melbourne.
- DAVIDSON, N. C. y P. R. EVANS (1986). The role and potential of man-made and man-modified wetlands in the enhancement of the survival of overwintering shorebirds. *Colonial Waterbirds* 9: 176-188.
- EVANS, P. R. (1976). Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: some implications for their distributions and movements in the non-breeding season. *Ardea* 64: 117-139.
- GOSS-CUSTARD, J.D. (1977). The ecology of the Wash III. Density related behaviour and the possible effects of loss of feeding grounds on wading birds (Charadrii). *J. Appl. Ecol.* 14: 721-739.
- HOLMES, R. T. y F. A. PITELKA (1968). Food overlap among coexisting sandpipers on northern Alaskan tundra. *Syst. Zool.* 17: 305-318.
- KALEJTA B. y P.A.R. HOCKEY (1991). Distribution, abundance and productivity of Benthic invertebrates at the Berg River estuary, South Africa. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 33: 175-191
- KERSTEN, M. y T. PIERSMA (1987). High levels of energy expenditure in shorebirds: metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea* 75: 175-187
- PEREZ-HURTADO, A. (1992). *Ecología alimentaria de las aves Limícolas invernantes en la Bahía de Cádiz (Orden Charadriiformes)*. Distribución y uso del habitat. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla.
- PEREZ-HURTADO, A. y F. HORTAS (1992). Information about the habitat use of salinas and fishponds by wintering waders in Cádiz Bay, Southwest Spain. *Wader Study Group Bull.* 66: 48-53.
- PUTTICK, G. M. (1984). Foraging and activity patterns in wintering shorebirds. Pp. 203-231 en J. Burger y B. L. Olla (eds.). *Shorebirds: migration and foraging behaviour*. Plenum Press, New York.
- RECHER, H. F. 1966. Some aspects of the ecology of migrant shorebirds. *Ecology* 47: 393-407.
- RUFINO, R. (en prensa). The effects on wader populations of the transformation of salinas into fish farms. *IWRB Symp. Grado. Italia*.
- RUFINO, R., A. ARAUJO, J. P. PINA y P. S. MIRANDA (1984). The use of salinas by waders in the Algarve, South Portugal. *Wader Study Group Bull.* 42: 41-42.
- VELASQUEZ, C.R. y P.A.R. HOCKEY (1992). The importance of supratidal foraging habitats for waders at a south temperate estuary. *Ardea* 80: 243-253.

(Recibido 24 abr. 1993; revisado 14 sep. y 10 nov. 1993; aceptado 11 nov. 1993)

USO DE MICROHABITAT DEL RATON DE CAMPO (*APODEMUS SYLVATICUS* L.) EN ROBLEDALES Y AREAS ECOTONALES DEL PIRINEO

DANIEL GARCIA GARCIA

*Departamento de Biología Animal y Ecología
Facultad de Ciencias, Universidad de Granada
18001 Granada, España.*

RESUMEN

Se estudiaron las características demográficas y el uso de microhábitat para el ratón de campo *Apodemus sylvaticus* L., comparando un robleal y un ecotono de un área de montaña media del Pirineo aragonés. Se realizó un muestreo primaveral con trampas de captura en vivo con un esfuerzo de trapeo de 1464 trampas-noche. Se consideró el riesgo de predación en cada tipo de hábitat mediante estimas de abundancia de predadores carnívoros por conteo de excrementos en transectos lineales.

En el ecotono aparecieron tendencias de selección de microhábitat distintas a las del robleal. En el ecotono, un mayor riesgo de predación, asociado a una menor cobertura arbórea y una mayor heterogeneidad espacial explicarían las diferencias con el robleal en la relación entre la presencia del ratón de campo y los gradientes fisiónómicos, además de la posible segregación de microhábitat por competencia intraespecífica. Las diferencias en la variación temporal de parámetros demográficos como abundancia, razón de sexos y proporción de individuos sexualmente activos reforzarían la distinción entre hábitats en el uso del microhábitat.

Palabras clave : *Apodemus sylvaticus*, ecotono, Pirineo, riesgo de predación, robleal, uso de microhábitat.

ABSTRACT

Microhabitat use by wood mice Apodemus sylvaticus L. in Pyrenean oak woodlands and forest edge areas

Population parameters and microhabitat use of the woodmouse (*Apodemus sylvaticus* L.) were studied, comparing an oakwood to an ecotone in a middle-mountain area of the Aragonese Pyrenees. Live-trap sampling was carried out during spring 1991 (1464 traps-night). Predation risk was estimated for the two habitats by an abundance index of carnivorous predators, measured by scat counts on lineal transects.

The ecotone showed greater predation risk and spatial heterogeneity, and a smaller tree-cover than the oakwood. The temporal variation of demographic parameters was more pronounced in the oakwood. These characteristics may account for differences in the microhabitat-selection patterns between habitats, moreover the possible microhabitat segregation by intraspecific competition on the ecotone.

Key words: *Apodemus sylvaticus*, ecotone, microhabitat use, predation risk, Pyrenees, oakwood.

INTRODUCCION

Los estudios sobre la selección de microhábitat en roedores muestran que el uso del espacio de estos micromamíferos viene determinado por diversos factores como la estructura morfológica del sustrato (Nel y Rautenbach 1975), los patrones de distribución de recursos (Brown 1973, M'Closkey 1976, Price y Reichman 1987, Doyle 1990), el riesgo de predación (Simonetti 1989, Longland y Price 1991, Kotler et al. 1991, Kotler et al. 1993), la competencia interespecífica (M'Closkey 1976, Dueser y Shugart 1979, Hallett 1982) y la competencia intraespecífica (Dickman et al. 1991).

El ratón de campo *Apodemus sylvaticus* L. es un micromamífero que aparece en un amplio rango de hábitats, viviendo en diversos tipos de bosque y medios antrópicos agrícolas, tanto en áreas de montaña (Fons et al. 1980, Orsini 1981, Gosálbez y Claramunt 1982), como en zonas bajas (Gurnell 1985, Montgomery y Gurnell 1985). También en esta especie, el uso de microhábitat puede estar influido por la competencia interespecífica (Montgomery y Bell 1981, Boitani et al. 1985), si bien, a la hora de determinar los patrones estacionales de selección espacial, son importantes los efectos de la presión de predación (Díaz 1992, Díaz et al. 1992, Tew y Macdonald 1993) y la presencia de refugios para la termorregulación (Alcántara y Tellería 1991, Tellería et al. 1991, Tellería et al. 1992). En hábitats heterogéneos, el riesgo de predación es además un factor que determina la estructura parcheada del hábitat en cuanto a su carácter óptimo para los pequeños vertebrados (Wiens 1985). Sin embargo, es escasa la información de cómo los gradientes fisionómicos y el parcheo estructural de hábitats diferentes influyen en la respuesta espacial del ratón de campo frente a la presión de predación (pero ver Díaz 1992).

En esta especie, las características demográficas de las poblaciones pueden influir también en el uso del hábitat. Así, los fenómenos de dispersión son dependientes de la densidad y la edad de los individuos (Flowerdew 1985, Halle 1993), y el sexo y la actividad sexual influyen en el establecimiento del dominio vital, por medio de comportamientos territoriales (Wolton y Flowerdew 1985). Pero el efecto de los parámetros demográficos sobre el uso de microhábitat, de forma comparada entre hábitats, ha sido poco estudiado, así como el posible efecto del tamaño del individuo en la ocupación del espacio, en función de fenómenos de competencia intraespecífica (Dickman et al. 1991).

En este estudio observacional, llevado a cabo en un área de montaña media, se plantean los siguientes objetivos: 1) comparar el uso del espacio, a nivel de microhábitat, que el ratón de campo muestra en primavera en dos hábitats de distinta fisionomía y parcheo estructural, y 2) establecer las dife-

rencias entre hábitats en cuanto a parámetros demográficos y poblacionales de esta especie y al riesgo de predación, y sus posibles influencias sobre el uso de microhábitat.

MATERIAL Y METODO

Area de estudio

Este estudio se realizó en la localidad de Escuaín, en el Pirineo aragonés (UTM 31TBH6420). El área corresponde a pisos submontano y montano eurosiberianos, de sustrato calizo. Las isothermas anuales reducidas oscilan entre 14° y 15° C y la media anual de precipitaciones entre 800 y 2000 mm (Balcells 1985). Para el trampeo se escogieron dos áreas de muestreo designadas como "robleal" (1100 m s.n.m.) y "ecotono" (1250 m s.n.m.). La primera corresponde a un quejigar maduro (*Quercus faginea* Lam. x *Quercus pubescens* Willd.) con sotobosque dominado por boj *Buxus sempervirens* L., ocasionalmente con zarzamora *Rubus fruticosus* L., endrino *Prunus spinosa* L., aliaga *Genista scorpius* L. y lantana *Viburnum lantana* L.. El estrato herbáceo se compone de leguminosas y gramíneas anuales. El ecotono aparece como transición entre un pinar higrófilo montano (pino silvestre *Pinus sylvestris* L., *Buxus sempervirens* L., helecho común *Pteridium aquilinum* L. y briófitos) y prados. Muestra rodales de matorrales con predominio del boj, y especies similares al robleal, junto con serval *Sorbus aria* L., enebro *Juniperus communis* L. y guillomo *Amelanchier ovalis* Med., intercalándose con prados, con muros y acúmulos de piedras. La presencia de predadores se estudió en robleales (1335 m s.n.m.) y ecotonos (1375 m s.n.m.) cercanos, de vegetación similar a las áreas de trampeo.

Trampeo

Se realizó una sesión de trampeo al mes, durante Abril, Mayo y Junio de 1991. Cada sesión consistió en la colocación de 61 trampas Sherman durante cuatro noches consecutivas, en cada hábitat de muestreo (esfuerzo de trampeo 244 trampas-noche por sesión). Las trampas se colocaron en tres hileras paralelas (20, 20 y 21 trampas respectivamente) a una distancia de 50 a 100 m entre sí y con 5 m de separación entre cada trampa de la misma hilera. La situación de las trampas fue la misma todos los meses y se marcó con estacas numeradas, considerándola como una estación de muestreo. Las trampas se revisaban al amanecer. Los individuos capturados eran pesados, sexados en base a la distancia anogenital y su actividad sexual determinada positivamente por el desarrollo de los testículos en los machos y la apertura

rencias entre hábitats en cuanto a parámetros demográficos y poblacionales de esta especie y al riesgo de predación, y sus posibles influencias sobre el uso de microhábitat.

MATERIAL Y METODO

Area de estudio

Este estudio se realizó en la localidad de Escuaín, en el Pirineo aragonés (UTM 31TBH6420). El área corresponde a pisos submontano y montano eurosiberianos, de sustrato calizo. Las isoterms anuales reducidas oscilan entre 14° y 15° C y la media anual de precipitaciones entre 800 y 2000 mm (Balcells 1985). Para el trampeo se escogieron dos áreas de muestreo designadas como "robleal" (1100 m s.n.m.) y "ecotono" (1250 m s.n.m.). La primera corresponde a un quejigar maduro (*Quercus faginea* Lam. x *Quercus pubescens* Willd.) con sotobosque dominado por boj *Buxus sempervirens* L., ocasionalmente con zarzamora *Rubus fruticosus* L., endrino *Prunus spinosa* L., aliaga *Genista scorpius* L. y lantana *Viburnum lantana* L.. El estrato herbáceo se compone de leguminosas y gramíneas anuales. El ecotono aparece como transición entre un pinar higrófilo montano (pino silvestre *Pinus sylvestris* L., *Buxus sempervirens* L., helecho común *Pteridium aquilinum* L. y briófitos) y prados. Muestra rodales de matorrales con predominio del boj, y especies similares al robleal, junto con serval *Sorbus aria* L., enebro *Juniperus communis* L. y guillomo *Amelanchier ovalis* Med., intercalándose con prados, con muros y acúmulos de piedras. La presencia de predadores se estudió en robleales (1335 m s.n.m.) y ecotonos (1375 m s.n.m.) cercanos, de vegetación similar a las áreas de trampeo.

Trampeo

Se realizó una sesión de trampeo al mes, durante Abril, Mayo y Junio de 1991. Cada sesión consistió en la colocación de 61 trampas Sherman durante cuatro noches consecutivas, en cada hábitat de muestreo (esfuerzo de trampeo 244 trampas-noche por sesión). Las trampas se colocaron en tres hileras paralelas (20, 20 y 21 trampas respectivamente) a una distancia de 50 a 100 m entre sí y con 5 m de separación entre cada trampa de la misma hilera. La situación de las trampas fue la misma todos los meses y se marcó con estacas numeradas, considerándola como una estación de muestreo. Las trampas se revisaban al amanecer. Los individuos capturados eran pesados, sexados en base a la distancia anogenital y su actividad sexual determinada positivamente por el desarrollo de los testículos en los machos y la apertura

del orificio vaginal o la presencia de mamas desarrolladas en las hembras (Twigg 1975). Fueron marcados mediante afeitado de áreas del pelaje dorsal y muescas en el pabellón auditivo y retornados al punto de captura tras su manejo.

Presencia de predadores

Como índice de abundancia de los carnívoros predadores en el área de estudio, se utilizó el método de conteo de excrementos (Tellería 1986). Se realizaron transectos lineales (1516 m de robledal y 1068 m de ecotono) con una anchura de banda de 2 m, dentro de la cual se recogían e identificaban todos los excrementos de carnívoro. Estos itinerarios fijos se recorrieron en 6 ocasiones entre principios de Abril y finales de Junio de 1991. Como índice de abundancia se utiliza el número de excrementos por 100 m de recorrido.

Parámetros demográficos de Apodemus sylvaticus

La abundancia de ratones para cada estación de muestreo se expresa como el número de individuos capturados en esa estación (excepto recapturados) dividido entre el número de días de trampeo (abundancia/día). La razón de sexos se ha calculado como cociente entre el número de machos y el número de hembras en cada mes y en cada hábitat.

Fisionomía del hábitat

Para la caracterización estructural del hábitat se utilizaron variables tomadas por estimación visual, realizándose prácticas previamente, a partir de los puntos de situación de las estaciones de muestreo. Las variables fisiológicas calculadas fueron el porcentaje del suelo cubierto por rocas (cubierta rocosa), por hojarasca (cubierta hojarasca), por estrato herbáceo (cubierta herbácea) o por arbustos y matorrales (cubierta arbustiva). Todas las coberturas fueron estimadas en un radio de 2 m alrededor del punto de marcaje de la estación de muestreo. En este área se contó el número de arbustos y de matorrales. Adicionalmente, se contó el número de pies arbóreos existentes en un radio de 10 m alrededor del punto de marcaje. Se consideró como matorral toda planta leñosa entre 0.5 y 1.5 m de altura y arbusto entre 1.5 y 3 m de altura. Por último, se midió el diámetro de ramaje del matorral o arbusto más ancho, así como el diámetro del tronco del árbol más ancho a 1 m de altura, dentro de las áreas respectivas antes citadas.

Análisis estadístico de los datos

Las variables fisionómicas del hábitat fueron normalizadas mediante transformación angular, las expresadas en porcentaje, y logarítmica las restantes (Zar 1984). Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para disminuir el número de variables dimensionales de la estructura del hábitat y establecer las tendencias de variación principales en su morfología (Ludwig y Reynolds 1988). Dichas tendencias de variación se expresan en forma de gradientes o componentes principales. Las componentes se establecen como ejes de un espacio multidimensional, en el cual cada estación de muestreo posee unas coordenadas determinadas. Estas coordenadas se utilizan a modo de resumen de la fisionomía de cada estación, ya que vendrán determinadas por los valores que tomen, en dicha estación, las variables estructurales. Las estaciones de muestreo quedan representadas como puntos en dicho espacio factorial, permitiendo visualizar las diferencias entre estaciones, a lo largo de los gradientes fisionómicos.

Se estudiaron las diferencias fisionómicas entre hábitats mediante un análisis de varianza paramétrico (ANOVA 1 vía) que comparara las coordenadas de las estaciones de un hábitat frente a las del otro, para cada una de las componentes principales.

Como estima de la heterogeneidad espacial del hábitat se utilizó el valor del coeficiente de variación (Wiens 1974, Rotenberry & Wiens 1980) proporcionado por el conjunto de estaciones de cada hábitat, respecto a las variables fisionómicas significativas. También se consideró la existencia de relación positiva significativa, establecida mediante regresión lineal simple (Zar 1984), entre estas variables.

La comparación de la abundancia/día en cada estación de muestreo, entre hábitats o meses se realizó mediante ANOVA de 1 vía, previa transformación logarítmica de dicha variable. La razón de sexos y la proporción de individuos sexualmente activos se analizaron mediante ji-cuadrado (χ^2). Las diferencias de peso entre los individuos (según hábitat, mes y sexo) se analizaron mediante ANOVA de 1 vía. La variable peso fue normalizada por transformación logarítmica (Zar 1984).

El uso de microhábitat se analizó separadamente en cada hábitat, de dos formas que comprueban la respuesta espacial del ratón a los gradientes fisionómicos. Primero se comparó mediante ANOVA de 1 vía los valores de las coordenadas, para cada componente principal, de las estaciones de muestreo donde se había capturado algún ratón frente a las estaciones con éxito de captura nulo. Posteriormente se realizó un análisis de regresión múltiple, utilizando como variable dependiente el número total de capturas por 100 trampas-noche en cada estación, y como variables independientes las coordenadas de las compo-

nentes extraídas del ACP. Los coeficientes de regresión parcial fueron utilizados como estimas de la asociación de la abundancia de ratones a los gradientes ambientales (Hallet 1982, Alcántara y Tellería 1991). El microhábitat a nivel individual se estudió comparando los valores de las coordenadas que las componentes principales establecían para cada individuo, dependiendo de las estaciones donde hubiera sido capturado o recapturado, mediante ANOVA de 1 vía, cuyos factores de variación fueron el sexo y el mes de captura. La relación entre peso y uso de microhábitat se estudió mediante regresiones simples entre el logaritmo del peso del individuo y las coordenadas de las componentes principales de las estaciones donde fue capturado. En algunos casos se utilizaron regresiones polinomiales, para conseguir mayor ajuste de significación. También se aplicó un análisis de covarianza paramétrico (ANCOVA) para comparar las pendientes de dichas rectas de regresión (Zar 1984), al diferenciarlas según factores como el sexo o el mes.

RESULTADOS

Estructura del hábitat

El análisis de componentes principales ha proporcionado tres componentes de variación (CP1, CP2 y CP3) que explican el 74,70 % de la varianza total (Tabla 1). La primera componente se correlaciona de forma positiva y altamente significativa con las variables definitorias del grado de cobertura y densidad arbustiva, por lo que se interpretaría como un gradiente positivo de desarrollo de la cubierta arbustiva. La segunda explicaría un gradiente positivo de desarrollo de la cubierta arbórea y negativo de la extensión del estrato herbáceo (correlaciones altamente significativas positivas con las variables de desarrollo arbóreo y negativa con el porcentaje de cubierta herbácea). La tercera componente muestra la tendencia al aumento de suelo rocoso. No existen diferencias significativas en las medias de las coordenadas de CP1 para las estaciones de muestreo, entre el robledal y el ecotono ($F=0,91$, $p=0,762$, $gl=120$) ni para CP3 ($F=0,17$, $p=0,679$, $gl=120$), pero sí en CP2 ($F=159,02$, $p<0,001$, $gl=120$). Esto indica que las diferencias entre ambos hábitats se basan principalmente en el desarrollo de la cubierta arbórea, mayor en el robledal que en el ecotono, y en la extensión del estrato herbáceo, mayor en el ecotono que en el robledal (Figura 1).

La diferencia en cuanto a heterogeneidad fisionómica es también notable ya que los coeficientes de variación muestran valores mayores en el ecotono que en el robledal, en casi todas las variables fisionómicas y especialmente en las relacionadas con el desarrollo de la cubierta arbórea (Tabla 2).

TABLA 1

Correlación de coeficientes ($n=120$ estaciones de muestreo) entre las variables descriptivas del hábitat y las tres primeras componentes del ACP, bajo transformación ortogonal. También aparece el porcentaje de varianza explicado por cada componente (ns: no significativo; *: $p<0,05$; **: $p<0,01$; ***: $p<0,001$).

*Correlation coefficients ($n=120$ sampling stations) among the habitat morphological variables and the three first components of PCA (orthogonal transformation), eigenvalues, and the variance proportion explained (ns: non significance; *: $p<0,05$; **: $p<0,01$; ***: $p<0,001$).*

VARIABLE	CP1	CP2	CP3
Número de arbustos	0,706 ***	0,311 ***	0,117 ns
Número de matorrales	0,583 ***	0,078 ns	-0,151 ns
Diámetro arbusto más ancho	0,901 ***	-0,061 ns	0,105 ns
Número de árboles	0,249 **	0,724 ***	-0,313 ***
Diámetro árbol más ancho	0,018 ns	0,850 ***	-0,229 *
Cobertura arbustiva	0,874 ***	0,266 **	0,162 ns
Cobertura herbácea	-0,307 ***	-0,668 ***	-0,619 ***
Cobertura rocosa	0,025 ns	-0,281 **	0,859 ***
Cobertura hojarasca	0,176 ns	0,909 ***	0,090 ns
Autovalor	3,70	1,90	1,12
% Varianza	41,10	21,10	12,50

Adicionalmente, en el ecotono existen relaciones lineales significativas entre el número de árboles y la cobertura arbustiva ($F=15,04$, $p<0,001$, $gl=60$, $R^2=0,203$) y entre el número de árboles y el número de arbustos ($F=24,29$, $p<0,001$, $gl=60$, $R^2=0,292$), que no se dan en el robledal (respectivamente $F=0,22$, $p=0,640$, $gl=60$ y $F=0,07$, $p=0,790$, $gl=60$). Esto último nos indica que en el ecotono el desarrollo arbustivo se ve acompañado del desarrollo de la cubierta arbórea, mientras que en el robledal no se relacionan.

Parámetros poblacionales y demográficos del ratón de campo

Se identificaron 103 individuos diferentes de *A. sylvaticus* que proporcionaron un total de 191 capturas. No existe diferencia entre el ecotono y el robledal en cuanto a abundancia/día (ANOVA 1 vía: $F=0,10$, $p=0,754$, $gl=121$). En ambos hábitats se observa una disminución de la

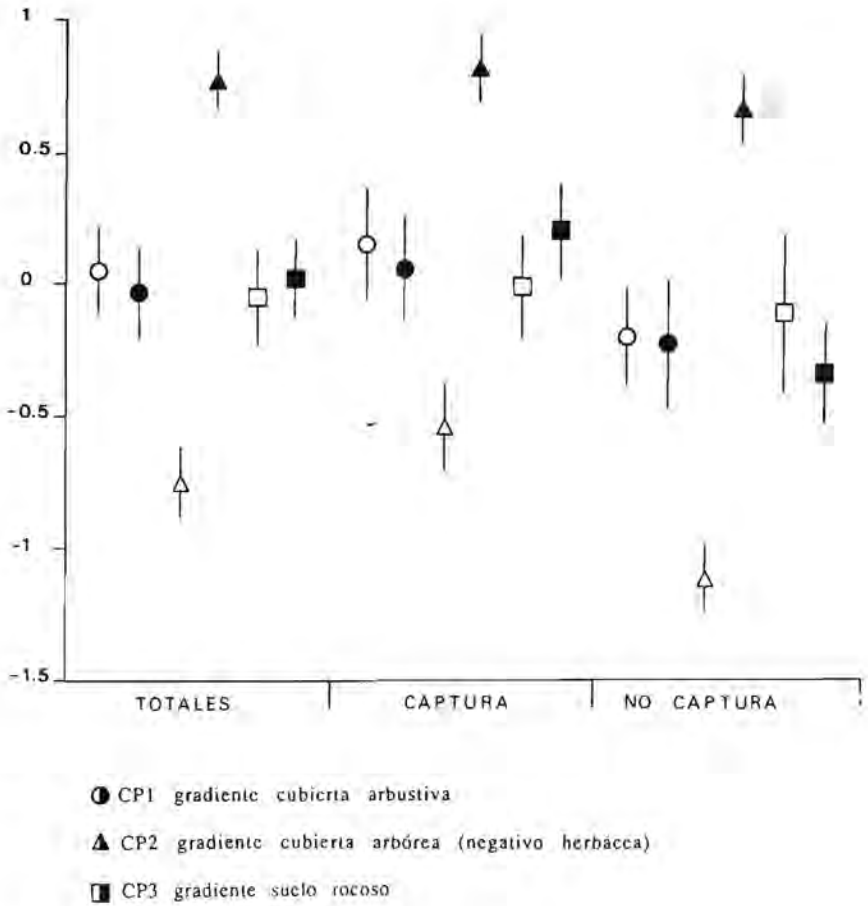


Figura 1. Valores medios (\pm es) de las coordenadas correspondientes a los puntos de muestreo en el ecotono y el robleal (símbolos vacíos y rellenos respectivamente), respecto a las componentes principales CP1, CP2 y CP3, resultantes del ACP con las variables fisionómicas. Se señala la interpretación fisionómica de cada gradiente. Se distinguen los valores respecto al total de los puntos de muestreo (TOTAL), respecto a los puntos donde se produjo alguna captura de *A. sylvaticus* (CAPTURA) y respecto a los puntos sin ninguna captura (NO CAPTURA).
*Mean values (\pm se) of the sampling points scores on PCA axes 1-3 for the ecotone and oakwood habitats (empty and filled symbols, respectively). Physiognomical interpretations of gradients are shown. Values are shown for all the sampling points (TOTAL), those with, at least, one capture of *A. sylvaticus* (CAPTURA), and the points with no captures (NO CAPTURA).*

abundancia/día conforme transcurre la primavera (Tabla 3). La variación intermensual de la abundancia/día es escasa en el ecotono (ANOVA 1 vía: $F=0,37$, $p=0,690$, $gl=182$), pero en el robledal es significativa (ANOVA 1 vía: $F=6,03$, $p<0,01$, $gl=182$). La razón de sexos es similar entre hábitats ($X^2=1,78$, $p=0,181$, $gl=1$). Sólo en el robledal su variación intermensual es parcialmente significativa ($X^2=5,70$, $p=0,057$, $gl=2$). La proporción de individuos sexualmente activos aumenta en los dos hábitats en el transcurso de la primavera (Tabla 3), apareciendo diferencias intermensuales significativas en dicha proporción, tanto en el robledal ($X^2=6,24$, $p<0,05$, $gl=2$) como, de forma más marcada, en el ecotono ($X^2=14,53$, $p<0,001$, $gl=2$), donde la proporción de individuos activos es siempre mayor que en el robledal. No existen diferencias entre los dos hábitats en el peso de los individuos (ANOVA 1 vía: $F=0,40$, $p=0,530$, $gl=98$). Aparece una tendencia al aumento del peso conforme transcurre la primavera, tanto en machos como en hembras (Figura 2), que se refleja en diferencias estacionales significativas, tanto en el ecotono (ANOVA 1 vía: $F=16,84$, $p<0,001$, $gl=47$) como en el robledal (ANOVA 1 vía: $F=3,41$, $p<0,05$, $gl=50$). Los machos superan en peso a las hembras en el ecotono (ANOVA 1 vía: $F=12,06$, $p<0,01$, $gl=47$), y en el robledal (ANOVA 1 vía: $F=7,37$, $p<0,01$, $gl=50$).

TABLA 2

Valores de los coeficientes de variación respecto a las estaciones de muestreo ($n=61$) de las variables fisionómicas transformadas, en el ecotono y en el robledal.
Coefficients of variation of transformed physiognomical variables in the sampling points ($n=61$), both at the ecotone and at the oakwood.

VARIABLE	ECOTONO	ROBLEDAL
Número de arbustos	1,008	0,801
Número de matorrales	0,798	0,693
Diámetro arbusto más ancho	0,342	0,339
Número de árboles	0,650	0,319
Diámetro árbol más ancho	0,369	0,141
Cobertura arbustiva	0,532	0,502
Cobertura herbácea	0,223	0,267
Cobertura rocosa	0,539	0,558
Cobertura hojarasca	2,145	0,255

TABLA 3

Valores medios (\pm es) de la abundancia/día (ab/día), razón de sexos (RS), número de machos, de hembras, de individuos sexualmente activos (ACT) y de individuos sexualmente inactivos (INACT), del ratón de campo, en cada hábitat y cada mes (n=61 estaciones de muestreo).
Abundance/day mean values (\pm se) (ab/día), sex-ratio (RS), number of males, females, sexually active individuals (ACT), and sexually inactive individuals (INACT) of woodmouse, for every habitat and month (n=61 sampling points).

		ABRIL	MAYO	JUNIO
ROBLEDAL	ab/día	0,119 \pm 0,021	0,057 \pm 0,015	0,041 \pm 0,015
	RS	2	0,50	2
	machos	20	6	8
	hembras	10	12	4
	ACT	16	15	10
	INACT	14	3	2
ECOTONO	ab/día	0,078 \pm 0,017	0,090 \pm 0,019	0,074 \pm 0,026
	RS	1,50	2,50	2,60
	machos	12	20	13
	hembras	8	8	5
	ACT	12	26	18
	INACT	8	2	0

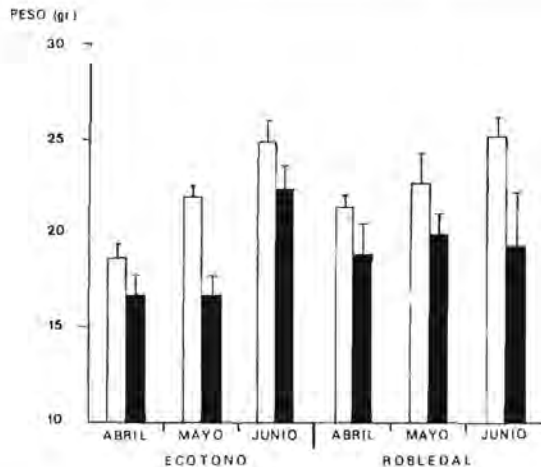


Figura 2. Valores medios (\pm es) del peso de *A. sylvaticus* en el ecotono y en el robledal, diferenciando entre meses y sexos (machos, barras vacías; hembras, barras llenas).

*Monthly variation in mean weight values (\pm se) of *A. sylvaticus* for the ecotone and oakwood, by sex (males, empty bars; females, filled bars).*

Abundancia de predadores

Se contó un total de 76 excrementos pertenecientes a cuatro especies de carnívoros (zorro *Vulpes vulpes* L., tejón *Meles meles* L., marta y/o garduña *Martes sp.* y gineta *Genetta genetta* L.). Las zonas de ecotono muestran un valor mayor del índice de abundancia (3,08 excrementos x 100 m) que las áreas de robledal (2,83 excrementos x 100 m).

Uso de microhábitat

Las estaciones donde se produjo alguna captura no se diferenciaron de las de captura nula en las coordenadas proporcionadas por la componente CP1, tanto en el ecotono como en el robledal (Figura 1). Sin embargo, en el ecotono aparecen diferencias significativas en cuanto a las coordenadas de CP2 (ANOVA 1 vía: $F=8,78$, $p<0,01$, $gl=120$) debido a que los ratones fueron capturados principalmente en estaciones con mayor desarrollo del gradiente arbóreo y menor extensión herbácea. En el robledal, las estaciones que proporcionaron capturas se diferenciaron de las de captura nula en sus valores mayores de extensión del sustrato rocoso, como muestra la comparación de sus coordenadas respecto a la componente CP3 (ANOVA 1 vía: $F=5,28$, $p<0,05$, $gl=120$).

Los análisis de regresión múltiple muestran que el número de capturas se relaciona positiva y significativamente con los gradientes fisionómicos expresados por las componentes principales (Tabla 4), es decir que las capturas aumentaron conforme las estaciones de muestreo mostraban valores más altos en los gradientes de desarrollo arbustivo, arbóreo y extensión del sustrato rocoso. En el robledal, la significación de la regresión múltiple se debe principalmente a la relación entre número de capturas y coordenadas de CP3. Sin embargo en el ecotono la relación es clara y significativa respecto a los tres gradientes fisionómicos, siendo el gradiente de desarrollo arbóreo (CP2) el que muestra un mayor coeficiente de regresión parcial (Tabla 4).

Las diferencias en el uso de los gradientes fisionómicos respecto al sexo de los individuos vienen asociadas a una variación estacional, de forma que en ambos hábitats se observa una tendencia a que en los primeros meses de la primavera los machos ocuparan estaciones con valores más altos que las hembras, respecto a dichos gradientes, mientras que en Junio, las hembras mostraron valores más altos que los machos en todos los gradientes (Tabla 5), de forma que en el caso de la comparación entre sexos de las coordenadas respecto a CP3 en el robledal, la diferencia adquiere significación estadística (ANOVA 1 vía: $F=4,86$, $p<0,05$, $gl=26$).

TABLA 4

Resumen de análisis de regresión múltiple entre las coordenadas de las componentes principales CP1, CP2 y CP3 (variables independientes) y el número de capturas por 100 trampas-noche (variable dependiente) para cada estación de muestreo, en cada hábitat (F: valor de prueba de la F, R²: proporción de varianza explicada por la regresión múltiple, gl: grados de libertad, β : valor del coeficiente de regresión parcial, p: nivel de significación).

Summary of the multiple regression among the scores of principal components CP1, CP2, and CP3 (independent variables) and the number of captures by 100 traps-night (dependent variable) for each sampling point, at each habitat (F: F tests value, R²: variance proportion explained by the multiple regression, gl: degrees of freedom, β : partial regression coefficient value, p: significance level).

	F	p	gl	R ²
ROBLEDAL	3,14	< 0,05	60	0,142
ECOTONO	8,42	< 0,001	59	0,311
		CP1	CP2	CP3
ROBLEDAL	β	3,193	4,410	5,131
	p	0,146	0,296	< 0,05
ECOTONO	β	4,153	8,929	4,632
	p	<0,05	< 0,001	< 0,01

En el roble dal no son significativas las regresiones entre peso de los individuos y las coordenadas de las componentes principales para las estaciones de captura. Sin embargo, en el ecotono aparece una relación positiva significativa entre peso y coordenadas según la componente CP1 (F=12,41, p<0,001, gl=76, R²=0,192), que indica que individuos de mayor peso corporal tienden a ocupar lugares de mayor desarrollo arbustivo. Como resultado del ANCOVA 2 vías respecto al sexo y al mes (Tabla 6) se observa que esta relación es independiente del sexo de los individuos, pero la pendiente de la recta varía en el transcurso de la primavera, de forma que va disminuyendo de Abril a Junio, perdiendo además su significación estadística (Figura 3). En el ecotono se observa además una relación positiva significativa entre el peso de las hembras y las coordenadas según la componente CP2 (regresión

polinomial: $F=5,19$, $p<0,05$, $gl=23$, $R^2=0,331$), que indica que las hembras de mayor peso ocuparon áreas de mayor desarrollo arbóreo, mientras que las pequeñas aparecieron en áreas de baja cobertura arbórea y alta extensión del sustrato herbáceo.

DISCUSION

Los resultados de este estudio muestran que las tendencias de uso del microhábitat de *Apodemus sylvaticus* pueden ser diferentes entre hábitats distintos, en la misma época. El ratón de campo parece responder de forma distinta a los gradientes fisionómicos del medio según el hábitat que ocupe. Así, en el ecotono aquí estudiado el ratón muestra una marcada tendencia a ocupar mayoritariamente áreas donde el desarrollo arbóreo, la cubierta arbustiva o la extensión del sustrato rocoso son altos, con respecto a la fisionomía particular de dicho hábitat. Sin embargo, en el robledal estas tendencias de uso son poco claras, o bien el ratón usa el espacio independientemente de los gradientes ambientales.

Por una parte, encontramos que los dos hábitats son cuantitativa y cualitativamente diferentes. En el ecotono los ratones se encuentran con un hábitat más heterogéneo espacialmente y donde la cubierta arbórea es más escasa, está más concentrada en ciertos puntos y está más asociada al desarrollo arbustivo. En este hábitat existe un mayor riesgo de predación, si asumimos que dicho riesgo es directamente proporcional a la abundancia de predadores potenciales y que se incrementa en hábitats más abiertos (Wiens 1985, Longland & Price 1991, Tew y Macdonald 1993). Por lo tanto, en el ecotono nos encontramos con una situación más nítida de parcheo espacial en función del riesgo de predación, que no existiría en el robledal, espacialmente más homogéneo y menos visitado por los predadores. Como los roedores tienden a utilizar de forma preferencial aquellos parches más protegidos frente a los predadores (Kotler et al. 1991, Kotler et al. 1993), la selección de microhábitat respecto a los gradientes fisionómicos es más marcada en el ecotono ya que es el hábitat que ofrece mayores diferencias de riesgo a lo largo de dichos gradientes.

Además de las características propias del hábitat, las características demográficas de las poblaciones de *A. sylvaticus* en este estudio parecen ser otro factor que interactúa con el riesgo de predación a la hora de influir sobre el uso del microhábitat. En primavera las poblaciones de ratón de campo tienden a disminuir debido al aumento de interacciones agresivas por parte de machos que aumentan su comportamiento territorial al comenzar la época de cría (Montgomery y Gurnell 1985, Flowerdew 1985). Ante una situación de mayor estabilidad poblacional, es probable que las interacciones intraespecíficas se hagan más patentes a la hora de influir sobre el uso del

Tabla 5

Valores medios (\pm es) de las coordenadas de las componentes principales CP1, CP2 y CP3, asignadas a los individuos según sus puntos de captura, dependiendo del hábitat, el mes y el sexo (entre paréntesis se señala el número de capturas).

Mean values (\pm se) for scores of principal components CP1, CP2 and CP3, assigned to individuals according to the capture points, depending on habitat type, month, and sex (number of captures in parentheses).

			ABRIL	MAYO	JUNIO
ROBLEDAL	CP1	machos	0,430 \pm 0,131 (29)	-0,132 \pm 0,420 (10)	0,113 \pm 0,193 (21)
		hembras	-0,007 \pm 0,346 (15)	0,219 \pm 0,199 (27)	0,972 \pm 0,263 (6)
	CP2	machos	0,931 \pm 0,071 (29)	0,737 \pm 0,108 (10)	0,976 \pm 0,111 (21)
		hembras	0,844 \pm 0,367 (15)	0,675 \pm 0,618 (27)	1,052 \pm 0,478 (6)
	CP3	machos	0,353 \pm 0,195 (29)	0,436 \pm 0,318 (10)	0,325 \pm 0,201 (21)
		hembras	0,542 \pm 0,280 (15)	0,193 \pm 0,183 (27)	0,657 \pm 0,487 (6)
ECOTONO	CP1	machos	0,345 \pm 0,267 (17)	0,466 \pm 0,144 (29)	0,527 \pm 0,384 (9)
		hembras	-0,167 \pm 0,550 (8)	0,122 \pm 0,261 (13)	0,937 \pm 0,405 (3)
	CP2	machos	-0,475 \pm 0,137 (17)	-0,379 \pm 0,204 (29)	0,066 \pm 0,219 (9)
		hembras	-0,237 \pm 0,302 (8)	-0,805 \pm 0,164 (13)	0,345 \pm 0,660 (3)
	CP3	machos	0,256 \pm 0,339 (17)	0,291 \pm 0,205 (29)	0,229 \pm 0,362 (9)
		hembras	-0,158 \pm 0,108 (8)	0,266 \pm 0,224 (13)	0,554 \pm 1,380 (3)

espacio, ya que aumentará la probabilidad de que los territorios sean de límites más netos. Por lo tanto, en el robledal, debido a que las variaciones de la abundancia y la razón de sexos son más marcadas, es probable que los territorios se encuentren menos definidos, por lo que el uso diferencial del microhábitat se hará menos patente. Además, en el ecotono los individuos sexualmente activos aparecen siempre en mayor proporción y se consigue antes la actividad de todos los individuos, lo que puede traducirse también en una mayor influencia de la territorialidad en el uso del espacio, al aumentar el comportamiento territorial con la actividad sexual de machos y hembras (Wolton y Flowerdew 1985).

Tabla 6

Resumen de análisis de covarianza paramétrico de dos vías, con el logaritmo del peso de los individuos del ecotono como variable independiente, las coordenadas de la componente principal CPI como variable dependiente y el sexo y el mes de captura del individuo como factores de variación (gl: grados de libertad, SC: suma de cuadrados, F: valor de la prueba de la F, p: nivel de significación).

Two-way ANCOVA, with the logarithm of individual weights as independent variable and the scores of the principal component CPI as dependent variable. Sex and month are the variation factors (gl: degrees of freedom, SC: sum of squares, F: F test value, p: significance level).

	gl	SC	F	p
sexo x log.peso	1	0,441	0,496	0,483
mes x log.peso	2	7,768	4,377	< 0,05
sexo x mes x log.peso	2	1,530	0,862	0,427
Residual	65	57,679		

La variación de uso de los gradientes ambientales con respecto al peso de los individuos puede apoyar la idea de la influencia de las relaciones intraespecíficas en el uso del microhábitat en el ecotono, estando además estas interacciones relacionadas con el riesgo de predación. La competencia intraespecífica por el uso de determinados parches del hábitat, óptimos por su menor riesgo de predación, estaría basada en diferencias de tamaño y de sexo (Dickman et al. 1991), de forma que los machos, siempre de mayor tamaño, ocuparían los parches óptimos, en este caso los más protegidos gracias a un mayor desarrollo de cobertura arbórea y arbustiva. Los individuos más pequeños, sobre todo las hembras, quedarían desplazados hacia zonas subóptimas, de menor cobertura vegetal y de carácter más abierto. Esta segregación es patente al principio de la primavera, apareciendo las hembras generalmente en puntos de menor protección física que los machos. Sin embargo, en Junio, cuando el tamaño medio de los individuos es mayor, parece que las diferencias de tamaño no son suficientes para provocar la segregación, apareciendo los individuos de ambos sexos en los parches óptimos. Esto último puede deberse también a que las hembras grávidas o con crías, territorialmente agresivas (Montgomery y Gurnell 1985), seleccionen las áreas de mayor protección para establecer sus nidos, como también puede ocurrir en el robledal.

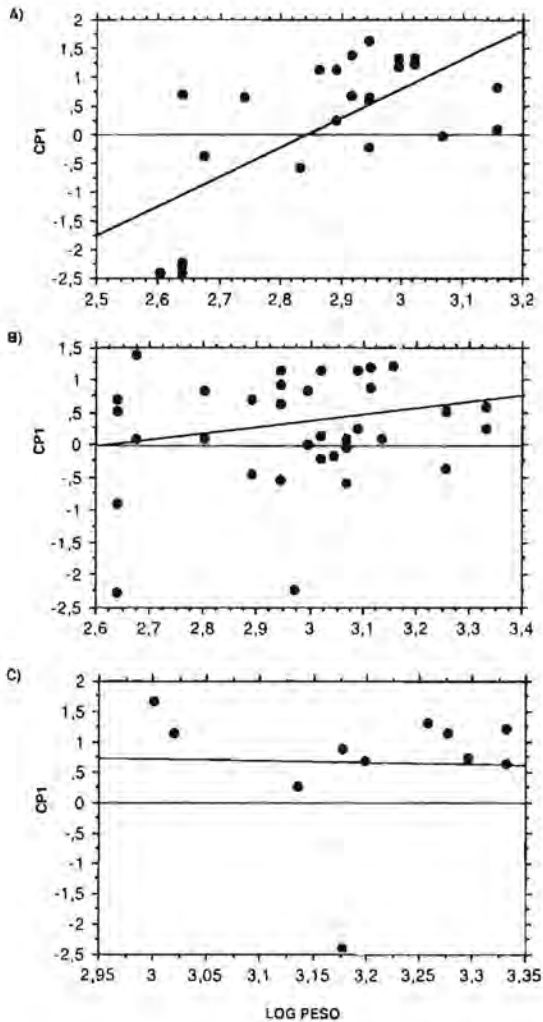


Figura 3. Representación de las rectas de regresión entre el peso del individuo (transformación logarítmica) y las coordenadas de CP1 del punto de su captura, en el ecotono : a) Abril, $y=5,13x - 14,58$, $r^2=0,451$; $F=18,86$, $p<0,001$, $gl=24$ b) Mayo, $y=0,96x - 2,49$, $r^2=0,05$; $F=1,98$, $p=0,167$, $gl=40$ y c) Junio, $y=-0,33x + 1,71$, $r^2=0,001$; $F=0,01$, $p=0,920$, $gl=10$ (F : valor de la prueba de la F , p : nivel de significación, gl : grados de libertad).

Regression equations for the individual weights (log-transformed) and the CP1 scores of the capture points, for the ecotone : a) April, $y=5,13x - 14,58$, $r^2=0,451$; $F=18,86$, $p<0,001$, $df=24$ b) May, $y=0,96x - 2,49$, $r^2=0,05$; $F=1,98$, $p=0,167$, $df=40$ and c) June, $y=-0,33x + 1,71$, $r^2=0,001$; $F=0,01$, $p=0,920$, $df=10$ (F : F test value, p : significance level, df : degrees of freedom).

En resumen, los resultados obtenidos sugieren que el uso del espacio a nivel de microhábitat en el ratón de campo varía entre hábitats. Las diferencias en el riesgo de predación entre hábitats, asociadas a las diferencias de fisionomía y heterogeneidad espacial, provocan en el ecotono una respuesta espacial más selectiva del ratón frente a los gradientes fisionómicos, además de un uso diferencial del microhábitat posiblemente basado en competencia intraespecífica. Las diferencias entre hábitats en parámetros poblacionales y demográficos como la abundancia, la razón de sexos y la proporción de individuos sexualmente activos, parecen reforzar las diferencias debidas al riesgo de predación, a través de su influencia en la aparición de comportamientos territoriales en el uso del espacio.

AGRADECIMIENTOS

El Rectorado de la Universidad de Zaragoza contribuyó con una Beca de "Investigación desde las Aulas". Rafael Larra, me proporcionó, con hospitalidad, un alojamiento en Escuin. Regino Zamora, José María Gómez y dos revisores anónimos corrigieron las primeras versiones del manuscrito y asesoraron la parte estadística.

BIBLIOGRAFIA

- ALCANTARA, M. y J.L. TELLERIA (1991). Habitat selection of Wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in cereal steppes of Central Spain. *Z. Säugetierkunde* 56: 347-351.
- BACCELLS, E. (1985). Ordesa-Viñamala. Monografías 37, ICONA, Madrid.
- BOITANI, L., A. LOY, y P. MOLINARI (1985). Temporal and spatial displacement of two sympatric rodents (*Apodemus sylvaticus* and *Mus musculus*) in a Mediterranean coastal habitat. *Oikos* 45 : 249-252.
- BROWN, J. H. (1973). Species diversity in seed-eating desert rodents in a sand dune habitat. *Ecology* 54: 775-787.
- DIAZ, M. (1992). Rodent seed predation in cereal crop areas of central Spain : effects of physiognomy, food availability, and predation risk. *Ecography* 15: 77-85.
- DIAZ, M., E. GONZALEZ, R. MUÑOZ-PULIDO y M. A. NAVESO (1992). Abundance, seed predation rates, and body condition of rodents wintering in Spanish holm-oak *Quercus ilex* L. dehesas and cereal croplands : effects of food abundance and habitat structure. - Enviado a *Ecography*.
- DICKMAN, C. R., M. PREDAVEC, y A. LUMAN (1991). Differential predation of size and sex classes of mice by the barn owl, *Tyto alba*. *Oikos* 62: 67-76.
- DOYLE, A. T. (1990). Use of riparian and upland habitats by small mammals. *J. Mammal.* 71: 14-23.
- DUESER, R. D. y H. H. SHUGART (1979). Niche pattern in a forest-floor small-mammal fauna. *Ecology* 60: 108-118.
- FLOWERDEW, J. R. (1985). The populations dynamics of wood mice and yellow-necked mice. *Symp. Zool. Soc. London* 55 : 315-38.

- FONS, R., R. LIBOIS Y M. C. SAINT GITONS (1980). Les micromammifères dans le Département des Pyrénées-Orientales. Essai de répartition altitudinale en liaison avec les étages de végétation. *Vie et Milieu* 30: 185-299.
- GOSALBEZ, J. Y T. CLARAMUNT (1982). Sobre los roedores del Pirineo catalán. *Pirineos* 117: 59-77.
- GURNELL, J. (1985). Woodland rodent communities. *Symp. Zool. Soc. London* 55: 377-411.
- HALLET, J. G. (1982). Habitat selection and the community matrix of a desert small-mammal fauna. *Ecology* 63: 1400-1410.
- HALLE, S. (1993). Wood mice (*Apodemus sylvaticus* L.) as pioneers of recolonization in a reclaimed area. *Oecologia* 94: 120-127.
- KOTLER, B. P., J. S. BROWN Y O. HASSON (1991). Factors affecting gerbil foraging behavior and rates of owl predation. *Ecology* 72: 2249-2260.
- KOTLER, B. P., J. S. BROWN, R. H. SLOTOW, W. L. GOODFRIEND, Y M. STRAUSS (1993). The influence of snakes on the foraging behavior of gerbils. *Oikos* 67: 309-316.
- LONGLAND, W. S. Y M. V. PRICE (1991). Direct observations of owls and heteromyid rodents: can predation risk explain microhabitat use? *Ecology* 72: 2261-2273.
- LUDWIG, J. A. Y J. F. REYNOLDS (1988). *Statistical ecology*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- M' CLOSKEY, R. T. (1976). Community structure in sympatric rodents. *Ecology* 57: 728-739.
- MONTGOMERY, W. I. Y D. V. BELL (1981). Dispersion of the woodmouse in deciduous woodland. *Acta Theriol.* 26: 107-134.
- MONTGOMERY, W. I. Y J. GURNELL (1985). The behaviour of *Apodemus*. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 55: 84-115.
- NEL, J. A. J. Y I. L. RAUTENBACH (1975). Habitat use and community structure of rodents in the southern Kalahari. *Mammalia* 39: 9-29.
- ORSINI, P. (1981). Premiers échantillonnages de micromammifères en Provence. *Mammalia* 45: 187-197.
- PRICE, M. V. Y O. J. REICHMAN (1987). Distribution of seed in Sonoran desert soils: implications for heteromyid rodent foraging. *Ecology* 68: 1797-1811.
- ROTBERRY, J. T. Y J. A. WIENS (1980). Habitat structure, patchiness and avian communities in north american steppe vegetation : a multivariate analysis. *Ecology* 61: 1228-1250.
- SIMONETTI, J. A. (1989). Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos* 56: 309-318.
- TELLERIA, J. L. (1986). *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Ed. Raíces, Madrid.
- TELLERIA, J. L., T. SANTOS, Y M. ALCANTARA (1991). Abundance and food-searching intensity of wood mice (*Apodemus sylvaticus* L.) in fragmented forests. *J. Mammal.* 72: 182-187.
- TELLERIA, J. L., M. ALCANTARA Y T. SANTOS (1992). Estudio comparado de las comunidades de aves y micromamíferos en campos de cereales del centro de España. *Doñana, Acta Vert.* 19: 5-24.

- TEW, T. E. y D. W. MACDONALD (1993). The effects of harvest on arable wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Biol. Conserv.* 65: 279-283.
- TWIGG, G.I. (1975). Techniques in Mammalogy. *Mammal Rev.* 5: 3-26.
- WIENS, J. A. (1974). Habitat heterogeneity and avian community structure in North American grasslands. *Amer. Mid. Nat.* 91: 195-213.
- (1985). Vertebrate responses to environmental patchiness in arid and semiarid ecosystems. Pp. 169-193 en Pickett, S. T. A. y P. S. White (eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Inc., New York.
- WOLTON, R. J. y J. R. FLOWERDEW (1985). Spatial distribution and movements of wood mice, yellow-necked mice and bank voles. *Symp. zool. soc. Lond.* 55 : 249-275
- ZAR, J. H. (1984). *Biostatistical analysis*. Prentice-hall, Inc., New Jersey.

(Recibido 13 abr. 1993; revisado 27 oct. y 10 nov. 1993; aceptado 2 dic. 1993)

DIETA DE LOS POLLOS DE TRES ESPECIES SIMPATRICAS DE ALCAUDONES (*LANIUS* SPP.): VARIACIONES CON LA EDAD, ESTACIONALES E INTERESPECIFICAS

ANGEL HERNANDEZ

Departamento de Biología Animal, Facultad de Biología, Universidad de León, 24071 León

RESUMEN

La dieta de los pollos de tres especies simpátricas de alcaudones (real *Lanius excubitor* -LE-, dorsirrojo *L. collurio* -LC-, y común *L. senator* -LS-) se estudió durante 1988-1990 en la provincia de León, noroeste de la Península Ibérica, fundamentalmente mediante el análisis de bolsas fecales y la identificación de restos de vertebrados encontrados en nidos. La composición taxonómica de la dieta de los pollos de LE y LC, en cuanto a órdenes de invertebrados, está asociada significativamente a su edad; en el caso de LS no se alcanza el nivel de significación en este sentido pero se bordea. Las diferencias observadas en la dieta de los pollos de LC entre primavera y verano son significativas, reflejando presumiblemente la variación estacional en la disponibilidad de presas. El tamaño de los invertebrados ingeridos por los pollos de los alcaudones varía significativamente con la edad. Los pollos de LE, LC y LS tienen, en conjunto, dietas significativamente diferentes tanto en el tamaño de las presas como en la composición taxonómica. La alta coincidencia observada en la composición taxonómica de las dietas de los pollos de LE y LS se debe, probablemente, a la ocupación de hábitats con más semejanzas entre sí que con aquellos utilizados por LC. La dieta de los pollos de las tres especies difiere significativamente de la de los adultos en la composición taxonómica y en el tamaño de las presas; en general, la amplitud trófica de los adultos es comparativamente mayor. La frecuencia de aparición de restos de vertebrados en los nidos de LE es notablemente mayor que en los nidos de LC y LS.

Palabras clave: Dieta, España, *Lanius* spp., pollos, variación con la edad, variación estacional, variación interespecífica.

ABSTRACT

Nestling diet of three sympatric shrike species (Lanius spp.): age-related, seasonal, and interspecific variations

The nestling diet of three sympatric shrike species (great grey *Lanius excubitor* -LE-, red-backed *L. collurio* -LC-, and woodchat *L. senator* -LS-) was studied in León province, northwestern Spain, during years 1988-1990 through faecal sac analysis and identification of vertebrate remains found in nests. The taxonomic composition of the diet of LE and LC nestlings, with respect to invertebrate orders, was significantly associated with their age. It stood out the importance of Araneae in the diet of LE nestlings 0-5 days old, and the importance of Coleoptera and Hymenoptera, with moderate values of Orthoptera and Araneae, in the diet of older nestlings. LC nestlings 0-5 days old fed mainly on Araneae, and moderately on

Orthoptera and Lepidoptera larvae, Hymenoptera, Araneae, Coleoptera and Orthoptera dominated in the diet of older nestlings. In the case of LS, age-related differences were marginally significant, with high percentages of Coleoptera and Araneae in the diet of 0-5 days old nestlings, and greater percentages of Coleoptera and Hymenoptera, with frequent consumption of Orthoptera and Araneae, in older nestlings. There was a significant difference in the diet of LC nestlings between spring and summer, according presumably to seasonal variation in prey availability. The size of the invertebrates ingested by shrike nestlings varied significantly among age classes. A general trend was detected in the three species: a high importance of 5-10 mm size interval (body length of invertebrate-prey) in the diet of the youngest nestlings, and greater size diversity in older nestlings.

Differences in the prey size and taxonomic composition among the diets of LE, LC and LS nestlings, as a whole, were significant. LE and LS nestlings preferably ate prey within 10-15 mm body length interval, the preferred size class being 5-10 mm for LC nestlings. The high similarity in the taxonomic composition of the diet of LE and LS nestlings was probably due to the occupation of more similar habitats, relative to LC. The nestling diet was significantly different to that of the adults in the three species, both in taxonomic composition and prey size; in general, adult trophic breadth values were comparatively higher. Araneae and Lepidoptera were frequent prey for nestlings, while the adult diet included greater percentages of Julida, Dermaptera and Heteroptera; Orthoptera, Hymenoptera and Coleoptera showed similar values or without a clear tendency both in the adult and nestling diet. The adults fed on larger prey than nestlings. The frequency of occurrence of vertebrate remains was notably higher in LE nests than in LC and LS nests; reptilians were the most frequent prey in the three species, although the importance of small mammals was high in LE and LC nests, and birds were frequently recorded in LE nests.

Key words: Age-related variation, diet, interspecific variation, *Lanius* spp., nestlings, seasonal variation, Spain.

INTRODUCCION

La dieta de los pollos de especies de passeriformes europeas muestra generalmente diferentes tipos de variaciones en el tiempo y en el espacio (Kozená 1980, Peris 1980, Feare 1984, Suárez 1987, Conder 1989, Lundberg y Alatalo 1992, entre otros). Por otra parte, la alimentación diferencial de los pollos de estas especies, en caso de afinidad filogénica y simpatria, es un factor más de segregación ecológica interespecifica (por ejemplo, Kozená 1983, Suárez 1987). Se han realizado varios estudios sobre la dieta de los pollos de alcaudones *Lanius* spp. en el paleártico occidental (revisión de Cramp y Perrins 1993), pero ninguno teniendo en cuenta las distintas especies que coexisten en un área determinada. La alimentación de los pollos de alcaudones en la Península Ibérica se desconoce hasta el momento. En el presente trabajo se investigan las variaciones interespecificas, así como las intraespecificas estacionales y relativas a la edad, en el régimen alimentario de los pollos de tres especies simpátricas de alcaudones (real *L. collurio*, dorsirrojo *L. collurio*, y común *L. senator*) en un área del noroeste de España, atendien-

do a la composición taxonómica de la dieta y al tamaño de las presas. Asimismo, se compara la alimentación de los pollos con la de los adultos de tales especies en el área considerada.

MATERIAL Y METODOS

El área de estudio se localiza en la provincia de León, noroeste de España ($42^{\circ}35' - 42^{\circ}45' \text{N}$, $5^{\circ}25' - 5^{\circ}32' \text{E}$). Pertenece al piso bioclimático supramediterráneo de la región biogeográfica mediterránea, dominando los robledales como vegetación climácica (Rivas-Martínez 1987). El paisaje está formado por un mosaico de terreno de labor intensiva (cereales y barbecho), bosque, matorral, y prados en regadío con setos. El periodo de estudio fue 1988-1990.

La dieta se investigó fundamentalmente mediante el análisis de bolsas fecales recogidas en el momento en que los pollos eran pesados o medidos para el estudio de su crecimiento (la bioecología reproductiva de los alcaudones en el área estudiada se trata en extenso en Hernández en 1993 b); se obtuvieron 89 bolsas fecales de alcaudón real (en adelante LE) en 23 nidos durante 1988-1990, 35 de alcaudón dorsirrojo (en adelante LC) en ocho nidos durante 1988-1989, y 16 de alcaudón común (en adelante LS) en tres nidos en 1990. El elevado número de nidos considerados, con respecto al número de bolsas fecales analizadas, amortigua la pseudorreplicación de los datos y asegura un alto grado de independencia entre ellos ($\bar{x}=3,87$, d.e.=2,91, $n=23$; $\bar{x}=4,38$, d.e.=2,07, $n=8$; $\bar{x}=5,33$, d.e.=3,79, $n=3$; valores medios del número de bolsas fecales procedentes de cada nido, para LE, LC y LS, respectivamente). En el caso de los pollos de LC, se han tenido en cuenta aparte otras 84 bolsas fecales frescas recogidas durante 1988-1989 en las ramas de los arbustos cercanos a nueve nidos, lugar donde son depositadas por los adultos habitualmente. Las bolsas fecales se conservaron en alcohol al 70 % y posteriormente se analizó su contenido siguiendo las indicaciones de Calver y Wooller (1982) y Ralph et al. (1985) para la identificación de los restos de invertebrados; los mismos autores señalan que el análisis de bolsas fecales de pequeñas aves insectívoras refleja su dieta con un alto grado de fidelidad. A su vez, fue anotada la presencia de huesos de vertebrados y de semillas de frutos carnosos. Siguiendo las mismas indicaciones, se analizaron también los contenidos estomacales de cinco pollos de LE, cuatro de LC, y dos de LS, que murieron en el nido por abandono de los adultos.

Por otra parte, fueron identificados los restos de vertebrados encontrados en 24 nidos de LE, 47 de LC, y cinco de LS, examinados después de la salida de los pollos, mediante las claves de determinación de Nores (1978),

Niethammer y Krapp (1978, 1982), Darviche y Orsini (1982), y Dueñas y Peris (1985). Como ayuda adicional, se utilizaron colecciones de referencia de invertebrados y huesos de vertebrados para la determinación taxonómica y la estimación del tamaño de las presas. Los datos sobre la alimentación de los alcaudones adultos, utilizados para su comparación con aquéllos sobre la dieta de los pollos, fueron obtenidos por medio del análisis de egagrópilas recogidas durante el mismo período de estudio en igual sector geográfico (Hernández et al. 1993).

Se desestimaron las posibles variaciones alimentarias entre nidos e interanuales debido a insuficiencias en los tamaños muestrales; en este sentido, los diferentes nidos de cada especie se localizaron en hábitats similares, y las diferencias interanuales en la dieta de los alcaudones adultos no fueron significativas en ningún caso teniendo en cuenta la ordenación gradual de los taxones-presa (r_s) (Hernández 1993 b). Se calcularon los parámetros tróficos de amplitud (Pielou 1969): $AH=e^{H'}$, donde H' es la función de diversidad de Shannon-Wiener; equitabilidad (véase Blondel 1979): $J'=H'/H'$ máxima; y baricentro del tamaño de los invertebrados-presa (Daget 1976): $g=(x_1+2x_2+\dots+nx_n)/\sum x_i$, donde x_1, x_2, \dots, x_n son las abundancias de las clases de longitud corporal 1, 2, ..., n en intervalos de 5mm desde 0-5 mm. En los cálculos estadísticos se consideraron abundancias de presas, salvo puntualización expresa. Los resultados ofrecidos en las Tablas se refieren a invertebrados-presa si no se indica otra cosa.

RESULTADOS

La composición taxonómica de la dieta de los pollos de LE y LC, en cuanto a órdenes de invertebrados, está asociada significativamente a su edad ($\chi^2=186,11$, 21 g.l., $p<0,001$; $\chi^2=57,11$, 16 g.l., $p<0,001$; respectivamente). Destaca la importancia de los araneidos en la dieta de los pollos de LE de 0-5 días, y de los coleópteros e himenópteros, con valores moderados de ortópteros y araneidos, en la de los pollos mayores (Tabla 1). Los pollos de LC de 0-5 días se alimentan principalmente de araneidos, y moderadamente de ortópteros y larvas de lepidópteros, dominando en la dieta de los pollos de más edad los himenópteros, araneidos, coleópteros y ortópteros (Tabla 2). En el caso de LS, no se alcanza el nivel de significación en este sentido pero se bordea ($\chi^2=22,13$, 14 g.l., $p=0,08$), con porcentajes elevados de coleópteros y araneidos en la dieta de los pollos de 0-5 días, y de coleópteros e himenópteros, además de valores notables de ortópteros y araneidos, en la de los pollos de más de 5 días (Tabla 3). Teniendo en cuenta la ordenación gradual de las frecuencias de aparición de los diferentes órdenes de invertebrados-presa en

las muestras -bolsas fecales y estómagos- de LE y LC, también se observan diferencias significativas (no existe correlación) entre la dieta de los pollos más jóvenes y aquella de los pollos de más edad, aunque tales diferencias no son significativas (existe correlación) entre las clases de edad más avanzada (r_s , véase la Tabla 4). A su vez, con este tipo de análisis tampoco se detectan diferencias significativas entre los distintos segmentos de edad de los pollos de LS (Tabla 4).

TABLA 1

Variación con la edad en la dieta de los pollos de *Lanius excubitor*. nbf: número de bolsas fecales (estómagos en el caso de pollos de 0-5 días de edad). np: número de presas. f: frecuencia de aparición de las presas en las bolsas fecales o estómagos.

Age-related variation in the diet of Lanius excubitor nestlings. nbf: number of faecal sacs (stomachs in the case of 0-5 days old nestlings). np: number of prey items. f: occurrence frequency of the prey in the faecal sacs or stomachs.

	0-5 días		6-10 días		11-15 días		Más de 15 días	
	%np	%f	%np	%f	%np	%f	%np	%f
GASTROPODA	-	-	-	-	-	-	0,42	2,17
<i>Basommatophora</i>	-	-	-	-	-	-	0,42	2,17
INSECTA	42,86	100	100	100	93,46	100	94,52	100
<i>Orthoptera</i>	8,57	40	-	-	15,89	65,85	10,97	47,83
<i>Dermaptera</i>	-	-	-	-	0,46	2,44	0,42	2,17
<i>Heteroptera</i>	-	-	-	-	1,87	9,76	0,84	4,35
<i>Lepidoptera</i>	14,29	60	-	-	-	-	-	-
<i>Hymenoptera</i>	11,43	40	42,86	100	28,04	70,73	31,65	84,78
<i>Coleoptera</i>	8,57	60	57,14	100	47,2	97,56	50,63	100
ARACHNIDA	57,14	100	-	-	6,54	29,27	5,06	21,74
<i>Araneae</i>	57,14	100	-	-	6,54	29,27	5,06	21,74
nbf		5		2		41		46
np	35		14		214		237	

TABLA 2

Variación con la edad en la dieta de los pollos de *Lanius collurio*. nbf: número de bolsas fecales (estómagos en el caso de pollos de 0-5 días de edad). np: número de presas. f: frecuencia de aparición de las presas en las bolsas fecales o estómagos.

Age-related variation in the diet of Lanius collurio nestlings. nbf: number of faecal sacs (stomachs in the case of 0-5 days old nestlings). np: number of prey items. f: occurrence frequency of the prey in the faecal sacs or stomachs.

	0-5 días		6-10 días		Más de 10 días	
	%np	%f	%np	%f	%np	%f
GASTROPODA	-	-	-	-	0,56	4,54
<i>Basommatophora</i>	-	-	-	-	0,56	4,54
INSECTA	40,62	100	75,83	100	74,58	100
<i>Orthoptera</i>	21,87	100	20,88	84,61	15,82	72,73
<i>Dermaptera</i>	-	-	2,2	15,38	0,56	4,54
<i>Heteroptera</i>	-	-	-	-	1,13	9,09
<i>Homoptera</i>	-	-	2,2	15,38	1,13	9,09
<i>Lepidoptera</i>	18,75	100	4,4	30,77	1,13	9,09
<i>Hymenoptera</i>	-	-	27,47	84,61	33,9	81,82
<i>Coleoptera</i>	-	-	18,68	92,31	20,9	90,91
ARACHNIDA	59,38	100	24,17	84,61	24,86	95,45
<i>Araneae</i>	59,38	100	24,17	84,61	24,86	95,45
nbf		4		13		22
np	32		91		177	

TABLA 3

Variación con la edad en la dieta de los pollos de *Lanius senator*. nbf: número de bolsas fecales (en las clases de edad 0-5 días y más de 10 días se incluye un estómago). np: número de presas. f: frecuencia de aparición de las presas en las bolsas fecales o estómagos.

Age-related variation in the diet of Lanius senator nestlings. nbf: number of faecal sacs (one stomach has been included in the age classes 0-5 days old and more than 10 days old). np: number of prey items. f: occurrence frequency of the prey in the faecal sacs or stomachs.

	0-5 días		6-10 días		Más de 10 días	
	%np	%f	%np	%f	%np	%f
INSECTA	60	100	90,54	100	93,65	100
<i>Orthoptera</i>	6,67	50	13,51	66,67	19,05	100
<i>Dermaptera</i>	-	-	2,7	22,22	-	-
<i>Heteroptera</i>	-	-	-	-	1,59	14,28
<i>Lepidoptera</i>	-	-	2,7	22,22	-	-
<i>Hymenoptera</i>	20	50	18,92	88,89	19,05	71,43
<i>Coleoptera</i>	33,33	100	52,7	100	53,96	100
ARACHNIDA	40	100	9,46	44,44	6,35	57,14
<i>Araneae</i>	33,33	100	9,46	44,44	4,76	42,86
<i>Solifugae</i>	6,67	50	-	-	1,59	14,28
nbf		2		9		7
np	15		74		63	

TABLA 4

Variación con la edad en la dieta de los pollos de alcaudones. Coeficiente de correlación de Spearman teniendo en cuenta la frecuencia de aparición de los órdenes de invertebrados-presa en las bolsas fecales y estómagos.

Age-related variation in the diet of shrike nestlings. Spearman rank correlation coefficients for the frequency of occurrence of invertebrate prey orders in the faecal sacs and stomachs.

	<i>Lanius excubitor</i>	<i>Lanius collurio</i>	<i>Lanius senator</i>
Clases de edad comparadas (días)			
0-5/6-10	$r_s=0,44, n=8, p>0,05$	$r_s=0,49, n=9, p>0,05$	$r_s=0,66, n=8, p<0,05$
0-5/11-15	$r_s=0,40, n=8, p>0,05$	—	—
0-5/>10	—	$r_s=0,48, n=9, p>0,05$	$r_s=0,78, n=8, p>0,05$
0-5/>15	$r_s=0,35, n=8, p>0,05$	—	—
6-10/11-15	$r_s=0,79, n=8, p<0,05$	—	—
6-10/>10	—	$r_s=0,85, n=9, p<0,05$	$r_s=0,77, n=8, p<0,05$
6-10/>15	$r_s=0,79, n=8, p<0,05$	—	—
11-15/>15	$r_s=0,98, n=8, p>0,05$	—	—

No se aprecia asociación significativa entre el mes de estudio y la composición taxonómica de la dieta de los pollos de LE ($\chi^2=17,56$, 12 g.l., $p>0,10$), sobresaliendo en el período abril-junio, en orden decreciente de importancia, coleópteros, himenópteros, ortópteros y araneidos (Tabla 5). Esta asociación sí es significativa en el caso de LC ($\chi^2=28,42$, 16 g.l., $p<0,05$), con dominio de himenópteros, coleópteros y araneidos en junio, y de himenópteros, araneidos, ortópteros y coleópteros en julio y agosto (Tabla 6). Todos los datos sobre LS se obtuvieron en junio, registrándose altos valores de coleópteros y moderados de himenópteros, ortópteros y araneidos.

El tamaño de los invertebrados ingeridos por los pollos de los alcaudones varía significativamente con la edad de éstos ($\chi^2=29,76$, 18 g.l., $p<0,05$, para LE; $\chi^2=30,40$, 12 g.l., $p<0,005$, para LC; $\chi^2=19,15$, 10 g.l., $p<0,05$, para LS). Como patrón general para las tres especies, se observa una relevancia elevada de la clase de tamaño 5-10 mm en la alimentación de los pollos pequeños, y una superior diversidad de tamaños en la de los pollos grandes (Figs. 1, 2 y 3). No obstante, los invertebrados de gran talla (hasta 20-25 mm) también forman parte de la dieta de los pollos de 0-5 días.

TABLA 5

Variación mensual en la dieta de los pollos de *Lanius excubitor*. np: número de presas procedentes de bolsas fecales.

Monthly variation in the diet of Lanius excubitor nestlings. np: number of prey obtained from faecal sacs.

	Abril %np	Mayo %np	Junio %np
GASTROPODA	-	0,35	-
<i>Basommatophora</i>	-	0,35	-
INSECTA	100	92,63	96,23
<i>Orthoptera</i>	19,05	11,58	14,47
<i>Dermaptera</i>	4,76	0,35	-
<i>Heteroptera</i>	-	1,4	1,26
<i>Hymenoptera</i>	19,05	32,28	28,3
<i>Coleoptera</i>	57,14	47,02	52,2
ARACHNIDA	-	7,02	3,77
<i>Araneae</i>	-	7,02	3,77
np	21	285	159

TABLA 6

Variación mensual en la dieta de los pollos de *Lanius collurio*. np: número de presas procedentes de bolsas fecales.

Monthly variation in the diet of Lanius collurio nestlings. np: number of prey obtained from faecal sacs.

	Junio % np	Julio %np	Agosto %np
GASTROPODA	1,64	-	-
<i>Basommatophora</i>	1,64	-	-
INSECTA	73,77	76,79	74,84
<i>Orthoptera</i>	-	21,43	23,18
<i>Dermaptera</i>	-	1,78	1,32
<i>Heteroptera</i>	-	1,78	0,66
<i>Homoptera</i>	-	3,57	1,32
<i>Lepidoptera</i>	3,28	1,78	1,99
<i>Hymenoptera</i>	45,9	28,57	27,15
<i>Coleoptera</i>	24,59	17,86	19,2
ARACHNIDA	24,59	23,21	25,16
<i>Araneae</i>	24,59	23,21	25,16
np	61	56	151

La recogida y análisis de 84 bolsas fecales de pollos de LC en arbustos aporta la siguiente información adicional: en la dieta de julio ($n=441$ presas) dominan los himenópteros (40,36 % sobre el total de presas), coleópteros (19,05 %), araneidos (18,82 %) y ortópteros (16,78 %); haciéndolo los himenópteros (40 % sobre el total de presas), ortópteros (25,40 %), coleópteros (18,38 %) y araneidos (12,43 %) en la dieta de agosto ($n=185$ presas). En cuanto al tamaño de los invertebrados-presa, el 40,09 % de ellos se incluye en la clase 5-10 mm, con valores moderados de las clases 0-5 mm (19,33 %), 10-15 mm (14,06 %) y 20-25 mm (13,42 %), considerando el total de presas ($n=626$).

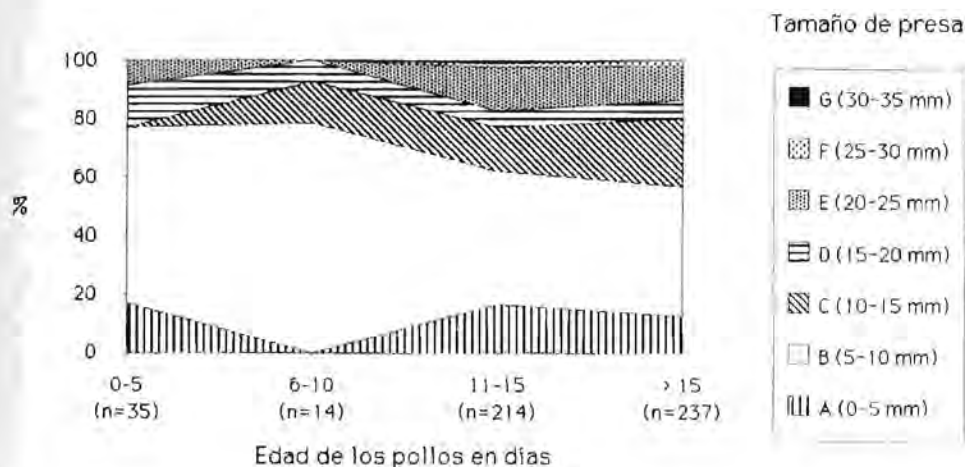


Figura 1. Variación con la edad en la frecuencia de consumo de diferentes tamaños de presas por los pollos de *Lanius excubitor*. n: número de presas procedentes de bolsas fecales (en el caso de pollos de 0-5 días de edad las presas proceden de estómagos).

Age-related variation in the frequency of prey sizes eaten by Lanius excubitor nestlings. n: number of prey obtained from faecal sacs (the prey were obtained from stomachs in the case of 0-5 days old nestlings).

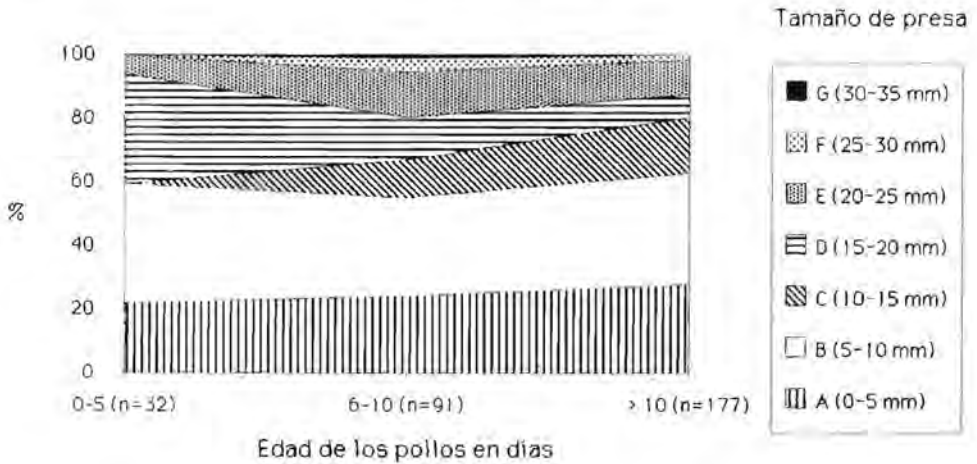


Figura 2. Variación con la edad en la frecuencia de consumo de diferentes tamaños de presas por los pollos de *Lanius collurio*. n: número de presas procedentes de bolsas fecales (en el caso de pollos de 0-5 días de edad las presas proceden de estómagos).

Age-related variation in the frequency of prey sizes eaten by Lanius collurio nestlings. n: number of prey obtained from faecal sacs (the prey were obtained from stomachs in the case of 0-5 days old nestlings).

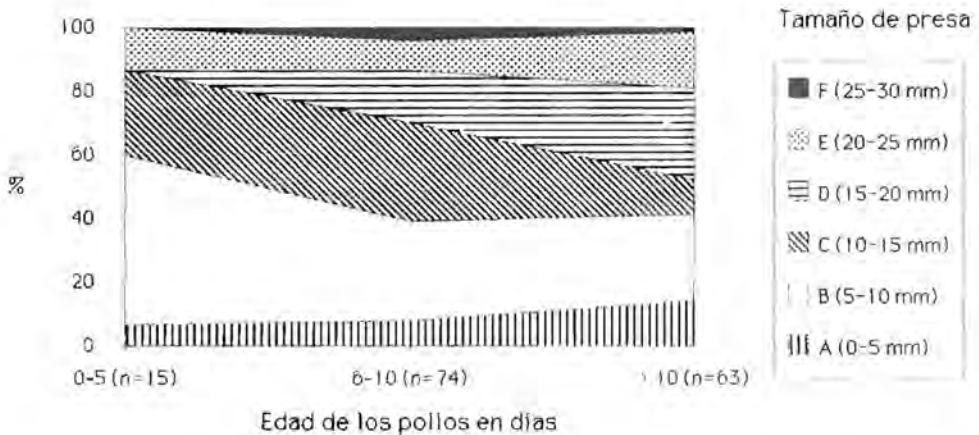


Figura 3. Variación con la edad en la frecuencia de consumo de diferentes tamaños de presas por los pollos de *Lanius senator*. n: número de presas procedentes de bolsas fecales (en las clases de edad 0-5 días y más de 10 días se incluye un estómago).

Age-related variation in the frequency of prey sizes eaten by Lanius senator nestlings. n: number of prey obtained from faecal sacs (one stomach has been included in the age classes 0-5 days old and more than 10 days old).

La mayoría de los ortópteros consumidos por los pollos de LE son hipógeos, resaltando el grillo *Gryllus campestris*. Entre los himenópteros sobresalen los formícidos y los ápidos, y entre los coleópteros los carábidos, seguidos de melolontidos, tenebriónidos, escarabeidos, curculiónidos y cerambícidos. Los ortópteros ingeridos por los pollos de LC en julio son mayoritariamente epígeos (acrídidos, tetigónidos y efipigéridos), aunque consume porcentajes notables de grillos; en agosto aumenta aún más la importancia de ortópteros epígeos y disminuye la de hipógeos. Formícidos y ápidos son las presas más abundantes entre los himenópteros todos los meses, dominando los carábidos en junio y julio, y los melolontidos y carábidos en agosto, entre los coleópteros. Los pollos de LS se alimentan preferentemente de ortópteros epígeos, sobre todo acrídidos, pero con porcentajes importantes de grillos; en cuanto a himenópteros, consumen mayoritariamente formícidos y ápidos, así como melolontidos, carábidos y tenebriónidos, entre los coleópteros.

Existen diferencias interespecíficas significativas en la composición de la dieta de los pollos de las tres especies de alcaudones ($\chi^2=65,85$, 16 g.l., $p<0,001$), teniendo en cuenta bolsas fecales obtenidas directamente de los pollos en junio. Tales diferencias se mantienen entre LE y LC ($\chi^2=49,09$, 6 g.l., $p<0,001$), y entre LC y LS ($\chi^2=41,56$, 8 g.l., $p<0,001$), pero no entre LE y LS ($\chi^2=11,33$, 7 g.l., $p>0,10$). Considerando los mismos datos, se aprecian diferencias significativas entre las tres especies en la distribución del tamaño de las presas ($\chi^2=35,53$, 12 g.l., $p<0,001$), así como entre las especies comparadas dos a dos ($\chi^2=15,00$, 6 g.l., $p<0,05$, para LE-LC; $\chi^2=13,66$, 6 g.l., $p<0,05$, para LE-LS; $\chi^2=25,69$, 5 g.l., $p<0,001$, para LC-LS). El baricentro de tamaño de las presas ingeridas por los pollos de LE y LS se acerca a la clase 10-15 mm, mientras que en el caso de LC se aproxima a la clase 5-10 mm (Tabla 7).

En las Tablas 7 y 8 se coteja la dieta de pollos y adultos, en cuanto a tamaño de las presas y composición taxonómica. El tamaño de las presas consumidas por los adultos es significativamente diferente del registrado para los pollos ($\chi^2=101,19$, 7 g.l., $p<0,001$, para LE; $\chi^2=80,14$, 6 g.l., $p<0,001$, para LC; $\chi^2=29,46$, 6 g.l., $p<0,001$, para LS). La clase de tamaño dominante en la dieta de los pollos es 5-10 mm, sobresaliendo en la de los adultos las clases 10-15 mm y 15-20 mm. Esto se refleja en los valores del baricentro de tamaño de las presas, ya que son superiores para adultos que para pollos. Las diferencias entre adultos y pollos en la composición taxonómica de la dieta son asimismo significativas ($\chi^2=38,21$, 10 g.l., $p<0,001$, para LE; $\chi^2=177,58$, 12 g.l., $p<0,001$, para LC; $\chi^2=29,47$, 8 g.l., $p<0,001$, para LS). En general, se observa una representación comparativamente superior de los araneidos y lepidópteros en la dieta de los pollos,

TABLA 7

Variación entre pollos y adultos en el tamaño de las presas. Datos de junio. np: número de presas procedentes de bolsas fecales en el caso de los pollos y de egagrópilas en el caso de los adultos. g: baricentro de tamaño. Un baricentro con valor 1 corresponde a la clase de tamaño A, con valor 2 a la clase B, y así sucesivamente.

Variation between nestlings and adults in the prey size. June data. np: number of prey obtained from faecal sacs in the case of nestlings and from pellets in the case of adults. g: size baricenter. A baricenter with value 1 refers to size class A, with value 2 refers to size class B, and so on.

CLASES DE TAMAÑO	<i>Lanius excubitor</i>		<i>Lanius collurio</i>		<i>Lanius senator</i>	
	Pollos	Adultos	Pollos	Adultos	Pollos	Adultos
	%np	%np	%np	%np	%np	%np
A (0-5 mm)	16,35	0,8	29,51	1,95	10,64	-
B (5-10 mm)	41,51	19,52	42,62	27,92	31,2	14
C (10-15 mm)	16,35	23,9	22,95	39,93	23,4	31
D (15-20 mm)	8,18	31,47	3,28	25,32	19,15	31
E (20-25 mm)	14,46	14,34	1,64	2,72	12,76	13
F (25-30 mm)	2,51	-	-	1,62	2,84	9
G (30-35 mm)	0,63	-	-	-	-	-
H (35-40 mm)		9,96	-	0,97	-	2
np	159	251	61	308	141	100
g	2,73	3,89	2,05	3,08	3,01	3,80

y de los júlidos, dermápteros y heterópteros en la dieta de los adultos, con valores similares o sin tendencia clara de ortópteros, himenópteros y coleópteros. La amplitud trófica de los adultos de LE y LS es mayor que la de los pollos, sucediendo lo contrario en LC. Los adultos de LE y LC consumen un mayor número de taxones que los pollos, mientras los pollos y adultos de LS consumen igual número de taxones. La equitabilidad trófica es superior en pollos de LE y LC que en adultos, y mayor en adultos de LS que en pollos.

La frecuencia de aparición de restos de vertebrados en los nidos de LE, LC y LS es 41,67 %, 25,53 % y 20 %, respectivamente. En este sentido, los reptiles son las presas más frecuentes de las tres especies, aunque resalta la importancia de micromamíferos en los nidos de LE y LC, y de aves en los nidos de LE (Tabla 9). Los restos de reptiles encontrados en los nidos pertenecían fundamentalmente a lacértidos, pero se hallaron escíndidos (*Chalcides chalcides*) en nidos de LE y LC, y un ofidio en un nido de

TABLA 8

Variación entre pollos y adultos en la composición taxonómica de la dieta. Datos de abril-junio para *Lanius excubitor*, de julio-agosto para *L. collurio*, y de mayo-junio para *L. senator*. np: número de presas procedentes de bolsas fecales en el caso de los pollos y de egagrópilas en el caso de los adultos. AH: amplitud trófica referida a taxones de orden. J: equitabilidad trófica referida a taxones de orden. nt: número de taxones de orden.

Variation between nestlings and adults in the taxonomic composition of the diet. April-June data for *Lanius excubitor*, July-August data for *L. collurio*, and May-June data for *L. senator*. np: number of prey obtained from faecal sacs in the case of nestlings and from pellets in the case of adults. AH: trophic breadth with regard to invertebrate orders. J: trophic evenness with regard to invertebrate orders. nt: number of invertebrate orders.

	<i>Lanius excubitor</i>		<i>Lanius collurio</i>		<i>Lanius senator</i>	
	Pollos %np	Adultos %np	Pollos %np	Adultos %np	Pollos %np	Adultos %np
GASTROPODA	0,21	-	-	-	-	-
<i>Basommatophora</i>	0,21	-	-	-	-	-
CRUSTACEA	-	-	-	0,46	-	-
<i>Isopoda</i>	-	-	-	0,46	-	-
DIPLOPODA	-	1,29	-	0,18	-	3,37
<i>Julida</i>	-	1,29	-	0,18	-	3,37
INSECTA	94,2	96,35	75,36	94,76	90,78	91,58
<i>Odonata</i>	-	-	-	0,14	-	-
<i>Orthoptera</i>	12,9	15,67	22,7	16,26	14,89	8,08
<i>Dictyoptera</i>	-	0,11	-	-	-	-
<i>Dermaptera</i>	0,43	4,18	1,45	0,46	1,42	2,69
<i>Heteroptera</i>	1,29	1,82	0,97	9,94	0,71	9,76
<i>Homoptera</i>	-	-	1,93	2	-	-
<i>Neuroptera</i>	-	-	-	0,05	-	-
<i>Lepidoptera</i>	-	0,11	1,93	0,14	1,42	0,34
<i>Diptera</i>	-	-	-	0,23	-	-
<i>Hymenoptera</i>	30,32	27,04	27,54	40,22	19,86	15,49
<i>Coleoptera</i>	49,25	47,42	18,84	25,31	52,48	55,22
ARACHNIDA	5,59	2,36	24,64	4,6	9,22	5,05
<i>Araneae</i>	5,59	2,25	24,64	4,6	7,8	5,05
<i>Solifugae</i>	-	0,11	-	-	1,42	-
np	465	932	207	2153	141	297
AH	5,87	7,17	10,77	9,39	7,1	7,84
J	0,63	0,59	0,77	0,6	0,65	0,69
nt	7	10	8	13	8	8

LS. Las aves eran todas paseriformes pequeños, pudiéndose identificar los restos de un mosquitero papialbo *Phylloscopus bonelli*. En los nidos de LE se encontraron restos de insectívoros (*Crocidura russula*) y roedores (*Mus spretus* y *Apodemus sylvaticus*), hallándose en los nidos de LC restos de *C. russula* entre los insectívoros, y de *Microtus arvalis* y *Microtus lusitanicus* entre los roedores. Por otra parte, fueron encontrados restos de vertebrados en el 5,62% de las bolsas fecales, y en un estómago, de LE, así como en el 4,76% de las bolsas fecales de LC recogidas en arbustos. Además, aparecieron semillas de frutos carnosos en el 2,38% de las bolsas fecales de LC recogidas en arbustos.

DISCUSION

Todos los estudios sobre la alimentación de los pollos de LE se refieren al análisis de egagrópilas recogidas debajo de nidos, de forma que probablemente son resultados altamente sesgados ya que una proporción desconocida de esas egagrópilas puede pertenecer a ejemplares adultos (Cramp y Perrins 1993, y referencias allí ofrecidas). No obstante, considerando esa información, la importancia de los ortópteros y araneidos es generalmente superior en el área de estudio que en Centroeuropa, donde dominan los coleópteros, y que en Finlandia y Alaska, donde dominan los himenópteros; al contrario, los vertebrados están peor representados en la Península Ibérica que en latitudes más norteñas. Los pollos de LC con-

TABLA 9

Restos de vertebrados encontrados en los nidos. nn: número de nidos. f: frecuencia de aparición. np: número de presas.

Vertebrate remains found in the nests. nn: number of nests. f: occurrence frequency. np: number of prey.

	<i>Lanius excubitor</i>		<i>Lanius collurio</i>		<i>Lanius senator</i>	
	% np	% f	% np	% f	% np	% f
Reptiles	58,62	33,33	66,67	21,28	100	20
Aves	17,24	20,83	-	-	-	-
Micromamíferos	24,14	16,67	33,33	14,89	-	-
nn		24		47		5
np	29		24		1	

sumen, principalmente, porcentajes muy variables de ortópteros, lepidópteros, dípteros, himenópteros, coleópteros y araneidos, contribuyendo los vertebrados en escasa medida, en distintas zonas del paleártico occidental según varios trabajos realizados mediante ligazón cervical (revisión de Cramp y Perrins 1993). Comparativamente, los insectos más blandos, como lepidópteros y dípteros, alcanzan una mayor importancia en dichos trabajos que en la presente investigación, tal vez a causa de que el análisis de bolsas fecales los infravalora y no así el método del collar, puesto que éste permite la obtención de las presas antes de ser ingeridas (véase, por ejemplo, Henry 1982). Los únicos estudios detallados sobre la alimentación de los pollos de LS se han llevado a cabo en la antigua Unión Soviética mediante el análisis de contenidos estomacales, resaltando los ortópteros y, en menor cuantía, los lepidópteros, himenópteros y coleópteros (revisión de Cramp y Perrins 1993), mientras que en la Península Ibérica dominan los coleópteros, con aportación moderada de himenópteros, ortópteros y araneidos.

La composición taxonómica y el tamaño de las presas consumidas por los pollos de los alcaudones varían con la edad. Los pollos de LC son cebados mayormente con invertebrados pequeños y blandos, fáciles de ingerir y digerir, como larvas, dípteros y araneidos, durante los primeros días; a los 5-10 días aumenta el aporte de himenópteros y coleópteros; y desde los 10 días se incrementa la talla media de las presas (Necas 1942, Korodi Gál 1969, Rudin 1990, entre otros). Los patrones observados en LE, LC y LS en el área de estudio son similares; sin embargo, la fragmentación de presas de gran tamaño por los adultos permite que éstas sean ingeridas también por pollos de 0-5 días de edad (véase Hernández 1993a).

La falta de dependencia entre la composición taxonómica de la dieta de los pollos de LE y el mes considerado puede estar causada por el carácter primaveral de todo el período de estudio en este caso (abril-junio). Huhtala et al. (1977) detectan variaciones estacionales en la dieta de esta especie en Finlandia, con disminución de la proporción de vertebrados y aumento de la de ortópteros, al avanzar el período de reproducción. Las diferencias en la dieta de los pollos de LC sí son significativas entre primavera y verano, reflejando presumiblemente la variación estacional en la disponibilidad de presas, sobre todo la superior abundancia de ortópteros en verano (Hernández et al. 1993).

Especies de paseriformes afines y simpátricas muestran diferencias en la alimentación de los pollos. Así, las dietas de los pollos de avión común *Delichon urbica* y golondrina común *Hirundo rustica* se diferencian en el tamaño de las presas, según Kozená (1983); y las dietas de los pollos

de las collalbas gris y rubia, *Oenanthe oenanthe* y *O. hispanica* respectivamente, se diferencian en la composición taxonómica, según Suárez (1987). En el área de estudio los pollos de LE, LC y LS tienen en conjunto dietas dispares en la composición taxonómica y en el tamaño de las presas. La coincidencia expuesta en la composición taxonómica de las dietas de los pollos de LE y LS puede deberse a que ocupan hábitats con más semejanzas entre sí que con aquéllos utilizados por LC (Hernández en prensa). Por otra parte, las tres especies se diferencian en su tamaño y muestran cierta segregación espacial y asincronía en el período reproductor (Hernández, en prensa 1993 b), circunstancias que, además de favorecer por sí mismas su coexistencia, influyen en las diferencias interespecíficas observadas en la dieta de los pollos.

La dieta de los pollos de las tres especies estudiadas difiere significativamente de la de los adultos en la composición taxonómica y en el tamaño de las presas. Es común que los pollos de paseriformes parcial o fundamentalmente insectívoros ingieran proporciones mayores de presas blandas que los adultos (por ejemplo, Peris 1980 para el estornino negro *Sturnus unicolor*, Silverin y Andersson 1984 para el papamoscas cerrojillo *Ficedula hypoleuca*), como sucede asimismo en los alcaudones (referencias en Cramp y Perrins 1993, presente estudio, pero véase Lefranc 1979). Conviene indicar que el hecho de no haber sido utilizado un mismo método para estudiar la dieta de pollos y adultos, sino fundamentalmente bolsas fecales en los primeros y egagrópilas en los segundos, ha podido tener cierta influencia en las diferencias observadas.

Habitualmente, las aves adultas transportan al nido presas con un tamaño medio superior al de las consumidas por ellas, disminuyendo así la frecuencia de cebas y, en consecuencia, el gasto energético (Davies 1977 para el papamoscas gris *Muscicapa striata*, Brooke 1981 para la collalba gris, entre otros). Carlson (1983a, 1983b) aduce, según investigaciones experimentales con larvas de tenebriónidos utilizadas como presas, que LC acarrea presas pequeñas al nido, más que ingerirlas él mismo, si la distancia de caza desde el nido es corta; si esa distancia aumenta tiende a transportar al nido presas más grandes, pero también utiliza para alimentación propia presas grandes capturadas a larga distancia. En el área de estudio los alcaudones adultos ingieren invertebrados con un tamaño medio mayor al registrado para los pollos, y la frecuencia de aparición de vertebrados en bolsas fecales o egagrópilas es más relevante en el caso de los adultos (véase Hernández et al. 1993). La discrepancia de este resultado con lo explicado anteriormente puede estar causada por: a) las dietas de los adultos y de los pollos que han sido comparadas coinciden en la fecha, pero las egagrópilas analizadas no pertenecen necesariamente a

adultos con pollos, b) los pollos son alimentados frecuentemente con presas grandes, como algunas larvas de lepidópteros, que quizás muchas veces no dejen restos identificables en las bolsas fecales, y menos aún si esas presas son preparadas por los adultos, y c) los alcaudones adultos comparten asiduamente presas grandes con los pollos, ingiriendo los primeros generalmente las partes más duras, como la cabeza, y que mejor se conservan para su identificación (para los métodos de preparación de las presas, consúltese Hernández 1993 a, 1993 b). Aparte de posibles sesgos en las conclusiones debidos a las peculiaridades de la metodología de estudio, debe tenerse en cuenta que: a) los alcaudones ceban selectivamente a los pollos con presas fácilmente ingeribles y digeribles de tamaño pequeño, tal es el caso de muchos araneidos, y b) el tamaño de las presas consumidas por los pollos de los alcaudones varía con la edad, siendo alto el porcentaje de presas muy pequeñas a los 0-5 días.

La frecuencia de aparición de restos de vertebrados en nidos de LE es notablemente superior que en nidos de LC y LS; paralelamente, los vertebrados representan un porcentaje mayor en la dieta de los adultos de LE que en aquella de las especies más pequeñas (Hernández et al. 1993).

AGRADECIMIENTOS

La colaboración de José M. Salgado, determinando los invertebrados-presa, ha sido imprescindible. El juicio crítico de Francisco J. Purroy, Eduardo Aguilera, Carlos de la Cruz, Pedro Jordano y dos revisores anónimos contribuyó a la mejora del manuscrito. El autor disfrutó de una beca predoctoral del PPPI durante la realización de este trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- BLONDEL, J. (1979). *Biogeographie et Ecologie*. Masson, Paris.
- BROOKE, M. L. (1981). How an adult wheatear (*Oenanthe oenanthe*) uses its territory when feeding nestlings. *J. Anim. Ecol.* 50: 683-696.
- CALVER, M. C. Y R. D. WOOLLER (1982). A technique for assessing the taxa, length, dry weight and energy content of the arthropod prey of birds. *Aust. Wildl. Res.* 9: 293-301.

- CARLSON, A. (1983a). Maximizing energy delivery to dependent young: a field experiment with red-backed shrikes (*Lanius collurio*). *J. Anim. Ecol.* 52: 697-704.
- (1983b). Central place foraging in the wheatear *Oenanthe oenanthe* and the red-backed shrike *Lanius collurio*. *Abstracts of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science* 705: 1-25.
- CONDER, P. (1989). *The Wheatear*. Helm, London.
- CRAMP, S. Y C. M. PERRINS (eds.) (1993). *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 7. Oxford University Press, Oxford.
- DAGET, J. (1976). *Les modèles mathématiques en Ecologie*. Masson, Paris.
- DARVICHE, D. Y P. ORSINI (1982). Critères de différenciation morphologique et biométrique de deux espèces de souris sympatriques: *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus*. *Mammalia* 46: 205-217.
- DAVIES, N. B. (1977). Prey selection and the search strategy of the Spotted Flycatcher (*Muscicapa striata*): a field study on optimal foraging. *Anim. Behav.* 25: 1016-1033.
- DUEÑAS, M. E. Y S. J. PERIS (1985). *Clave para los micromamíferos (Insectivora y Rodentia) del centro y sur de la Península Ibérica*. Ediciones Universidad de Salamanca, Salamanca.
- FEARE, C. J. (1984). *The Starling*. Oxford University Press, Oxford.
- HENRY, C. (1982). Etude du régime alimentaire des passereaux par la méthode des colliers. *Alauda* 50: 92-107.
- HERNANDEZ, A. (1993 a). *Biología de la familia Laniidae (alcaudón real *Lanius excubitor* L., alcaudón dorsirrojo *Lanius collurio* L., y alcaudón común *Lanius senator* L.) en la cuenca del río Torío, provincia de León*. Tesis Doctoral. Universidad de León.
- (1993 b). Estudio comparado sobre la biología de la reproducción de tres especies simpátricas de alcaudones (real *Lanius excubitor*, dorsirrojo *L. collurio*, y común *L. senator*). *Doñana Acta Vert.* 20: 181-252.
- (en prensa). Selección de hábitat en tres especies simpátricas de alcaudones (real *Lanius excubitor* L., dorsirrojo *L. collurio* L., y común *L. senator* L.): segregación interespecífica. *Ecología*.
- , F. J. PURROY Y J. M. SALGADO (en prensa). Variación estacional, solapamiento interespecífico, y selección, en la dieta de tres especies simpátricas de alcaudones (*Lanius* spp.). *Ardeola* 40: 143-154.
- HUHTALA, K., J. ITAMIES Y H. MIKKOLA (1977). Beitrag zur Brutbiologie und Ernährung des Raubwürgers (*Lanius excubitor*) im Oesterbotten, Finnland. *Beitr. Vogelkd.* 23: 129-146.
- KORODI GAL, J. (1969). Beiträge zur Kenntnis der Brutbiologie und Brutnahrung der Neuntöter (*Lanius collurio* L.). *Zool. Abhandlungen* 30: 57-82.

- KOZENA, I. (1980). Dominance of items and diversity of the diet of young swallows (*Hirundo rustica*). *Folia Zool.* 29: 143-156.
- (1983). Comparison of the diets of young swallows (*Hirundo rustica*) and house martins (*Delichon urbica*). *Folia Zool.* 32: 41-50.
- LEFRANC, N. (1979). Contribution à l'écologie de la Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* L. dans les Vosges moyennes. *L'Oiseau et R.F.O.* 49: 245-298.
- LUNDBERG, A. y R. V. ALATALO (1992). *The Pied Flycatcher*. Poyser, London.
- NECAS, J. (1942). Die Nahrung des Neuntöters. *Sylvia* 7: 33-50.
- NIETHAMMER, J. y F. KRAPP (eds.) (1978). *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 1. Nagetiere I*. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- NIETHAMMER, J. y F. KRAPP (eds.) (1982). *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/1. Nagetiere II*. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- NORES, C. (1978). *Clave para la identificación de cráneos de mamíferos ibéricos (excluidos los marinos)*. Universidad de Oviedo, Oviedo.
- PERIS, S. (1980). Biología del estornino negro (*Stunus unicolor*). II. Dieta del pollo. *Doñana Acta Vert.* 7: 249-260.
- PIELOU, E. C. (1969). *An introduction to mathematical Ecology*. Wiley, New York.
- RALPH, C. P., S. E. NAGATA y C. J. RALPH (1985). Analysis of droppings to describe diets of small birds. *J. Field Ornithol.* 56: 165-174.
- RIVAS-MARTINEZ, S. (1987). *Memoria del mapa de series de vegetación de España*. ICONA, Madrid.
- RUDIN, M. (1990). Bruterfolg und Fütterungsverhalten des Neuntöters *Lanius collurio* in der Nordwestschweiz. *Orn. Beob.* 87: 243-252.
- SILVERIN, B. y G. ANDERSSON (1984). Food composition of adult and nestling Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, during the breeding period. *Vår Fågelvärld* 43: 517-525.
- SUAREZ, F. (1987). La alimentación de los pollos de dos aves esteparias simbióticas en la Península Ibérica: collalba rubia y collalba gris. *I Congreso Internacional de Aves Esteparias. León 1987*: 193-208.

(Recibido 28 sep 1993; revisado 15 dic 1993; aceptado 20 dic 1993)

OCUPACION DE DISTINTOS MODELOS DE NIDAL POR EL ESTORNINO NEGRO (*STURNUS UNICOLOR*)

JUAN ALBERTO PASCUAL

Area de Biología Animal. Departamento de Biología Animal, Ecología, Edafología y Parasitología. Facultad de Biología. Universidad de Salamanca. 37071 Salamanca.

Dirección actual: Central Science Laboratory, MAFF, Tangley Place
Worplesdon, Surrey GU3 3LQ, Reino Unido

RESUMEN

El estornino negro (*Sturnus unicolor*) crió en nidales de distinto tamaño pero el grado de ocupación difirió entre modelos. El estornino nidificó en un modelo de pequeño tamaño, de 144 cm² de área basal, 2628 cm³ de volumen, 14 cm de profundidad y 9x3,2 cm de entrada (modelo A); el número de nidales ocupados fue elevado durante 3-4 años pero después descendió hasta ser próximo o igual a cero. El estornino no crió en un modelo de igual tamaño pero con entrada circular de 5,2 cm y profundidad de 12 cm (modelo A'). La tasa de ocupación anual fue superior en un modelo de similar área basal pero mayor profundidad (18 cm) y volumen (3528 cm³) (modelo BR), y varió entre el 44% y el 85%. El estornino negro prefirió un modelo de mayor área basal (340 cm²) y volumen (8670 cm³) (modelo B), y el porcentaje de ocupación varió entre el 82% y el 100%. Además, el porcentaje de nidales con más de un intento de cría/año fue superior en el modelo B que en el resto. La edad de la hembra de estornino negro afectó a la selección del modelo de nidal ya que la mayoría de las hembras adultas criaron en los nidales más favorables (modelo B).

Palabras Clave: estornino negro, modelos de nidal, ocupación, *Sturnus unicolor*.

ABSTRACT

Occupation of nest boxes of different types by the spotless starling (Sturnus unicolor)

The spotless starling (*Sturnus unicolor*) bred in a wide range of nest box sizes but the degree of occupation differed according to the type of nest box. The starling nested in a small nest box (type A), bottom area of 144 cm², volume of 2628 cm³, depth of 14 cm and entrance hole of 9x3,2 cm; the number of nest boxes occupied was high for 3-4 years but after this period decreased near or equal to zero. The starling did not breed in a nest box with the same internal dimensions but circular entrance of 5,2 cm in diameter and depth of 12 cm (type A'). The

percentages of annual occupation were higher in a nest box with similar bottom area but larger depth (18 cm) and volume (3528 cm³) (type BR), ranging from 44% to 85%. Spotless starlings preferred a nest box of larger bottom area (340 cm²) and volume (8670 cm³) (type B), with percentages of occupation ranging between 82% and 100%. Moreover, the annual percentages of nest boxes type B with more than one breeding attempt were higher than those of other nest box types. Female age influenced nest box selection in the spotless starling because most adult females nested in the more suitable nest boxes (type B).

Key Words: nest boxes, occupation, spotless starling, *Sturnus unicolor*

INTRODUCCION

El estornino negro (*Sturnus unicolor*) es una especie que ocupa hábitats muy diferentes en la Península Ibérica (Bernis 1989:13). Es un ave común, abundante, de amplia distribución en nuestro país (Ferrer et al. 1991) y una de las pocas especies de aves no protegidas por la legislación española vigente. Todo ello determina que sea una especie apropiada para la realización de estudios ornitológicos sin los problemas legales que puede plantear el trabajo con otras especies de aves. El estudio del estornino negro se ve enormemente facilitado por su carácter troglodita y la facilidad con que se reproduce en cajas anideras, tal como demuestran los resultados del presente trabajo.

El estornino negro es un ave troglodita que ubica el nido preferentemente en agujeros de fachadas y muros, bajo tejas y huecos de árboles (Gallego y Balcells 1960, Peris 1984, Bernis 1989:13), aunque también construye su nido en otros emplazamientos como riscos y acantilados (Bernis 1989:14), en montones de paja almacenados, bases de nidos de *Ciconia* y horquillas de árboles (Peris 1984), en nidos excavados en arena por *Riparia* (Gallego y Balcells 1960) o en nidos antiguos de *Passer italiae*, *Merops apiaster* y *Corvus monedula* (Sudhaus 1969). A pesar de su abundancia en España y de su carácter troglodita, los datos conocidos sobre su nidificación en nidales artificiales se reducen a cuatro trabajos (Peris 1978:123, Pascual 1985, Bernis 1989:14, Sánchez y Alvarez 1989), ninguno de los cuales se ocupa del tema de forma específica.

En este trabajo, en el que se presentan resultados sobre la ocupación de cuatro modelos de nidal, se pretendió determinar en qué grado el estornino negro utiliza para criar nidales de tamaños diferentes, analizar si existe o no preferencia por alguno de ellos e identificar un modelo de nidal que sea ocupado con facilidad.

AREA DE ESTUDIO, MATERIAL Y METODOS

El estudio se realizó en un monte del Catálogo de Montes de Utilidad Pública de la provincia de Salamanca situado en el término municipal de Robleda (coordenadas geográficas: 40° 20'N 6°35'E; altitud entre 810 y 860 m). El monte tiene una superficie de 588 ha y está sometido principalmente a dos tipos de aprovechamientos: ganadero (vacuno) y forestal (leñas), con predominio del primero. El paisaje es un mosaico de zonas de rebollar, matorral o pastizal. El estrato arbóreo consta de una sola especie, el rebollo (*Quercus pyrenaica* Willd.), que forma un bosque maduro y relativamente denso, con una densidad de árboles que varía entre 350 y 640 pies/ha y una altura media del dosel arbóreo de entre 13 y 16 m. Los nidales se colocaron en zonas arboladas, la mayoría en torno a un pastizal de 14 ha situado en la zona central del monte. La distancia desde los nidales al núcleo habitado más próximo era de 1,8 a 3,7 km, por lo que la población de estornino negro estudiada debe considerarse como nidificante en un medio campestre (forestal) y no urbano.

Se utilizaron cuatro modelos de nidal de madera cuyos nombres y medidas se señalan en la Fig. 1. El estudio se planteó tras observarse que el estornino negro era capaz de nidificar en un tipo de nidal (modelo A) construido por el ICONA para la protección de murciélagos, cuyo tamaño es similar al del modelo para páridos extensamente utilizado en España, del que solo se diferencia en la forma y el tamaño del orificio de entrada (Ceballos et al. 1977, Pascual 1985). Posteriormente se construyeron los modelos B y BR, específicos para nuestro estudio, en cuyo diseño la medida que se consideró más importante fue el área basal, ya que se pretendía analizar cómo afectaban las diferencias en dicha superficie al grado de ocupación y a varios parámetros reproductores como el tamaño de puesta y el número de volantones (Pascual 1992). El modelo A' se colocó con el fin de conocer si el nidal de tamaño estándar para páridos pero con orificio de entrada apropiado para estornino negro era utilizado o no por esta especie. Los modelos A y A' se diferencian en la forma, tamaño y situación del orificio de entrada, que determinan que la luminosidad en el interior del nidal sea distinta. Aunque la superficie del orificio es próxima en el modelo A (20,57 cm²) y en el A' (21,24 cm²), el interior del modelo A es más oscuro debido a que la mayor parte de su orificio de entrada está parcialmente cubierto por la tabla superior que hace de tejado. En el modelo A', en cambio, la tabla superior solo cubre una mínima parte de la entrada, por lo que el interior del nidal está más expuesto a la luz.

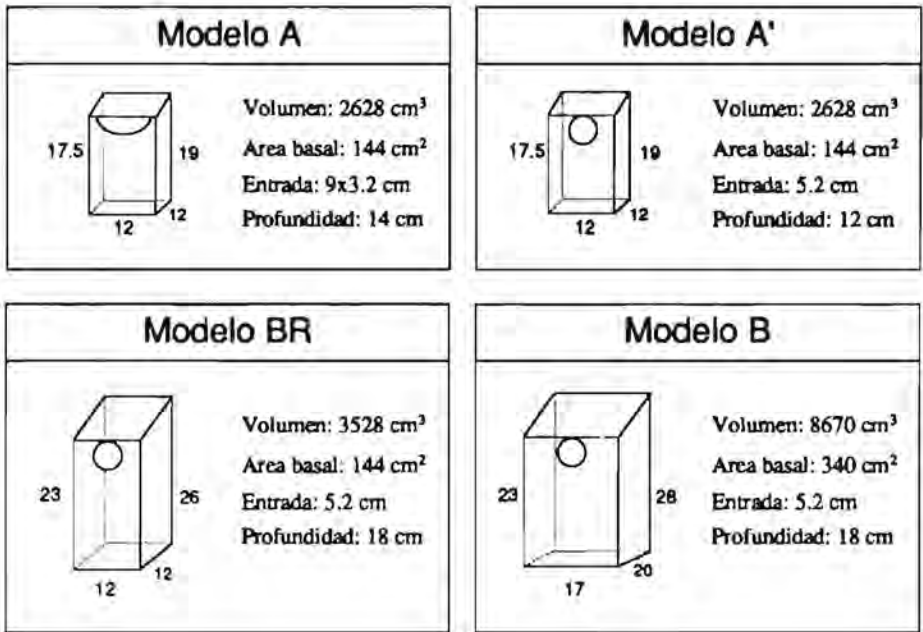


Figura 1 Características de los cuatro modelos de nidal utilizados. Se indican las medidas interiores (en cm) y los valores de volumen, área basal, profundidad (distancia desde la parte inferior del agujero de entrada hasta la base) y forma y tamaño (diámetro) del orificio.

Characteristics of the four nest box types used. Internal dimensions (cm), volume, bottom area, depth (length from the entrance to the inner bottom) and shape and dimensions (diameter) of entrance hole are shown.

Los nidales de los modelos A y A' se colgaron de ramas a una altura del suelo de entre 2,6 y 4,5 m. Los de los modelos B y BR se colocaron adosados al tronco de árboles, a una altura de entre 2,3 y 3,2 m y sin ninguna orientación preferente, aunque la mayoría quedaron con el orificio de entrada hacia el S-SE. Los nidales se agruparon en 10 parcelas (Tabla 1). La posición de los nidales en cada parcela fue en forma de malla, con una separación entre nidales adyacentes de 40-45 metros excepto en la parcela 2 que fue de 80-85 m.

TABLA I

Número, modelo y años de control de los nidales de las 10 parcelas utilizadas en el estudio. La parcela 15 tuvo cinco nidales en 1989 y los 15 restantes se colocaron en 1990.

Number, type and years of control of nest boxes in the 10 studied plots. Plot number 15 had 5 nest boxes in 1989 and 15 more were erected in 1990.

PARCELA Nº	MODELO Y Nº DE NIDALES	AÑOS DE CONTROL
2	A(25)	6 (84-89)
4	A(25)	6 (84-89)
10	A(21)	5 (87-91)
11	A(21)	4 (88-91)
13	A(5); B(20)	4 (89-92)
14	BR(20); B(20)	3 (90-92)
15	A(20)	4 (89-92)
16	B(10)	3 (90-92)
17	B(10)	3 (90-92)
18	A(5); A'(5); BR(5)	2 (91-92)

Los nidales se controlaron regularmente entre la segunda quincena de marzo y finales de julio, con una frecuencia de al menos una visita cada dos semanas en 1984 y 1985 y una por semana a partir de 1986.

Se han considerado nidales ocupados aquellos en los que se completó la puesta y se inició la incubación. En los nidales ocupados dos o más veces dentro de una misma estación reproductora no se han diferenciado puestas de reposición, segundas puestas o puestas correspondientes a distintas parejas debido a que en la mayoría de los años de estudio no se capturaron ni identificaron las aves nidificantes en los nidales.

Para estudiar la selección de nidal entre los modelos B y BR en función de la edad de la hembra se eligió la parcela 14, en la que había 20 nidales de cada modelo dispuestos alternativamente. Se han establecido dos clases de edad, juvenil y adulta, siendo hembras jóvenes aquellas que se encuentran en sus primeros 12-14 meses de vida y el resto hembras adultas. En 1990 y 1991 se capturaron y anillaron las hembras de la mayor parte de los nidos con pollos aunque solo han podido utilizarse los datos de 1991 debido a la incorrecta determinación de la edad de las hembras en 1990. En 1991 hubo

un total de 42 nidos en los que los pollos alcanzaron los 4 días de edad, de los que se logró capturar la hembra nidificante en 40 de ellos. En la primavera de 1990 se utilizó la presencia (jóvenes) o ausencia (adultas) de moteado en el plumaje para distinguir la edad de las hembras tal como fue descrito por Hiraldo y Herrera (1974). Según dicho estudio, las hembras adultas carecen de motas en el plumaje aunque algunas posean las denominadas "falsas" motas, restringidas al manto, infracobertoras caudales y zona interior de los muslos. Sin embargo, la captura en el período reproductor de 1991 de hembras anilladas como reproductoras o como pollos en la primavera anterior nos permitió determinar que las hembras adultas sí pueden presentar verdaderas motas y que la identificación realizada en 1990 no había sido correcta en todos los ejemplares. Basándonos en el moteado del plumaje de hembras anilladas en 1990 y recapturadas en 1991 establecimos los criterios con los que clasificamos como jóvenes o adultas a todas las hembras capturadas en 1991. Las hembras se distinguieron por la distribución y tamaño del moteado del plumaje. Las jóvenes tenían generalmente motas de mayor tamaño repartidas por casi todo el plumaje. Las zonas donde todas las hembras jóvenes observadas presentaban moteado fueron: infracobertoras caudales, muslos, tectrices, vientre, nuca, flancos y obispillo. Entre las hembras adultas algunas carecían de moteado pero la mayoría tenían motas en infracobertoras caudales, muslos, tectrices o vientre.

Las pruebas estadísticas utilizadas han sido el test de la probabilidad exacta de Fisher (Siegel 1970) y el test de la G (Sokal y Rohlf 1979).

RESULTADOS

Los nidales fueron ocupados por estornino negro, carbonero común, herrerillo común, trepador azul, gorrión chillón y gorrión molinero, siendo el estornino negro la especie más frecuente (Tabla 2).

El modelo A fue el único disponible entre 1984 y 1988. Las cuatro parcelas controladas en este período se han separado en dos grupos en función de su proximidad y año de colocación (parcelas 2-4 y 10-11). En ambos grupos de parcelas se observó una tendencia similar en la nidificación del estornino negro, ya que tras un período de 3 ó 4 años de elevada ocupación se produjo un descenso que condujo a porcentajes muy bajos o nulos (Fig. 2). Dentro de cada estación reproductora, todos o la mayor parte de los nidales ocupados fueron utilizados por el estornino para realizar una sola puesta y solo en un número reducido hubo más de un intento de cría (Tabla 3).

TABLA 2

Cuadro general con los resultados por años de la ocupación de los nidos de distintos modelos. No se incluye el modelo A' debido a que ningún nidal fue ocupado por el estornino negro. N: nº de nidos disponibles. Ocupados: nº de nidos ocupados por distintas especies: S.u.: *Sturnus unicolor*, P.m.: *Parus major*, P.c.: *Parus caeruleus*, S.e.: *Sitta europaea*, P.p.: *Petronia petronia*, P.mo.: *Passer montanus*. General results, by year, of the occupation of the different types of nest boxes tested. Results for type A' are not included because they were not occupied by the spotless starling. N: number of nest boxes available. Ocupados: number of nest boxes occupied by different species: S.u.: *Sturnus unicolor*, P.m.: *Parus major*, P.c.: *Parus caeruleus*, S.e.: *Sitta europaea*, P.p.: *Petronia petronia*, P.mo.: *Passer montanus*.

AÑO	Modelo A							Modelo BR			Mod. B	
	N	S.u.	P.m.	P.c.	S.e.	P.p.	P.mo.	N	S.u.	S.e.	N	S.u.
84	60	2	7	10	-	-	-	-	-	-	-	-
85	50	36	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
86	50	39	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
87	71	42	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
88	92	60	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
89	97	43	1	1	2	-	-	-	-	-	20	20
90	47	4	-	-	1	-	1	20	17	1	60	55
91	52	-	-	4	-	-	-	25	18	-	60	53
92	10	-	-	-	-	-	-	25	11	-	60	49

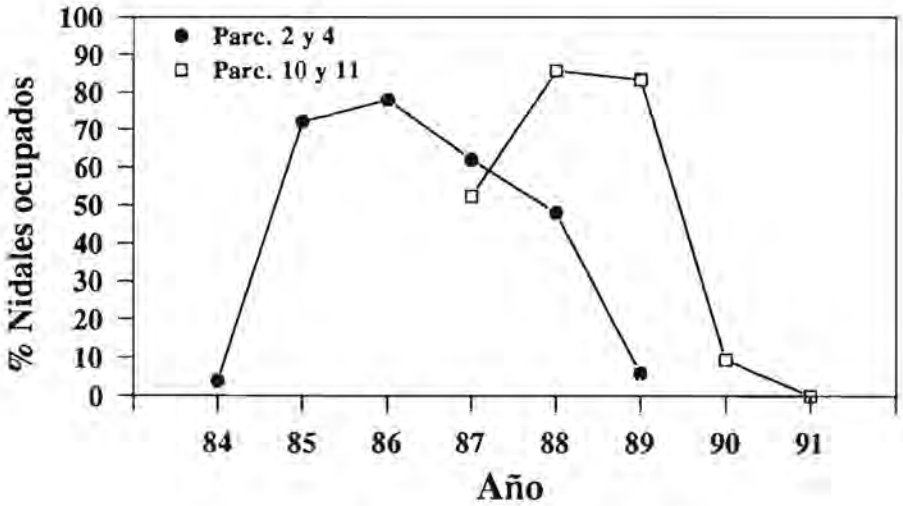


Figura 2. Ocupación de los nidales del modelo A por el estornino negro en las parcelas 2-4 y 10-11.
Occupation of type A nest boxes by the spotless starling in plots 2-4 and 10-11

En el modelo A' se observó la entrada de ejemplares de estornino negro en varias ocasiones y se comprobó la presencia de material característico de su nido en varios nidales, sin embargo en ninguno llegó a completarse la construcción del mismo.

El grado de aceptación del modelo BR fue mayor que el del modelo A. En los tres años en que ambos modelos estuvieron disponibles a la vez la tasa de ocupación anual fue superior en el modelo BR (test exacto de Fisher, $p=0,000$ en 1990 y 1991; $p=0,015$ en 1992). Además, en el modelo BR hubo nidales con más de una puesta en esos años, mientras que en el modelo A no hubo ninguno (Tabla 3).

El modelo B fue el más ocupado, como muestran las elevadas tasas de ocupación anual (Tabla 2) y los porcentajes de nidales en los que hubo más de una puesta por año (Tabla 3). Otro dato que indica la elevada aceptación de este modelo por el estornino negro es el resultado de la ocupación de los 20 nidales que se colocaron después de iniciadas las primeras puestas en 1990 (parcelas 16 y 17), ya que todos ellos se ocuparon en un período de tiempo breve (número de días transcurridos entre la colocación de dichos nidales y la fecha de puesta del primer huevo: $\text{media} \pm \text{desviación típica} = 8,1 \pm 4,18$, valores extremos = 4-21, $N=20$).

TABLA 3

Porcentajes anuales de nidales en los que hubo más de un intento de cría de estornino negro.
Annual percentages of nest boxes with more than one spotless starling breeding attempt.

MODELO	PARCELAS	% DE NIDALES CON ≥ 2 PUESTAS/AÑO								
		84	85	86	87	88	89	90	91	92
A	2 y 4	0,0	12,0	10,0	10,0	4,0	0,0	-	-	-
A	10 y 11	-	-	-	23,8	30,9	26,2	0,0	0,0	-
BR	14	-	-	-	-	-	-	40,0	15,0	5,0
B	13, 14, 16 y 17	-	-	-	-	-	85,0	58,3	60,0	45,0

En los tres años en que se controlaron simultáneamente los modelos B y BR la tasa de ocupación anual fue superior en el modelo B, aunque las diferencias fueron estadísticamente significativas solo en 1992 (test de la G, $G=11,52$, $gl=1$, $p<0,001$). La diferencia entre ambos modelos se incrementa al analizar la proporción de nidales con más de una puesta por año (tabla 3), ya que las diferencias fueron significativas en dos años (test exacto de Fisher, $p=0,198$ en 1990; $p<0,001$ en 1991 y 1992). Las diferencias de ocupación fueron mayores entre los modelos A y B ya que de los cuatro años de control simultáneo, en dos no hubo ningún nidal del modelo A ocupado (Tabla 2) y en los otros dos la ocupación fue significativamente superior en el modelo B (test exacto de Fisher, $p=0,000$ en 1989 y 1990).

La captura de las hembras reproductoras en la parcela 14 en 1991 permitió determinar que 14 hembras adultas nidificaron en el modelo B y 1 en el modelo BR, mientras que las hembras jóvenes criaron en número próximo en el modelo B (12) y en el BR (13). La ocupación de ambos modelos difirió entre hembras adultas y jóvenes (test exacto de Fisher, $p=0,005$), indicando la existencia de nidificación selectiva en función de la edad de las hembras.

DISCUSION

En varias especies de aves trogloditas se ha observado que el tamaño del nidal condiciona el grado de ocupación (Balén 1984). Resultados similares ha aportado este estudio sobre el estornino negro, en el que se ha comprobado que los porcentajes de ocupación total y de nidales con más de un intento de cría por año aumentaba en relación con el incremento del tamaño de los modelos de nidal utilizados.

La elevada ocupación de los nidales del modelo A en varios años en que fue el único modelo colocado muestra la capacidad del estornino negro para nidificar en huecos cuyas características parecen estar alejadas de las óptimas para la especie. Por una parte, el tamaño de este modelo es pequeño, como indica la preferencia por nidales mayores (modelo B) cuando ambos tipos estuvieron disponibles. Por otro lado, los nidales del modelo A tienen el inconveniente añadido de estar colgados, y por tanto sometidos a los vaivenes producidos por el viento y por el peso de las aves al posarse y entrar en los mismos, en vez de fijos a un soporte como los modelos B y BR o los nidos abandonados de pícidos, lugar de nidificación más frecuente en el área de estudio y en otros medios forestales (Gallego y Balcells 1960, Peris 1984).

La comparación de los resultados de los modelos BR y B ha permitido determinar que el tamaño del hueco condiciona su ocupación por el estornino negro a dos niveles. Por un lado, se ha observado que a nivel específico existe

preferencia por los nidales de mayor tamaño. Por otro lado, se ha constatado la existencia de selección de modelo según la edad de la hembra. Los resultados sugieren que existe competencia por la ocupación de los lugares de nidificación más favorables y que ésta se resuelve a favor de las hembras adultas, ya que fueron las que criaron en los huecos con mejores condiciones. En el estornino pinto (*Sturnus vulgaris*) se ha observado un patrón semejante (Clobert y Berthet 1983). Estos autores emplearon dos modelos (medidas basales: 15x15 cm y 12,5x10) y comprobaron que la ocupación era mayor en el primero y que las hembras que ocupaban el segundo eran mayoritariamente jóvenes.

No se conocen las causas de las diferencias observadas en la ocupación de los modelos A y A' ya que no se realizó ningún diseño experimental específico para estudiar tales diferencias. No obstante, podrían estar relacionadas con el grado de luminosidad en el fondo del nidal, siempre y cuando el estornino negro presentara un comportamiento similar al observado en el estornino pinto en la selección de nidal. La luminosidad condiciona la ocupación de nidal en *S.vulgaris*, ya que este ave prefiere nidales de interior oscuro a claro (Lumsden 1976) y solo nidifica en los de mayor profundidad cuando tiene disponibles varios modelos de distinta profundidad pero con orificios de entrada idénticos que permiten la entrada de mucha luz (Lumsden 1986). Si esta hipótesis sobre la influencia de la luminosidad ocurriera también en el estornino negro, se explicarían las diferencias observadas entre los modelos A y A' y también la nula ocupación de cajas anideras por *S.unicolor* que señala Peris (1978:123). Este autor utilizó nidales del mismo tamaño que los modelos A y A' pero de mayor luminosidad interior, ya que tenían menor profundidad (en torno a 11 cm) y mayor orificio de entrada (cuadrado de 6 cm de lado).

A diferencia del estornino negro, la nidificación del estornino pinto en nidales y huecos naturales ha sido objeto de varios estudios, que han demostrado que es capaz de ocupar huecos de un amplio rango de tamaños, aunque cuando dispone simultáneamente de varios muestra preferencia por algunos tamaños (ver Balen et al. 1982 y Lumsden 1986). Los nidales con mayor grado de ocupación por el estornino pinto han sido: 20,5x15 cm de medidas basales, 31 cm de profundidad y diámetro del orificio de entrada de 4,5 cm (Mooded y Dawson 1979) y 15x15 cm de base, 15 cm de profundidad y 5 cm de diámetro entrada (Clobert y Berthet 1983). El tamaño del modelo B, el más apropiado para la nidificación del estornino negro en nuestro estudio, se encuentra dentro del rango de los preferidos por el estornino pinto, lo que sugiere que ambas especies requieren huecos de características similares para nidificar. Por ello, pueden utilizarse las recomendaciones realizadas por Mooded y Dawson (1979) sobre *S.vulgaris* para, junto con los datos sobre

S.unicolor de este trabajo, proponer algunas modificaciones al modelo B con el fin de disponer de un nidal estándar para estudios con estornino negro. Este nidal debería tener un orificio de entrada de unos 5 cm de diámetro, un área basal en torno a los 300 cm y una profundidad de 23-25 cm.

La introducción de nidales en determinados medios es una medida útil para incrementar la densidad de parejas nidificantes de especies trogloditas que defienden un territorio de alimentación como los páridos (East & Perrins 1988). En el estornino negro la disponibilidad de nidales puede permitir incrementos poblacionales aún mayores debido a que no defiende un territorio de alimentación, sino sólo un pequeño territorio de reproducción en torno al nido, territorio que en el estornino pinto suele ser inferior a 10 metros (Kessel 1957, Flux y Flux 1981, Feare 1984:118). La facilidad con la que el estornino negro ocupa los nidales del modelo B y la posibilidad de reducir la distancia de colocación entre cajas a unos pocos metros obteniendo elevadas tasas de nidificación son, desde un punto de vista metodológico, propiedades favorables que contribuyen a que esta especie pueda ser utilizada como modelo en estudios ornitológicos de muy distinto tipo.

AGRADECIMIENTOS

Mi agradecimiento a Jesús M^o Calvo por su ayuda en el trabajo de campo durante 1990 y 1991. A José Prieto por la construcción de los nidales de los modelos B y BR y al ICONA y a la Junta de Castilla y León por proporcionarme los de los modelos A y A'. A José Manuel Fernández por su colaboración en la parte gráfica. Al Instituto de Microbiología Bioquímica (CSIC/Universidad de Salamanca) por permitirme el uso de sus equipos informáticos. Durante parte del período de estudio conté con una Beca de Formación de Postgrado de las Acciones de Formación de Personal Investigador del Ministerio de Educación y Ciencia. El trabajo de campo fue parcialmente financiado por una ayuda del Programa de Acciones Concertadas de la Universidad de Salamanca (año 1991) y por la Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología (CICYT, proyecto AGR91-0662) (año 1992).

BIBLIOGRAFIA

- BALEN, J.H. VAN (1984). The relationship between nest-box size, occupation and breeding parameters of the Great tit *Parus major* and some other hole-nesting species. *Ardea* 72: 163-175.
- BALEN, J.H. VAN, C.J.H. BOOY, J.A. VAN FRANEKER Y E.R. OSIECK (1982). Studies on hole-nesting birds in natural nest sites. 1. Availability and occupation of natural nest sites. *Ardea* 70: 1-24.
- BERNIS, F. (1989). *Los estorninos en las mesetas españolas*. INIA, Madrid.
- Doñana, *Acta Vertebrata*, 20 (2), 1993

- CEBALLOS, P., J. ZAMARRO Y M. CARBONELL (1977). Los murciélagos, un programa forestal. *Bol. Est. Cent. Ecol.* 11: 69-73.
- CLOBERT, J. Y P. BERTHET (1983). Les jeunes habitent petit ou impact de la réduction du volume intérieur du nichoir sur el comportement d'une population nicheuse d'étourneaux sansonnets (*Sturnus vulgaris* L.). *Ann. Soc. r. zool. Belg.* 113: 183-192.
- EAST, M.L. Y C.M. PERRINS (1988). The effect of nestboxes on breeding populations of birds in broadleaved temperate woodlands. *Ibis* 130: 393-401.
- FEARE, C.J. (1984). *The Starling*. Oxford University Press, Oxford.
- FERRER, X., A. MOTIS Y S.J. PERIS (1991). Changes in the breeding range of starlings in the Iberian Peninsula during the last 30 years: competition as a limiting factor. *J. Biogeogr.* 18: 631-636.
- FLUX, J.E.C. Y M.M. FLUX (1981). Population dynamics and age structure of starlings in New Zealand. *N. Z. J. Ecol.* 4: 65-72.
- GALLEGO, S. Y E. BALCELLS (1960). Nota biológica sobre estornino negro (*Sturnus unicolor*) en Lugo (NW. de España). *Ardeola* 6: 337-339.
- HIRALDO, F. Y C.M. HERRERA (1974). Dimorfismo sexual y diferenciación de edades en *Sturnus unicolor* Temm. *Doñana Act. Vert.* 1: 149-170.
- KESSEL, B. (1957). A Study of the Breeding Biology of the European Starling (*Sturnus vulgaris* L.) in North America. *Am. Midl. Nat.* 58:257-331.
- LUMSDEN, H.G. (1976). Choice of nest boxes by Starlings. *Wilson Bull.* 88: 665-666.
- (1986). Choice of nest boxes by Tree Swallows, *Tachycineta bicolor*, House Wrens, I, Eastern Bluebirds, *Sialia sialis*, and European Starlings, *Sturnus vulgaris*. *Can. Field Nat.* 100: 343-349.
- MOODED, A. Y D.G. DAWSON (1979). Breeding of starlings (*Sturnus vulgaris*) in nest boxes of various types. *N. Z. J. Zool.* 6: 613-618.
- PASCUAL, J.A. (1985). Ocupación de cajas anideras en montes de rebollo (*Quercus pyrenaica* Willd.) de la provincia de Salamanca. *Bol. Est. Cent. Ecol.* 28: 35-46.
- (1992). *Reproducción y alimentación del estornino negro (Sturnus unicolor) en un rebollar*. Tesis Doctoral, Universidad de Salamanca.
- PERIS, S. (1978). *Biología de alimentación y reproducción del Estornino Negro (Sturnus unicolor Temm)*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid.
- (1984). Nidificación y puesta en el estornino negro. *Salamanca, revista provincial de estudios* 11-12: 175-234.
- SANCHEZ, A. Y J.A. ALVAREZ (1989). Resultados de ocupación de cajas nido en tendidos eléctricos en Extremadura (Oeste de España). *X Jornades Ornitológicas. Calvia-Mallorca, octubre de 1989*.
- SIEGEL, S. (1970). *Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta*. Editorial Trillas, México.
- SOKAL, R.R. Y F.J. ROHLF (1979). *Biometría*. H. Blume Ediciones, Madrid.
- SUDHAUS, W. (1969). Ungewöhnliche Brutplätze beim Einfarbstar (*Sturnus unicolor*). *Vogelwelt* 90: 234-235.

(Recibido 24 ene 1993; revisado 3 ene 1994; aceptado 12 ene 1994)

ESTUDIO COMPARADO SOBRE LA BIOLOGIA DE LA REPRODUCCION DE TRES ESPECIES SIMPATRICAS DE ALCAUDONES (REAL *LANIUS EXCUBITOR*, DORSIRROJO *L. COLLURIO* Y COMUN *L. SENATOR*)

ANGEL HERNANDEZ

Departamento de Biología Animal, Facultad de Biología, Universidad de León, 24071 León

RESUMEN

Durante 1988-1990 se investigó la biología de la reproducción de tres especies simpátricas de alcaudones (real *Lanius excubitor* -LE-, dorsirrojo *L. collurio* -LC-, y común *L. senator* -LS) en la provincia de León, noroeste de la Península Ibérica. Fueron estudiados 65 nidos de LE, 97 de LC, y 10 de LS. Se observó una gran constancia en la ocupación de los territorios, ya sea en los distintos intentos de reproducción en el mismo año, en años sucesivos, o en el período internupcial en el caso de LE. Los nidos de reposición o segunda puesta fueron construidos habitualmente en arbustos o árboles diferentes a los utilizados para primeras puestas, aunque fue relativamente frecuente que las primeras puestas de años sucesivos se efectuaran en nidos instalados en el mismo arbusto o árbol.

Las parejas de LE se formaron desde mediados de enero. La llegada de LC a sus territorios se detectó en los seis primeros días de mayo todos los años. Los primeros ejemplares de LS se observaron en la segunda quincena de abril. El período de reproducción de LE, desde el comienzo de la construcción del nido hasta que los pollos salen de él, se extendió desde finales de febrero hasta mediados de junio para primeras puestas, y desde mediados de abril hasta comienzos de julio para reposiciones. En el caso de LC, duró desde comienzos de mayo hasta mediados de julio para primeras puestas, y desde finales de mayo hasta mediados de agosto para reposiciones. Teniendo en cuenta primeras puestas, LS puso o incubó en mayo y junio, y los pollos permanecieron en el nido en junio y comienzos de julio. El retraso en la reproducción de LE detectado en 1989, y de LC en 1988, con respecto a otros años, parece estar causado por una meteorología adversa (baja temperatura y elevada precipitación) durante el período previo a la puesta.

Los alcaudones emplearon más tiempo en construir los primeros nidos que los nidos de reposición. La duración de la incubación fue muy fija, tanto entre años como entre primeras puestas y reposiciones. El tiempo de estancia de los pollos de LE en el nido fue superior en 1990 que en otros años, coincidiendo con la primavera más seca. Posiblemente, la escasez de lluvias determinó posteriormente una menor disponibilidad de presas al disminuir la productividad general, y en consecuencia un retraso en la salida de los pollos del nido. El tamaño de la pollada no influyó en la duración de esta fase.

La frecuencia de paradas nupciales y cebas de cortejo de LC fue alta por la mañana y por la tarde, siendo menor al amanecer y horas centrales del día, mientras la tasa de consumo de presas referida a la alimentación propia del macho y de la hembra siguió un patrón temporal inverso. En la construcción de los nidos por los alcaudones participaron el macho y la hembra, con mayor dedicación del primero en el acarreo de material y de la segunda en su coloca-

ción. Durante esta fase, LE y LC acarrearón material con mayor frecuencia por la mañana, y la tasa de acciones de caza aumentó al final de la mañana y por la tarde. La frecuencia de acarreo de material fue superior en nidos en construcción menos avanzada. La orientación más frecuente de los nidos de los alcaudones fue E, probablemente para recibir mayor insolación en las primeras horas de la mañana. Por otro lado, la orientación N fue menos habitual que la S, tal vez también por motivos térmicos.

La incubación no comenzó hasta después de la puesta de la mitad de los huevos, sólo incubó la hembra, y las puestas de reposición fueron habituales. LE puede efectuar segundas puestas después de una primera con éxito. La frecuencia de cebas del macho de LE a la hembra, mientras ésta incubaba, fue mínima en las horas centrales del día. En el caso de LC, la mayor tasa de cebas se produjo a media mañana y media tarde, siendo menor a primeras horas de la mañana y últimas de la tarde; una trayectoria similar siguió la frecuencia de consumo de presas referida a la alimentación propia del macho. La alimentación propia de la hembra y los descansos en la incubación mostraron patrones temporales paralelos, con un máximo a media mañana; a media tarde se registró una baja frecuencia en la alimentación propia de la hembra y en los descansos de incubación, coincidiendo con la máxima frecuencia de cebas. El tamaño medio de primeras puestas durante el período de estudio fue 5,7 para LE, 5,5 para LC, y 5,2 para LS. No se apreciaron diferencias interanuales significativas en el tamaño medio de las primeras puestas de los alcaudones, pero sí entre primeras puestas y reposiciones de LC, siendo estas últimas más pequeñas. En 1990, año con el período de reproducción más adelantado para LE, su tamaño medio de puesta fue mínimo en marzo, aumentó en abril, y decayó de nuevo en mayo, considerando tanto primeras puestas como reposiciones; ese año las reposiciones tuvieron un tamaño medio superior al de primeras puestas debido al bajo valor detectado en las puestas más tempranas. El tamaño de puesta de LC no varió significativamente con la altitud, pero tendió a ser mayor al incrementarse ésta. En hábitats con superior densidad poblacional el tamaño medio de puesta de LC fue menor.

No se detectaron diferencias intermensuales significativas en el tamaño medio de los huevos para cada especie y año, pero sí interanuales tanto en LE como en LC. Presumiblemente, la meteorología adversa causó el retraso en la época de reproducción y la disminución en el tamaño de los huevos observados algunos años, aunque no un descenso en el tamaño de puesta, ya que no se apreciaron diferencias interanuales significativas en este aspecto. La selección natural ha favorecido probablemente una reducción en el tamaño de los huevos de los alcaudones en vez de en el tamaño de puesta para mantener así la productividad reproductora. Se detectó una tendencia a un menor tamaño de los huevos de LE y LC en puestas más grandes; asimismo, al incrementarse la altitud el tamaño de puesta de LC aumentó y el tamaño de sus huevos disminuyó.

Los pollos fueron cebados por el macho y la hembra, aunque el grado de participación de cada uno de ellos fue diferente en parejas distintas de la misma especie, según lo observado para LC. El ritmo de cebas de LE fue máximo por la mañana, alto a media tarde, y menor en las horas centrales del día y últimas de la tarde. La tasa de cebas de LC mostró una trayectoria temporal con máximos por la mañana y últimas horas de la tarde, y valores más bajos en las horas centrales del día y media tarde. El desarrollo en peso de los pollos se ajustó bien a la ecuación de crecimiento logística, con tasas globales de crecimiento $K=0,352$ para LE, $K=0,412$ para LC, y $K=0,392$ para LS. En el caso de LC, el desarrollo ponderal fue similar en crías con diferente número de pollos, si bien en la fase central del crecimiento las polladas más pequeñas y las que tenían un tamaño más cercano a la media de la especie mostraron un peso medio mayor. La desviación estándar del peso de los pollos siguió un patrón temporal definido en LE y LC, siendo menor al comienzo y final del período de estancia en el nido, y mayor en la fase central. La desviación estándar del peso de los pollos de LC fue claramente superior en las polladas más numerosas.

La variación detectada en el porcentaje de puestas con éxito entre primeras puestas y reposiciones, entre años, y entre especies, parece responder a las diferencias temporales en el número de días de tormenta, disminuyendo el éxito al aumentar ese número. Las causas del fracaso total de las puestas de las tres especies fueron, principalmente, la depredación y el abandono de los huevos. El porcentaje de huevos fértiles fue mayor en LC, ligado a bordes de bosque y campiña, que en LE y LS, especies asociadas fundamentalmente a zonas con cultivos de tipo intensivo.

La duración del período de dependencia de los jóvenes fue aproximadamente 39 días para LE y 28-40 días para LC. Se observó separación de la pollada desde los 11 días después de la salida del nido en LE y desde los nueve en LC. En los casos en que el tamaño de la pollada de LC era pequeño, todos los jóvenes dependían sólo de un adulto, precisamente aquel que los alimentó mayormente en el nido. Quizás, el vínculo entre el joven y el adulto del que dependerá después de salir del nido se establezca ya mediante la ceba en la fase de pollo. Durante el período de dependencia de los jóvenes de LC se cumplieron algunas de las predicciones que la teoría de la alimentación en un lugar central ("central place foraging theory") lleva implícitas: a) la distancia media desde el nido al lugar de caza fue significativamente mayor si la presa era utilizada para alimentación propia del adulto que si era utilizada para cebar a los jóvenes, cuando éstos ocupaban el arbusto donde se situaba el nido, b) al aumentar la movilidad de los jóvenes disminuyó la distancia entre el lugar donde se localizaban éstos y el lugar de caza, y se redujo la diferencia en la distancia media entre la localización de los jóvenes y el lugar de caza, comparando cebas con alimentación propia del adulto, y c) el adulto consumió presas más pequeñas que las aportadas a los jóvenes. La formación de agregados de jóvenes independientes estuvo ligada, probablemente, a ventajas de tipo alimentario y defensivo.

Palabras clave: Construcción del nido, desarrollo de los pollos, emancipación de los jóvenes, España, éxito de reproducción, fenología de reproducción, incubación, *Lanius* spp., tamaño de los huevos, tamaño de puesta.

ABSTRACT

A comparative study on the reproductive biology of three sympatric shrike species (great grey Lanius excubitor, red-backed L. collurio, and woodchat L. senator)

The reproductive biology of three sympatric shrike species (great grey *Lanius excubitor* -LE-, red-backed *L. collurio* -LC-, and woodchat *L. senator* -LS) was investigated in Leon province, northwestern Iberian Peninsula, during 1988-1990. 65 LE nests, 97 LC nests, and 10 LS nests were studied. A high constancy in the occupation of the territories was observed in different reproduction attempts the same year, in successive years, and in the internuptial period in the case of LE. Replacement or second-clutch nests were commonly built in different shrubs or trees to those used in first clutches, although it was relatively frequent that first clutches of successive years were laid in nests located in the same shrub or tree.

LE pair-bonds were recorded as early as mid-January. LC arrived at the breeding territories within the first week of May all years. The first LS individuals arrived on April second fortnight. LE breeding season, from the start of nest building to the fledglings leaving it, extended from late February to mid-June for first clutches, and from mid-April to early July for replacement clutches. In the case of LC, this season extended from early May to mid-July for first clutches, and from late May to mid-August for replacement clutches. LS laid or incubated on May and June, and nestlings were in the nest on June and early July, considering first clutches. Delays in reproduction, observed in 1989 for LE and in 1988 for LC with respect to

other years, were probably due to adverse weather—low temperature and high precipitation—during the period previous to laying.

Shrikes spent more time building first-clutch nests than replacement nests time was very constant, both among years and between first and replacement clutches. The duration of LE nestling period was longer in 1990 than in other years, this coinciding with the driest spring. Drought probably caused a lower prey availability, because of a decline in general productivity, and therefore a delay in fledglings leaving the nest. Brood size did not influence the duration of this stage.

The frequency of LC courtships and courtship feeding was high in the morning and in the afternoon, this frequency being lower at dawn and central hours of day; while the frequency of the male and the female self-feeding showed an opposite temporal pattern. Both male and female participated in nest building, principally the former carrying nest material and the second arranging it. During this stage, LE and LC carried material more frequently in the morning, and the frequency of hunting actions increased at the end of the morning and in the afternoon. Material was carried more frequently in nests with building less advanced. The more frequent orientation of shrike nests was E, probably to receive greater insolation during the first hours in the morning. On the other hand, N exposure was less habitual than S exposure, perhaps because of thermic reasons too.

Incubation, always by the female, did not begin until half the eggs were laid; replacement clutches were frequent. LE can carry out second clutches after successful first clutches. During incubation, the frequency of feeding by the male to the female was minimum in central hours of day. In the case of LC, the highest feeding frequency occurred in mid morning and in mid afternoon, being low in early morning and late afternoon; the frequency of male self-feeding showed a similar variation. The female self-feeding and resting during incubation showed parallel temporal patterns, with a maximum in mid morning; a low frequency of female self-feeding and resting during incubation was recorded in mid afternoon, coinciding with the maximum frequency of feeding by the male to the female. The mean size of first clutches during the studied period was 5.7 for LE, 5.5 for LC, and 5.2 for LS. There were no significant interannual differences in the mean size of first clutches, but there was a significant difference between LC first and replacement clutches, the latter being smaller. In 1990, with an earlier start of the breeding season, mean clutch size was minimum in March, increased in April, and decreased in May (both first and replacement clutches); that year the mean size of replacement clutches was greater than that of first clutches due to the small size of early clutches. The mean size of LC clutches did not varied significantly with respect to altitude, but tended to be larger at higher altitude. The mean size of LC clutches was smaller in habitats with a greater average population density.

There were no significant monthly differences in mean egg size for each species and year, but significant interannual differences were recorded for both LE and LC. Presumably, the adverse weather caused a delay in the breeding season and decrease in mean egg size. However, variations in clutch size were not observed, as there were no significant interannual differences in this variable. Natural selection has probably favored a reduction in shrike egg size instead of in clutch size in order to maintain breeding productivity. A trend for smaller sizes in LE and LC eggs, among large clutches was detected; likewise, LC clutch size increased and egg size decreased at higher elevation.

Nestlings were fed by male and female, but participation by each sex varied among LC pairs. The frequency of LE feeding was maximum in the morning, high in mid afternoon, and decreased in central hours of day and by late afternoon. The frequency of LC feeding showed maxima in the morning and late afternoon, and minimum values in central hours of day and in mid afternoon. Variation of nestling weight with age fitted well to a logistic growth pattern, with global growth rates $K=0.352$ for LE, $K=0.412$ for LC, and $K=0.392$ for LS. In the case of LC, weight growth was similar in nests with different brood size.

Variation in the percentage of successful clutches between first and replacement clutches, among years, and among species, was attributable to the temporal differences in the number of stormy days, breeding success decreasing when this number increased. The main causes of total breeding failure were egg predation and desertion. The percentage of egg hatchability was higher for LC, a species associated with forest edges and countrysides, than for LE and LS, both associated with cultivated areas.

Duration of the young dependence period was 39 d for LE and 28-40 d for LC. Brood division was observed 11 d after LE young left the nest and nine d after LC young did it. Most likely, the bond between the young and the adult upon which it will depend after leaving the nest already occurs during nestling stage. During the dependence period of LC young, some of the predictions from central place foraging theory were confirmed: a) during the period when young were in the nest-shrub, the mean distance from the nest to the hunting place was significantly greater if the prey was used for adult self-feeding than if it was used for feeding the young; b) when the young mobility increased, the location of the young relative to the hunting place was closer; c) the adult consumed smaller prey than those carried to the young. The formation of independent young aggregates was probably associated with feeding and defence advantages.

Key words: Breeding phenology, breeding success, clutch size, egg size, incubation, *Lanius* spp., nest building, nestling growth, Spain, transition to independence.

INTRODUCCION

El éxito de reproducción de las aves está determinado por interacciones intraespecíficas, además de las interespecíficas con otras especies de animales y plantas, y por el ambiente no biológico; en este sentido, parámetros reproductivos que están controlados genéticamente, como el tamaño de puesta, se ven afectados por el medio ambiente inmediato (revisión de Cody 1971). Por otra parte, el estudio comparado de la biología de reproducción de especies de aves emparentadas estrechamente permite un mejor conocimiento del significado de las diferentes estrategias desarrolladas (por ejemplo, Yom-Tov 1992 para escribanos *Emberiza* spp.). A la luz de estos planteamientos generales, en el presente trabajo se describen y analizan varias características reproductivas en tres especies simpátricas de alcaudones (real *Lanius excubitor*, dorsirrojo *L. collurio*, y común *L. senator*), de manera que las variaciones intraespecíficas debidas a distintos factores ambientales cambiantes en el tiempo y en el espacio, así como las similitudes y diferencias interespecíficas, merecen una atención especial.

La biología de reproducción de estas especies de alcaudones ha sido investigada con cierta amplitud y profundidad fuera de la Península Ibérica (Schön 1979, Bassin 1982, Yosef y Pinshow 1988a, 1988b, Yosef 1992a para el alcaudón real; Ash 1970, Diehl y Myrcha 1973, Blümel 1975, Yosef 1992a, Lefranc 1979, Carlson 1983, 1989, Jakober y Stauber 1983, Lefranc et al. 1989, Rudin 1990, para el alcaudón dorsirrojo; Ullrich 1971, Lefranc et al.

1989, para el alcaudón común; entre otros); sin embargo, la información acerca de las poblaciones ibéricas se restringe a los estudios de Soler et al. (1987), De la Cruz (1983), y De la Cruz y De Lope (1985) sobre el alcaudón real, y de Bonals et al. (1985) sobre el alcaudón común.

MATERIAL Y METODOS

El área de estudio se localiza en la provincia de León, noroeste de España, y comprende el valle del río Torío ($42^{\circ}35' - 43^{\circ}02'N$, $5^{\circ}25' - 5^{\circ}35'E$). En ella confluyen el piso bioclimático supramediterráneo de la región biogeográfica mediterránea y el piso montano de la región eurosiberiana. Aparecen robledales en el piso supramediterráneo, y robledales, hayedos y abedulares en el piso montano, como vegetación climácica (Rivas-Martínez 1987). En cuanto al paisaje, la mitad sur del valle está cubierta por prados en regadío con setos, labor intensiva y matorral-robledal; y la mitad norte por prados en regadío con setos, prados naturales, pastizal, matorral, pequeñas manchas de frondosas, y roquedo. El período de estudio fue 1988-1990. En la Fig. 1 se ofrecen las características meteorológicas del área durante el período de estudio. Los alcaudones real (en adelante LE) y común (en adelante LS) ocupan un nivel altitudinal en el que se localiza la estación meteorológica de La Virgen del Camino (890 m), mientras que el alcaudón dorsirrojo (en adelante LC) está mejor representado por la estación de La Robla (960 m).

Se hallaron 42 territorios de LE, 47 de LC, y 25 de LS, durante la época de reproducción. Fueron encontrados 65 nidos de LE, 97 de LC, y 10 de LS, incluyendo puestas regulares, reposiciones y nidos encontrados en el mismo territorio en años diferentes. Se consideraron puestas de reposición y segundas puestas sólo aquellas localizadas en el interior de territorios donde se detectó una primera puesta. Para cada apartado del estudio se tuvo en cuenta un número variable de territorios o nidos, centrando el esfuerzo en primeras puestas.

La fenología de reproducción fue establecida mediante el conocimiento preciso de la duración de las distintas fases, además de la extrapolación de las duraciones medias si se disponía de alguna fecha de referencia (por ejemplo, día de eclosión del primer pollo). Para los cálculos de duración de las fases de reproducción, la construcción del nido dura desde el día de acarreo de los primeros materiales hasta el día de puesta del primer huevo (excluido), la incubación desde el día de puesta del primer huevo hasta el día de eclosión del primer pollo (excluido), y la estancia de los pollos en el nido desde el día de eclosión del primer pollo hasta el día de abandono del nido por el último pollo (incluido).

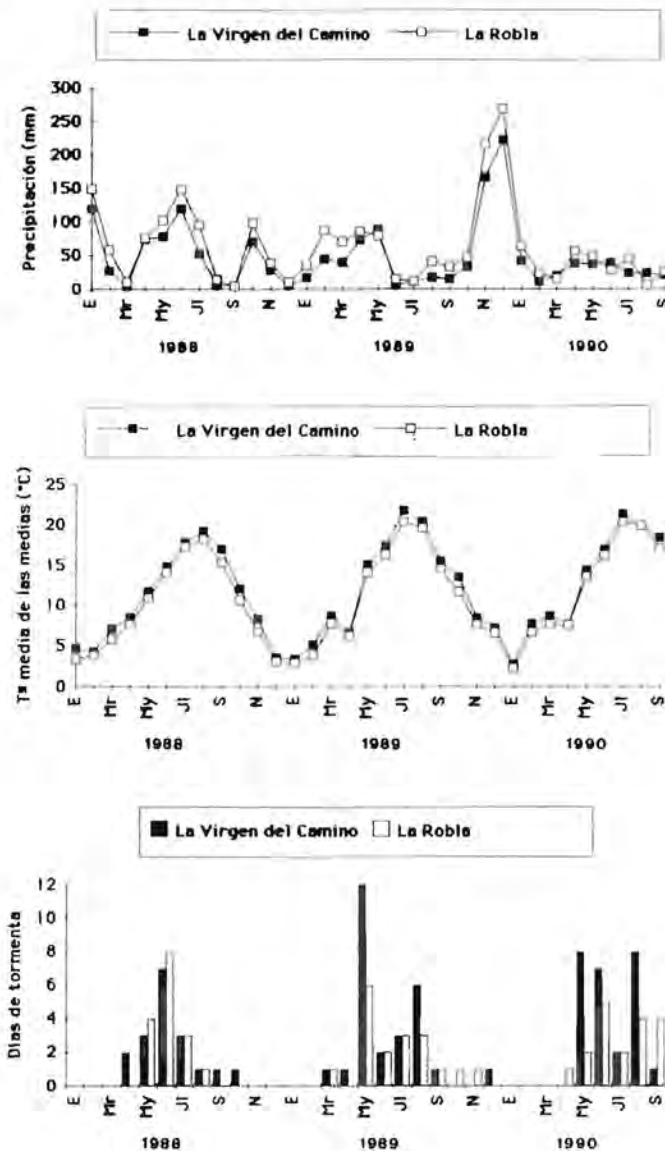


Figura 1. Características climáticas del área de estudio. La estación de La Virgen del Camino está situada a 890 m snm y la de La Robla a 960 m snm. Datos cedidos por el Centro Meteorológico Zonal del Duero.

Climatic characteristics of the study area (La Virgen del Camino station, at 890 m elevation; La Robla station, at 960 m elevation). From top to bottom, mean monthly air temperature, monthly rainfall, number of stormy days per month.

El diámetro exterior e interior de cada nido fueron estimados hallando la media de los valores máximo y mínimo. Los nidos se pesaron después de que los pollos los abandonaran. La orientación de los nidos se calculó mediante una brújula, anotando los grados de desviación con respecto al norte. Fueron establecidas arbitrariamente cinco categorías de la exposición de los nidos en el interior de los arbustos o árboles, de mayor a menor: 1 (muy expuesto, nido visible a una distancia superior a 2 m desde el borde del arbusto-árbol), 2 (bastante expuesto, nido visible a una distancia inferior a 2 m desde el borde del arbusto-árbol), 3 (expuesto, nido visible desde el borde del arbusto-árbol), 4 (poco expuesto, es necesario apartar algunas ramas para poder ver el nido pero con cierta facilidad), y 5 (muy poco expuesto, es necesario apartar ramas con dificultad para poder ver el nido). A cada nido se le adjudicó uno de estos valores o los intermedios.

Para evitar molestias a las aves en una fase crítica, no se estimó el intervalo de tiempo entre la puesta de cada huevo, y tampoco entre la eclosión de cada pollo. El comienzo de la incubación propiamente dicha fue comprobado mediante la temperatura de los huevos al tacto (fríos o calientes), de forma casual en el momento de encontrar el nido o de controlar el tamaño de puesta. La forma de los huevos se estimó según la fórmula propuesta por Väisänen (1969): $Fr=(L/A)\times 100$, donde L es la longitud máxima media y A la anchura máxima media. El color de los huevos ha sido descrito mediante el examen de fotografías tomadas en el momento de ser pesados y medidos, asumiendo la subjetividad propia de este análisis.

Para los cálculos de la frecuencia de cebas se supone que todos los pollos o jóvenes de cada nido o grupo familiar reciben el mismo número de cebas. El desarrollo de los pollos fue descrito mediante visitas periódicas a los nidos, anotando los datos sobre apertura de los ojos, color de los ojos, color de la cavidad bucal, color del culmen, presencia del diente de eclosión, color de los tarsos, desarrollo del plumaje, color de los pollos, y crecimiento de los pollos. El desarrollo del plumaje se ha estudiado teniendo en cuenta las zonas pterilas señaladas por Clench (1985). Para conocer el crecimiento de los pollos, éstos fueron pesados y se midió el tarso, culmen, tercera primaria, rectrices centrales y álula, en el caso de las plumas desde el momento en que surgieron los cañones. Las curvas de crecimiento ponderal fueron ajustadas de acuerdo con el método gráfico propuesto por Ricklefs (1967).

En cuanto al fracaso de reproducción, se consideró abandono al hallazgo de la puesta completa con los huevos intactos y fríos, o de todos los pollos muertos e intactos; y depredación al hallazgo de huevos rotos o a la ausencia de huevos o pollos en nidos que previamente los contenían. La mortalidad de pollos debida directamente a molestias ocasionadas durante las visitas a los

nidos (por ejemplo, salida prematura del nido) no ha sido tenida en cuenta en los cálculos sobre el éxito de reproducción. No obstante, tan sólo murieron dos pollos de LC y uno de LS en estas circunstancias. Los huevos que no eclosionaron se consideraron infértiles (aunque fueron mayoritariamente embriones muertos) si se comprobó la eclosión de otros huevos en la misma puesta.

La dependencia y emancipación de los jóvenes fue investigada mediante el marcaje de pollos en nido, colocando a cada ejemplar una anilla metálica convencional en el tarso derecho y dos anillas plásticas de color en el izquierdo. El código de color se cambió en cada pollada. Posteriormente, los territorios de nidificación y áreas circundantes fueron visitados periódicamente desde el abandono del nido por los pollos, utilizando telescopio para la identificación de los jóvenes. Se denomina joven independiente o emancipado aquél que ya no es cebado por el adulto ni es acompañado por éste. Salvo señalización en contra, lo afirmado en el apartado de emancipación de los jóvenes se refiere a individuos marcados e identificados.

El tamaño de las muestras utilizadas en los distintos apartados, tales como huevos medidos, se indica en los resultados. Los cálculos estadísticos fueron realizados con el programa Stat View 512+ para Macintosh. Para evitar la farragosidad, en los casos en que los resultados de un test implicaron un número excesivo de valores continuados, se señala únicamente el test utilizado y la existencia o inexistencia de significación (probabilidad límite para la significación 0,05).

RESULTADOS

1. Consideraciones generales

1.1. Dispersión reproductiva

Durante el período de estudio fueron registrados tres contactos agresivos entre ejemplares de LE, todos en marzo, mes en el que comienzan a construir los nidos. En ellos se observó siempre a tres individuos muy próximos entre sí, aunque en la persecución sólo participaban dos. 25 contactos agresivos entre ejemplares de LC se repartieron así: 52% entre machos, 28% de macho hacia hembra, 8% de macho hacia joven, 4% entre hembras, 4% de hembra hacia macho, y 4% de hembra hacia joven. Los contactos agresivos se registraron entre mayo y agosto en todas las fases de reproducción. Estos contactos consistieron generalmente en la persecución de un ave intrusa por parte de otra propietaria del territorio invadido, hasta la expulsión de la primera. No fueron observados contactos agresivos intraespecíficos en el caso de LS.

La distancia media de los nidos-parejas de LE al nido-pareja más cercano fue 574 m (d.e.=290, n=42) en hábitat de mosaico (cultivos-barbecho-matorral-bosquetes). En el caso de LC, esta distancia media varió entre 64 m en algunas campiñas y 1230 m en hábitats dominados por labor intensiva (véase una información más detallada en Hernández en prensa a). Este parámetro alcanzó el valor de 1050 m (d.e.=431, n=6) en hábitats dominados por labor intensiva, siendo 203 m (d.e.=64, n=15) en robledal aclarado, para LS.

La distancia media entre nidos de LE de primeras puestas y primeras reposiciones fue 96 m (d.e.=59, n=8). En dos segundas reposiciones las distancias estimadas fueron: 85 m a la primera reposición y 90 m a la primera puesta, y 55 m a la primera reposición y 140 m a la primera puesta. La distancia media entre nidos de primeras y segundas puestas fue 56 m (d.e.=9, n=4). Los nidos de reposiciones y segundas puestas nunca se encontraron en el mismo arbusto o árbol utilizado para la primera puesta. En nueve de los 12 territorios donde fueron encontrados nidos en 1988 se volvió a encontrar nidos en 1989 (75 %), ocurriendo el 66,67 % de las veces entre 1988 y 1990, y el 80 % entre 1989 y 1990 (n=15 nidos en 1989), considerando que el mismo territorio está ocupado cuando se encuentra un nido a menos de 250 m del construido el año anterior y teniendo en cuenta primeras puestas. La distancia media entre nidos de primeras puestas localizados en el mismo territorio en 1988 y 1989 fue 74 m (d.e.=68, n=9), y 65 m (d.e.=77, n=12) en el caso de 1989 y 1990. En ambos casos, el 33,34 % de las veces el nido fue instalado en el mismo arbusto o árbol utilizado el año anterior. En visitas llevadas a cabo en septiembre y octubre de 1988, se pudo observar un ejemplar de LE en ocho de los 12 territorios donde se encontraron nidos ese año, a una distancia media de 95 m (d.e.=61, n=8) desde el nido.

La distancia media entre nidos de LC de primeras puestas y primeras reposiciones fue 19 m (d.e.=17, n=12), siendo 34 m (d.e.=24, n=5) entre primeras y segundas reposiciones, y 38 m (d.e.=26, n=5) entre primeras puestas y segundas reposiciones. En un sólo caso los nidos de la primera y segunda reposición se encontraron en el mismo arbusto utilizado para la primera puesta. En 28 de los 37 territorios donde fueron encontrados nidos en 1988 se volvió a encontrar nidos en 1989 (75,67 %), considerando que el mismo territorio está ocupado cuando se encuentra un nido a menos de 60 m del construido el año anterior y teniendo en cuenta primeras puestas. La distancia media entre nidos de primeras puestas localizados en el mismo territorio en 1988 y 1989 fue 15 m (d.e.=16, n=28), ubicándose el 39,28 % de las veces en el mismo arbusto.

En cuanto a LS, el escaso número de nidos encontrados no aconseja la realización de estos análisis. Sobre el territorialismo interespecífico de los alcaudones, consúltese Hernández (1993 a).

1.2. Fenología de reproducción

La Fig. 2 y la Tabla 1 reflejan la fenología de reproducción de los alcaudones. En términos generales, el período de reproducción de LE, desde el comienzo de la construcción del nido hasta que los pollos salen de él, se extiende desde finales de febrero hasta mediados de junio para primeras puestas, y desde mediados de abril hasta comienzos de julio para reposiciones. En el caso de LC, se prolonga desde comienzos de mayo hasta mediados de julio para primeras puestas, y desde finales de mayo hasta mediados de agosto para reposiciones. Teniendo en cuenta primeras puestas, LS pone o incuba en mayo y junio, y los pollos están en el nido en junio y comienzos de julio. Así, la fenología de reproducción se retrasa en el sentido LE-LS-LC. Con respecto a 1988, LE muestra un retardo en 1989 y un adelanto en 1990, mientras LC muestra un adelanto en 1989.

La información obtenida acerca de posibles segundas puestas se reduce a los siguientes datos sobre LE: a 50 m de un nido del que volaron cinco pollos el 4.5.90, otros cinco pollos abandonan otro nido el 27.6.90 (el primer huevo fue puesto alrededor del 18 de mayo, extrapolando la duración media estimada para las diferentes fases de reproducción); el 29.7.90 se observaron tres familias con jóvenes no emancipados, cuyos nidos fueron encontrados a escasa distancia (50-70 m) de los utilizados para la primera puesta (los pollos de las primeras puestas abandonaron los nidos entre el 3 y el 13 de mayo). No han sido comprobadas segundas puestas en LC, constatándose que los territorios son abandonados después del éxito en primeras puestas o reposiciones. Aunque no se dispone de datos seguros, es probable que LS realice puestas de reposición, ya que las parejas permanecen en el territorio cuando falla la primera puesta. A esto hay que unir un registro de una pareja finalizando la construcción del nido el 7.7.90, si bien luego no puso o la puesta fue depredada, y cinco registros de familias con jóvenes ya colilargos pero no independientes durante los primeros veinte días de agosto de 1990. Tampoco han sido comprobadas segundas puestas en LS.

1.3. Duración de las fases de reproducción

En la Tabla 2 se muestra la duración media de las fases de construcción del nido, incubación y estancia de los pollos en el nido, de las tres especies de alcaudones. No se dispone de datos sobre la duración de la construcción del

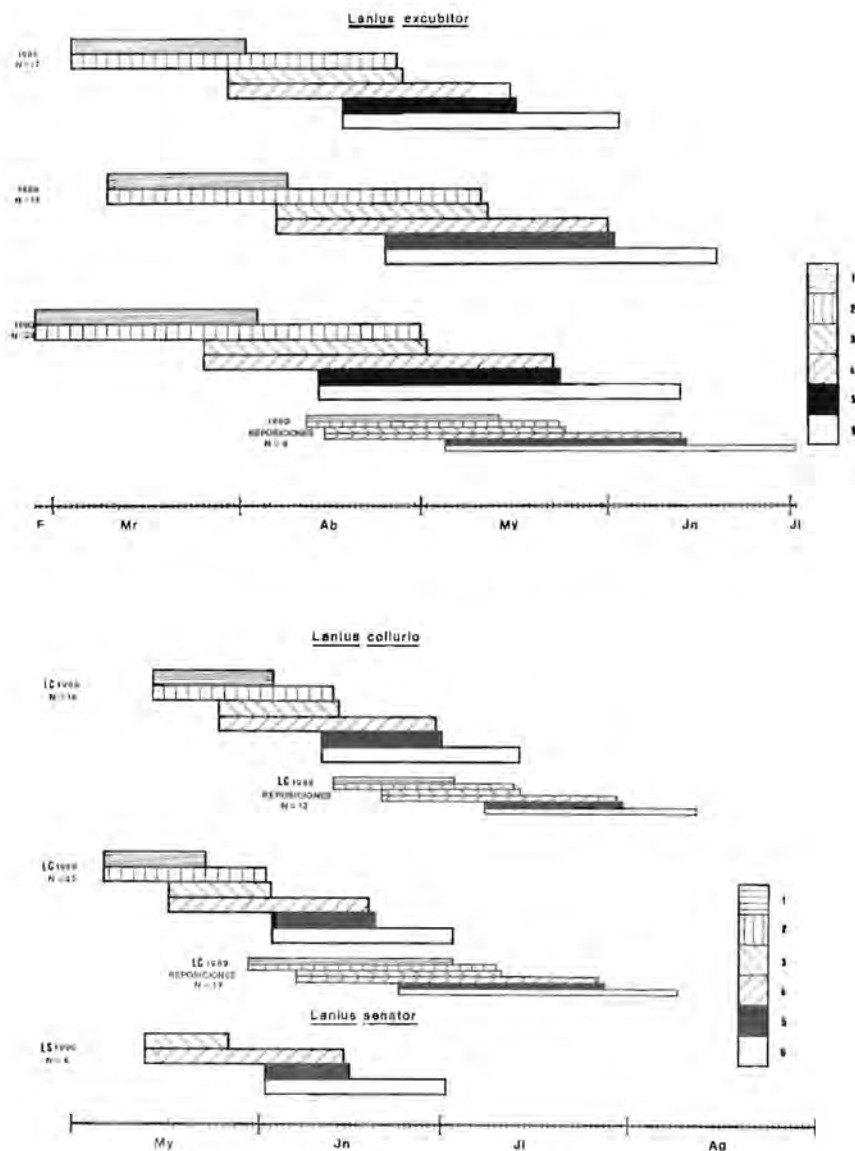


Figura 2. Fenología de reproducción. Las figuras se refieren a primeras puestas si no se indica otra cosa. 1: comienzo de la construcción del nido. 2: nidos en construcción. 3: puesta del primer huevo. 4: huevos en el nido. 5: eclosión del primer pollo. 6: pollos en el nido. N: número de nidos. *Breeding phenology. Data refer to first clutches unless otherwise stated. 1: start of nest building. 2: nest building. 3: first egg laid. 4: eggs in the nest. 5: first nestling hatching. 6: nestlings. N: number of nests.*

TABLA 1

Variación individual en la fecha de comienzo de la puesta. 1p: primeras puestas. r: reposiciones. n: número de nidos.
Individual variation in the date of the beginning of laying. 1p: first clutches. r: replacement clutches. n: number of nests.

	<i>L. excubitor</i>			<i>L. collurio</i>			<i>L. senator</i>		
	1988 (1p)	1989 (1p)	1990 (1p)	1990 (r)	1988 (1p)	1988 (r)	1989 (1p)	1989 (r)	1990 (1p)
	%n	%n	%n	%n	%n	%n	%n	%n	%n
21 marzo-31 marzo	9,1	-	33,3	-	-	-	-	-	-
1 abril-10 abril	18,2	11,1	26,7	-	-	-	-	-	-
11 abril-20 abril	45,4	22,2	20	16,7	-	-	-	-	-
21 abril-30 abril	27,3	11,1	13,3	33,3	-	-	-	-	-
1 mayo-10 mayo	-	44,5	6,7	33,3	-	-	-	-	-
11 mayo-20 mayo	-	11,1	-	-	-	-	21,4	-	66,7
21 mayo-31 mayo	-	-	-	16,7	50	-	71,4	-	33,3
1 junio-10 junio	-	-	-	-	16,7	-	7,2	14,3	-
11 junio-20 junio	-	-	-	-	33,3	-	-	42,8	-
21 junio-30 junio	-	-	-	-	-	-	-	14,3	-
1 julio-10 julio	-	-	-	-	-	25	-	28,6	-
11 julio-20 julio	-	-	-	-	-	75	-	-	-
n	11	9	15	6	6	4	14	7	3

nido por LS. El pequeño tamaño de las muestras no permite la aplicación de tests estadísticos, pero se detectan algunas tendencias. Así, considerando primeras puestas de LE, no se observan diferencias notables en la duración media de la construcción del nido en los distintos años, pero sí en 1990 entre primeras puestas y reposiciones, con una construcción más rápida en reposiciones. No se observan diferencias apreciables en la duración media de la incubación entre años en primeras puestas, ni entre primeras puestas y reposiciones en 1990. En cuanto a la duración media de la estancia de los pollos en el nido, se aprecian ciertas diferencias entre años para primeras puestas, con una mayor duración en 1990, pero no entre primeras puestas y reposiciones en 1990.

TABLA 2

Duración de las fases de reproducción. Valores en días. LE: *Lanius excubitor*. LC: *Lanius collurio*. LS: *Lanius senator* \bar{x} : media. d.e.: desviación estándar. n: número de nidos.

Duration of the reproduction stages (nest building, incubation, nestling period). Values in days. LE: Lanius excubitor. LC: Lanius collurio. LS: Lanius senator \bar{x} mean. d.e.: standard deviation. n: number of nests.

	Construcción del nido			Incubación			Pollos en el nido		
	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n
LE 1988 1ª puesta	26,2	0,5	4	18,8	0,7	6	18,7	0,9	7
LE 1989 1ª puesta	27,7	0,6	3	19,0	1,1	6	18,5	0,6	4
LE 1990 1ª puesta	27,7	3,0	6	20,1	1,2	10	21,0	1,4	8
LE 1990 Reposición	11,0	1,4	2	20,5	0,7	2	20,2	1,9	4
LC 1988 1ª puesta	11,5	3,5	2	18,0	0,0	2	15,0	1,0	3
LC 1988 Reposición	8,3	0,6	3	17,3	0,6	3	14,0	0,7	5
LC 1989 1ª puesta	10,7	1,5	4	17,6	0,9	5	14,0	0,8	4
LC 1989 Reposición	9,3	2,1	3	16,2	2,2	4	14,1	1,0	9
LS 1990 1ª puesta	-	-	-	19,5	0,7	2	16,5	0,7	2

No se aprecian grandes diferencias en la duración de las fases de reproducción de LC en ningún caso, ya sea teniendo en cuenta primeras puestas en diferentes años o primeras puestas y reposiciones en un año concreto. No obstante, se detecta una menor duración de la construcción del nido y la incubación en reposiciones. En general, las desviaciones estándar más altas se producen en la duración de la construcción del nido, tanto en LE como en LC. La duración de las fases de reproducción se incrementa en el sentido LC-LS-LE.

2. Emparejamiento y parada nupcial

Entre mediados y finales de enero los dos componentes de la pareja de LE se comunican vocalmente a corta o larga distancia. Desde febrero hasta comienzos de abril, teniendo en cuenta tanto primeras puestas como reposiciones, además de comunicaciones vocales se observan vuelos de celo que son realizados por ambos consortes alternativamente. En ellos, el ave asciende progresivamente hasta una altura de 50-90 m, y mantiene una trayectoria ondulante reclamando en cada elevación. Tales vuelos suelen ser de larga distancia (200-300 m). Las cebas de cortejo se registran en marzo y abril, antes o durante la construcción del nido. La hembra es cebada por el macho en la copa de arbustos o árboles cercanos al lugar de nidificación (5-55 m), aunque también en el suelo. Fueron observadas cópulas en los primeros días de abril, durante la construcción del nido y ya iniciada la puesta. En ellas, la hembra estaba situada a escasa distancia del nido (3-8 m) en las ramas exteriores de un arbusto o árbol. Al aproximarse el macho, la hembra hace vibrar las alas y a continuación se produce la cópula, que dura 2-3 s. En una ocasión la cópula fue precedida de una ceba.

La llegada de LC a sus territorios de nidificación se detectó en los seis primeros días de mayo todos los años, siendo los machos los primeros en ocuparlos. Inmediatamente se observan las primeras paradas nupciales (la más temprana fue observada el 5.5.89), que se prolongan hasta mediados de julio, teniendo en cuenta primeras puestas y reposiciones. La parada nupcial es precedida a menudo por una ceba de cortejo. Durante la construcción del nido se registraron cebas de cortejo pero no paradas nupciales. En una muestra de 14 paradas nupciales la duración media fue 11 s (rango 4-30 s). El desarrollo de paradas nupciales parece concentrarse en un día solamente, aunque con gran intensidad. La frecuencia de paradas nupciales y cebas de cortejo es alta por la mañana y por la tarde, sien-

do menor al amanecer y horas centrales del día, mientras la tasa de consumo de presas referida a la alimentación propia del macho y de la hembra sigue un patrón temporal inverso (Fig. 3). Sólo en una ocasión se observó una cópula: el 8.7.89 un macho posado sobre la copa de un arbusto agita las alas, la hembra va hacia él y se posa al lado haciendo vibrar las alas también, e inmediatamente copulan durante 3 s. No desarrollaron parada nupcial antes de la cópula, desconociéndose la fase de reproducción en la que se encontraban.

Los primeros ejemplares de LS aparecen en la segunda quincena de abril, y su canto se escucha en mayo. En este mes se observan persecuciones de machos hacia hembras y cópulas.

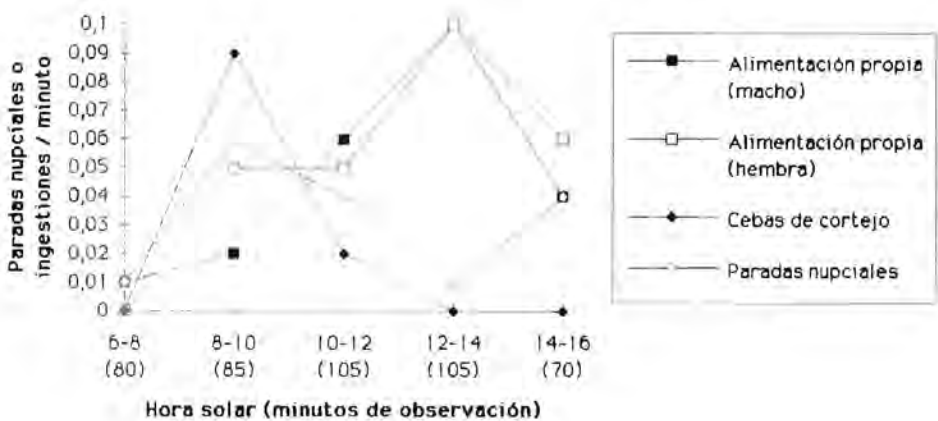


Figura 3. Frecuencia de paradas nupciales, cebas de cortejo, y alimentación propia durante esta fase, en una pareja de *Lanius collurio*. Los datos se obtuvieron el 18 de mayo de 1989, 13 días antes del comienzo de una primera puesta.

Frequency of courtships, of courtship feeding, and of self-feeding during this stage, in one Lanius collurio pair. Data were obtained on May 18th, 1989, 13 days before the beginning of a first clutch.

3. Construcción del nido

3.1. Descripción general

En la construcción de los nidos de LE participan el macho y la hembra. Ambos ejemplares son capaces de transportar material y colocarlo, pero es habitual que uno de ellos, quizás la hembra, se encargue de acarrear y colocar el material, a la vez que el otro simplemente lo transporta, dejándolo sobre el nido o dándoselo en el pico al individuo constructor. El nido está compuesto por un armazón exterior de ramas dispuestas de forma laxa, un forro interior muy compacto constituido por ramitas delgadas, tallos y raíces, y un fondo de cuenco, construido con materiales vegetales finos y blandos, sobre el que descansarán los huevos. Además, suelen incluir como material de construcción plumón, plumas y pelo, principalmente en el forro y en el fondo. Después de que la base está construida, el material es colocado desde el interior del nido, donde ambos ejemplares se sientan con frecuencia y parecen hacer presión hacia abajo y hacia los lados para dar forma y tamaño al cuenco.

El material es recogido fundamentalmente en el suelo, aunque también obtienen lana de oveja y musgo sobre arbustos y árboles. Además de recoger tallos y otros materiales ya sueltos, los pueden arrancar con el pico. En un radio de 2-3 m el ave picotea varias veces en el suelo antes de dirigirse al nido, transportando más de un elemento a la vez, pero frecuentemente acarrea sólo una rama o tallo. En la construcción de un nido, ya avanzado, situado en bosque aclarado, la duración media de recogida de material en el suelo fue 33 s (d.e.=29, n=20), y la distancia media desde el nido 9 m (d.e.=15, n=19). Sin embargo, en la construcción de otro nido, todavía mediado, localizado en cultivo-barbecho, la distancia de recogida de material fue notablemente superior (aunque no cuantificada convenientemente), desplazándose los alcaudones con asiduidad hasta más allá de 100 m desde el nido.

En la Fig. 4 aparece la frecuencia de acarreo de material a lo largo del día en nidos en los que la construcción está avanzada en distintos grados. Se deduce, en este sentido, una mayor frecuencia por la mañana, y en nidos menos avanzados. Con lluvia moderada o fuerte, y nieve, paralizan la construcción del nido. En un nido a media construcción, el tiempo medio que los individuos permanecían en su interior colocando el material fue 16 s (d.e.=10, n=34).

La construcción de los nidos de LC también fue realizada por el macho y la hembra, participando ambos en el transporte de material. El macho aporta

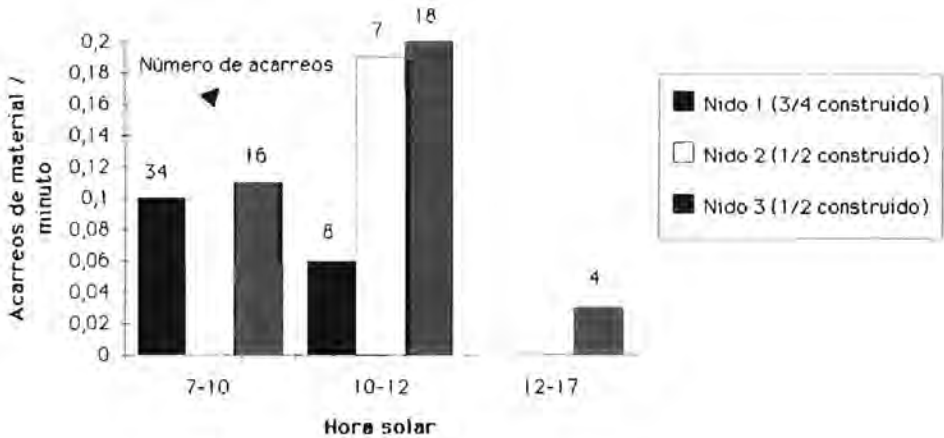


Figura 4. Frecuencia de acarreo de material para la construcción del nido por *Lanius excubitor*, en nidos a mitad de construcción (1/2 construido) o más avanzados (3/4 construido). Los nidos 1 y 2 son de primeras puestas (datos de marzo) y el nido 3 de reposición (datos de abril).

Frequency of carrying nest building material by Lanius excubitor in half built nests (1/2 built) or more advanced ones (3/4 built). Nests 1 and 2 refer to first clutches (March data); nest 3 refers to one replacement clutch (April data).

generalmente material más grueso y grande (ramas delgadas, tallos largos) que la hembra (tallos finos, vilanos de compuestas). La estructura del nido es semejante a la indicada para LE, pero el armazón está constituido por ramas más delgadas y tallos. Es típica la utilización abundante de musgo, y también incluyen plumón, plumas y pelo. Recogen la mayoría del material en el suelo, bien suelto o arrancándolo, bien almacenando en el pico varios elementos o acarreando sólo uno, aunque también recogen parte posados en plantas bajas, arbustos y árboles. La distancia media de recogida de material desde el nido fue 22 m (d.e.=24, n=26) para el macho, y 23 m (d.e.=25, n=5) para la hembra, no apreciándose diferencias significativas entre sexos ($t=0,10$, 29 g.l., $p>0,05$); el nido considerado estaba en construcción recién comenzada.

La tasa de acarreo de material registrada en un nido en construcción recién comenzada fue mayor para el macho que para la hembra, observándose un máximo en el intervalo horario 8-10 h para ambos (Fig. 5). En la misma figura puede notarse que la frecuencia de caza aumenta al disminuir la tasa de acarreo de material. En esta fase, la distancia media de caza desde el nido fue 35 m (d.e.=21, n=9) para el macho, y 45 m (d.e.=26, n=3) para la hembra, no apreciándose diferencias significativas entre sexos ($t=0,71$, 10 g.l., $p>0,05$).

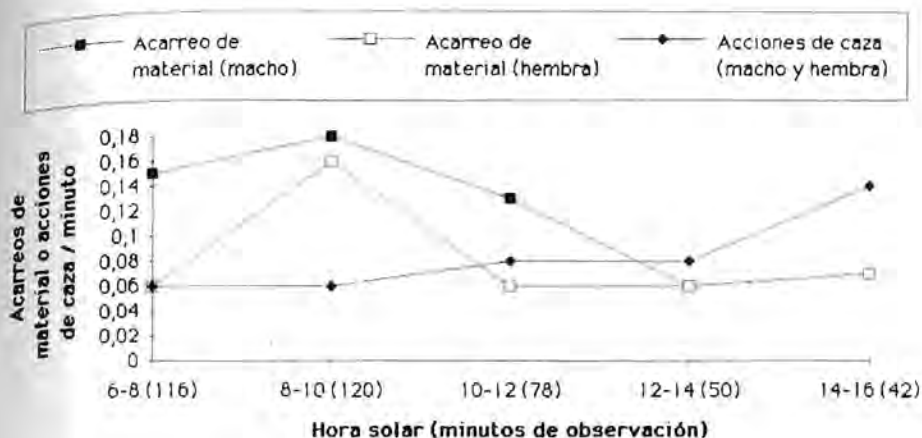


Figura 5. Frecuencia de acarreos de material para la construcción del nido y de acciones de caza durante esta fase, en una pareja de *Lanius collurio*. Datos sobre un nido de primera puesta al comienzo de su construcción obtenidos en mayo.

Frequency of carrying nest building material and hunting actions during this stage, in one Lanius collurio pair. Data on a first clutch nest around the start of its building obtained on May.

Los datos obtenidos sobre la construcción del nido por LS se reducen a la observación de cuatro recogidas de material entre 35 m y 80 m de distancia al nido. La estructura de sus nidos es similar a la de los nidos de LE y LC. Es típica la utilización de botones florales.

El emplazamiento de los nidos (taxones vegetales utilizados, altura al suelo, etc.) se trata con detalle en Hernández (en prensa a).

3.2. Tamaño de los nidos

Se aprecian diferencias significativas en el diámetro exterior medio de los nidos de las tres especies de alcaudones ($F_{2,111}=402,29$, $p<0,001$), disminuyendo en el sentido LE-LC-LS (Tabla 3). Sin embargo, sólo se observan diferencias significativas en este aspecto en los pares LE-LC y LE-LS (t), y no en LC-LS ($t=1,16$, 57 g.l., $p>0,05$). Los resultados son similares (F , t) considerando el diámetro interior y la profundidad del nido. En el caso de la altura del nido, las diferencias son significativas (F , t) en todos los análisis. La desviación estándar es siempre superior en las medidas externas (diámetro exterior y altura).

TABLA 3

Medidas de los nidos. Valores en cm. D: Diámetro exterior. d: diámetro interior. H: Altura. h: profundidad. \bar{x} media. d.e.: desviación estándar. n: número de nidos.
 Measurements of the nests. Values in cm. D: external diameter. d: inner diameter H: height. h: depth \bar{x} mean. d.e.: standar deviation. n: number of nests.

	D		d		H		h		n
	\bar{x}	d.e.	\bar{x}	d.e.	\bar{x}	d.e.	\bar{x}	d.e.	
<i>L. excubitor</i>	18,3	1,3	10,0	0,8	11,3	1,4	5,7	0,7	55
<i>L. collurio</i>	12,4	0,9	7,8	0,7	8,7	1,0	4,8	0,8	52
<i>L. senator</i>	12,0	0,9	7,3	0,7	7,2	0,9	4,5	0,6	7

El peso medio de los nidos de LE fue 149,78 g (d.e.=28,48, n=9), y el de los nidos de LC 41,98 g (d.e.=7,55, n=21), existiendo diferencias interespecíficas significativas ($t=16,39$, 28 g.l., $p<0,001$). Un nido de LS pesó 30 g. No se aprecian diferencias significativas entre el peso de nidos de LC pertenecientes a primeras puestas ($\bar{x}=41,61$, d.e.=5,95, n=9) y reposiciones ($\bar{x}=41,85$, d.e.=9,68, n=10) ($t=0,06$, 17 g.l., $p>0,05$).

3.3. Orientación de los nidos

La mayoría de los nidos de LE están orientados al NE y SE, con moderada importancia de nidos centrados y con orientación SO, y baja con orientación NO (Tabla 4). El grueso de los nidos de LC tienen orientación SE, NE y SO, o están centrados, con escaso porcentaje de nidos con orientación NO. Las orientaciones que dominan en los nidos de LS son SE, centrados y SO, con pequeña representación de nidos orientados al NE y NO. No existe asociación significativa entre las especies y la orientación de los nidos ($\chi^2=2,91$, 8 g.l., $p>0,05$).

TABLA 4
Orientación de los nidos. n: número de nidos
Exposure of the nests. NO: NW. SO: SW. n: number of nests

		<i>L. excubitor</i>	<i>L. collurio</i>	<i>L. senator</i>
		% n	% n	% n
NE	(0-90°)	29,23	22,68	10
NO	(90-180°)	6,15	7,22	10
SE	180-270°)	27,69	24,74	30
SO	(270-360°)	16,92	21,65	20
Centrado		20	23,71	30
n		65	97	10

3.4. Exposición de los nidos

Considerando todos los taxones vegetales, la exposición media de los nidos de los alcaudones es próxima a 3, es decir, son visibles observando desde el borde externo de la masa vegetal. No obstante, se registra un aumento de la visibilidad en el sentido LE-LC-LS (3,32, n=65; 3,13, n=97; 2,70, n=10; respectivamente). La exposición media de los nidos de LE emplazados en *Rubus* (3,64, n=33) es inferior a la de los nidos emplazados en *Rosa* (2,81, n=18). En el caso de nidos de LC, la exposición media aumenta en el sentido *Rubus-Crataegus-Rosa* (3,46, n=38; 2,92, n=13; 2,74, n=19; respectivamente).

4. Puesta e incubación

4.1. Descripción general

Según datos correspondientes a 15 puestas de LE, la incubación propiamente dicha comienza con la puesta del último huevo (n=12), aunque ocasionalmente con el penúltimo (n=3). Sólo incuba la hembra. En un nido de reposición situado en hábitat de mosaico la frecuencia de cebas del macho a la hembra disminuyó desde primeras horas de la mañana (0,06 cebas/minuto) hasta las horas centrales del día (0,04 cebas/minuto), incrementándose de nuevo por la tarde hasta 0,1 cebas/minuto, según datos de mayo en 8 h y 15

min de observación. La observación por la mañana durante 102 min de un nido situado en bosque aclarado produjo los siguientes resultados (acciones/minuto): 0,1 para cebas de macho a hembra, 0,06 para acciones de caza del macho para alimentación propia, y 0,02 para acciones de caza de la hembra para alimentación propia, datos pertenecientes a abril. Generalmente, el macho ceba a la hembra en el nido, pero también puede llevarlo a cabo cuando ésta sale del nido en los descansos de incubación. La duración de cuatro descansos controlados varió entre 1 min y 9 min.

Ante la presencia humana, la distancia media de huida de las hembras cuando incuban es 25 m (d.e.=21, n=39), mostrándose normalmente escondidas y silenciosas en ese momento. Después de la salida de la hembra del nido raramente se producen acosos de los alcaudones hacia el depredador potencial, a muy escasa distancia en el mismo arbusto-árbol donde se ubica el nido, y emitiendo sonidos de alarma, siendo más común que ambos ejemplares de la pareja los emitan desde lejos (20-50 m al nido) o se muestren silenciosos a más de 30 m desde el nido. Una vez que el depredador potencial ha abandonado las proximidades del nido, la hembra retorna a él en un plazo variable de tiempo, estimado entre 25 s y 8 min (3 casos).

Los huevos de LC sólo son incubados por la hembra. En un nido, la mayor tasa de cebas del macho a la hembra se produjo a media mañana y media tarde, siendo menor a primeras horas de la mañana y últimas de la tarde (Fig. 6). Una trayectoria similar siguió la frecuencia de consumo de presas referida a la alimentación propia del macho. La alimentación propia de la hembra y los descansos en la incubación mostraron un patrón temporal paralelo, como es lógico, con un máximo a media mañana. A media tarde se registró una baja frecuencia en la alimentación propia de la hembra y en los descansos de incubación, coincidiendo con la máxima frecuencia de cebas. El macho cebó a la hembra tanto en el nido como fuera de él en los descansos de incubación. Ocho descansos de incubación controlados en dos nidos duraron 5 min de media (d.e.=2) y en ellos la hembra se alejó desde el nido 41 m de media (d.e.=23).

La distancia media de huida de las hembras que incuban ante la presencia humana es 1 m (d.e.=1, n=59), saliendo del nido y abandonando el arbusto silenciosamente. Posteriormente, el macho y la hembra emiten en ocasiones reclamos de alarma a una distancia de 30-40 m desde el nido, si el depredador potencial continúa en las proximidades. Tanto el macho, como la hembra en los descansos de incubación, pueden adoptar posturas crípticas cuando están a escasa distancia del nido y detectan a un depredador potencial acercándose a él (Hernández en 1993 b).

Los únicos datos obtenidos sobre LS se refieren a que la hembra huye del nido sin emitir voces de alarma si es sorprendida incubando.

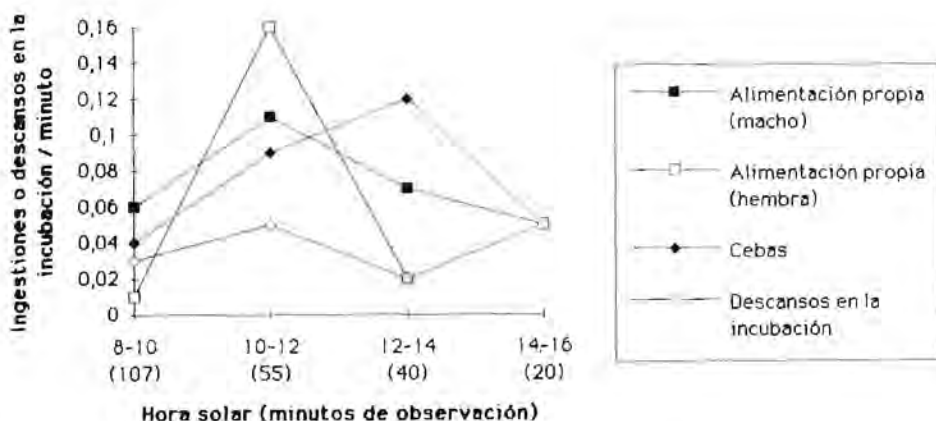


Figura 6. Frecuencia de cebas del macho a la hembra, descansos de la hembra en la incubación, y alimentación propia durante la incubación, en un nido de reposición de *Lanius collurio*. Datos de junio.

Frequency of feeding by the male to the female, of the female resting during incubation, and of self-feeding during incubation stage, in one Lanius collurio replacement clutch nest. June data.

4.2. Tamaño de puesta

El tamaño medio de primeras puestas durante 1988-90 fue 5,66 para LE (d.e.=0,69, rango 4-7, n=41), 5,55 para LC (d.e.=0,83, rango 3-7, n=42), y 5,25 para LS (d.e.=1,50, rango 3-6, n=4), no apreciándose diferencias interespecíficas significativas ($F_{2,84}=0,56$, $p>0,05$). Tampoco se observan diferencias interanuales significativas en el tamaño medio de primeras puestas de LE ($F_{2,38}=0,26$, $p>0,05$) y LC ($F_{2,23}=0,27$, $p>0,05$), teniendo en cuenta únicamente nidos localizados en el intervalo de altitud 800-1100 m; no obstante, se detecta una tendencia progresiva a la disminución en el tamaño de puesta durante el período de estudio (Tabla 5).

No existen diferencias significativas en el tamaño medio de puesta entre primeras puestas y reposiciones de LE en 1990 ($t=0,35$, 23 g.l., $p>0,05$), pero sí en el caso de LC ($t=3,20$, 35 g.l., $p<0,005$) considerando los años 1988-89 y nidos localizados en el intervalo de altitud 800-1100 m, registrándose un descenso en reposiciones (Tabla 5). En cuanto a variaciones con la fecha de puesta, no se aprecian diferencias significativas entre el tamaño medio de puesta de LE en abril y mayo de 1989 ($t=0,56$, 10 g.l., $p>0,05$), pero sí entre marzo, abril y mayo de 1990 ($F_{2,24}=6,43$, $p<0,05$), con un aumento en el sentido marzo-mayo-abril. El tamaño medio de puesta de LC no es significativamente diferente en los distintos meses de 1989 en el intervalo de altitud 800-1100 m ($F_{2,21}=1,71$, $p>0,05$), aunque se observa un decrecimiento en el sentido mayo-junio-julio.

TABLA 5

Variación en el tamaño de puesta. A) Variación interanual. B) Variación entre primeras puestas y reposiciones. C) Variación intermensual considerando tanto primeras puestas como reposiciones. Todos los datos se refieren al intervalo de altitud 800-1100 m. \bar{x} : media. d.e.: desviación estándar. n: número de nidos.

Variation in the clutch size. A) Interannual variation. B) Variation between first and replacement clutches. C) Monthly variation considering first and replacement clutches as a whole. All data refer to 800-1100 m elevation interval. \bar{x} : mean. (d.e.): standard deviation. n: number of nests.

A)	<i>L. excubitor</i> 1ª puesta			<i>L. collurio</i> 1ª puesta		
	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n
1988	5,7	0,4	12	5,7	1,0	6
1989	5,7	0,7	13	5,5	1,0	13
1990	5,6	0,8	16	5,3	0,8	7
B)	<i>L. excubitor</i> 1990			<i>L. collurio</i> 1988-89		
	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n
1ª puesta	5,6	0,8	16	5,5	1,0	19
Reposición	5,7	0,5	9	4,5	1,0	18
C)	<i>L. excubitor</i>					
	1989			1990		
	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n
Marzo	-	-	-	4,8	0,8	5
Abril	5,9	0,4	7	5,9	0,5	15
Mayo	5,6	1,1	5	5,4	0,5	7
<i>L. collurio</i> 1989						
	\bar{x}	d.e.	n			
Mayo	5,4	1,0	13			
Junio	5,0	0,9	8			
Julio	4,3	0,6	3			

La diferencia entre el tamaño medio de primeras puestas de LC durante 1989-90 en los intervalos de altitud 800-1100 m ($\bar{x}=5,38$, d.e.=0,86, n=21) y 1100-1400 m ($\bar{x}=5,69$, d.e.=0,70, n=16) no es significativa ($t=1,15$, 35 g.l., $p>0,05$). El tamaño medio de primeras puestas de LC tiende a disminuir en hábitats con superior densidad poblacional (Tabla 6), si bien el pequeño tamaño de algunas muestras impide realizar un tratamiento estadístico que refuerce tal afirmación.

TABLA 6

Tamaño de puesta de *Lanius collurio* en diferentes hábitats con respecto a la densidad de población. \bar{x} : media. d.e.: desviación estándar. n: número de nidos.
Lanius collurio clutch size in different habitats with respect to population density. \bar{x} : mean; d.e.: standard deviation; n: number of nests.

	Parejas/Km ²	Tamaño de puesta		
		\bar{x}	d.e.	n
Pastizal-Matorral (1990)	3,5	6,0	0,0	3
Borde de bosque-Bosque aclarado (1988-89)	28-100	5,5	1,0	19
Campiña (1990)	152	5,2	0,4	6

4.3. Tamaño, forma y peso de los huevos

La longitud, anchura y peso de los huevos de las tres especies de alcaudones, para el total de puestas encontradas, puede verse en la Tabla 7. Se aprecian diferencias interespecificas significativas en las tres características (longitud media: $F_{2,432}=1258,77$, $p<0,001$; anchura media: $F_{2,432}=1498,75$, $p<0,001$; peso medio: $F_{2,415}=1394,86$, $p<0,001$), aumentando en el sentido LC-LS-LE. Considerando las especies dos a dos, las diferencias son también significativas para las tres características (t), con $p<0,001$ en todos los casos, excepto en LC-LS para la anchura ($t=3,11$, 232 g.l., $p<0,005$). El coeficiente de variación se incrementa en las tres especies en el sentido anchura-longitud-peso. La forma de los huevos es subelíptica y parecida en las tres especies, aunque la esfericidad aumenta ligeramente en el sentido LE-LS-LC ($Fr=138,34$, $Fr=134,91$, $Fr=131,93$, respectivamente). Se observa una correlación positiva y significativa entre las tres características en las tres especies, pero mayor entre el peso y la longitud, y entre el peso y la anchura, que entre la longitud y la anchura (Tabla 8).

TABLA 7

Medidas y peso de los huevos. Datos sobre todas las puestas encontradas durante 1988-1990. Valores de longitud y anchura en cm y de peso en g, \bar{x} ; media. d.e.: desviación estándar. CV: coeficiente de variación. n: número de huevos.

Measurements and weight of the eggs. Data are given for all clutches sampled during 1988-1990. Length and width values in cm and weight values in g, \bar{x} mean. d.e.: standard deviation. CV: coefficient of variation. n: number of eggs.

	\bar{x}	d.e.	CV (%)	Rango	n
<i>L. excubitor</i>					
Longitud	2,67	0,12	4,49	2,35-3,01	201
Anchura	1,93	0,05	2,59	1,76-2,1	201
Peso	4,92	0,42	8,54	3,9-5,9	201
<i>L. collurio</i>					
Longitud	2,19	0,08	3,65	2,02-2,49	208
Anchura	1,66	0,05	3,01	1,44-1,8	208
Peso	2,96	0,33	11,15	2,2-3,8	197
<i>L. senator</i>					
Longitud	2,28	0,08	3,51	2,14-2,42	26
Anchura	1,69	0,05	2,96	1,58-1,78	26
Peso	3,45	0,16	4,64	3,1-3,7	20

TABLA 8

Regresiones entre las medidas y el peso de los huevos. Datos sobre todas las puestas encontradas durante 1988-1990. r: coeficiente de correlación. *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$. g.l.: grados de libertad.

*Correlation between the measurements and the weight of the eggs. Data are given for all clutches sampled during 1988-1990 r: product moments correlation coefficient. * : $p < 0,05$. ** : $p < 0,01$. *** : $p < 0,001$. g.l. : degrees of freedom.*

	Recta de regresión	r	g.l.
<i>L. excubitor</i>			
Peso-Longitud	$P=2,43L-1,56$	0,67**	199
Peso-Anchura	$P=5,14A-5,01$	0,62**	199
Longitud-Anchura	$L=0,61A+1,50$	0,27*	199
<i>L. collurio</i>			
Peso-Longitud	$P=1,82L-1,03$	0,43***	195
Peso-Anchura	$P=4,72A-4,86$	0,73***	195
Longitud-Anchura	$L=0,23A+1,81$	0,15*	200
<i>L. senator</i>			
Peso-Longitud	$P=1,62L-0,30$	0,63**	18
Peso-Anchura	$P=2,27A-0,45$	0,58**	18
Longitud-Anchura	$L=0,57A+1,32$	0,40*	24

No existen diferencias intermensuales significativas (F , t) en el tamaño de los huevos, para cada especie y año, salvo en el caso de la longitud de los huevos de LE en 1990 entre los meses marzo, abril y mayo ($F_{2,94}=4,93$, $p<0,05$) (Tabla 9). Teniendo en cuenta el período de reproducción completo, se aprecian diferencias interanuales significativas en la longitud media de los huevos de LE ($F_{2,198}=7,56$, $p<0,001$), siendo mínima en 1989, y no en la anchura media ($F_{2,198}=0,74$, $p>0,05$) (Tabla 10). Sucede lo contrario para LC, observándose diferencias interanuales significativas en la anchura media ($F_{2,146}=6,15$, $p<0,005$), con un valor mínimo en 1988, y no en la longitud media ($F_{2,146}=1,18$, $p>0,05$). Los huevos de LC son significativamente más pequeños a mayor altitud, tanto en longitud ($t=3,52$, 65 g.l., $p<0,001$) como en anchura ($t=2,67$, 65 g.l., $p<0,05$), considerando los intervalos 800-1100 m y 1100-1400 m en 1990.

Las diferencias en la longitud y anchura medias de los huevos entre diferentes puestas pertenecientes a parejas distintas pero localizadas en un hábitat y altitud similares es siempre significativa (F), teniendo en cuenta por separado 10 puestas de LE correspondientes a abril de 1988, cuatro a abril de 1989, cinco a mayo de 1989, y 12 a abril de 1990, así como 11 puestas de LC correspondientes a mayo de 1989, siete a junio de 1989, y seis a junio de 1990. Los coeficientes de variación de la longitud y anchura de los huevos de cada puesta de LE y LC (CV medio para 33 puestas pertenecientes a parejas diferentes de LE = 2,22 % en longitud y 1,41 % en anchura; CV medio para 45 puestas pertenecientes a parejas diferentes de LC = 1,98 % en longitud y 1,10 % en anchura) son menores que los obtenidos para el total de huevos en todas las puestas encontradas (véase la Tabla 7).

No se detecta una tendencia definida en la correlación entre la longitud media de los huevos de cada puesta y el tamaño de puesta de LE (1988: $r_s=0,33$, $n=10$, $p>0,05$; 1989: $r_s=-0,19$, $n=9$, $p>0,05$; 1990: $r_s=0,13$, $n=19$, $p>0,05$) y LC (1989: $r_s=0,03$, $n=15$, $p>0,05$; 1990: $r_s=-0,17$, $n=9$, $p>0,05$), teniendo en cuenta puestas localizadas a igual altitud. Sin embargo, en las dos especies las correlaciones más elevadas son negativas.

4.4. Color de los huevos

Fueron fotografiadas y examinadas 12 puestas de LE, 44 de LC y cinco de LS. Los huevos de las tres especies son lisos y brillantes. El color

TABLA 9

Variación intermensual en las medidas de los huevos considerando tanto primeras puestas como reposiciones. Todos los datos se refieren al intervalo de altitud 800-1100 m. \bar{x} : media. d.e.: desviación estándar. n: número de huevos.

Monthly variation in egg size for all clutches pooled (first and replacement). All data refer to 800-1100 m. elevation interval. \bar{x} mean. d.e.: standard deviation. n: numbers of eggs.

	LONGITUD (cm)			ANCHURA (cm)		
	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n
<i>L. excubitor</i> 1989						
Abril	2,63	0,1	23	1,93	0,04	23
Mayo	2,61	0,1	28	1,93	0,06	28
<i>L. excubitor</i> 1990						
Marzo	2,68	0,12	11	1,96	0,03	11
Abril	2,66	0,11	70	1,94	0,06	70
Mayo	2,76	0,13	16	1,92	0,03	16
<i>L. collurio</i> 1989						
Mayo	2,19	0,08	56	1,67	0,05	56
Junio	2,2	0,1	36	1,67	0,03	36
Julio	2,18	0,07	9	1,71	0,07	9

TABLA 10

A) Variación interanual en las medidas de los huevos considerando todos los meses y el intervalo de altitud 800-1100 m. B) Variación altitudinal en las medidas de los huevos de *Lanius collurio*, considerando todos los meses. \bar{x} : media. d.e.: desviación estándar n.: número de huevos.

A) Interannual variation in egg size for all months pooled, 800-1100 m elevation interval. B) Altitudinal variation in the Lanius collurio egg size, all months pooled. \bar{x} : mean. d.e.: standard deviation n: number of eggs.

	LONGITUD (cm)			ANCHURA (cm)			TAMAÑO (LxA)
	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n	
A) <i>L. excubitor</i>							
1988	2,7	0,11	53	1,93	0,05	53	5,21
1989	2,62	0,1	51	1,93	0,05	51	5,06
1990	2,68	0,12	97	1,94	0,05	97	5,2
<i>L. collurio</i>							
1988	2,21	0,09	25	1,64	0,05	25	3,62
1989	2,19	0,09	105	1,67	0,05	105	3,66
1990	2,22	0,05	19	1,67	0,04	19	3,71
B) <i>L. collurio</i>							
800-1100 m	2,22	0,05	19	1,67	0,04	19	3,71
1100-1400 m	2,16	0,06	48	1,63	0,06	48	3,52

de fondo de los huevos de LE suele ser blanco ocráceo. Presentan un moteado distribuido por toda la superficie con manchas de tamaño variable, aunque generalmente son medianas-grandes con un fondo de moteado fino. La densidad del moteado también es variable, pero tiende a media-alta, formándose un casquete de tamaño variable en el polo ancho con una densidad de moteado muy alta. Las manchas son marrones con diferentes tonos en toda la superficie del huevo, a las que se añaden manchas violetas en el casquete. Se observa muy escasa variabilidad entre los huevos de cada puesta, y escasa entre los huevos de parejas diferentes.

El color de fondo de los huevos de LC es siempre claro, aunque variable: crema muy claro (34,09 % de frecuencia de aparición en puestas), blanco (25%), rosa (9,09%), crema-rosáceo, crema claro, verde (6,82% cada uno), amarillo, azul (4,54 % cada uno), crema-amarillento, gris, verde-azulado, y verde-amarillento (2,72 % cada uno). Se aprecia en este sentido muy baja variabilidad intra-puesta, pero se encontraron tres puestas en las que aparecían huevos con determinado color de fondo junto a otros con un color distinto; así, en una puesta eran blancos y rosas, en otra crema muy claro y amarillos, y en la tercera crema muy claro y azules (por ello la suma de frecuencias de aparición del color de fondo supera el 100%).

Han sido registrados tres tipos fundamentales de moteado, a saber, *a*) casquete (15,91% de las puestas): manchas de pequeñas a grandes, con densidad media-alta, en el polo ancho, no apareciendo manchas en el resto del huevo o siendo éstas pequeñas-muy pequeñas (a veces alguna mediana-grande) y con distribución muy dispersa, *b*) corona (15,91%): igual que casquete, aunque las manchas de tamaño pequeño a grande se concentran alrededor de la zona ancha del huevo sin cubrir el polo, y *c*) corona y casquete diferenciados (63,64%): corona en la zona ancha con manchas de pequeñas a grandes con densidad media-alta, casquete en el polo ancho con manchas generalmente pequeñas (a veces medianas) dispersas, y resto del huevo sin manchas o con manchas pequeñas-muy pequeñas (a veces alguna mediana-grande) muy dispersas. Además, se encontraron dos tipos de moteado menos comunes, uno con corona en la zona media del huevo (2,72%), y otro con dos coronas (2,72%), una en la zona ancha y otra en la zona estrecha.

En el casquete y corona de los tipos de moteado *a* y *b* suele dominar el color marrón de diferentes tonos combinado con violeta, también de diferentes tonos, pero se han hallado moteados completamente marrones, marrón

con gris, marrón con verde oliva, marrón con violeta y rosa, y violeta con rosa. En el moteado de tipo *c* el color de las manchas de la corona es como el descrito para los tipos *a* y *b*, siendo el color del moteado del casquete similar al de la corona, aunque en ocasiones este último es monocolor (por ejemplo, corona con manchas marrones y violetas, y casquete con todas las manchas marrones, o todas violetas). El moteado del resto del huevo es generalmente marrón en los tres tipos, exceptuando algunas puestas en las que es marrón y violeta, marrón y verde oliva, o marrón y gris, y siempre muestra colores que aparecen en el casquete o corona. El diseño global del huevo es, probablemente, característico de cada hembra, lo que parece deducirse de la comparación entre primeras puestas y reposiciones.

El color de fondo de los huevos de LS es crema claro o verde claro. Cuatro de las cinco puestas presentaban moteado de tipo casquete en el polo ancho, y la otra corona en la zona ancha, con manchas de pequeñas a grandes y densidad media-alta. El resto del huevo está cubierto por manchas pequeñas-muy pequeñas muy dispersas. Las manchas del casquete y la corona son marrones y violetas, sólo marrones, o marrones y verde oliva, y las del resto del huevo son del mismo color que las del casquete o la corona. Probablemente, en una muestra más amplia aumentaría la variabilidad observada en el diseño global.

5. Estancia de los pollos en el nido

5.1. Descripción general

Inmediatamente después de la eclosión del pollo, la hembra saca del nido la cáscara del huevo. En un nido de LC se pudo observar como la hembra salió de él con una cáscara en el pico, se alejó unos 20 cm, la dejó caer desde el interior del mismo arbusto, y retornó de nuevo a incubar-empollar. Aunque en el caso de LE no fue observada esta pauta de comportamiento directamente, en una ocasión se encontró media cáscara perteneciente a esta especie con señales evidentes de eclosión a 30 m de un nido con pollos recién nacidos y huevos.

Los pollos de LE son cebados por el macho y la hembra. En un nido de reposición con cuatro pollos de 21 días que lo abandonaron al día siguiente, el ritmo de cebas a cada pollo fue máximo por la mañana (0,09 cebas/minuto), alto a media tarde (0,06 cebas/minuto), y menor en las horas centrales del día y últimas de la tarde (0,04 cebas/minuto), según datos de junio en 6 h y 10 min de observación. Las presas utilizadas para cebar fueron cazadas a una distancia media de 19 m (d.e.=27, n=13) desde dicho nido.

Según una pequeña muestra tomada en dos nidos, las bolsas fecales de los pollos son transportadas por los adultos a 25-50 m desde el nido. En uno de los nidos las bolsas fecales eran acarreadas hasta diferentes pies de planta de *Genista*, desde los cuales las dejaban caer. En el otro eran transportadas habitualmente hasta una rama baja de *Prunus*, casi siempre la misma, desde la cual las dejaban caer. Los pollos se colocan separados en roseta, con la cabeza hacia el exterior, en las horas más cálidas del día, hacinándose todos en el mismo sentido en las horas más frías. En caso de peligro inminente, los pollos pueden salir del nido prematuramente desde los 14 días de edad. Asimismo, pueden retornar al nido en estas circunstancias. La reacción de los adultos ante depredadores potenciales que se acercan al nido consta frecuentemente de dos fases: a) acoso a corta distancia desde el arbusto-árbol donde está ubicado el nido, acercándose a 1,5-2 m del intruso mientras emiten sonidos de alarma, y b) emisión de sonidos de alarma a 20-40 m desde el nido, si el depredador potencial no se ha alejado después de la primera fase.

Los pollos de LC también son cebados por el macho y la hembra. La Fig. 7 refleja la frecuencia de cebas en dos nidos con cinco y dos pollos respectivamente, todos con 11 días de edad. La tasa de cebas muestra una trayectoria temporal similar en los dos nidos, con máximos por la mañana y últimas horas de la tarde, y valores más bajos en las horas centrales del día y media tarde. En uno de los nidos el macho cebó con mayor frecuencia que la hembra, sucediendo lo contrario en el otro. La tasa de cebas a cada pollo es parecida en ambos nidos, oscilando generalmente en el intervalo 20-40 min entre ceba y ceba.

Una presa capturada por un adulto puede ser ingerida por él, utilizada para cebar a un pollo, o ser compartida por ambos. La distancia media al nido en acciones de caza de presas utilizadas por LC para alimentación propia del adulto ($\bar{x}=24$ m, d.e.=27, n=10), para cebar a los pollos ($\bar{x}=31$ m, d.e.=29, n=15), y para alimentación compartida ($\bar{x}=37$ m, d.e.=32, n=3), no son significativamente diferentes ($F_{2,25}=0,33$, $p>0,05$). Algunas presas son preparadas antes de cebar con ellas: en general, eliminan las patas traseras de los ortópteros epígeos, las alas de los lepidópteros, y los élitros de los coleópteros. El aparato del veneno de algunos himenópteros es destruido. Otros manejos de las presas se describen en Hernández (1993 a). El grado de preparación de las presas aumenta con el tamaño y dureza de éstas, y disminuye con la edad de los pollos. Cuando las presas son compartidas, el adulto ingiere las partes más duras; así, por ejemplo, come las patas delanteras y la cabeza de los ortópteros, y ceba con el resto. Una presa grande puede ser uti-

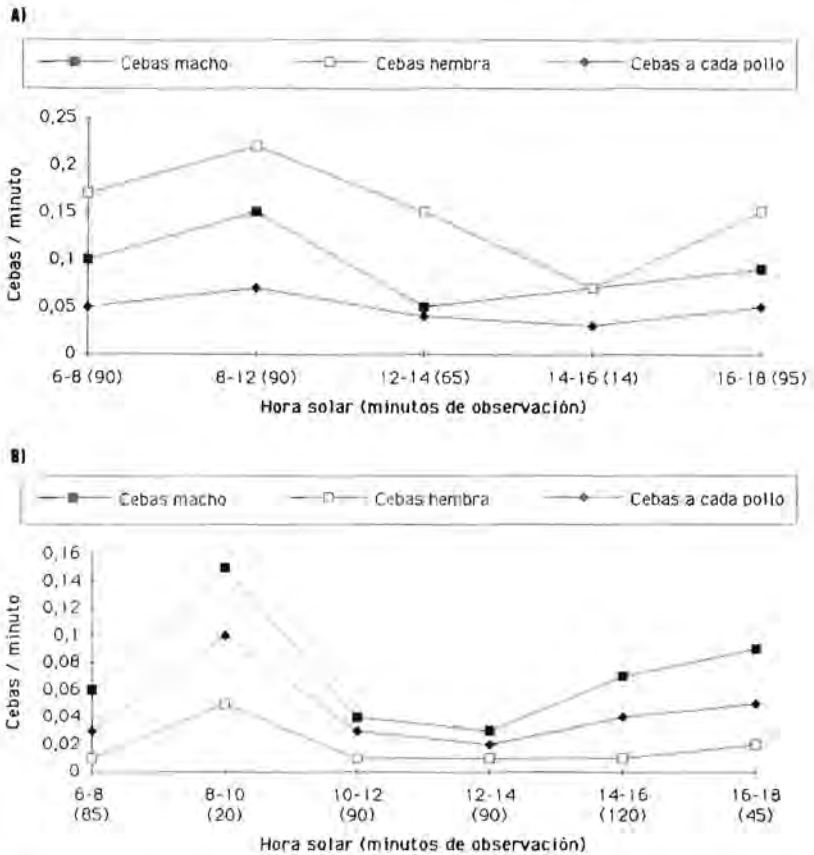


Figura 7. Frecuencia de cebas a los pollos en dos nidos de reposición de *Lanius collurio* con cinco (A) y dos (B) pollos de 11 días de edad. Datos de julio para el nido A y de agosto para el nido B.

Frequency of nestling feeding in two Lanius collurio replacement clutch nests having five (A)- and two (B)- nestlings 11 days old. July data for nest A and August data for nest B.

lizada para cebar más de una vez, mediante el acarreo al nido de diferentes porciones mientras permanece empalada.

Tanto el macho como la hembra se encargan de eliminar las bolsas fecales de los pollos. Estas son colocadas sobre ramas de arbustos o árboles, e incluso empaladas en espinas, a una distancia muy variable desde el nido (4-90 m), y a una altura a su vez muy variable (0,5-20 m), pero también las dejan caer en vuelo o desde posaderos. La colocación de los pollos de LC en el nido es igual a la observada en LE. Los pollos son capaces de abandonar el

nido prematuramente, ante un peligro inminente, desde los ocho días de edad. Los adultos reaccionan en presencia de predadores potenciales que se acercan al nido emitiendo sonidos de alarma a corta distancia desde éste (2-20 m), llegando a atacar al intruso. En la fase de estancia de los pollos en el nido, el macho y la hembra de LC pueden adoptar posturas crípticas ante la aproximación de un predador potencial, como ya se ha indicado para la fase de incubación.

Los únicos datos obtenidos sobre LS se refieren a adultos emitiendo sonidos de alarma a 3-20 m desde el nido ante la presencia humana en las cercanías de éste.

5.2. Desarrollo de los pollos

5.2.1. Características generales

Las tres especies son altriciales. A continuación se resumen algunas características corporales de los pollos de los alcaudones y su variación cualitativa temporal:

a) Apertura de los ojos. Los pollos de LE pueden abrir los ojos desde los 5-6 días de edad, los de LC desde los 3-4 días, y los de LS desde los 4 días.

b) Color de los ojos. El iris es gris azulado oscuro en los primeros días en las tres especies, no distinguiéndose la pupila. Desde los 12 días en LE, 11 en LC y 10 en LS, el iris torna a marrón oliváceo oscuro y se aprecia una pupila azul oscuro.

c) Color de la cavidad bucal. En los pollos de LE es primero naranja, cambiando a rosácea desde los 5-6 días; en los pollos de LC es primero amarilla, desde los 2 días es naranja, y al final es naranja amarillenta; en los pollos de LS es naranja. La lengua es naranja, las comisuras bucales amarillo pálido, y el borde interno del pico amarillo vivo, en las tres especies.

d) Color del culmen. El culmen de los pollos de LE es primero amarillento, a los 4-5 días aparece una franja gris rosácea a la altura de las narinas que progresivamente aumenta de tamaño y se oscurece, tornando el resto del culmen a amarillo verdoso a los 9 días y a gris verdoso a los 11 días. Desde los 14 días es gris oscuro por completo, excepto en algunos individuos que conservan una porción apical verdosa. A ambos lados de la parte más distal se observan dos manchitas negras que desaparecen al final (17-18 días). En el caso de LC, el culmen es amarillo pálido hasta los 3 días, luego de color hueso o carne, desde los 6 días aparece una porción proximal rosá-

cea, desde los 8 días es entero gris rosáceo oscuro, y desde los 9 días es entero gris oliváceo oscuro. En la punta del pico se aprecia desde los 2 días una mancha gris oscuro de tamaño variable que al final se difumina. El patrón general del color del culmen de los pollos de LS es: porción apical amarillenta, porción proximal de color carne (más amarillenta al principio y más oscura posteriormente), y porción intermedia gris de tamaño variable que se oscurece paulatinamente.

e) Diente de eclosión. En las tres especies se observan vestigios del diente de eclosión hasta el final de la estancia en el nido, no habiéndose determinado con exactitud el momento en que lo pierden.

f) Color de los tarsos. En los pollos de LE los tarsos varían entre naranja (1-2 días), rosa pálido (3-7 días), gris-rosáceo (8-13 días), gris verdoso (14-17 días), y gris acerado (18 días). Los pollos de LC muestran tarsos naranja pálido (1 día), naranja rosáceo (2-4 días), rosa pálido (5-6 días), gris hueso (8-9 días), y gris oliváceo azulado (desde los 10 días). En el caso de LS, los tarsos son amarillentos, con tendencia a oscurecerse, hasta los 5 días, y desde los 6 días son gris verdoso.

g) Desarrollo del plumaje. Puede decirse que los pollos de las tres especies nacen desnudos, a no ser por un plumón escasísimo localizado principalmente en *pteryla ventralis*. En los pollos de LE aparecen cañones en todas las zonas, excepto *pteryla capitalis*, entre los 5 y 6 días, desde los 6-7 días rompen los cañones en todas las zonas y aparecen en *pteryla capitalis*, y a los 8 días el emplumado es general. Los cañones aparecen a los 4 días en todas las zonas, excepto *pteryla capitalis*, en los pollos de LC; a los 5 días surgen las plumas en todas las zonas, excepto *pteryla alaris* y *pteryla caudalis*, y aparecen cañones en *pteryla capitalis*; y desde los 6 días el emplumado es general. A los 4-5 días todas las zonas, excepto *pteryla capitalis*, muestran cañones en los pollos de LS; entre los 5 y 6 días aparecen los cañones en *pteryla capitalis* y rompen en el resto de zonas; y desde los 7 días el emplumado es general. Se observan dos sectores desnudos durante todo el período de estancia en el nido, uno en la parte central de la zona ventral, y otro entre *pteryla dorsalis* y *pteryla humeralis*, en las tres especies.

h) Color del pollo. Los pollos de las tres especies nacen de color naranja, con un tono más amarillento los de LC y LS, oscureciéndose desde el segundo día por el marcado de las zonas pterilas y el cambio de color de la piel (color carne en LE, naranja oscuro en LC, verdoso en LS). El encañonado otorga un colorido gris azulado, y el emplumado un diseño que se asemeja al de los adultos en LE, al de la hembra adulta en LC, y a ninguno de los adul-

tos en LS. El pollo bien emplumado de LE es fundamentalmente gris. En el caso de LC, el pollo presenta un plumaje a bandas negras y marrón rojizo en zona dorsal, pecho y flancos, y blanquecino en el bajo vientre y entre las zonas pterilas principales. El pollo bien emplumado de LS muestra bandas crema y marrón oscuro en la zona dorsal, rémiges y supracobertoras alares marrón claro, pecho franjeado de blanco cremoso y marrón, y vientre blanquecino.

5.2.2. Crecimiento de los pollos

Considerando en conjunto todas las polladas, en las Tablas 11, 12 y 13 se ofrecen los valores numéricos del peso y medidas de los pollos de LE, LC y LS, respectivamente, durante su estancia en el nido. El desarrollo en peso de los pollos de las tres especies se ajusta bien a la ecuación de crecimiento logística. Con los pesos asintóticos de 60,5 g para LE, 28 g para LC, y 30 g para LS, se obtienen unos coeficientes de correlación muy elevados entre los factores de conversión para la curva logística y los días de edad de los pollos ($r=0,991$ para LE, $r=0,993$ para LC, $r=0,993$ para LS), y se estima una tasa global de crecimiento con valores $K=0,352$ para LE, $K=0,412$ para LC, y $K=0,392$ para LS. Por tanto, el crecimiento es más rápido en el sentido LE-LS-LC.

En la Fig. 8 puede apreciarse gráficamente que el desarrollo en peso, teniendo en cuenta valores medios, de cuatro polladas de LE, todas con seis pollos, es muy similar. La desviación estándar del peso de los pollos sigue un patrón temporal definido en las cuatro polladas, siendo menor al comienzo y final del periodo de estancia en el nido, y mayor en la fase central. Tres polladas de LC, con dos, tres y cinco pollos, tampoco muestran diferencias notables en su desarrollo ponderal medio, si bien en la fase central del crecimiento la pollada más pequeña y la que tiene un tamaño más cercano a la media de la especie (2 y 5 pollos respectivamente) muestran un peso medio mayor (Fig. 9); sin embargo, la desviación estándar del peso de los pollos es claramente superior en las polladas más numerosas, siguiendo un patrón temporal semejante al registrado en LE. Conviene señalar aquí que el tiempo de estancia de los pollos en el nido no está correlacionado con el tamaño de la pollada, ni en LE ($r_s=-0,39$, $n=7$, $p>0,05$, considerando polladas con cuatro, cinco, seis o siete pollos que abandonaron el nido en mayo de 1990), ni en LC ($r_s=0,34$, $n=7$, $p>0,05$, considerando polladas de tres, cuatro, cinco o seis pollos que abandonaron el nido en junio-julio de 1989).

TABLA 11

Variación en el peso y medidas corporales de los pollos de *Lanius excubitor* con respecto a la edad. Datos correspondientes a siete polladas obtenidos en abril y mayo. Valores de peso en g y de medidas corporales en mm. \bar{x} : media. d.e.: desviación estándar. n: número de pollos.

Variation in the weight and the body measurements of Lanius excubitor nestlings with respect to age. Data on seven broods obtained on April and May. Weight values in g and measurement values in mm. \bar{x} : mean. d.e.: standard deviation. n: number of nestlings.

DIAS	Peso			Tarso			Culmen			Tercera primaria			Rectrices centrales			Alula		
	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n
	1	4,57	0,79	7	6,67	0,49	3	4,67	0,21	3	0	0	7	0	0	7	0	0
2	6,48	1,59	6	8,03	0,71	6	5,38	0,35	6	0	0	6	0	0	6	0	0	6
3	10,28	1,96	12	9,85	1	12	6,54	0,44	12	0	0	12	0	0	12	0	0	12
4	12,2	1,23	6	11,38	0,6	6	6,77	0,41	6	0	0	6	0	0	6	0	0	6
5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6	24,74	4,29	18	17,31	2,1	18	8,81	0,58	18	1,64	0,99	18	0,55	0,3	18	1,38	0,8	18
7	34,77	2,79	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	37,37	4,48	24	23,46	2,48	24	10,75	0,85	24	9,22	2,49	18	3,08	1,3	18	5,77	1,43	18
9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11	48,56	2,95	12	27,22	0,72	12	11,42	0,29	12	18,09	1,54	12	8,93	1,31	12	11,2	0,99	12
12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14	51,68	3,92	12	29,32	1,17	12	12,36	0,58	12	28,99	3,6	12	17,95	4,28	12	17,63	2,38	12
15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16	57,43	1,76	3	29,47	0,74	3	13,07	0,25	3	38,67	1,75	3	27,1	3,16	3	24,4	2,66	3
17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	59,6	0	1	30,8	0	1	13,3	0	1	45,9	0	1	35,7	0	1	26,8	0	1

TABLA 12

Variación en el peso y medidas corporales de los pollos de *Lanius collurio* con respecto a la edad. Datos correspondientes a cinco polladas obtenidos en julio y agosto. Valores de peso en g y de medidas corporales en mm. \bar{x} : media. d.e.: desviación estándar. n: número de pollos. *Variation in the weight and the body measurements of Lanius collurio nestlings with respect to age. Data on five broods obtained on July and August. Weight values in g and measurement values in mm. \bar{x} : mean. d.e.: standard deviation. n: number of nestlings.*

DIAS	Peso			Tarso			Culmen			Tercera primaria			Rectrices centrales			Alula		
	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n
1	3,97	0,93	3	7,27	0,91	3	4,4	0,56	3	0	0	3	0	0	3	0	0	3
2	7,77	0,61	9	11,33	0,78	9	5,97	0,46	9	0	0	9	0	0	9	0	0	9
3	7,9	1,82	5	11,46	1,71	5	6	0,56	5	0	0	5	0	0	5	0	0	5
4	9,82	1,34	5	13,52	1,23	5	6,82	0,33	5	0,1	0,07	5	0	0	5	0,34	0,21	5
5	14,98	1,22	4	17,38	0,57	4	8,12	0,38	4	1,95	0,61	4	0,12	0,05	4	2,1	0,36	4
6	16,26	2,08	7	18,77	1,3	7	8,14	0,48	7	3,19	1,79	7	0,61	0,56	7	2,46	1	7
7	16,9	1,8	3	18,8	0,9	3	8,4	0,52	3	5,23	2,91	3	0,77	0,67	3	3,73	1,45	3
8	21,35	0,35	2	21,8	0,14	2	-	-	-	9,2	0,85	2	2,6	0	2	6,2	0	2
9	22,4	2,66	5	-	-	-	9,03	0,4	7	14,64	3,8	5	5,76	2,5	5	9,1	1,81	5
10	24,93	1,44	3	23,65	1,24	8	9,47	0,29	3	16,7	3,16	3	6,53	2,25	3	10,43	2,06	3
11	25,8	1,25	5	-	-	-	9,78	0,33	5	23,92	2,79	5	12,38	2,4	5	14,76	1,59	5
12	26,6	0,71	2	25,2	1,28	7	9,95	0,07	2	24,75	2,62	2	12,6	3,25	2	15,35	1,63	2

TABLA 13

Variación en el peso y medidas corporales de los pollos de *Lanius senator* con respecto a la edad. Datos correspondientes a tres polladas obtenidos en junio. Valores de peso en g y de medidas corporales en mm. \bar{x} : media. d.e.: desviación estándar. n: número de pollos.
Variation in the weight and the body measurements of Lanius senator nestlings with respect to age. Data on three broods obtained on June. Weight values in g and measurement values in mm. \bar{x} : mean. d.e.: standard deviation, n: number of nestlings.

DIAS	Peso			Tarso			Culmen			Tercera primaria			Rectrices centrales			Alula		
	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n	\bar{x}	d.e.	n
1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	8,9	0	1	13	0	1	6,7	0	1	0,2	0	1	0	0	1	0,2	0	1
4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	14,57	2,11	6	19,52	1,73	6	8,35	0,55	6	1,37	0,5	6	0,13	0,05	6	1,37	0,71	6
6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	21,08	1,79	6	-	-	-	-	-	-	7,65	1,66	6	1,23	0,26	6	5,72	1,37	6
8	-	-	-	23,86	1,77	12	9,56	0,56	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9	23,02	2,78	6	-	-	-	-	-	-	8,28	2,91	6	1,9	1,18	6	6,45	2,05	6
10	26,52	1,24	6	27,15	0,95	6	10,3	0,2	6	19,92	2,89	6	8,03	1,27	6	12,42	1,08	6
11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12	28,1	1,38	7	27,8	0,92	7	10,4	0	1	21,54	3,5	7	11,24	3	7	13,79	2,56	7

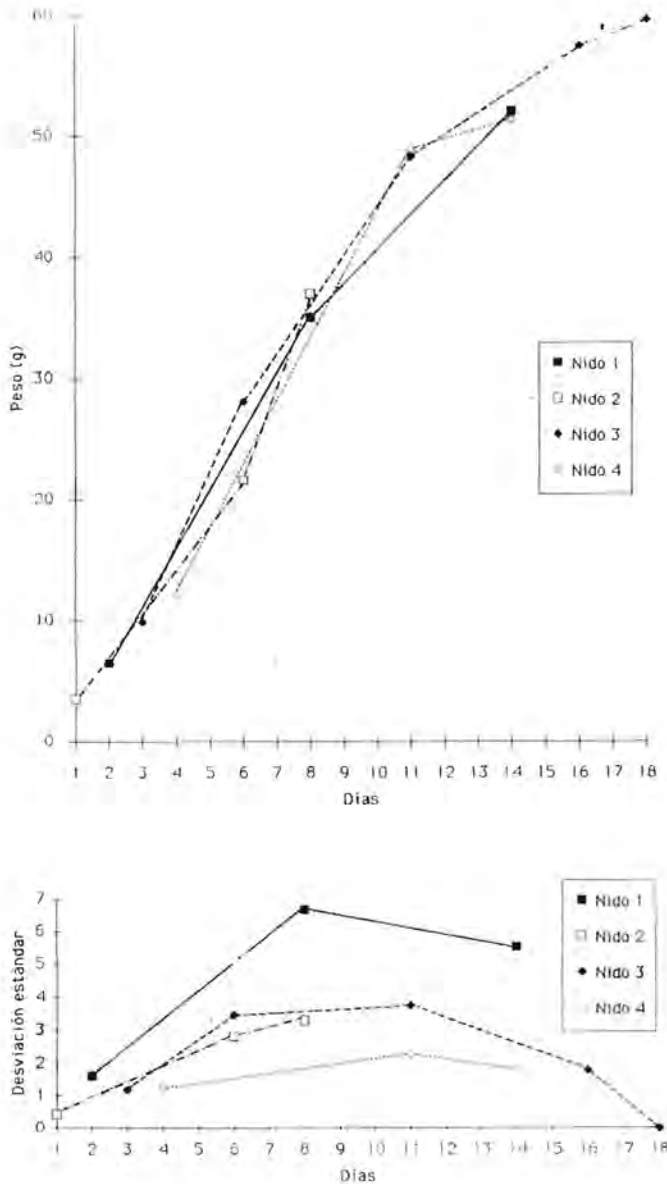


Figura 8. Desarrollo ponderal de cuatro polladas de *Lanius excubitor* con seis pollos cada una. Valores medios. Desviación estándar debajo. Datos de abril y mayo.
 Variation of average weight with age in four *Lanius excubitor* broods with six nestlings each one. Mean values. Standard deviation below. April and May data.

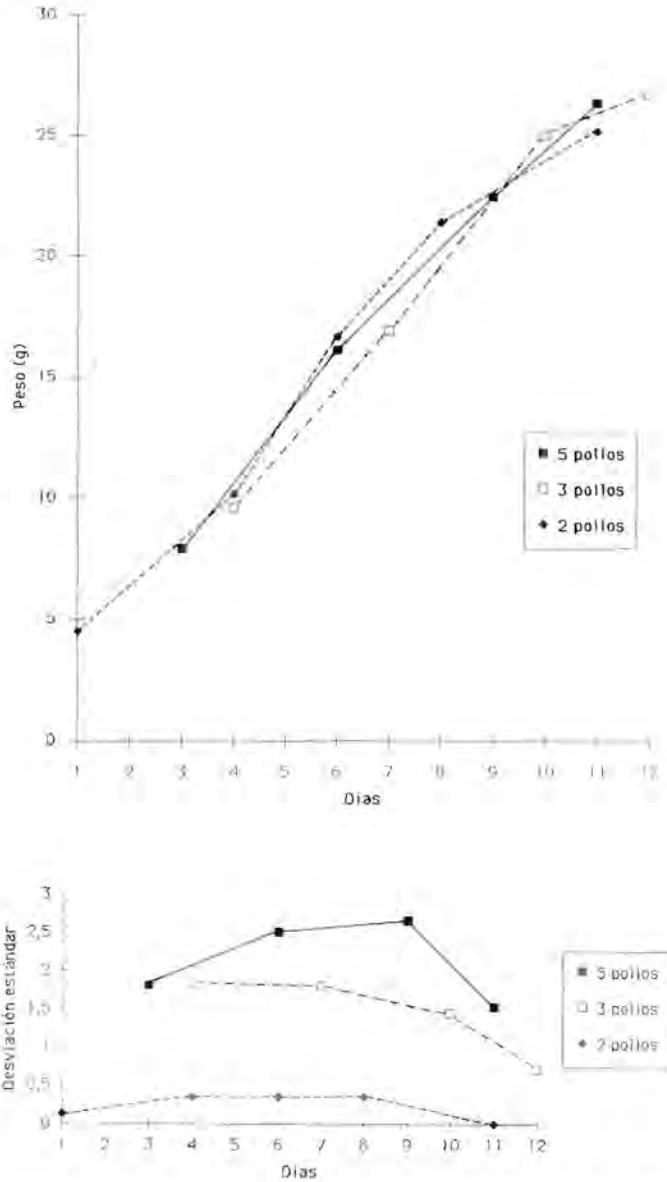


Figura 9. Desarrollo ponderal de tres polladas de *Lanius collurio* con cinco, tres y dos pollitos. Valores medios. Desviación estándar debajo. Datos de julio y agosto.

Variation of average weight with age in three *Lanius collurio* broods with five, three and two nestlings. Mean values. Standard deviation below. July and August data.

6. Éxito de reproducción

Los resultados sobre el éxito de reproducción de las tres especies de alcaudones se resumen en la Tabla 14. El porcentaje de primeras puestas de LE con éxito (PE), es decir, aquéllas en las que vuela al menos un pollo, es parecido todos los años de estudio, y muy superior al estimado para puestas de reposición en 1990. En 1988 el éxito de primeras puestas y reposiciones de LC fue mayor, y ligeramente inferior, respectivamente, que en 1989. Las primeras puestas tuvieron un éxito algo superior al de reposiciones en 1988, sucediendo lo contrario en 1989. El éxito de primeras puestas de LS durante 1988-90 fue similar al de primeras puestas de LE, y superior al de primeras puestas de LC.

Las causas del fracaso total de las puestas de las tres especies son, principalmente, la depredación y el abandono de los huevos, aunque también se ha detectado depredación y abandono de los pollos, caída del nido y destrucción del sitio-nido (Tabla 15). En este sentido, no se observa asociación significativa entre las especies y la causa del fracaso ($\chi^2=8,32$, 5 g.l., $p>0,05$), considerando todos los años y tanto primeras puestas como reposiciones. No existen diferencias significativas en la causa del fracaso de reproducción entre primeras puestas y reposiciones de LE en 1990 ($\chi^2=5,15$, 4 g.l., $p>0,05$), y tampoco entre primeras puestas y reposiciones de LC teniendo en cuenta 1988 y 1989 en conjunto ($\chi^2=2,99$, 4 g.l., $p>0,05$). Asimismo, no se aprecian diferencias interanuales significativas en el fracaso de reproducción de LC ($\chi^2=1,70$, 4 g.l., $p>0,05$), considerando primeras puestas y reposiciones globalmente. La escasez de datos sobre LE en 1988 y 1989 desaconseja una comparación interanual al respecto.

El número medio de pollos que vuelan en puestas de LC con éxito (PV/PE) es superior en primeras puestas que en reposiciones; en el caso de LE sucede al revés. El valor de PV/PE depende del tamaño de puesta, del porcentaje de huevos fértiles (HF), y de la mortalidad de pollos en el nido (MPN). El porcentaje de huevos fértiles es mayor en LC que en LE y LS. La mayoría de las muertes de pollos en el nido fueron causadas por inanición (pollos enanos), con la excepción de un pollo enfermo de LC que sufría malformaciones. Los porcentajes de mortalidad de pollos en el nido no superan nunca el 5% y frecuentemente son nulos.

7. Emancipación de los jóvenes

7.1. Alcaudón real

Los primeros registros ($n=2$) de jóvenes independientes de LE se obtuvieron a los 40 días desde la salida del nido, según 18 contactos de jóvenes

TABLA 14

Éxito de reproducción. PE: porcentaje de puestas con éxito (vuela al menos un pollo); el número total de puestas está entre paréntesis. PV/HP: porcentaje de pollos que vuelan; el número total de huevos puestos, ya sea en puestas con o sin éxito, está entre paréntesis. En los casos de puestas sin éxito en las que no se constató el tamaño de puesta se ha considerado el tamaño más frecuente para ese año y tipo de puesta (primera o reposición). PV/PU: número medio de pollos que vuelan por puesta, con o sin éxito; el número total de puestas está entre paréntesis. PV/PE: número medio de pollos que vuelan por puesta con éxito; el número total de puestas con éxito está entre paréntesis. R: rango del número de pollos que vuelan por puesta. HF: porcentaje de huevos fértiles en puestas en las que eclosiona algún huevo; el número total de huevos puestos en tales puestas está entre paréntesis. MPN: porcentaje de pollos muertos en el nido; el número total de pollos que eclosionaron en puestas con éxito está entre paréntesis. LE: *Lanius excubitor*. LC: *Lanius collurio*. LS: *Lanius senator*.

Breeding success. PE: percentage of successful clutches -at least one fledling-; the total number of clutches is in parentheses. PV/HP: percentage of fledlings; the total number of eggs laid, in both successful and unsuccessful clutches, is in parentheses. Modal clutch size for each clutch type -first or replacement- and year was used for unsuccessful clutches of unknown size. PV/PU: mean number of fledlings per clutch -both successful and unsuccessful clutches-; the total number of clutches is in parentheses. PV/PE: mean number of fledlings per successful clutch; the total number of successful clutches is in parentheses. R: minimum and maximum number of fledlings per clutch. HF: percentage of egg hatchability in clutches with some egg hatched; the total number of eggs laid in these clutches is in parentheses. MPN: percentage of nestling mortality; the total number of nestlings hatched in successful clutches is in parentheses. LE: *Lanius excubitor*. LC: *Lanius collurio*. LS: *Lanius senator*.

	PE	PV/HP	PV/PU	PV/PE	R	HF	MPN
	%	%				%	%
LE 1988 1ª puesta	66,7(12)	62,3(69)	3,6(12)	5,4(8)	3-6	91,5(47)	0,0(43)
LE 1989 1ª puesta	66,7(15)	63,9(86)	3,7(15)	5,5(10)	4-6	96,5(58)	1,8(56)
LE 1990 1ª puesta	70,8(24)	62,0(137)	3,5(24)	5,0(17)	3-7	94,6(92)	2,3(87)
LE 1990 Reposición	40,0(10)	36,8(57)	2,1(10)	5,2(4)	4-6	77,8(27)	0,0(21)
LC 1988 1ª puesta	60,0(25)	59,5(148)	3,5(25)	5,9(15)	4-7	100,0(88)	0,0(88)
LC 1988 Reposición	50,0(14)	36,5(63)	1,6(14)	3,3(7)	2-5	100,0(24)	4,2(24)
LC 1989 1ª puesta	44,0(25)	42,1(145)	2,4(25)	5,5(11)	3-7	98,4(62)	0,0(61)
LC 1989 Reposición	55,0(20)	52,1(96)	2,5(20)	4,5(11)	2-5	100,0(50)	0,0(50)
LS 1988-90 1ª puesta	71,4(7)	64,1(39)	3,6(7)	5,0(5)	1-6	92,6(27)	0,0(25)

TABLA 15

Causas del fracaso de reproducción. n: número de puestas sin éxito (no vuela ningún pollo). LE: *Lanius excubitor*. LC: *Lanius collurio*. LS: *Lanius senator*.
 Causes of breeding failure. n: number of unsuccessful clutches (no fledglings). LE: *Lanius excubitor*. LC: *Lanius collurio*. LS: *Lanius senator*.

	Abandono de los huevos	Predación sobre los huevos	Abandono de los pollos	Predación sobre los pollus	Caida del nido	Destrucción sitio-nido	n
	%n	%n	%n	%n	%n	%n	
LE 1988 1ª puesta	25,0	50,0	-	25,0	-	-	4
LE 1989 1ª puesta	-	60,0	-	40,0	-	-	5
LE 1990 1ª puesta	42,9	28,6	14,3	-	-	14,3	7
LE 1990 Reposición	16,7	50,0	-	33,3	-	-	6
LC 1988 1ª puesta	40,0	50,0	-	-	10,0	-	10
LC 1988 Reposición	42,9	28,6	14,3	14,3	-	-	7
LC 1989 1ª puesta	42,9	42,9	-	7,1	7,1	-	14
LC 1989 Reposición	33,3	66,7	-	-	-	-	9
LS 1988-89 1ª puesta	50,0	-	-	-	-	50,0	2

de 0-5 días, ocho de 6-10 días, 17 de 11-15 días, nueve de 16-20 días, cinco de 21-25 días, cinco de 26-30 días, seis de 31-35 días, nueve de 36-40 días, y seis de 41-50 días. Los seis contactos de 41-50 días corresponden a su vez a jóvenes emancipados. Por consiguiente, el período de dependencia de los jóvenes de LE dura alrededor de 39 días. En cada intervalo de tiempo cada contacto se refiere a una pollada diferente. En cuatro de los casos de dependencia en el intervalo 36-40 días no se observaron cebas de adultos a jóvenes, pero ambos permanecían unidos; en el resto de casos (n=3) los adultos sí cebaban a los jóvenes.

Teniendo en cuenta los siguientes códigos, a saber, D: jóvenes dependientes, I: jóvenes independientes, PU: pollada unida (PU-J: se observa a todos los jóvenes juntos, PU-A: aunque no puede observarse a todos los jóvenes juntos, se detecta a los dos adultos juntos al cuidado de los jóvenes), PS: pollada separada (PS-CD: comprobación directa, ya que se observa a un adulto junto a parte de los jóvenes en un lugar y, al mismo tiempo, al otro adulto junto al resto de los jóvenes en otro; PS-CI: comprobación indirecta, ya que sólo se observa a un adulto junto a, como máximo, la mitad de los jóvenes), y GJ: grupo de jóvenes independientes pero unidos, el proceso de emancipación puede describirse así:

0-5 días desde el abandono del nido. D-PU-J (11 contactos), D-PU-A (6). Jóvenes dependientes y unidos.

6-10 días. D-PU-J (5), D-PU-A (2). Jóvenes dependientes y unidos.

11-15 días. D-PU-J (1), D-PS-CD (2), D-PS-CI (10). En este intervalo de edad de los jóvenes se comprobó separación de la pollada, de manera que el macho cuida de la mitad de ellos aproximadamente y la hembra cuida del resto, separados los dos grupos espacialmente. En un caso de comprobación directa se observó a un adulto con dos jóvenes en el arbusto donde estaba ubicado el nido, y a otro adulto con al menos otro joven de la misma pollada a 600 m del nido. La pollada constaba de cuatro ejemplares. En el segundo caso se observó a un adulto con dos jóvenes en el arbusto donde estaba instalado el nido, y a otro adulto con otros tres jóvenes de la misma pollada a 150 m del nido. La pollada constaba de cinco ejemplares. Los jóvenes tenían 11 días en ambos casos. Con esta misma edad de los jóvenes se detectó una familia todavía unida.

16-20 días. D-PS-CI (6). Jóvenes dependientes, pollada separada.

21-25 días. D-PS-CD (1), D-PS-CI (3). Jóvenes dependientes, pollada separada. En un caso de comprobación directa se observó a un adulto con al menos dos jóvenes a 20 m del nido, y a otro adulto con otros dos jóvenes de la misma pollada a 190 m del nido, con una distancia de 210 m entre ambos grupos de la familia. La pollada constaba de cinco ejemplares.

26-30 días. D-PS-CI (5). Jóvenes dependientes, pollada separada.

31-35 días. D-PS-CD (1), D-PS-CI (5). Jóvenes dependientes, pollada separada. En un caso de comprobación directa se observó a un adulto con al menos dos jóvenes a 150 m del nido, y a otro adulto con al menos otro joven de la misma pollada a 700 m del nido, con una distancia de 550 m entre ambos grupos de la familia. La pollada constaba de seis ejemplares.

36-40 días. D-PS-CI (4), D-PU-J (1), I-GJ-PU (2). Jóvenes dependientes y pollada separada, reunión de jóvenes todavía dependientes, o reunión de jóvenes ya independientes. Es decir, después de la separación de la familia en dos grupos, los jóvenes vuelven a unirse siendo aún dependientes o ya

independientes, comprobado mediante la observación de más de la mitad de los componentes de la pollada unidos.

41-50 días. I-GJ-PS (4), I-GJ-PU (2). Grupo de jóvenes independientes que se han reunido después de la separación familiar, o que continúan formando un subgrupo familiar. En este último caso se tiene únicamente en cuenta que se observa a la mitad o menos de los componentes de la pollada, por lo que quizás se trata de la reunión de todos los ejemplares supervivientes de la pollada. Después de 50 días no se detectan jóvenes marcados con anillas de colores en el área de estudio.

Los adultos son reacios a cebar a los jóvenes en los días inmediatamente anteriores a la emancipación, rehuyéndolos cuando éstos les siguen en actitud de pedir comida (batido rápido de alas y llamadas típicas). Por otro lado, la capacidad de caza de los jóvenes es elevada en el momento de su independencia.

La distancia media desde el nido al lugar que ocupan los jóvenes es mínima durante los primeros días, aumenta hasta el intervalo 31-35 días, y disminuye luego hasta los 41-50 días (Fig. 10). La distancia máxima registrada sigue una trayectoria similar, aunque ya en el intervalo de edad 11-15 días algunos jóvenes se alejan más de 500 m desde el nido. Es posible observar jóvenes en el arbusto-árbol donde se ubica el nido desde que lo abandonan hasta 50 días después.

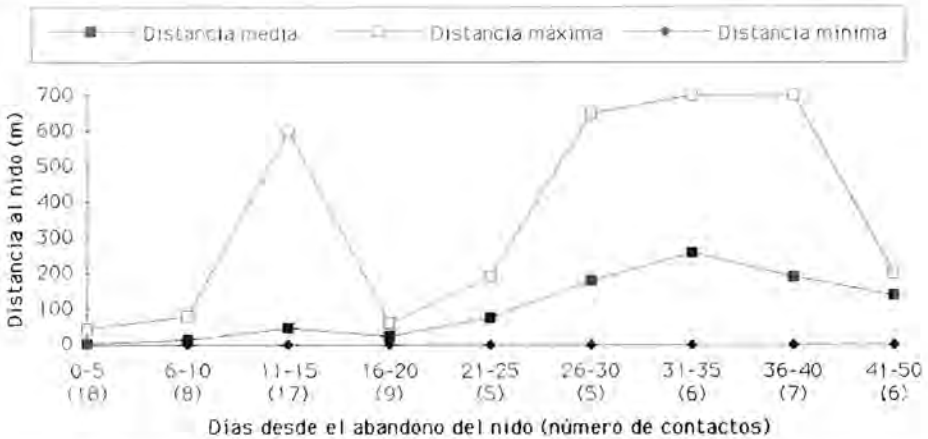


Figura 10. Distancia de los jóvenes de *Lanius excubitor* al nido antes de la dispersión postgenerativa. Datos sobre 21 polladas marcadas con anillas plásticas de colores. Los diferentes contactos registrados en cada intervalo de edad corresponden a polladas distintas. A los jóvenes observados en el arbusto donde se ubicó el nido se les atribuyó una distancia cero.

Distance from Lanius excubitor young location to the nest before postgenerative dispersal. Data on 21 broods marked with plastic coloured rings. The number of contacts for each age class refers to distinct broods. Zero distance was assigned to the young observed in the same shrub where the nest was built.

La intensidad de la defensa de los jóvenes por los adultos decrece paulatinamente, aumentando a la vez la distancia de acoso hacia depredadores potenciales (desde menos de 10 m los primeros días hasta unos 50 m desde los 6 días). Los sonidos de alarma de los adultos desaparecen a partir de los 30 días. Los jóvenes suelen reaccionar introduciéndose en la vegetación hasta los 30 días, si bien pueden huir volando desde los primeros días en caso de peligro inminente; con posterioridad normalmente huyen volando. Han sido registrados cuatro casos de jóvenes capturados por depredadores: restos de tres jóvenes colicortos encontrados a menos de 2 m del nido depredados por carnívoros, y restos de un joven colilargo no anillado depredado por ave, presumiblemente por gavián *Accipiter nisus*.

7.2. Alcaudón dorsirrojo

Han sido observados jóvenes de LC acompañados por adultos hasta los 40 días después de abandonar el nido, de acuerdo con un contacto de un macho junto a dos jóvenes que cazaban por su cuenta y no eran cebados, localizados a 350 m del nido a primeros de agosto. Sin embargo, a mediados de agosto tres jóvenes pertenecientes a otra familia parece que son ya independientes a los 28 días, no detectándose junto a ellos adulto alguno. El resto de familias identificadas desaparecieron de los valles de estudio cuando los jóvenes tenían entre 18 y 32 días, coincidiendo con los últimos días de agosto y primeros de septiembre.

Se observó separación de la pollada desde los 9 días, según un registro de un macho al cuidado de dos jóvenes en el territorio de nidificación, no detectándose allí a la hembra y al resto de jóvenes. Esta pollada constaba de cuatro ejemplares. Es habitual que uno de los adultos y aproximadamente la mitad de la pollada ocupen el territorio de nidificación o sus proximidades después de la separación familiar, no localizándose al resto de jóvenes y al otro adulto. No obstante, se pudo observar un macho con al menos dos jóvenes a 90 m del nido, y a la hembra con al menos otro joven perteneciente a la misma pollada a 65 m del nido, separados entre sí unos 30 m. Esta pollada constaba de 5 ejemplares, y en ese momento tenían 20 días (desde la salida del nido). En otros casos, uno de los adultos, ya sea el macho (un caso) o la hembra (dos casos), se encarga de cuidar a todos los jóvenes si desde el primer día sólo vuelan tres o menos pollos; en estas circunstancias, el adulto que cuidó de los jóvenes se encargó a su vez de alimentarlos en el nido, con una colaboración escasa en esta última tarea del otro componente de la pareja.

No se constató la reunión de la pollada posteriormente a la separación, pero sí reunión de jóvenes pertenecientes a polladas diferentes. En una ocasión se observó a dos jóvenes de 14 días todavía dependientes junto a tres de

28 días, ya independientes, pertenecientes a otra familia. El macho que cuidaba a los dos primeros intentó alguna vez expulsar a los otros tres, pero éstos volvían a reunirse con aquéllos. En otras dos ocasiones se detectaron sendos grupos juveniles, uno compuesto por cinco ejemplares y el otro por seis, todos aparentemente independientes, si bien no se pudo comprobar si pertenecían a la misma o distinta pollada ya que no estaban marcados.

La distancia media desde el nido al lugar que ocupan los jóvenes aumenta lentamente hasta los 11-15 días, y luego rápidamente hasta los 21-25 días, manteniéndose en el intervalo 175-350 m entre los 25-40 días (Fig. 11). Después de 40 días no se observan jóvenes marcados en el área de estudio. Las distancias máxima y mínima registradas muestran un patrón temporal similar. Hasta los 15 días se detectan jóvenes en el arbusto donde se ubica el nido. A los 3 días se observaron los primeros ejercicios de vuelo, en los que el ave aletea posada. Al comienzo del intervalo de edad 6-10 días los jóvenes pueden volar hacia arbustos próximos a aquél donde se encuentra el nido, y al final de dicho periodo son capaces de volar distancias de 70-80 m. Desde los 10 días muestran una elevada aptitud para el vuelo. Sin embargo, los jóvenes se mantienen muy unidos durante toda la fase de dependencia, ocupando muchas veces el mismo arbusto o arbustos muy cercanos.

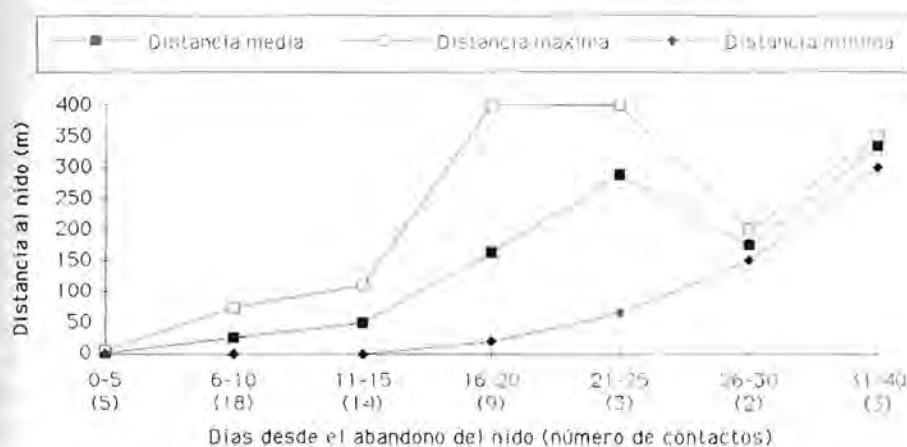


Figura 11. Distancia de los jóvenes de *Lanius collurio* al nido antes de la dispersión postgenerativa. Datos sobre 10 polladas marcadas con anillas plásticas de colores. Los diferentes contactos registrados en cada intervalo de edad corresponden a polladas distintas o a la misma en días diferentes. A los jóvenes observados en el arbusto donde se ubicó el nido se les atribuyó una distancia cero. *Distance from Lanius collurio* young location to the nest before postgenerative dispersal. Data on 10 broods marked with plastic coloured rings. The number of contacts for each age class refers to distinct broods or to the same brood in different days. Zero distance was assigned to the young observed in the same shrub where the nest was built.

La frecuencia de cebas a los jóvenes es bastante constante desde que abandonan el nido hasta los 14 días, y también a lo largo del día, aunque algo menor al amanecer; así, cada joven es cebado a intervalos de 15 min aproximadamente (Fig. 12). Pueden cebar con presas previamente almacenadas en arbustos. Una misma presa puede ser compartida por adulto y joven, y ser utilizada para más de una ceba. Antes del intervalo 6-10 días los jóvenes esperan pasivamente al adulto, pero desde esta edad comienzan a perseguirle activamente pidiéndole alimento. Si bien no ha sido cuantificado, desde los 15 días se nota un descenso en el número de cebas (apreciación personal) y los adultos rehuyen con frecuencia a los jóvenes cuando son acosados por éstos en petición de comida. En el intervalo de edad 6-10 días es habitual observar como el adulto ofrece presas al joven pero no las suelta, de manera que éste debe tirar de ellas para desgarrarlas. Los jóvenes picotean ramas, yerbas y hojas, en los arbustos y en el suelo, desde los 10 días, siendo capaces a esa edad de desempalar presas que han almacenado los adultos y realizar los movimientos típicos para la destrucción del aparato venenoso de los himenópteros, pero de forma torpe, si estos insectos son aportados por los adultos. A los 14 días ya capturan presas pequeñas en el suelo, a los 15 días realizan vuelos cortos, aparentemente de caza, y a los 17 días ya preparan algunas presas. Hasta ese momento las presas son preparadas por los adultos.

Por otra parte, la tasa de presas consumidas por el adulto que está al cuidado de los jóvenes es mínima al amanecer, máxima por la mañana, y alta por la tarde (Fig. 12). La Fig. 12 se corresponde con la Fig. 7B, tratándose de un nido con dos pollos que son cebados mayoritariamente por el macho en la fase de estancia en el nido, y exclusivamente por el macho cuando lo abandonan. No obstante, la hembra permanece en el territorio de nidificación al menos hasta 10 días después del abandono del nido por los pollos, establecida en una zona bastante fija a 50-70 m del nido, quizás participando en la vigilancia de los jóvenes.

La observación directa mediante telescopio permitió identificar 92 presas aportadas por este macho a jóvenes con edad 3-14 días en agosto, de las cuales el 89,1% fueron ortópteros, el 5,4% araneidos, y el 2,2% dípteros, mientras que homópteros, larvas de lepidópteros e himenópteros representaron, cada uno, el 1,1%. De los 82 ortópteros aportados el 6,1% eran pequeños, el 14,6% medianos, y el 79,3% grandes (apreciación personal). En una muestra de 28 ortópteros ingeridos por el macho, obtenida también mediante observación directa, el 28,6% eran pequeños, el 21,4% medianos, y el 50% grandes. Así, se aprecian diferencias significativas entre el tamaño de los ortópteros con que el adulto ceba a los jóvenes y los que él consume ($\chi^2=12$, 2 g.l., $p<0,005$). El 57,1% de los ortópteros grandes ingeridos por el adulto fueron compartidos con los jóvenes.

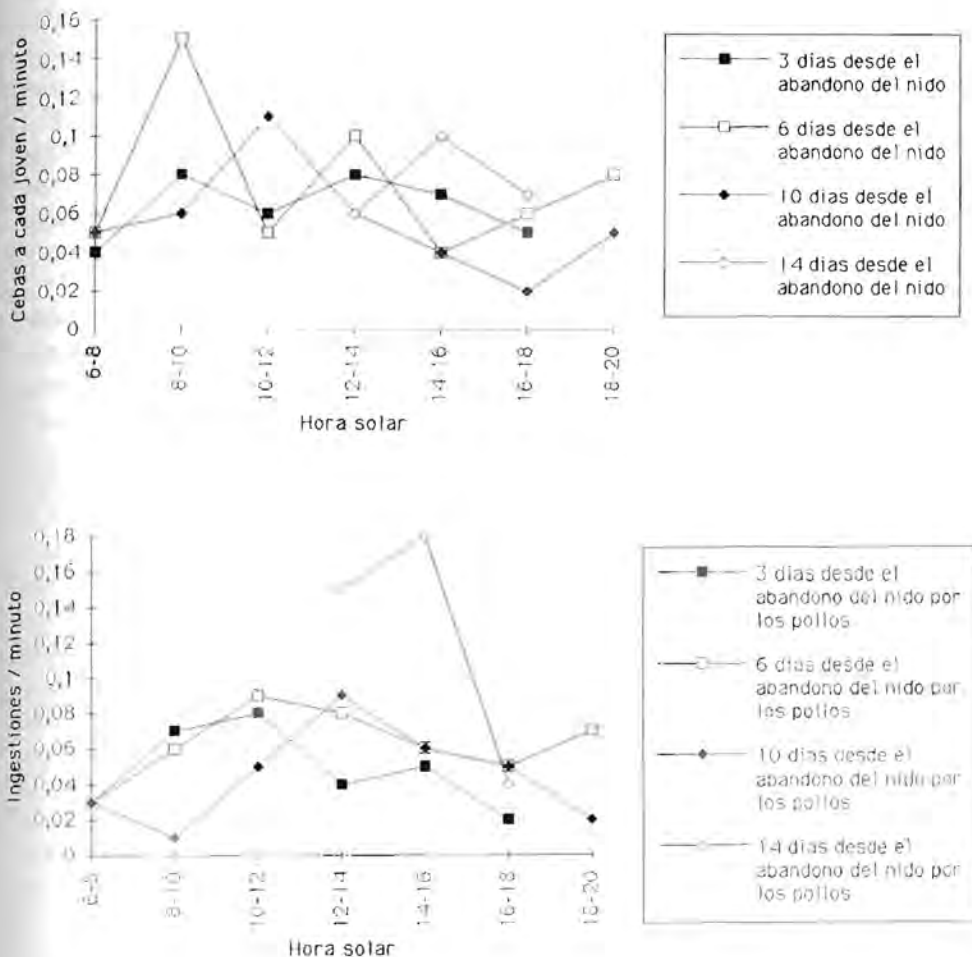


Figura 12. Variación temporal en la frecuencia de cebas (arriba) y alimentación propia (debajo) de un macho de *Lanius collurio* al cuidado de dos jóvenes. Datos de agosto (530 min de observación a los tres días de salir del nido, 427 min a los seis días, 600 min a los 10 días, y 174 min a los 14 días).

Temporal variation in the frequency of young feeding -above- and self-feeding -below- by one *Lanius collurio* male taking care of two young. August data -530 observation minutes three days after leaving the nest, 427 min six days after, 600 min 10 days after, and 174 min 14 days after.

Considerando esta familia, a los tres días después del abandono del nido por los jóvenes, y situados éstos en el arbusto donde se encuentra el nido, la distancia media desde el lugar de caza al nido es superior en el caso de alimentación propia del adulto ($\bar{x}=68$ m, d.e.=28, n=8) que en el caso de cebas a los jóvenes ($\bar{x}=37$ m, d.e.=36, n=21), apreciándose diferencias significativas en este sentido ($t=2,23$, 27 g.l., $p<0,05$). La diferencia es también significativa a los seis días ($\bar{x}=52$ m, d.e.=26, n=11, para alimentación propia del adulto; $\bar{x}=21$ m, d.e.=22, n=19, para cebas a los jóvenes; $t=3,50$, 28 g.l., $p<0,005$), permaneciendo los jóvenes en el arbusto-nido. A los 10 días los jóvenes muestran mayor movilidad, y la distancia media desde el lugar de caza al lugar donde se localizan éstos no es significativamente diferente entre los casos de alimentación propia del adulto y de cebas a los jóvenes ($t=1,72$, 29 g.l., $p>0,05$), aunque es superior en la primera situación ($\bar{x}=47$ m, d.e.=22, n=11) que en la segunda ($\bar{x}=31$, d.e.=26, n=20). Estas distancias disminuyen notablemente a los 14 días y la diferencia se hace aún más pequeña ($\bar{x}=11$ m, d.e.=22, n=11, para alimentación propia del adulto; $\bar{x}=10$ m, d.e.=19, n=13, para cebas a los jóvenes; $t=0,21$, 22 g.l., $p>0,05$).

Hasta 10 días después de que los pollos salen del nido, un adulto o ambos emiten sonidos de alarma y mueven el cuerpo y la cola a escasa distancia del depredador potencial (5-10 m). Ante la presencia de un gavián la alarma es máxima: los adultos emiten un sonido agudo de largo alcance, escondiéndose inmediatamente tanto ellos como los jóvenes en el interior de arbustos. Después de 10 días la intensidad de defensa de los jóvenes por los adultos disminuye, manteniéndose éstos generalmente silenciosos a mayor distancia del depredador potencial (40-60 m). Desde los 15 días los jóvenes utilizan la huida en vuelo más habitualmente que la introducción en el interior de arbustos, excepto en el caso de gran peligro, como la presencia de un gavián. Hasta los 10 días los jóvenes pasan largos ratos en el interior de arbustos. Se encontraron los restos de un colicorto depredado por un carnívoro al pie del arbusto donde se ubicaba el nido, y se observó la captura de un colilargo, todavía al cuidado de un adulto, por una hembra de gavián.

DISCUSION

1. *Dispersión reproductiva*

El escaso número de contactos agresivos intraespecíficos registrado para LE y LS, en comparación con LC, responde probablemente a la menor densidad de población de los primeros (Hernández en prensa a). Se deduce una gran constancia en la ocupación de los territorios, ya sea en los distintos inten-

tos de reproducción en el mismo año, en años sucesivos, o en el período inter-nupcial en el caso de LE. Tales resultados coinciden con lo apuntado por otros autores para estas especies de alcaudones, habiéndose comprobado además que los machos de LC mantienen una fidelidad interanual al territorio mayor que las hembras, y que LE puede formar parejas estables durante más de un año (Bent 1950, Labitte 1952, Ash 1970, Ullrich 1971, Dorka y Ullrich 1975, Lefranc 1979, Bassin 1982, De la Cruz 1983, De la Cruz et al. 1990).

Bassin (1982) encuentra nidos de reposición de LE a una distancia media de aproximadamente 700 m desde el primer nido, pero algunos sólo a 50 m, y De la Cruz (1983) señala que esta especie siempre construye los nidos de reposición o segunda puesta en el interior del territorio inicial, a una distancia de 14-105 m al primer nido. Parece habitual que LE construya los nidos de primera puesta en los mismos arbustos en años sucesivos (Yosef 1992b, presente estudio). De la Cruz et al. (1990) sugieren que el territorio de nidificación de este alcaudón se amplía en invierno, como consecuencia de una disminución en la disponibilidad trófica, y es ocupado sólo por el macho. Los nidos de LC hallados por Lefranc (1979), pertenecientes a puestas de reposición, se localizaban a una distancia media de 35 m al primer nido.

2. Fenología de reproducción

Los siguientes comentarios se refieren a primeras puestas. Las parejas de LE se forman o se unen entre febrero y marzo en el centro de Europa (Géroutet 1957, Ullrich 1971, Bassin 1982), y ya desde enero en el área de estudio. Se observa un retraso en el período de reproducción al incrementarse la latitud, desde el norte de África o las Islas Canarias, donde la estancia de los pollos en el nido se registra en marzo (Valverde 1957, Martín 1985) hasta el centro y norte de Europa, donde la época de puesta coincide con la segunda quincena de abril y primeros días de mayo (Olivier 1944, Géroutet 1957, Grönlund et al. 1970, Ullrich 1971, Bassin 1982). En la Península Ibérica la situación es intermedia, con una época de puesta entre la segunda quincena de marzo y finales de abril (Alamany 1983, De la Cruz 1983, Soler et al. 1983, presente estudio), notándose a su vez cierto adelanto de norte a sur. Las fechas más tardías se señalan para la franja septentrional de Norteamérica, donde LE comienza a poner en mayo-junio (Olivier 1944, Bent 1950).

En el sector europeo más occidental las primeras llegadas de LC suelen producirse a finales de abril o comienzos de mayo (Labitte 1952, Géroutet 1957, Heim de Balsac 1971, Lefranc 1979, Jakober y Stauber 1983, presente estudio; datos correspondientes a Alemania, Francia y Península Ibérica). Los machos llegan habitualmente 1-3 días antes que las hembras, aunque a veces lo hacen de manera simultánea (Labitte 1952, Durango 1956,

Géroudet 1957, Lefranc 1979, Jakober y Stauber 1983, presente estudio). El patrón de migración de LC, con sentido noroeste en primavera (Southern 1941), lleva asociado un retraso en el período de reproducción en el oeste de Europa con respecto al este (Mayaud 1952). En la franja europea más occidental las puestas se concentran en la segunda quincena de mayo (Labitte 1952, Géroudet 1957, Ash 1970, Heim de Balsac 1971, Lefranc 1979, presente estudio; datos correspondientes a Inglaterra, Francia y Península Ibérica).

La llegada de LS se observa desde la segunda decena de abril en el área de estudio, desde la tercera decena de abril en Francia (Lefranc 1980), y desde principios de mayo en Alemania (Ullrich 1971). Según Géroudet (1957), los machos llegan antes que las hembras, pero Ullrich (1971) y Lefranc (1980) sugieren que arriban ya emparejados. La época de puesta se inicia en mayo en toda Europa (Géroudet 1957, Ullrich 1971, Lefranc 1980, Alamany y Del Hoyo 1983, presente estudio).

Los factores esenciales ("ultimate factors") que afectan a la fenología de reproducción de las aves, aparte de las condiciones de muda y migración, son el alimento disponible para la hembra antes de la puesta, el alimento que podrán aportar a los pollos, y la seguridad contra la depredación de los huevos o pollos; además, las aves responden a factores inmediatos ("proximate factors") ambientales, como la temperatura y la duración del período de luz, o intrínsecos, como el ritmo interno y la edad del ejemplar (Perrins 1985a). En este sentido, el retraso en la reproducción de LE detectado en 1989, y de LC en 1988, parece estar causado por la meteorología dominante en el período previo a la puesta. Así, en marzo-abril de 1989, y mayo de 1988, se registraron los menores valores de temperatura y los mayores de precipitación con respecto al resto de años de estudio en esas mismas fechas. De igual forma, el adelanto en la reproducción de LE en 1990 coincide con el mayor valor de temperatura y el menor de precipitación en marzo-abril. Probablemente, la influencia de la temperatura sea superior a la de la precipitación, como ocurre generalmente en climas templados y fríos (Weidmann y Tullett 1985, Elkins 1988), aunque quizás actúen conjuntamente (por ejemplo, Schmidt et al. 1992 proponen que el trepador azul *Sitta europaea* pone antes si el mes de marzo es cálido y seco, en Alemania). En regiones de la Península Ibérica con una mediterraneidad acusada la sequía retarda el comienzo de la puesta de la collalba rubia *Oenanthe hispanica* (Suárez 1987); no obstante, también la temperatura puede ser un factor clave en la fenología de reproducción en estas latitudes (Soler y Soler 1987, en el caso de la grajilla *Corvus monedula*). Algunos autores han atribuido el retraso en la reproducción de los alcaudones en Centroeuropa a condiciones meteorológicas adversas y, si la especie es migradora, a la llegada tardía a los territorios de nidificación (Lefranc 1979, Bassin 1982, Jakober y Stauber

1983). LC llegó todos los años de estudio en los seis primeros días de mayo, de manera que la fecha de arribada apenas ha debido influir en la fenología de reproducción de esta especie.

Entre especies congénéricas, aquellas de mayor tamaño tienden a poner más tarde (Dunn 1976 para páridos, Yom-Tov 1992 para emberícidos). Sin embargo, las especies de alcaudones estudiadas no siguen dicho patrón debido al efecto de la migración, comenzando la reproducción antes la especie sedentaria -LE-, y posteriormente las especies migradoras, primero aquella con un área de cría más meridional -LS- y luego LC, especie con el areal más norteño, a pesar de que el tamaño de estas últimas es menor que el de LE. Por consiguiente, se produce una segregación interespecífica temporal que presumiblemente relaja la competencia en áreas de simpatria (véase Lefranc 1980 a este respecto). Se ha comprobado la nidificación de LC en el mismo arbusto utilizado con anterioridad el mismo año por LE.

3. Duración de las fases de reproducción

El número de días utilizado por los alcaudones para construir el nido es, según la bibliografía consultada (1-2 semanas para LE: Ullrich 1971, Lefranc 1980, Bassin 1982; 5-6 días para LC: Lefranc 1979), inferior al estimado en el área de estudio, tal vez debido a que se ha considerado fase de construcción del nido hasta el día anterior a la puesta del primer huevo. Si bien el grueso del nido es construido en los primeros días y la frecuencia de acarreo de material disminuye al avanzar la construcción, se detecta transporte de material incluso iniciada la puesta (observación personal en el caso de LE). De la Cruz (1983) propone que LE puede tardar 2-3 días en construir el nido, cifras que parecen excesivamente bajas. LS utiliza 4-6 días en la construcción del nido (Ullrich 1971). El tiempo empleado en construir los nidos de reposición es menor que el utilizado para la construcción de los primeros nidos (Bassin 1982 para LE, Lefranc 1979 para LC, presente estudio para LE y LC). Conviene señalar aquí que la duración de la estación de cría responde a un compromiso entre el éxito de reproducción y la supervivencia de las aves (Perrins 1985a), de forma que un acortamiento en dicha estación (por ejemplo, disminución en la duración de la construcción del nido de reposición) favorece tal supervivencia. Debe tenerse en cuenta que la duración de la construcción del nido depende de la meteorología, disminuyendo o siendo nulo el ritmo de acarreo de material (Bassin 1982 y presente estudio, en el caso de LE) o retrasándose el día de puesta aunque el nido esté prácticamente acabado (Schön 1979, en el caso de LE) en condiciones adversas. Por ello, la variabilidad en la duración de la construcción del nido es superior a la registrada en la duración de las fases de incubación y estancia de los pollos en el nido.

LE incuba durante 15-19 días (Olivier 1944, Géroutet 1957, Ullrich 1971, Schön 1979, Lefranc 1980, De la Cruz y De Lope 1985, Yosef 1992a), LC durante 13-16 días (Olivier 1944, Géroutet 1957, Ash 1970, Heim de Balsac 1971, Lefranc 1979), y LS durante 15-16 días (Géroutet 1957, Ullrich 1971, Bonals et al. 1985). Los valores obtenidos en el área de estudio son mayores, ya que se ha considerado fase de incubación desde la puesta del primer huevo, y no desde el momento en que la hembra cubre con insistencia los huevos.

La estancia de los pollos de LE en el nido suele durar 19-21 días (Géroutet 1957, Cade 1967, Ullrich 1971, Schön 1979, Lefranc 1980, presente estudio), la de LC 13-15 días (Géroutet 1957, Ash 1970, Diehl y Myrcha 1973, Lefranc 1979, presente estudio), y la de LS 16-20 días (Géroutet 1957, Ullrich 1971, presente estudio). Los datos aportados por De la Cruz y De Lope (1985) para LE en el suroeste de la Península Ibérica, 15 días como valor medio, son notablemente diferentes a los expuestos por el resto de autores. Esta fase de reproducción fue más larga en 1990 que en los otros años de estudio para LE, coincidiendo con la primavera más seca. Posiblemente, la falta de lluvias provoca posteriormente una menor disponibilidad de presas, al disminuir la productividad general, y por consiguiente un alargamiento en la estancia de los pollos en el nido. El tamaño de la pollada no influyó en la duración de esta fase. Soler (1989) sugiere que la duración de la estancia de los pollos de grajilla en el nido varía de acuerdo con la relación entre la abundancia de alimento y el tamaño de la pollada, lo que determina la cantidad de alimento recibida por cada pollo. No obstante, la duración de esta fase está controlada principalmente por factores hereditarios y es característica de cada especie (Lack 1972).

4. Emparejamiento y parada nupcial

La elevada frecuencia de paradas nupciales llevadas a cabo por LC, al menos durante el día de mayor intensidad, sugiere que los beneficios derivados de este comportamiento (para las aves en general son la formación y mantenimiento de la pareja, reducción de la agresividad mutua, sincronización de los ritmos de reproducción, y facilitación de la cópula, de acuerdo con Hinde 1985) aventajan a los perjuicios (disminución del tiempo disponible para realizar otras actividades como la alimentación y la vigilancia antidepredador). Las horas del día en que las aves muestran mayor actividad (la mañana, según Robbins 1981) son utilizadas principalmente para las paradas nupciales y las cebas de cortejo, quedando la alimentación propia relegada a las horas centrales del día. Las cebas de cortejo estimulan la parada nupcial, propiamente dicha, de LC.

Habitualmente los alcaudones son aves monógamas, aunque se han descrito casos de poliginia en LE (Yosef y Pinshow 1988b). LC y LS pueden hibridarse (Lefranc et al. 1989).

5. Construcción del nido

El nido es construido por ambos sexos, encargándose en mayor medida el macho de acarrear materiales y la hembra de colocarlos (Géroudet 1957, Lefranc 1979, Bassin 1982, presente estudio, para las especies de alcaudones tratadas aquí), como ocurre en muchas especies de aves (Collias y Collias 1984). La distancia entre el nido y el lugar de recogida de materiales para su construcción depende de las características del terreno y, por tanto, de la disponibilidad de tales materiales. Los materiales utilizados por los alcaudones han sido descritos por algunos autores (Olivier 1944, Géroudet 1957, Ash 1970, Harrison 1975, De la Cruz 1983, García-Rovés y García-Rovés 1989, presente estudio), y están en función de la composición taxonómica de la vegetación dominante en cada lugar, si bien los tipos básicos empleados (ramas delgadas, tallos, raíces, botones florales, musgo, pelo, plumas) no varían demasiado. LE y LC acarrean material con mayor frecuencia por la mañana; Bassin (1982) observa lo mismo para LE. Así, la tasa de acciones de caza aumenta al final de la mañana y por la tarde.

Los nidos de LC y LS tienen un tamaño parecido y son menores que los de LE, en correspondencia con el tamaño de las especies. Las dimensiones de los nidos computadas en el área de estudio son similares a las señaladas en otras regiones de España y otros países (Bent 1950, Géroudet 1957, De la Cruz y De Lope 1985, para LE; Géroudet 1957, García-Rovés y García-Rovés 1989, para LC; Géroudet 1957, Bonals et al. 1985, para LS), considerando un alto margen de variación debido al efecto del momento en que se miden los nidos, ya que los pollos deforman el cuenco al crecer, y al del amoldamiento de las medidas exteriores a las ramas que los soportan. A pesar de que el número de días utilizados en la construcción de los nidos de reposición disminuye con respecto a los primeros nidos, contando desde el inicio de la construcción hasta la puesta, el peso de ambos tipos de nido de LC no fue significativamente diferente. Quizás el período entre la construcción del grueso del nido y la puesta sea menor en el caso de reposiciones.

La ubicación de los nidos de las aves contrarresta a menudo la meteorología desfavorable y es diferente en lugares con clima distinto (Collias y Collias 1984, Elkins 1988). En el área de estudio la orientación más frecuente de los nidos de alcaudones es E, probablemente para aprovechar el máximo de insolación en las primeras horas de la mañana. Por otro lado, la orientación N es menos habitual que la S, tal vez también por motivos térmicos.

Los vientos fríos dominantes en el interior de la Península Ibérica son de componente NE (Capel 1981). La exposición media de los nidos de LS es mayor que la estimada para LE y LC, como cabía esperar de la mayor utilización de árboles laxos (*Quercus pyrenaica*) por aquél. La visibilidad mínima corresponde a los nidos emplazados en arbustos de zarzamora *Rubus*, siendo estos arbustos los más utilizados (Hernández en prensa a).

6. Puesta e incubación

Como reglas generales, corroboradas en el área de estudio, estas tres especies de alcaudones ponen los huevos en días consecutivos, la incubación no comienza hasta después de la puesta de la mitad de los huevos, sólo incubaba la hembra, y las puestas de reposición son habituales (Bent 1950, Båsecke 1956, Géroudet 1957, Lefranc 1980, Bassin 1982, De la Cruz y De Lope 1985, Yosef y Pinshow 1988b, Yosef 1992a, para LE; Durango 1950, Labitte 1952, Géroudet 1957, Ash 1970, Stauber y Ullrich 1970, Heim de Balsac 1971, Laferrère 1972, Lefranc 1979, para LC; Géroudet 1957, Ullrich 1971, Lefranc 1980, Bonals et al. 1985, para LS).

LE puede efectuar segundas puestas con cierta regularidad, después de una primera con éxito, en la Península Ibérica (De la Cruz 1983, De la Cruz y De Lope 1985, presente estudio), no habiéndose constatado esta circunstancia en otras zonas europeas. En este sentido, el número de puestas de las aves aumenta al disminuir la latitud, a la vez que la estación de cría se alarga (Cody 1971, Perrins 1985a). El tiempo estimado entre la puesta del primer huevo en la primera puesta y la puesta del primer huevo en la segunda puesta, para una pareja en el área de estudio, fue 53 días, muy similar a los aproximadamente 52 días de media calculados en el suroeste de la Península Ibérica (De la Cruz 1983). Según Drent y Daan (1980), el intervalo entre puestas depende de la disponibilidad alimentaria, lo que determina el tiempo que la hembra necesita para recuperar la condición reproductora. Lefranc (1971, 1979) indica que las segundas puestas de LC son excepcionales, y Géroudet (1957) señala lo mismo para LS.

El tamaño de puesta de LE disminuye al hacerlo la latitud en el contexto europeo. De esta forma, el tamaño medio de puesta en el centro de Europa se acerca a los seis huevos (Olivier 1944, Båsecke 1956, Géroudet 1957, Ullrich 1971, Lefranc 1980), en el noroeste de la Península Ibérica está entre cinco y seis huevos (presente estudio), y en el este y sur peninsular se aproxima a los cinco huevos (Alamany 1983, Soler et al. 1983, De la Cruz y De Lope 1985), considerando primeras puestas. En la misma línea, el tamaño de puesta de este alcaudón es seis-nueve huevos en el sector más septentrional de América del Norte (Olivier 1944, Bent 1950), mientras lo normal son cuatro-seis huevos

en las Islas Canarias, norte de Africa e Israel (Olivier 1944, Valverde 1957, Heim de Balsac y Mayaud 1962, Martín 1985, Yosef 1992a).

El aumento en el tamaño de puesta de LC hacia el este y norte de su rango de distribución, aunque con un patrón no muy bien definido, ha sido documentado por diferentes investigadores (Lack 1947, Durango 1950, Mayaud 1952, Lefranc 1979). Este último autor sugiere que la disponibilidad alimentaria debe ser mayor en el centro de Europa, con un clima cálido y seco, que en zonas más occidentales con influencia oceánica; por ello, deduce que, si el tamaño de puesta se ajusta a la cantidad de alimento que los adultos pueden aportar a los pollos (Lack 1954, 1966), dicho tamaño se incrementará hacia el este. No obstante, la falta de una tendencia clara en el tamaño de puesta se pone de manifiesto en el noroeste de la Península Ibérica, donde los valores medios para primeras puestas (5,29-5,67 en el área de estudio) superan a los obtenidos en regiones europeas más norteñas y orientales (cinco huevos en Inglaterra según Ash 1970 y en Francia según Lefranc 1979).

El tamaño medio de las primeras puestas de LS se sitúa entre cinco y seis huevos en toda Europa (Olivier 1944, Géroutet 1957, Ullrich 1971, presente estudio), siendo algo mayor en Alemania en mayo (5,7 según Ullrich 1971) que en el área de estudio en la misma fecha (5,25). En Cataluña, Alamany y Del Hoyo (1983) registran un valor medio de 4,8 huevos, sin especificar si se han considerado primeras puestas o reposiciones, y Bonals et al. (1985) encuentran cuatro nidos con seis huevos.

No se apreciaron diferencias interanuales significativas en el tamaño de las primeras puestas de los alcaudones en el área de estudio, pero sí entre primeras puestas y reposiciones, notándose un descenso al avanzar la estación de reproducción. El menor tamaño de puesta de las reposiciones y puestas tardías es un hecho común (Bäsecke 1956, Géroutet 1957, De la Cruz y De Lope 1985, para LE; Labitte 1952, Mayaud 1952, Ash 1970, Stauber y Ullrich 1970, Lefranc 1979, Sonnabend y Poltz 1979, para LC; Ullrich 1971, para LS). Sin embargo, en 1990, año con el período de reproducción más adelantado, el tamaño de puesta de LE fue mínimo en marzo, aumentó en abril, y decayó de nuevo en mayo, considerando tanto primeras puestas como reposiciones; por consiguiente, ese año las reposiciones tuvieron un tamaño medio superior al de primeras puestas debido al bajo valor detectado en las puestas más tempranas. El tamaño de puesta del escribano cerillo *Emberiza citrinella* y del triguero *Emberiza calandra* también es máximo en el período central de la estación de reproducción (Yom-Tov 1992), y en el caso del estornino pinto *Sturnus vulgaris* el tamaño de puesta disminuye a lo largo de la estación de reproducción pero es mayor cuando comienza a poner más tarde (Feare 1984). En estorninos negros *Sturnus unicolor* reproductores en melo-

jares de la provincia de Salamanca, las segundas puestas son mayores que las primeras, hecho que se relaciona con la superior disponibilidad de orugas defoliadoras en primavera avanzada (Pascual 1992).

El tamaño de puesta de LC no varió significativamente con la altitud, pero fue algo mayor al incrementarse ésta. En hábitats con una superior densidad poblacional de LC el tamaño de puesta es menor (Diehl 1971, Sonnabend y Poltz 1979, presente estudio).

Estas variaciones en el tamaño de puesta de los alcaudones coinciden con los patrones generales encontrados para las aves (véanse las revisiones de Klomp 1970, Cody 1971, y Perrins 1985b). Murphy y Haukioja (1986) discuten los factores esenciales que determinan el tamaño de puesta de las aves según varios autores, aceptándose básicamente la hipótesis original de Lack (1947, 1954, 1966), ya mencionada anteriormente; no obstante, Ashmole (1963) y Högstedt (1980) no opinan que exista un valor modal óptimo que maximice el número de descendientes supervivientes, sino que el tamaño de puesta depende de cada circunstancia particular.

El tamaño de los huevos de LE oscila en el rango 26-27x19-20 mm, como valores medios de longitud y anchura, en toda Europa (Olivier 1944, Géroutet 1957, Alamany 1983, De la Cruz y De Lope 1985, Marcos et al. 1989, presente estudio). En la franja más septentrional de América del Norte la longitud suele sobrepasar los 27 mm y la anchura los 20 mm (Olivier 1944, Bent 1950), mientras que en las Islas Canarias y norte de Africa la longitud suele ser inferior a 26 mm y la anchura a 19 mm (Olivier 1944). Los huevos de LC en el área de estudio son más pequeños (21,9 mm de longitud media) que en Francia, donde los valores medios de longitud están en el intervalo 22-23 mm (Labbite 1952, Géroutet 1957). La longitud media de los huevos de LS es aproximadamente 23 mm y la anchura 17 mm en toda Europa (Olivier 1944, Géroutet 1957, Alamany y Del Hoyo 1983, Marcos et al. 1989, presente estudio), aunque son ligeramente más pequeños en la Península Ibérica. Parece manifestarse un descenso en el tamaño de los huevos de los alcaudones al disminuir la latitud, al igual que ocurre en córvidos comparando poblaciones ibéricas con otras de localidades europeas más norteñas (Ena 1983, Rubio y Ena 1987).

No se detectaron diferencias intermensuales significativas en el tamaño de los huevos para cada especie y año, pero sí interanuales tanto en LE como en LC. En 1989, año en que se registraron los menores valores de temperatura y los mayores de precipitación en marzo-abril, LE retrasó la puesta y los huevos fueron más pequeños. En 1988 sucedió lo mismo en el caso de LC, considerando el mes de mayo. En consecuencia, la meteorología adversa parece implicar un retraso en la época de reproducción y una disminución en el tamaño de los huevos, aunque no un descenso en el tamaño de puesta, ya que no se apre-

ciaron diferencias interanuales significativas en este aspecto. Una climatología rigurosa y una alimentación peor durante el período de formación de los huevos están asociadas a un tamaño menor de éstos (O'Connor 1985a, Elkins 1988). Por otra parte, los pollos que eclosionan de huevos más grandes son más grandes y tienen mayor probabilidad de supervivencia, adquiriendo un crecimiento más rápido y una talla superior al final de la estancia en el nido (Ricklefs 1983, O'Connor 1985a). Presumiblemente, la selección natural ha favorecido una reducción en el tamaño de los huevos de los alcaudones en vez de una disminución en el tamaño de puesta para mantener así la productividad reproductora, pero quizás sólo hasta un límite, ya que sobrepasado éste la supervivencia de los pollos se vería comprometida.

La tendencia detectada relativa a un menor tamaño de los huevos de LE y LC en puestas más grandes es otro patrón general de variación en el tamaño de puesta de las aves (revisión de Perrins 1985b, Conder 1989 para la collalba gris *Oenanthe oenanthe*). Igualmente, al incrementarse la altitud el tamaño de puesta de LC aumenta y el tamaño de los huevos disminuye.

Si bien el tamaño del huevo puede ser modificado por factores ambientales que afecten al fenotipo, es fundamentalmente un carácter hereditario (O'Connor 1985a), lo que aparece reflejado en las diferencias registradas en el tamaño de los huevos pertenecientes a hembras distintas y en el menor coeficiente de variación de la longitud y anchura de los huevos de cada puesta con respecto al obtenido para el total de huevos en todas las puestas. Suárez (1991) no aprecia diferencias en el tamaño de los huevos de collalba rubia en relación con la localidad, año, y tamaño o secuencia de puesta, aunque sí según la identidad de la hembra, explicando esto como una adaptación a la mayor impredecibilidad de los ecosistemas con mediterraneidad acusada. Asimismo, el tamaño de puesta de esta especie es muy poco variable (Suárez 1987).

7. Estancia de los pollos en el nido

Existe cierta variabilidad en la distancia de eliminación de las cáscaras de los huevos por los alcaudones (Lefranc 1979, Bassin 1982, presente estudio). Esta eliminación reduce la depredación y evita la dificultad de eclosión de otros huevos al no interferir las cáscaras con ellos (O'Connor 1985b).

Tanto el macho como la hembra de los alcaudones ceban a los pollos (por ejemplo, Bassin 1982 para LE, Ash 1970 para LC, G eroudet 1957 para LS). Para LC, el grado de participaci n de cada uno de ellos fue diferente en parejas distintas. El cuidado biparental es habitual en especies de aves monogamas con j venes altriciales (Silver et al. 1985).

En LC, para pollos de 11 días de edad, el intervalo entre cebas fue 20-40 min, valor similar al obtenido por Blümel (1975) para pollos de 10 días. La frecuencia de cebas de LE y LC fue superior durante la mañana, presumiblemente para compensar el largo período nocturno sin alimentación (O'Connor 1985b). La tasa de cebas en LC también es alta a últimas horas de la tarde, quizás para acumular reservas energéticas inmediatamente antes de la noche.

Las clases de preparación de las presas con que LC ceba a los pollos son similares a las realizadas por la urraca *Pica pica* cuando transporta al nido alimento animal (sobre todo fragmentación y pérdida de alguna parte del cuerpo, según Martínez et al. 1990). Estos autores sugieren que el tratamiento de las presas representa tres ventajas: favorece una ingestión más fácil, previene la ingestión de estructuras inadecuadas, y evita daños al sistema digestivo; a su vez, indican que los pollos más pequeños reciben un número mayor de presas preparadas. El estornino negro también prepara las presas grandes o muy queratinizadas que aporta a los pollos (Peris 1980). Los adultos de LC ingieren algunas de las estructuras de las presas que son llevadas a los pollos, como la cabeza de los ortópteros, compartiendo así la presa y aprovechando partes menos nutritivas.

La teoría de la alimentación desde un lugar central ("central place foraging theory"), propuesta en términos de eficiencia energética (Orians y Pearson 1979), se cumpliría si la distancia media desde el nido al lugar de caza fuera mayor cuando la presa se utilizara para alimentación propia que cuando fuera transportada al nido, circunstancia comprobada para LC en el caso de cebas del macho a la hembra durante la incubación por Carlson (1985). No obstante, en el área de estudio no se apreciaron diferencias significativas en la distancia media desde el nido al lugar de captura de las presas entre aquéllas utilizadas para alimentación propia y las utilizadas para cebar a los pollos, en el caso de LC. Probablemente, la mayor estenofagia de los pollos (Hernández 1993 a) interfiere en este sentido de manera que se acarrean determinadas presas al nido independientemente de la distancia de captura. Por otra parte, Carlson (1983) demuestra experimentalmente que el tamaño de las presas aportadas por LC a los pollos aumenta al hacerlo la distancia al nido.

Según Géroudet (1957), los pollos de LC pueden salir prematuramente del nido desde los 12 días de edad; sin embargo, en el área de estudio son capaces de hacerlo desde los 8 días si el peligro de depredación es inminente. Este comportamiento también lo lleva a cabo LE, desde los 14 días, a veces retornando de nuevo al nido. En cuanto a la reacción de los adultos ante depredadores potenciales, Gotzman (1967) propone que LC defiende el nido con intensidad máxima el día de la eclosión de los pollos y los últimos días

antes de su salida del nido. Yosef y Pinshow (1988a) han comprobado el traslado de pollos ("nestling transfer") desde el nido a un lugar más seguro, por LE, bajo presión de depredadores reales o potenciales.

El crecimiento ponderal de los pollos de LE y LC expuesto por De la Cruz (1983) para el suroeste de la Península Ibérica, y por Diehl y Myrcha (1973) para Polonia, respectivamente para cada especie (en condiciones experimentales de laboratorio en el segundo caso), apenas se diferencia del estimado en el presente estudio, atendiendo al peso adquirido en los últimos días de estancia en el nido. Los pollos de LE superan los 60 g a los 16 días en Alaska (Cade 1967), mientras en la Península Ibérica pesan aproximadamente 57 g con esa edad (De la Cruz 1983, presente estudio), debido probablemente al mayor tamaño de la especie en latitudes más altas. La influencia del tamaño de las aves adultas en el peso de los pollos dentro de la misma especie ha sido comprobada por Motis (1987) para el estornino negro.

La variación temporal en el peso de los pollos de las tres especies de alcaudones se ajusta a la ecuación logística, como cabía esperar en paseriformes (Ricklefs 1968). Del mismo modo, es normal que la tasa de crecimiento (K) aumente en las especies más pequeñas (Ricklefs 1969, 1983). Varios autores han puesto en evidencia una relación inversa entre el tamaño de la pollada y el peso alcanzado por los pollos, puesto que la cantidad de alimento aportado por los adultos no siempre se incrementa de manera proporcional a dicho tamaño (Ricklefs 1968, 1983, O'Connor 1985b, Sánchez-Aguado 1985, Martín 1986, Soler y Soler 1990). En el área de estudio la frecuencia de cebas de LC a cada pollo se mantiene en unos límites similares aunque aumente el tamaño de la pollada (datos recogidos a los 11 días de edad), seguramente gracias a la elevada disponibilidad de presas, lo que se corresponde con un crecimiento en peso parecido en crías con diferente número de pollos. No obstante, los pollos de LC pertenecientes a la pollada más reducida pesan algo más en la fase central del desarrollo que otros de polladas más numerosas, e igualmente sucede en el caso de LE (De la Cruz 1983). Quizás esto sea consecuencia de que el máximo requerimiento energético de los pollos de los alcaudones se produce a la mitad del período de estancia en el nido (Diehl y Myrcha 1973 para LC), y presumiblemente en esa fase los pollos de crías más numerosas reciban menos alimento.

Sin embargo, la tasa de crecimiento de los pollos no suele variar con respecto al tamaño de la pollada, a no ser un ligero incremento en aquellas polladas con un tamaño próximo a la media registrada para la especie (Ricklefs 1968, 1973, Sánchez-Aguado 1985, Soler y Soler 1990). Se sugiere que el mayor aporte de alimento a los pollos de crías pequeñas compensa la superior pérdida de calor de éstos en lugar de proporcionarles un creci-

miento más rápido (véase De Lope y De la Cruz 1989 para la golondrina común *Hirundo rustica* y referencias ofrecidas por estos autores). En esta línea, el tiempo de estancia de los pollos de LE y LC en el nido no está correlacionado con el tamaño de la pollada. Al contrario, algunas especies retrasan su salida del nido si el tamaño de la pollada es alto y la disponibilidad de alimento es baja (por ejemplo, Soler 1989 para la grajilla).

Los alcaudones inician la incubación antes de la puesta del último huevo, lo que está asociado a una eclosión asincrónica y, por consiguiente, a una disparidad en el peso de los pollos desde el comienzo de su estancia en el nido. Según Ricklefs (1983), la mayor parte de la variación detectada en el peso de los pollos durante la fase inicial del crecimiento se debe a la asincronía de eclosión. La desviación estándar del peso de los pollos de LC es mayor en las crianzas más numerosas, resultado probable de que el peso entre hermanos se equipara más fácilmente en polladas con menor tamaño. Tanto en LE como en LC las diferencias en peso entre los pollos de una misma crianza aumentan progresivamente al principio del período de estancia en el nido, alcanzan un valor máximo, y disminuyen al final. Este patrón puede ser explicado mediante las características del crecimiento de tipo logístico: durante los primeros días la variabilidad en el peso no es elevada ya que en esa etapa el crecimiento es lento; después, los pollos que han nacido antes se encuentran en el momento de máximo crecimiento, incrementándose las diferencias con pollos más jóvenes que están todavía en la fase de crecimiento lento; finalmente, todos los pollos tienden a un peso asintótico, reduciéndose la velocidad de crecimiento y las diferencias entre ellos. El equiparamiento final en el peso de los pollos hermanos se vería a su vez favorecido por una mayor frecuencia de cebas a los pollos más pequeños para maximizar su supervivencia, en el caso de que los recursos alimentarios lo permitieran (véase la revisión de Clutton-Brock 1991).

Los pollos de especies que se alimentan habitualmente en el suelo salen del nido con un grado de desarrollo muy inferior al de los adultos y con un peso comparativamente menor, en contraposición con especies que capturan la mayoría de las presas en el aire, puesto que estas últimas necesitan una capacidad superior de vuelo desde su salida del nido (Ricklefs 1968). Los alcaudones forman parte del primer grupo de especies (Diehl y Myrcha 1973, De la Cruz 1983, presente estudio), y una señal evidente es que cuando los pollos comienzan a cazar sólo se alimentan en el suelo.

8. Éxito de reproducción

La variación observada en el porcentaje de puestas con éxito entre primeras puestas y reposiciones, entre años, y entre especies, parece responder a las diferencias temporales en el número de días de tormenta:

- PE (porcentaje de puestas con éxito, es decir, aquéllas en las que vuela al menos un pollo) fue notablemente inferior en reposiciones que en primeras puestas en 1990 para LE. En 1990 hubo 15 días de tormenta en mayo-junio y ninguno en abril.

- PE fue inferior en 1989 que en 1988 en primeras puestas de LC. En mayo de 1989 hubo seis días de tormenta y en mayo de 1988 hubo cuatro.

- PE fue inferior en 1988 que en 1989 en reposiciones de LC. En junio-julio de 1988 hubo 11 días de tormenta y en junio-julio de 1989 hubo cinco.

- PE fue inferior en reposiciones que en primeras puestas en 1988 para LC. En 1988 hubo 11 días de tormenta en junio-julio (ocho en junio) y cuatro en mayo.

- PE fue inferior en primeras puestas que en reposiciones en 1989 para LC. En 1989 hubo seis días de tormenta en mayo y cinco en junio-julio (dos en junio).

- PE fue inferior para LC que para LE. En 1988 hubo 12 días de tormenta en mayo-junio y cinco en abril-mayo. En 1989 hubo ocho días de tormenta en mayo-junio y 13 en abril-mayo (sólo uno en abril). En 1990 hubo ocho días de tormenta en abril-mayo (ninguno en abril). La época con un mayor número de días de tormenta (mayo-junio) coincide con la fase de incubación de LC, mientras que en el mes principal de incubación de LE (abril) el número de días de tormenta es muy bajo. En el caso de LS, el pequeño tamaño de la muestra no permite realizar estos análisis con una fiabilidad mínima.

Por consiguiente, el porcentaje de puestas con éxito disminuye al aumentar el número de días de tormenta, factor que generalmente está ligado a la precipitación registrada cada mes, pero no necesariamente. El efecto directo de la meteorología desfavorable, fundamentalmente las lluvias fuertes o continuas, sobre la reproducción de los alcaudones ya se conoce, provocando el abandono de los nidos (Bassin 1982 para LE; Stauber y Ullrich 1970, Lefranc 1979, para LC; Stauber y Ullrich 1970, Ullrich 1971, para LS).

Tanto De la Cruz (1983) como Yosef (1992a) estiman un 63 % de puestas con éxito para LE en el suroeste de la Península Ibérica e Israel respectivamente, considerando todo tipo de puestas, y Ash (1970) un 58 % para primeras puestas de LC en Inglaterra. Tales valores están dentro de los márgenes obtenidos en el área de estudio.

La bibliografía consultada ofrece datos dispares sobre las causas que determinan el fracaso total de reproducción de los alcaudones; así, Ash (1970) y Lefranc (1979) otorgan una mayor importancia a la depredación que al abandono del nido por motivos de índole meteorológica, en el caso de LC, mientras Ullrich (1971) atribuye a la meteorología adversa la mayor influencia, señalando una escasa importancia de la depredación, en el caso de LS. En el área

de estudio el porcentaje de nidos depredados es generalmente superior al de nidos desertados. Conviene apuntar que para los nidos considerados como depredados cabe la posibilidad de un abandono previo no comprobado y no relacionado con la depredación; a ello hay que unir una menor atención al nido por el ave que incubaba si la meteorología es desfavorable (Elkins 1988), de forma que la depredación puede aumentar en esas circunstancias. Por otra parte, algunos casos de abandono podrían deberse a la muerte de los adultos.

Gotzman (1967) propone que la tendencia de LC a desertar es alta en las fases de puesta e incubación y disminuye notablemente en el momento de eclosión de los pollos, lo que explica el porcentaje menor de fallos observado en el área de estudio durante la fase de estancia de los pollos en el nido con respecto a las fases de puesta e incubación.

Se aprecia una similitud tanto interespecífica, como entre primeras puestas y reposiciones, e interanual, en las causas del fracaso total de reproducción, probablemente causada, en el primer caso, por la simpatria y afinidad ecológica general de las tres especies, a pesar de la segregación que se detecta entre ellas en el hábitat de nidificación (Hernández en prensa a).

El porcentaje de pollos que vuelan con respecto al total de huevos puestos (PV/HP) toma los valores medios 56 % y 42 % para LE y LS, respectivamente, en Alemania (Ullrich 1971), 41 % para LE en Suiza (Rudin 1990), y 54 % para LC en Francia (Lefranc 1979). En el área de estudio PV/HP es variable y depende en gran medida del porcentaje de puestas con éxito; no obstante, los valores registrados para LE y LS son generalmente superiores a los obtenidos en Alemania y Suiza, y, al contrario, los valores registrados para LC son generalmente inferiores al obtenido en Francia. Lefranc (1979) también observa oscilaciones en PV/HP, adquiriendo este parámetro valores entre 32,5 % y 62,5 % según los años, rango similar al observado en el área de estudio en diferentes años y tipos de puesta (36,5-59,5 %).

Bassin (1982) estima que la productividad total de LE en Suiza es 2,2 jóvenes voladeros por puesta con o sin éxito (PV/PU), valor inferior a los registrados en el área de estudio en primeras puestas y semejante al obtenido en reposiciones. En Finlandia, PV/PU alcanza los valores 3,1 (nidos tardíos), 5 (nidos en época normal) y 6,3 (nidos precoces) (Huhtala et al. 1977), por encima de los registrados para el sur y centro de Europa. El número medio de pollos de LC que vuelan en puestas con éxito (PV/PE) en Inglaterra varía entre 3,3-3,4 (segundas y primeras reposiciones respectivamente) y 4,7 (primeras puestas) (Ash 1970). Del mismo modo, PV/PE disminuye en las reposiciones en el área de estudio con respecto a primeras puestas, pero con valores superiores a los indicados para Inglaterra.

El porcentaje de pollos de LE nacidos con respecto al número de huevos incubados (HF) es un 70 % en el suroeste de la Península Ibérica (De la Cruz

1983) y un 81 % en Israel (Yosef 1992a), valores inferiores a los estimados en el área de estudio. En Inglaterra, el porcentaje de huevos fértiles de LC oscila entre 91 % (puestas tardías) y 96 % (puestas tempranas) (Ash 1970), cálculos muy altos al igual que en el área de estudio. Entre los factores ecológicos y sociales que afectan al porcentaje de huevos eclosionados, Koenig (1982) incluye la latitud, existiendo una correlación positiva entre ambos, y así se observa en el caso de LE en la Península Ibérica. Asimismo, este autor revisa otros factores y señala que el porcentaje de eclosión decrece a lo largo de la estación de cría, tal como se registra en el área de estudio para LE y en Inglaterra para LC (Ash 1970). El porcentaje de fertilidad de LC en Inglaterra fue menor durante el período 1960-69, con presencia de pesticidas organoclorados en los huevos analizados, que en fechas anteriores (Ash 1970). Los huevos contaminados con pesticidas organoclorados, además de experimentar una disminución en el grosor de la cáscara que favorece su rotura por los adultos, pueden no eclosionar debido a un efecto directo o indirecto de la sustancia tóxica sobre el embrión (Ratcliffe 1970, Newton 1979, Moore 1985). En este sentido, en el área de estudio el porcentaje de huevos infértiles es superior en LE y LS, que ocupan principalmente zonas con cultivos de tipo intensivo, que en LC, más ligado a bordes de bosque y campiña; sin embargo, serían necesarios estudios más profundos para establecer una relación causal entre pesticidas y fertilidad.

La eclosión asincrónica favorece la supervivencia de los pollos con más edad en caso de escasez de alimento, aunque los menos desarrollados mueran (Ricklefs 1983, Perrins 1985b, Elkins 1988). Tal tipo de eclosión está principalmente extendido entre especies de aves nidícolas que consumen presas animales, para las cuales es más difícil predecir en el momento de la puesta la cantidad de alimento disponible que habrá cuando los pollos eclosionen (Perrins 1985b). Los porcentajes de mortalidad de pollos de alcaudones en el nido (MPN), excluyendo el abandono por los adultos y la depredación de la pollada completa, son insignificantes, lo que es índice de una disponibilidad alimentaria suficiente para el tamaño de pollada inicial durante el período de estudio, permitiendo casi siempre la supervivencia de todos los pollos. De la Cruz (1983) y De la Cruz y De Lope (1985) estiman un 72,5 % de pollos de LE que vuelan con respecto al número de pollos eclosionados, en el suroeste de la Península Ibérica, no especificando si incluyen nidos abandonados y depredados, aunque sí hacen mención a pollos con un crecimiento muy lento que terminan muriendo. En Inglaterra, Ash (1970) registra un 89-95 % de pollos de LC que vuelan con respecto al número de pollos eclosionados, no especificando tampoco si incluye nidos abandonados y depredados.

9. Emancipación de los jóvenes

La duración del período de dependencia de los jóvenes de LE estimado en el área de estudio (aproximadamente 39 días desde el abandono del nido) coincide con lo descrito por Bassin (1982) en Suiza (40 días). Este autor también ha observado separación de pollada en LE, de manera que un grupo de la familia permanece en el territorio de nidificación y otro se aleja de allí. En Alemania, Schön (1979) comprueba la separación de la pollada de este alcaudón a los 5-12 días desde la salida del nido, constatándose en el área de estudio a los 11 días.

Lefranc (1979) observa a LC cebando a jóvenes que habían abandonado el nido 25-26 días antes, y Jakober y Stauber (1983) estiman en 36 días el período de dependencia de esta especie. En el área de estudio los jóvenes de LC son dependientes hasta los 28-40 días, acortándose aparentemente este período en el caso de familias formadas muy tarde en la estación de cría. El período de dependencia de los pollos de LS dura como mínimo cuatro semanas (Ullrich 1971).

La separación de la pollada ha sido investigada en varias especies de paseriformes, y los factores que han favorecido la evolución de este comportamiento están asociados a una superior probabilidad de supervivencia de los jóvenes: éstos son localizados por los adultos más fácilmente, disminuye la distancia entre el lugar de caza y el lugar donde está el joven, entre otros (por ejemplo, Moreno 1984 para la collalba gris, y Edwards 1985 para el mirlo *Turdus merula*). Según los resultados del presente estudio, en los casos en que todos los jóvenes dependen sólo de un adulto (tamaño de pollada pequeño), ese adulto fue el que los alimentó mayormente en el nido. Quizás, el vínculo entre el joven y el adulto del que dependerá después de salir del nido se establezca ya mediante la cebsa en la fase de pollo.

Durante el período de dependencia de los jóvenes de LC se cumplen algunas de las predicciones que la teoría de la alimentación en un lugar central (Orians y Pearson 1979) lleva implícitas: a) la distancia media desde el nido al lugar de caza es significativamente mayor si la presa es utilizada para alimentación propia del adulto que si es utilizada para cebar a los jóvenes, cuando éstos ocupan el arbusto donde está situado el nido, b) al aumentar la movilidad de los jóvenes disminuye la distancia entre el lugar donde se localizan éstos y el lugar de caza, y se reduce la diferencia en la distancia media entre la localización de los jóvenes y el lugar de caza, comparando cebas con alimentación propia del adulto, y c) el adulto consume presas más pequeñas que las aportadas a los jóvenes.

En la transición a la independencia en los paseriformes se aprecia un aumento notable en la eficiencia de alimentación propia de los jóvenes y una

disminución patente en el cuidado parental, contribuyendo ambos factores a la emancipación total del joven (Davies 1976, 1978, Moreno 1984, Edwards 1985). Durante los días anteriores a la independencia de los alcaudones se reduce la tasa de cebas de los adultos, que se muestran reacios muchas veces a alimentar a los jóvenes, y se incrementa la capacidad de caza de éstos.

La formación de agregados de jóvenes independientes (reagrupamiento de individuos pertenecientes a la misma familia o unión de jóvenes pertenecientes a familias diferentes) está ligada, probablemente, a ventajas de tipo alimentario y defensivo. El tiempo dedicado por las aves a la vigilancia disminuye conforme se incrementa el tamaño de bando, aumentando el nivel de vigilancia general y el tiempo utilizado en la búsqueda de alimento (Pulliam 1973, Studd et al. 1983, Sullivan 1984).

AGRADECIMIENTOS

Francisco J. Purroy, Eduardo Aguilera y Carlos de la Cruz revisaron las primeras versiones del manuscrito, contribuyendo de manera importante a mejorar su fondo y su forma. Una beca predoctoral del PFPI subvenció el presente estudio.

BIBLIOGRAFIA

- ALAMANY, O. (1983). Botxí. *Lanius excubitor*. Pp. 250-251 en Muntaner, J., X. Ferrer y A. Martínez-Vilalta (coord.), *Atlas dels ocells nidificants de Catalunya i Andorra*. Ketres, Barcelona.
- ALAMANY, O. y J. DEL HOYO (1983). Capsigrany. *Lanius senator*. Pp. 251-252 en Muntaner, J., X. Ferrer y A. Martínez-Vilalta (coord.), *Atlas dels ocells nidificants de Catalunya i Andorra*. Ketres, Barcelona.
- ASH, J. S. (1970). Observations on a decreasing population of Red-backed Shrikes. *Brit. Birds* 63: 185-205, 225-239.
- ASHMOLE, N. P. (1963). The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103b: 458-473.
- BASECKE, K. (1956). Unterschiede im Verhalten des Raubwürgers in zwei niedersächsischen Landschaftsformen. *Vogelwelt* 77: 50-54.
- BASSIN, P. (1982). Sites de nidification et reproduction de la Pie-grièche grise, *Lanius excubitor*, dans le nord-ouest de la Suisse (Ajoie, canton du Jura). *Nos Oiseaux* 36: 333-353.
- BENT, A. C. (1950). *Life histories of North American wagtails, shrikes, vireos, and their allies*. Smithsonian Institution, Washington.
- BLUMEL, H. (1975). Zur Fütterungsaktivität des Rotrückenvürgers. *Der Falke* 22: 265-267.
- BONALS, J. A., J. COMAS y J. PALET (1985). Nidificació del capsigrany *Lanius senator* al Puig Ventós (Olesa de Montserrat, Vacarisses), primavera-estiu 1984. Pp. 125-128 en Real, J. (ed.), *El medi natural del Vallès*. CEEM, Sabadell.

- CADE, T. J. (1967). Ecological and behavioral aspects of predation by the Northern Shrike. *Living Bird* 6: 43-86.
- CAPEL, J. J. (1981). *Los climas de España*. Oikos-tau, Barcelona.
- CARLSON, A. (1983). Maximizing energy delivery to dependent young: a field experiment with red-backed shrikes (*Lanius collurio*). *J. Anim. Ecol.* 52: 697-704.
- (1985). Central place foraging in the Red-backed Shrike (*Lanius collurio* L.): allocation of prey between forager and sedentary consumer. *Anim. Behav.* 33: 664-666.
- (1989). Courtship feeding and clutch size in red-backed shrikes (*Lanius collurio*). *Am. Nat.* 133: 454-457.
- CLENCH, M. H. (1985). Pterylosis. Pp. 487-488 en Campbell, B. y E. Lack (eds.). *A dictionary of birds*. Poyser, Calton.
- CLUTTON-BROCK, T. H. (1991). *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton.
- CODY, M. L. (1971). Ecological aspects of reproduction. Pp. 461-512 en Farner, D. S., J. R. King y K. C. Parkes (eds.). *Avian Biology*. Vol. 1. Academic Press, New York.
- COLLIAS, N. E. y E. C. COLLIAS (1984). *Nest building and bird behavior*. Princeton University Press, Princeton.
- CORDER, P. (1989). *The Wheatear*. Helm, London.
- DAVIES, N. B. (1976). Parental care and the transition to independent feeding in the young Spotted Flycatcher (*Muscicapa striata*). *Behaviour* 59: 280-295.
- (1978). Parental meanness and offspring independence: an experiment with hand-reared Great Tits *Parus major*. *Ibis* 120: 509-514.
- DE LA CRUZ, C. (1983). *Biología del alcaudón real (Lanius excubitor) en la Baja Extremadura*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Extremadura.
- DE LA CRUZ, C. y F. DE LOPE (1985). Reproduction of the Pie-grièche méridionale (*Lanius excubitor meridionalis*) dans le sud-ouest de la Péninsule Ibérique. *Le Gerfaut* 75: 199-209.
- DE LA CRUZ, F. DE LOPE y E. DA SILVA (1990). Sobre la territorialidad del alcaudón real (*Lanius excubitor meridionalis* Temm.). *Testudo* 1: 315-327.
- DE LOPE, F. y C. DE LA CRUZ (1989). El desarrollo de los pollos en la golondrina común (*Hirundo rustica* L.): las diferencias entre las crías. *Ardeola* 36: 55-60.
- DIEHL, B. (1971). Population size and production of fledglings in the Red-backed Shrike (*Lanius collurio* L.) under changing habitat conditions. *Zeszyty Naukowe* 4: 15-32.
- DIEHL, B. y A. MYRCHA (1973). Bioenergetics of nestling Red-backed Shrikes (*Lanius collurio*). *Condor* 75: 259-264.
- DORKA, V. y B. ULLRICH (1975). Haben die Rassen des Raubwürgers *Lanius e. excubitor* und *Lanius excubitor meridionalis* unterschiedliche Paarbindungsmodi?. *Anz. orn. Ges. Bayern* 14: 115-140.
- DRENT, R. H. y S. DAAN (1980). The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.
- DUNN, E. K. (1976). Laying dates of four species of tits in Wytham Wood, Oxfordshire. *Brit. Birds* 69: 45-50.
- DURANGO, S. (1950). Om klimatets inverkan på törnskatans (*Lanius collurio* L.) utbredning och levnadsmöjligheter. *Fauna och Flora* 46: 49-78.

- (1956). Territory in the Red-backed Shrike *Lanius collurio*. *Ibis* 98: 476-484.
- EDWARDS, P. J. (1985). Brood division and transition to independence in Blackbirds *Turdus merula*. *Ibis* 127: 42-59.
- ELKINS, N. (1988). *Weather and bird behaviour*. Poyser, Calton.
- ENA, V. (1983). *Autoecología de la graja (Corvus frugilegus L.) en la provincia de León*. Diputación Provincial de León, León.
- FEARE, C. J. (1984). *The Starling*. Oxford University Press, Oxford.
- GARCIA-ROVES, J. F. y J. G. GARCIA-ROVES (1989). *Las aves en el concejo de Cudillero*. Principado de Asturias, Oviedo.
- GEROUDET, P. (1957). *Les Passereaux. III. Des Pouillots aux Moineaux*. Delachaux & Niestle, Neuchâtel.
- GOTZMAN, J. (1967). Remarks on ethology of the Red-backed Shrike, *Lanius collurio* L. - nest defence and nest desertion. *Acta Ornithologica* 10: 83-96.
- GRÖNLUND, S., J. ITÄMIES y H. MIKKOLA (1970). On the food and feeding habits of the Great Grey Shrike *Lanius excubitor* in Finland. *Ornis Fennica* 47: 167-171.
- HARRISON, C. J. O. (1975). *A field guide to the nests, eggs and nestlings of European birds*. Collins, London.
- HEIM DE BALSAC, H. (1971). Commentaires sur le calendrier de reproduction de *Lanius collurio* (L.). *Alauda* 39: 159-160.
- HEIM DE BALSAC, H. y N. MAYAUD (1962). *Les oiseaux du Nord-Ouest de l'Afrique*. Lechevalier, Paris.
- HERNANDEZ, A. (1993 a). *Biología de la familia Laniidae (alcaudón real *Lanius excubitor* L., alcaudón dorsirrojo *Lanius collurio* L., y alcaudón común *Lanius senator* L.) en la cuenca del río Torio, provincia de León*. Tesis Doctoral. Universidad de León.
- (1993 b). Las posturas crípticas del alcaudón dorsirrojo *Lanius collurio* L. como estrategia de defensa del nido. *Doñana Acta Vert.* 20: 69-73.
- (en prensa a). Selección de hábitat en tres especies simpátricas de alcaudones (real *Lanius excubitor* L., dorsirrojo *L. collurio* L., y común *L. senator* L.): segregación interespecífica. *Ecología*.
- HINDE, R. A. (1985). Display. Pp. 142-144 en Campbell, B. y E. Lack (eds.). *A dictionary of birds*. Poyser, Calton.
- HÖGSTEDT, G. (1980). Evolution of clutch size in birds: adaptive variation in relation to territory quality. *Science* 210: 1148-1150.
- HUHTALA, K., J. ITÄMIES y H. MIKKOLA (1977). Beitrag zur Brutbiologie und Ernährung des Raubwürgers (*Lanius excubitor*) im Oesterbotten, Finnland. *Beitr. Vogelkd.* 23: 129-146.
- JAKOBER, H. y W. STAUBER (1983). Zur Phänologie einer Population des Neuntötters (*Lanius collurio*). *J. Orn.* 124: 29-46.
- KLOMP, H. (1970). The determination of clutch-size in birds. A review. *Ardea* 58: 1-124.
- KOENIG, W. D. (1982). Ecological and social factors affecting hatchability of eggs. *Auk* 99: 526-536.
- LARITTE, A. (1952). Contribution a l'étude de la biologie de reproduction de la Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* L. *Alauda* 20: 102-108.
- LACK, D. (1947). The significance of clutch-size. *Ibis* 89: 302-352.
- (1954). *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press, Oxford.

- (1966). *Population studies of birds*. Oxford University Press, London.
- (1972). *Ecological adaptations for breeding in birds*. Chapman & Hall, London.
- LAFERRERE, M. (1972). A propos d'une deuxième ponte éventuelle chez *Lanius collurio*. *Alauda* 40: 289-290.
- LEFRANC, N. (1971). Deuxième ponte régulière chez *Lanius collurio* (L.). *Alauda* 39: 158-159.
- (1979). Contribution à l'écologie de la Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* L. dans les Vosges moyennes. *L'Oiseau et R.F.O.* 49: 245-298.
- (1980). Biologie et fluctuations des populations de Laniidés en Europe occidentale. *L'Oiseau et R.F.O.* 50: 89-116.
- LEFRANC, N., M. BOET Y M. BOET (1989). Observations de couples mixtes *Lanius senator*/*Lanius collurio* en France. Brève synthèse des cas d'hybridation connus chez les Laniidés d'Europe. *Alauda* 57: 109-118.
- MARCOS, J. M., F. HORTAS Y L. J. ALBERTO (1989). Datos de medidas de huevos de aves españolas. *Acta IX Bienal de la RSEHN. Sevilla 1989*: 269-277.
- MARTIN, A. (1985). *Atlas de las aves nidificantes en la isla de Tenerife (Islas Canarias)*. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna.
- MARTIN, T. E. (1986). Competition in breeding birds. On the importance of considering processes at the level of the individual. Pp. 181-210 en Johnston, R. F. (ed.). *Current Ornithology*. Vol.4. Plenum Press, New York.
- MARTINEZ, J. G., J. J. SOLER Y M. SOLER (1990). Factores que afectan al tratamiento dado por las urracas (*Pica pica*) a las presas capturadas antes de ofrecérselas a los pollos. *III Congreso Nacional de Etología. León 1990*: 87-94.
- MAYAUD, N. (1952). Epoque de ponte et nombre d'oeufs de *Lanius collurio* en France et en Corse. *Alauda* 20: 250-260.
- MOORE, N. W. (1985). Toxic chemicals. Pp. 604-606 en Campbell, B. y E. Lack (eds.). *A dictionary of birds*. Poyser, Calton.
- MORENO, J. (1984). Parental care of fledged young, division of labor, and the development of foraging techniques in the Northern Wheatear (*Oenanthe oenanthe* L.). *Auk* 101: 741-752.
- MOTIS, A. (1987). Crecimiento del pollo de estornino negro (*Sturnus unicolor* Temm.) en el NE de la Península Ibérica. *Misc. Zool.* 11: 339-346.
- MURPHY, E. C. Y E. HAUKIOJA (1986). Clutch size in nidicolous birds. Pp. 141-180 en Johnston, R. F. (ed.). *Current Ornithology*. Vol.4. Plenum Press, New York.
- NEWTON, I. (1979). *Population ecology of raptors*. Poyser, Berkhamsted.
- O'CONNOR, R. J. (1985a). Egg. Pp. 173-176 en Cambell, B. y E. Lack (eds.). *A dictionary of birds*. Poyser, Calton.
- (1985b). Parental care. Pp. 432-437 en Cambell, B. y E. Lack (eds.). *A dictionary of birds*. Poyser, Calton.
- OLIVIER, G. (1944). *Monographie des Pies-grièches du genre Lanius*. Lecercf, Rouen.
- ORIAN, G. H. Y N. E. PEARSON (1979). On the theory of central place foraging. Pp. 155-177 en Horn, D. J., B. R. Stairs y R. D. Mitchell (eds.). *Analysis of ecological systems*. Ohio State University Press, Ohio.
- PASCUAL, J. A. (1992). *Reproducción y alimentación del estornino negro (Sturnus unicolor) en un rebollar*. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca.

- PERIS, S. (1980). Biología del estornino negro (*Sturnus unicolor*). II. Dieta del pollo. *Doñana Acta Vert.* 7: 249-260.
- PERRINS, C. M. (1985a). Breeding season. Pp. 62-65 en Campbell, B. y E. Lack (eds.). *A dictionary of birds*. Poyser, Calton.
- (1985b). Clutch size. Pp. 91-94 en Campbell, B. y E. Lack (eds.). *A dictionary of birds*. Poyser, Calton.
- PULLIAM, H. R. (1973). On the advantages of flocking. *J. theor. Biol.* 38: 419-422.
- RATCLIFFE, D. A. (1970). Changes attributable to pesticides in egg breakage frequency and egg shell thickness in some British birds. *J. Appl. Ecol.* 7: 67-115.
- RICKLEFS, R. E. (1967). A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology* 48: 978-983.
- (1968). Patterns of growth in birds. *Ibis* 110: 419-451.
- (1969). Preliminary models for growth rates in altricial birds. *Ecology* 50: 1031-1039.
- (1973). Patterns of growth in birds. II. Growth rate and mode of development. *Ibis* 115: 177-201.
- (1983). Avian postnatal development. Pp. 1-83 en Farner, D. S., J. R. King y K. C. Parkes (eds.). *Avian Biology*. Vol. 7. Academic Press, New York.
- RIVAS-MARTINEZ, S. (1987). *Memoria del mapa de series de vegetación de España*. ICONA, Madrid.
- ROBBINS, C. S. (1981). Effect of time of day on bird activity. *Studies in Avian Biology* 6: 275-286.
- RUBIO, C. y V. ENA (1987). Oología de la grajilla (*Corvus monedula*) en la provincia de León (1984-1985). *I Congr. Int. de Aves Esteparias. León 1987*: 209-217.
- RUDIN, M. (1990). Bruterfolg und Fütterungsverhalten des Neuntöters *Lanius collurio* in der Nordwestschweiz. *Orn. Beob.* 87: 243-252.
- SANCHEZ-AGUADO, F. J. (1985). Crecimiento de los pollos de gorrión molinero (*Passer montanus*, L.). *Doñana Acta Vert.* 12: 197-209.
- SCHMIDT, K. H., M. MARZ y E. MATTHYSEN (1992). Breeding success and laying date of Nuthatches *Sitta europaea* in relation to habitat, weather and breeding density. *Bird Study* 39: 23-30.
- SCHÖN, M. (1979). Zum zwischenartlichen Verhalten des Raubwürgers *Lanius excubitor* gegenüber Vögeln und Sägern. *Ökol. der Vögel* 1: 99-126.
- SILVER, R., H. ANDREWS y G. F. BALL (1985). Parental care in an ecological perspective: a quantitative analysis of avian subfamilies. *Am. Zool.* 25: 823-840.
- SOLER, M. (1989). Nestling period variation in Jackdaw *Corvus monedula* in relation to brood size. *Bird Study* 36: 73-76.
- SOLER, M., y J. J. SOLER (1987). Fenología de puesta en *Corvus monedula*. Análisis de los factores que pueden afectarla. *Ardeola* 34: 3-14.
- (1990). Crecimiento de los pollos de grajilla (*Corvus monedula*), relación entre desarrollo y comportamiento petitorio. *Ardeola* 37: 37-52.
- SOLER, M., J. M. ZUÑIGA e I. CAMACHO (1983). Alimentación y reproducción de algunas aves de la Hoya de Guadix (sur de España). *Trab. Monogr. Dep. Zool. Univ. Granada (NS)* 6: 27-100.

- SONNABEND, H. y W. POLTZ (1979). Daten zur Brutbiologie des Neuntöters *Lanius collurio* am nordwestlichen Bodense. *J. Orn.* 120: 316-321.
- SOUTHERN, H. N. (1941). The spring migration of the Red-backed Shrike over Europe. *Brit. Birds* 35: 114-119.
- STAUBER, W. y B. ULLRICH (1970). Der Einflussdesnasskalten Frühjahres 1969 auf eine Population des Rotrückengewürgers (*Lanius collurio*) und Rotkopfwürgers (*Lanius senator*) in Südwestdeutschland. *Vogelwelt* 91: 213-222.
- STUDD, M., R. D. MONTGOMERIE y R. J. ROBERTSON (1983). Group size and predator surveillance in foraging House Sparrows (*Passer domesticus*). *Can. J. Zool.* 61: 226-231.
- SUAREZ, F. (1987). *Historia natural de la collalba rubia (Oenanthe hispanica L.) durante la época de reproducción*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- (1991). Influencias ambientales en la variación del tamaño, forma y peso de los huevos de la collalba rubia (*Oenanthe hispanica* L.). *Doñana Acta Vert.* 18: 39-49.
- SULLIVAN, K. A. (1984). The advantages of social foraging in Downy Woodpeckers. *Anim. Behav.* 32: 16-22.
- ULLRICH, B. (1971). Untersuchungen zur Ethologie und Ökologie des Rotkopfwürgers (*Lanius senator*) in Südwestdeutschland. *Vogelwarte* 26: 1-77.
- VÄISÄNEN, R. A. (1969). Evolution of the Ringed Plover (*Charadrius hiaticula* L.) during the last hundred years in Europe. A new computer method based on egg dimension. *Ann. Acad. Sci. Fennicae A.IV.* 194: 1-90.
- VALVERDE, J. A. (1957). *Aves del Sahara español*. Instituto de Estudios Africanos, Madrid.
- WEIDMANN U. y S. G. TULLETT (1985). Laying. Pp. 320-322 en Campbell, B. y E. Lack (eds.). *A dictionary of birds*. Poyser, Calton.
- YOM-TOV, Y. (1992). Clutch size and laying dates of three species of buntings *Emberiza* in England. *Bird Study* 39: 111-114.
- YOSEF, R. (1992a). From nest building to fledging of young in Great Grey Shrikes (*Lanius excubitor*) at Sede Boqer, Israel. *J. Orn.* 133: 279-285.
- (1992b). Male-biased breeding site fidelity in a population of Northern Shrikes. *Condor* 94: 1025-1027.
- YOSEF, R. y B. PINSHOW (1988a). Nestling transfer in the Northern Shrike (*Lanius excubitor*). *Auk* 105: 580-581.
- (1988b). Polygyny in the Northern Shrike (*Lanius excubitor*) in Israel. *Auk* 105: 581-582.

(Recibido 18 de ene. 1993; revisado 10 sep. 1993; aceptado 18 feb. 1994)

FLUCTUACION ESTACIONAL DEL PESO CORPORAL DE LOS MACHOS ADULTOS DE *ARVICOLA SAPIDUS* MILLER, 1908 (RODENTIA, ARVICOLIDAE)

J.M. GARDE Y M.C. ESCALA

*Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad de Navarra,
31080-Pamplona (España).*

De los ritmos circunuales descritos en roedores, Gwinner (1986) menciona entre los más sobresalientes la actividad reproductora, el tamaño de testículos y vesícula seminal, la concentración de testosterona y tiroxina en plasma, el peso corporal en adultos, el proceso de hibernación de algunas especies, etc. Algunos de estos ciclos anuales se han puesto de manifiesto también en *A. sapidus* (Ventura, 1988; Garde, 1992). Con el fin de ampliar este campo del conocimiento y dado el vacío bibliográfico existente respecto a esta especie, en el presente trabajo se analiza la oscilación estacional que experimenta el peso corporal de los machos adultos de la rata de agua.

AREA DE ESTUDIO

Los ejemplares analizados se capturaron en diferentes localidades del Sur de Navarra (España). Con una temperatura media anual de 13,5°C y 450 mm de precipitación, esta comarca presenta un clima de tipo semiárido y mesotérmico (Creus, 1986) y está comprendida en la región biogeográfica mediterránea (Bascones y Ursua, 1986).

MATERIAL Y METODOS

Se analizó una muestra constituida por 133 machos adultos (clases de edad relativa IV y V) de *A. sapidus* (ver Garde, 1992), capturados entre los años 1983-1990. Con el fin de obtener muestras mensuales representativas, todos los ejemplares se han agrupado en un único período anual. Al hacer el análisis exclusivamente sobre los machos adultos se ha tratado de evitar la distorsión que sobre los resultados podrían introducir las hembras preñadas, debido al peso añadido de la gestación, y los individuos más jóvenes, en diferentes estados de crecimiento. Un estudio biométrico del peso corporal de *A. sapidus* del Sur de Navarra, en función de la edad relativa y del sexo, ha sido realizado por Garde (1992).

RESULTADOS

En la tabla 1 se exponen los datos referentes a los pesos mensuales de los animales considerados. Puede apreciarse, cómo el peso corporal medio se incrementa progresivamente hasta julio, para descender suavemente a partir de septiembre hacia los meses invernales, alcanzando su valor mínimo en febrero. La variación estacional en el peso es notable, ya que los animales de septiembre llegan a ser un 18,4% más pesados que los de febrero, meses en los que se alcanzan los valores extremos.

La fluctuación anual descrita se corresponde con los cambios climáticos de la región, especialmente con el fotoperíodo y la temperatura, con los que presenta una correlación significativa ($r=0,769$; $N=12$; $p<0,01$ y $r=0,792$; $N=12$; $p<0,01$ respectivamente). Igualmente, hay también una apreciable similitud entre la variación mensual del peso corporal y la variación descrita por el índice testicular y, en definitiva, con la fluctuación de la intensidad reproductora: alta, de marzo a octubre, y baja, de noviembre a febrero (ver Garde, 1992). La causa radica en la correlación que existe entre el peso corporal de los machos adultos y el peso de los testículos ($r=0,535$; $N=112$; $p<0,001$).

DISCUSION

Aunque no se han descrito oscilaciones estacionales del peso corporal en *A. sapidus*, son abundantes las referencias sobre este fenómeno en *A. terrestris* (Pelikan, 1972; Ventura, 1988) y otras especies de arvicólidos (ver Newson y Chitty, 1962; Krebs et al., 1969; Iverson y Turner, 1974; Boonstra y Krebs, 1979; Moravec y Vlasac, 1988). En este sentido, las variaciones de peso encontradas en la rata de agua del Sur de Navarra son plenamente coincidentes con las apuntadas por dichos autores.

En *A. sapidus*, el colectivo de adultos es proporcionalmente más viejo durante la primavera y el verano, rejuveneciéndose a partir del otoño con la desaparición de los seniles (clase V) y la llegada a esta edad de los nacidos en el año (clase IV). Dado que en la rata de agua, el tamaño corporal -y por lo tanto el peso- sigue aumentando durante toda la vida del animal, es evidente que el valor medio poblacional del peso corporal depende también de la proporción de las distintas edades (IV y V) entre los adultos, proporción que varía a lo largo del ciclo estacional (ver Garde, 1992). Por esta razón, la causa inmedita y fundamental de la fluctuación anual que sufre el peso de los machos adultos de *A. sapidus* es debida a los cambios en la composición de la edad que experimenta este colectivo, causa que apuntan para otros arvicólidos diversos autores (Pelikan, 1972; Iverson y Turner, 1974; Moravec

TABLA I

Variación mensual del Peso corporal (g) de los machos adultos (clases de edad relativas IV y V) de *Arvicola sapidus*.

Monthly variation of body weight (g) in adult males (classes of relative age IV and V) for Arvicola sapidus.

MES	N	\bar{X}	s	Intervalo
Enero	4	240,3	26,6	211,5-275,7
Febrero	9	217,4	29,8	188,0-259,8
Marzo	18	242,8	30,4	177,8-295,0
Abril	21	245,1	39,9	188,2-307,2
Mayo	11	249,2	29,5	217,8-311,0
Junio	13	256,1	32,1	213,6-317,8
Julio	7	257,1	33,1	216,1-305,4
Agosto	12	243,8	39,8	194,0-300,0
Septiembre	7	257,3	28,3	220,1-293,0
Octubre	8	246,0	32,2	208,4-299,4
Noviembre	7	228,1	29,7	189,1-269,5
Diciembre	16	220,8	31,8	179,3-306,2

y Vlasac, 1988; etc.). En este sentido, la composición de la población por edades depende de la actividad sexual y el ciclo reproductor, procesos estrechamente relacionados con la fluctuación del peso corporal, como ya se ha puesto de manifiesto para *A. sapidus* y otros roedores (Pelikan, 1972; Moravec y Vlasac, 1988). La causa de esta relación, al menos en los machos, radica en la influencia que el ritmo de secreción de las hormonas gonadales ejercen sobre el peso (Turek y Van Cauter, 1988).

Otras posibles causas de la depresión invernal del peso corporal apuntadas en roedores, podrían ser la pérdida real de peso de estos animales (Iverson y Turner, 1974) o en todo caso una disminución o detención de su crecimiento (Krebs et al., 1969).

Palabras clave: *Arvicola sapidus*, Arvicolidae, Navarra, peso corporal, rata de agua.

ABSTRACT

Seasonal body weight oscillation in adult males of Arvicola sapidus Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolae).

We report the average seasonal body weight oscillation in a 133 specimen collection of adult males of *Arvicola sapidus* from the south of Navarra. The study shows that the average body weight increases during the spring season until July, and decreases during the autumn and winter season to a minimum in February. The main factor for this oscillation is supposed to be change in adult population age along the year.

Key words: *Arvicola sapidus*, Arvicolidae, body weight, Navarra, water vole

BIBLIOGRAFIA

- BASCONES, J.C. Y URSUA, M.C., 1986. Estudio fitosociológico de los pastos de la Ribera Tudelana. *Príncipe de Viana (Suplemento de Ciencias)*, 6: 101-140.
- BOONSTRA, R. Y KREBS, C.J., 1979. Viability of large- and small-sized adults in fluctuating vole populations. *Ecology*, 60: 567-573.
- CREUS, J., 1986. Climatología. Pp: 75-90. En: *Gran Atlas de Navarra. Geografía*. C.A.N. Pamplona.
- GARDE, J.M., 1992. Biología de la rata de agua *Arvicola sapidus* Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae) en el Sur de Navarra (España). Tesis Doctoral. Universidad de Navarra.
- GWINNER, E., 1986. *Circannual Rhythms. Endogenous Animal Clocks in the Organization of Seasonal Processes*. Ed. Springer. Berlin.
- IVERSON, S.L. Y TURNER, B.N., 1974. Winter weight dynamics in *Microtus pennsylvanicus*. *Ecology*, 55: 1030-1041.
- KREBS, C.J., KELLER, B.L. Y TAMARIN, R.H., 1969. *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in Southern Indiana. *Ecology*, 50: 587-607.
- MORAVEC, J. Y VLASAC, P., 1988. Weight structure in a population of *Microtus arvalis* during the population cycle (Mammalia, Rodentia). *Věst. Cs. Spolec. Zool.*, 52: 192-203.
- NEWSON, J. Y CHITTY, D., 1962. Haemoglobin levels, growth and survival in two *Microtus* populations. *Ecology*, 43: 733-738.
- PELIKAN, J., 1972. *Arvicola terrestris* (L.) indexes of reproduction in Czechoslovakia. *Acta Sc. Nat. Brno*, 11: 3-50.
- TUREK, F. Y VAN CAUTER, E., 1988. Rhythms in Reproduction. Pp: 1789-1830. In: Knobilo, E. y Neill, J.D. (Eds). *The Physiology of Reproduction: 1789-1830*. Raven Press, New York.

VENTURA, J., 1988. Contribución al conocimiento del género *Arvicola* Lacépède, 1799, en el nordeste de la Península Ibérica. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.

(Recibido 12 feb 1993; revisado 19 jul 1993; aceptado 6 sep 1993)

ACERCA DEL SIGNIFICADO DE LOS ATAQUES DE ALCAUDONES *LANIUS* SPP. SOBRE AVES

ANGEL HERNANDEZ

Departamento de Biología Animal, Facultad de Biología, Universidad de León, 24071 León (España)

Tye (1984) explica los ataques frecuentes de alcaudones (real *Lanius excubitor* y común *Lanius senator*) hacia collalbas (gris *Oenanthe oenanthe* e Isabel *Oenanthe isabellina*) en términos de competencia en las tácticas de caza, y sugiere que la depredación y el cleptoparasitismo de alcaudones sobre aves son casos raros de oportunismo que tienen su origen común en esa competencia. En la misma línea, Lefranc (1979) señala que la mayor parte de los ataques de alcaudón dorsirrojo *Lanius collurio* sobre passeriformes son desalojamiento de posaderos elevados, registrando capturas sólo ocasionalmente. Por su parte, Grisser (1986) observa a un macho de alcaudón dorsirrojo que ataca con insistencia a las aves posadas en el suelo, conducta que califica de excepcional en el área que estudia, proponiendo que así busca nidos para capturar pollos.

Los ataques de alcaudones (real, común y dorsirrojo) hacia aves fueron registrados durante el estudio de varios aspectos de la bioecología de estas especies realizado en la provincia de León en el período 1987-1990 (Hernández 1993), no dedicándose un tiempo determinado de observación a tal efecto pero empleándose un esfuerzo de muestreo similar en cada estación para el estudio general. Se entiende por persecución corta aquella inferior a 20 m, por persecución larga aquella superior a 20 m, y por intención de captura una insistencia prolongada en el acoso incluyendo intentos de picotazos o persecución en el interior de arbustos y árboles. En una muestra de 134 ataques, la mayoría de las veces no se detectó per-

secución o ésta fue corta, tratándose a menudo de un desalojamiento del posadero que ocupaba el ave atacada, el cual era ocupado entonces por el alcaudón (Tabla 1). El alcaudón real puede desplazar de los posaderos a los alcaudones dorsirrojo y común, y el común puede desplazar al dorsirrojo. El 50 % de los ataques de alcaudón real fue sobre especies de tamaño similar o superior al suyo, fundamentalmente urraca *Pica pica* (cuatro de 34 ataques) y crialo *Clamator glandarius* (cuatro de 34 ataques); esta situación se produjo en el 16,3 % de los ataques de alcaudón dorsirrojo, sobre todo hacia cuco *Cuculus canorus* (cuatro de 92 ataques) y urraca (tres de 92 ataques), y en el 37,5 % de los ataques de alcaudón común, dirigidos hacia alcaudón dorsirrojo, abubilla *Upupa epops* y estornino negro *Sturnus unicolor* (un ataque a cada especie, en una muestra de ocho ataques). Las especies identificadas en los ataques con intención de captura fueron herrerillo común *Parus caeruleus* en el caso del alcaudón real, y todavía *Lullula arborea*, curruca zarcera *Sylvia communis*, pardillo *Carduelis cannabina*, y verdecillo *Serinus serinus*, en el caso del alcaudón dorsirrojo. Un joven de curruca mosquitera *Sylvia borin* fue capturado por un macho de alcaudón dorsirrojo. El alcaudón real intensificó el número de ataques en el período de reproducción (el 79,41 % del total de ataques se registró durante marzo-junio). No se observó cleptoparasitismo.

Los resultados obtenidos sugieren tres tipos de interacciones: 1) por competencia en las tácticas de caza, 2) para evitar el parasitismo de cría y la pérdida de huevos, pollos o jóvenes, y 3) depredación. Tales resultados coinciden con lo observado por Tye (1984) y Lefranc (1979) en lo que se refiere a un grueso de ataques breves sobre aves que ocupan posaderos elevados, a las que desplazan sin intención de captura. Debe tenerse en cuenta que cuando un ave ocupa un posadero produce una depresión de los recursos en su entorno próximo mediante la perturbación de las presas potenciales (Charnov et al. 1976, Moreno 1984). Por otro lado, un porcentaje notable de ataques va dirigido hacia especies de talla similar o superior a la de los alcaudones, sobre todo cucúlidos y córvidos, los primeros parásitos de cría de los lánidos (por ejemplo, Bramwell 1939, Claudon 1955), y los segundos depredadores potenciales de su prole (véase De la Cruz et al. 1990). Los ataques de alcaudón real sobre córvidos solo se detectaron durante la época de cría. Por lo tanto, la intensificación de los ataques de este alcaudón hacia otras especies de aves en el período de reproducción parece estar causada por: a) una mayor defensa de los posaderos de caza, debido quizás a que la reducción del tamaño del territorio con respecto al invierno (De la Cruz et al. 1990) conlleva una disminución en la disponibi-

TABLA 1
 Características de los ataques de alcaudones sobre aves
Characteristics of the attacks by shrikes on birds

	<i>L. excubitor</i> %n	<i>L. collurio</i> %n	<i>L. senator</i> %n
UBICACION DEL AVE ATACADA			
Suelo	26,47	30,43	25
Posadero elevado	73,53	69,57	75
TIPO DE ATAQUE			
Sin persecución o corta	67,65	80,43	100
Persecución larga sin intención de captura	23,53	11,96	0
Persecución larga con intención de captura	8,82	6,52	0
Captura	0	1,09	0
Especie más atacada (% de ataques)	<i>Saxicola torquata</i> (17,65)	<i>Lullula arborea</i> (17,39)	<i>Emberiza hortulana</i> (25)
Nº especies atacadas	16	30	7
Nº total ataques (n)	34	92	8

lidad de esos posaderos; en este sentido, Yosef (1993) comprueba que los alcaudones reales expanden sus territorios si se eliminan sus posaderos de caza; y b) la defensa del nido y los jóvenes no independizados. La collalba gris ataca a otras especies de aves competidoras más frecuentemente durante el período de reproducción que durante la etapa pre-reproductiva, lo que se asocia a una superior demanda alimentaria mientras cuida a los pollos y jóvenes (Zamora 1990); este factor podría relacionarse con la causa a) expuesta.

Si bien la mayoría de los ataques de alcaudones sobre aves no implica intención de captura y se produce en situaciones de competencia por interferencia, la depredación de aves por el alcaudón real no es excepcional ya que éstas pueden llegar a superar el 25 % del total de presas capturadas, tanto en época de reproducción (Cade 1967) como en invierno (Olsson 1984), y representar un elemento constante en la dieta durante todo el año (Hernández 1993). Por otra parte, las tres especies de alcaudones consideradas capturan o persiguen con intención de captura porcentajes notables de paseriformes, con respecto al total de aves consumidas o perseguidas con tal intención, con tácticas de caza y hábitos alimentarios muy diferentes a los suyos (Hernández 1993, presente estudio). De esta forma, la situación de competencia no parece ser el factor inmediato y necesario que facilita la captura de aves por alcaudones, sino que ambos tipos de agresión son probablemente independientes.

Los ataques de alcaudones hacia aves posadas en el suelo son habituales en el área de estudio, tanto sobre pequeños paseriformes como sobre aves grandes. Sin embargo, la insignificante proporción de aves, ya sean individuos adultos, jóvenes, o pollos, y de vertebrados en general, en el régimen alimentario del alcaudón dorsirrojo (véase Hernández 1993 y referencias allí ofrecidas), no apoya la hipótesis de una búsqueda rutinaria de nidos en el suelo mediante ataques a las aves que se posan en él, sino que la mayoría de dichos ataques parecen ser acciones de defensa del territorio de caza o contra depredadores. A esto hay que añadir que muchos de los paseriformes atacados en el suelo por este alcaudón construyen sus nidos en arbustos y árboles (por ejemplo, el pinzón común *Fringilla coelebs*, pardillo, verderón *Carduelis chloris*, verdicillo, escribano soteño *Emberiza cirulus*), y que todos ellos consumen insectos en alguna medida (Ceballos y Purroy 1981), y, en consecuencia, actúan como posibles competidores de los alcaudones.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece los interesantes comentarios de Juan A. Amat, Francisco J. Purroy y un revisor anónimo sobre las primeras versiones del manuscrito. Una beca predoctoral de FPI ha subvencionado el presente trabajo.

Palabras clave: ataques sobre aves, competencia, dieta, *Lanius* spp., depredación.

ABSTRACT

*About the significance of the attacks by shrikes *Lanius* spp. on birds*

In this note I argue about the significance of the aggressions by shrikes *Lanius* spp. on birds by analyzing a sample of 134 attacks and data on their diet. The majority of the attacks

did not involve purpose of capture, and were probably caused by interference competition; nevertheless, predation by great grey shrikes *L. excubitor* on birds can sometimes be important and not immediately and necessarily deriving from such competition relationships, both situations presumably being independent.

Key words: attacks on birds, competition, diet, *Lanius* spp., predation.

BIBLIOGRAFIA

- BRAMWELL, W. H. (1939). Red-backed Shrike as fosterer of Cuckoo. *British Birds* 33: 80.
- CADE, T. J. (1967). Ecological and behavioral aspects of predation by the Northern Shrike. *The Living Bird* 6: 43-86.
- CEBALLOS, P. Y F. J. PURROY (1981). *Pájaros de nuestros campos y bosques*. ICONA, Madrid.
- CHARNOV, E. L., G. H. ORIANIS Y K. HYATT (1976). Ecological implications of resource depression. *American Naturalist* 110: 141-151.
- CLAUDON, G. (1955). Nouvelles observations sur *Cuculus c. canorus* Linné en Alsace. *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie* 25: 45-49.
- DE LA CRUZ, C., F. DE LOPE Y E. DA SILVA (1990). Sobre la territorialidad del alcaudón real (*Lanius excubitor meridionalis* Temm.). *Testudo* 1: 315-327.
- GRISSEY, P. (1986). A propos de comportements interspécifiques chez la Pie-Grièche écorcheur *Lanius collurio*. *Alauda* 54: 231-232.
- HERNANDEZ, A. (1993). Biología de la familia Laniidae (alcaudón real *Lanius excubitor* L., alcaudón dorsirrojo *Lanius collurio* L., y alcaudón común *Lanius senator* L.) en la cuenca del río Torío, provincia de León. Tesis Doctoral, Universidad de León.
- LEFRANC, N. (1979). Contribution à l'écologie de la Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* L. dans les Vosges moyennes. *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie* 49: 245-298.
- MORENO, J. (1984). Search strategies of Wheatears (*Oenanthe oenanthe*) and Stonechats (*Saxicola torquata*): adaptive variation in perch height, search time, sally distance and interperch move length. *Journal of Animal Ecology* 53: 147-154.
- OLSSON, V. (1984). The winter habits of the Great Grey Shrike *Lanius excubitor*. 2. Territory. *Vår Fågelvärld* 43: 199-210.
- TYE, A. (1984). Attacks by shrikes *Lanius* spp. on wheatears *Oenanthe* spp.: competition, kleptoparasitism or predation?. *Ibis* 126: 95-102.
- YOSEF, R. (1993). Influence of observation posts on territory size of Northern Shrikes. *Wilson Bulletin* 105: 180-183.
- ZAMORA, R. (1990). Interspecific aggression by the Wheatear in a high-mountain passerine community. *Ornis Scandinavica* 21: 57-62.

(Recibido 28 jul 1993; revisado 13 oct 1993; aceptado 25 oct 1993)

DISTRIBUCION DE LOS EMIDIDOS *MAUREMYS LEPROSA*, SCHW. (1812) Y *EMYS ORBICULARIS*, L. (1758), DE LA PROVINCIA DE BADAJOZ. FACTORES QUE PUDIERAN INFLUIR EN SUS AREAS DE OCUPACION

EDUARDO DA SILVA RUBIO

Departamento de Biología Animal, Facultad de Ciencias, Universidad de Extremadura, 06071 Badajoz

INTRODUCCION

La distribución europea de *Mauremys leprosa* queda limitada prácticamente a la Península Ibérica (Papenfuss 1969). En el extremo suroccidental de Francia su presencia parece ser extremadamente reducida (Groombridge 1982). *Emys orbicularis* por su parte, muestra un área de distribución ampliamente mayor, localizándose en Europa media y meridional (Bellairs 1975). La ocupación Ibérica de ambas especies era conocida a nivel general (Boscá 1877, Palaus 1974, Salvador 1974, 1985), pero en las últimas décadas se están dedicando esfuerzos por conocer su distribución zonal (Escala y Pérez 1979, Martínez Rica 1983, 1989, Polls 1985, Gisbert et al. 1986, Falcón y Clavel 1987, Zaldívar et al. 1988, Pérez-Quintero 1990). Existe en la actualidad, por parte de los herpetólogos, un interés general en, a partir de estos estudios zonales, elaborar un Atlas herpetológico de la Península Ibérica (Proyecto APAREP), que formará parte de otro final que abarque a toda Europa (Martínez Rica 1989)

El objetivo del presente trabajo es determinar los mapas de distribución de ambas especies, desconocidos en la actualidad, en la provincia de Badajoz. La información aquí recogida sobre nuevas poblaciones detectadas, pretende contribuir a la realización del proyecto anteriormente citado.

DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

La provincia de Badajoz ocupa una extensión de 21.657 km², incluyendo ocho zonas naturales. La región Norte, a excepción de una ancha franja de regadío en las Vegas del Guadiana, es principalmente montañosa. Una franja central de la provincia esta constituida en gran parte por llanuras en las que se alternan cultivos cerealistas, viñedos y pastizales eminentemente ganaderos. Por último el Sur es montañoso hacia el Oeste, mientras que el Sureste alterna zonas serranas con llanuras cerealistas y dehesas ganaderas.

En cuanto a la hidrología, dos son las cuencas presentes en Badajoz. La del Guadiana, que ocupa la mayor parte de la provincia y una pequeña zona del Sur surcada por representantes de la cuenca norte del Guadalquivir, el Bembézar y el Viar.

Según la climatología, las isoyetas de la precipitación media anual reflejan que las comarcas más secas son las constituidas principalmente por llanuras, asociándose los valores máximos a las serranías más abruptas (Cabezas et al. 1986).

MATERIALES Y METODOS

La toma de datos se efectuó entre Febrero de 1989 y Octubre de 1990. Toda la provincia se muestreó por cuadrícula UTM de 10x10 km (Martínez Rica 1989). En las 249 cuadrículas muestreadas se determinó la presencia o ausencia de ambos Emídidos. Al menos se realizó un muestreo por estación y cuadrícula.

Para la datación se realizaron transectos a pie (al menos de 1 km en el caso de arroyos, ríos y embalses) en las masas de agua presentes en cada cuadrícula. Paralelamente, se colocaban nasas cangrejeras cebadas en cada tramo muestreado, ya que son más efectivas que los avistamientos. En los casos en que una o ninguna de las especies fue detectadas en los transectos a pie, las nasas fueron mantenidas al menos dos horas y visitadas cada 20 minutos. Por el contrario, cuando ambas especies eran divisadas se pasó directamente a muestrear otra cuadrícula.

RESULTADOS

A partir de los datos reunidos en estos dos años de muestreos, se obtuvieron los siguiente resultados:

Mauremys leprosa

El galápago leproso ha sido localizado en 194 ocasiones que revelan su presencia en 114 cuadrículas (45.78% del total) (Fig. 1). Presenta así una distribución más o menos uniforme por toda la provincia, ocupando la mayoría de los hábitats acuáticos incluidos en ella, más intensamente aquellos con vegetación de ribera, aunque no falta de los que muestran orillas desnudas.

En relación a los factores ambientales, las zonas de ausencia coinciden de forma bastante patente con las isoyetas mínimas de precipitación (500 ml de media anual).

La especie ha sido localizada en todos los tipos de cauces, polucionados o no, de carácter permanente o estacional.

Emys orbicularis

El galápago europeo, al contrario que ocurre con el leproso, es claramente escaso en Badajoz (Fig. 2). Únicamente se han tenido 13 contactos, que determinan la ocupación de 12 cuadrículas (4,8% del total prospectado).

La escasa representación que tiene en la provincia no permite establecer relaciones definidas entre sus áreas de ocupación y variables ambientales o físicas (temperatura, pluviosidad, asociaciones a cauces, etc.). Los cuatro núcleos que han sido localizados tienen en común que ocupan zonas serranas, con arroyos muy limpios y vegetación típica mediterránea (encinares, alcornoques, dehesas poco transformadas) que llevan asociado, al menos en parte, monte bajo fundamentalmente compuesto por Cistáceas.

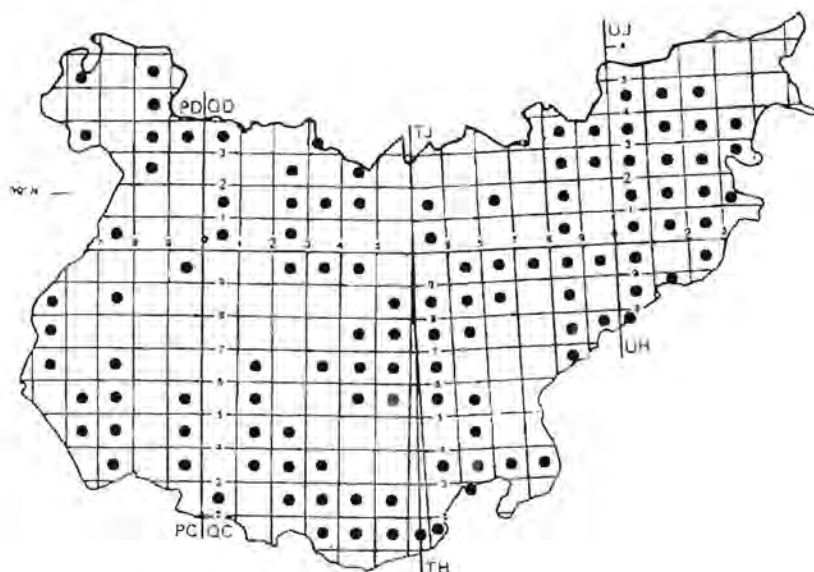


Figura 1. Mapa de distribución del galápago leproso, *Mauremys leprosa*, en la provincia de Badajoz.

Distribution map of caspian turtle, Mauremys leprosa, in Badajoz province.

DISCUSION

A partir de los resultados obtenidos, se observan situaciones completamente diferentes para las dos especies aquí analizadas. Mientras que *M. leprosa* está ampliamente distribuido por la provincia, *E. orbicularis* se encuentra muy localizado.

Las áreas donde parece estar ausente el galápago leproso coinciden con las zonas de menor pluviosidad (Cabezas et al. 1986), factor que pudiera tener cierta influencia ya que determina una mayor estacionalidad de las masas de agua y en dichas áreas no se localizan grandes cauces que pudieran aportar aguas recibidas más arriba. La contaminación no parece ser un factor limitante, puesto que zonas altamente polucionadas (regadíos con vertidos industriales) son ocupadas por la especie, fenó-

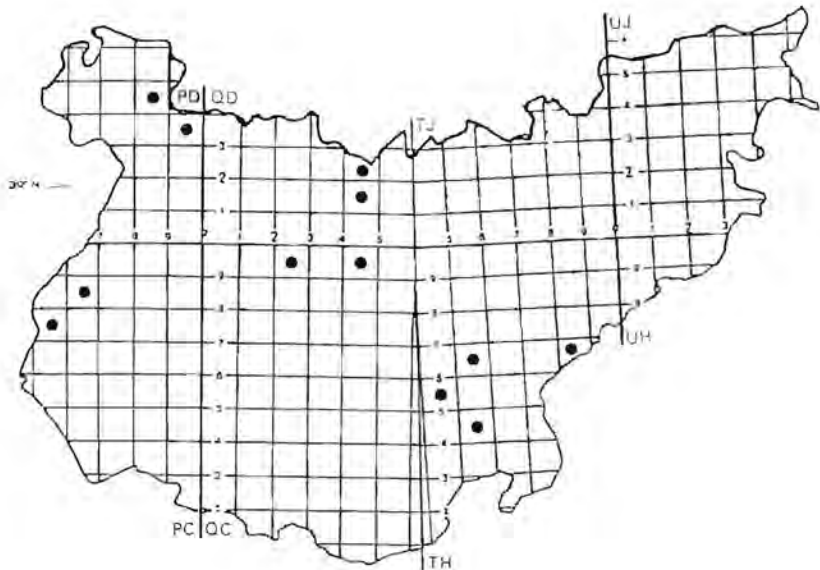


Figura 2 Mapa de distribución del galápago europeo, *Emys orbicularis*, en la provincia de Badajoz.

Distribution map of European pond turtle, Emys orbicularis, in Badajoz province

meno citado anteriormente por Arnold y Burton (1978) y Barbadillo (1987) para otras poblaciones.

Los resultados obtenidos amplían hacia el centro, Norte, Sur y Este de la provincia la distribución conocida de la especie en Badajoz (Martínez Rica 1989). La situación de este galápago no parece amenazada de momento, al contrario de lo que ocurre en el norte de la Península (Martínez Rica 1983, Polls 1986, Falcón y Clavel 1987).

Por el alto número de capturas arrojadas por las nasas en la mayoría de los lugares de ocupación, no sería aventurado asumir que se trata de una especie abundante, al igual que ocurre en otras provincias del Centro-Oeste y Suroeste peninsular (García-París et al. 1989, Pérez-Quintero 1990).

La situación de *Emys orbicularis* sin embargo, es claramente distinta a la de la especie anterior. Las áreas ocupadas por los cuatro núcleos localizados parecen estar más relacionadas con la tranquilidad del medio, el bajo índice de transformación, la escasa presencia humana y la pureza de las aguas, que con cualquier otro factor medio ambiental. Las zonas en las que alguno de estos elementos desaparece, a pesar de mostrar masas de aguas estables, la especie no las ocupa, lo que ha ocurrido en otras provincias españolas, como es el caso de Cádiz (Busack 1977).

Uno de los núcleos se ubica en las Vegas del Guadiana, dividido en dos áreas a ambos lados del río. Estas funcionan como islas dentro de terrenos de cultivo, cuyas aguas quedan fuera del radio de acción del regadío.

Las causas de la ausencia de áreas similares a las ocupadas aún no están determinadas, pero pudieran tener relación con el carácter de islas de las mismas, ya que los terrenos que las circundan no presenta estas características.

A pesar de lo expuesto, los resultados obtenidos amplían el área de distribución de este galápago en relación a la provisional reflejada por Martínez Rica (1989), para el proyecto APAREP. Aparecen poblaciones noroccidentales, en el Centro-norte y surorientales que anteriormente no habían sido datadas. Hay que reflejar que 10 de las 12 cuadrículas donde se presenta *E. orbicularis* quedan solapadas en el área de distribución de *M. leprosa* al igual que ocurre en otras regiones españolas (García-París et al. 1989, Pérez-Quintero 1990). El hecho de haber sido capturado en dos ocasiones (pequeñas charcas estivales), en el mismo lugar donde simultáneamente fue detectado el galápago leproso, hace suponer que al menos no debe haber exclusión territorial entre ambas especies. A pesar de ello, sus relaciones competitivas no han sido desveladas por el momento.

Badajoz, coincide con la situación general de esta especie en la Península (Martínez Rica 1989). Su estado actual es ostensiblemente

más delicado y su área de ocupación es considerablemente menor que la del galápago leproso (Martínez Rica 1983, Gisbert 1986, García-Paris et al 1989).

Palabras clave: Distribución, ecología, *Emydidae*, *Emys orbicularis*, *Mauremys leprosa*.

ABSTRACT

Distribution of Mauremys leprosa and Emys orbicularis in Badajoz province, Western Spain

The distribution of the Emydids caspian turtle, *Mauremys leprosa*, and the european pond turtle, *Emys orbicularis*, is studied in Badajoz province (Spain). The caspian turtle is widely distributed, occupying most riverbeds in the province. *Emys orbicularis* is more scarce, with only four known populations. In comparison with the caspian turtle, its distribution is manifestly more influenced by human presence. Relationships between environmental, physical and biological factors and the distribution areas of both species are examined.

Key words: Conservation, distribution, ecology, *Emydidae*, *Emys orbicularis*, *Mauremys leprosa*.

BIBLIOGRAFIA

- ARNOLD, E. N. y J. A. BURTON (1978). *Guía de los Reptiles y Anfibios de España y de Europa*. Ed. Omega, S. A., Barcelona.
- BARBADILLO, L. J. (1987). *La Guía de Incafo de los Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. Ed. Incafo, S.A., Madrid.
- BELLAIRS, A. (1975). *Los Reptiles*. Historia Natural Destino. Vol. 11. Ed. Destino, Barcelona.
- BOSCA E. (1877). Catálogo de los reptiles y anfibios de España, Portugal y las Islas Baleares. *An. Soc. Esp. Hist. Nat.* Tomo 4: 89-112.
- BUSAKC, S. D. (1977). Zoogeography of amphibians and reptiles in Cadiz province, Spain. *Ann. of Carnegie Mus.* 46: 285-316.
- CABEZAS, J., E. NUNEZ, J. C. ESCUDERO y A. MARROQUIN (1986). *Distribución espacial y temporal de las precipitaciones en la provincia de Badajoz y cuantificación de los volúmenes de agua precipitada por planimetría*. Ed. Consejería de Agricultura y Comercio. Junta de Extremadura.
- ESCALA, M. C. y J. L. PEREZ MENDIA (1979). Contribución al estudio herpetológico de Navarra. *Munibe* 31: 165-170.
- FALCON, J. M. y F. CLAVEL PARDO (1987). Nuevas citas de anfibios y reptiles en Aragón. *Rev. Esp. Herp.* 2: 83-130.
- GARCIA-PARIS, M., C. MARTIN, J. DORDA y M. ESTEBAN (1989). Atlas provisional de los anfibios y reptiles de Madrid. *Rev. Esp. Herp.* 3: 237-257.
- GISBERT, J., R. GARCIA-PEREA y C. SANSEGUNDO (1986). Atlas provisional de los anfibios y reptiles de las sierras de Gredos (España Central). *Rev. Esp. Herp.* 1: 144-174.

- GROOMBRIDGE, B. (1982). *The I.U.C.N. Amphibian-Reptilia Red Data Book*. Part 1 Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. I.U.C.N., Gland, Switzerland.
- MARTINEZ RICA, J. P. (1983). Atlas herpetológico del Pirineo. *Munibe* 35: 51-80.
- (1989). El atlas provisional de los anfibios y reptiles de España y Portugal (APAREP). Presentación y situación actual. *Monografías de herpetología*. Asoc. *Herp. Esp., Mus. Cienc. Nat. (CSIC)*, Madrid.
- PALAU, J. (1974). Nuevos datos sobre la distribución geográfica de los anfibios y reptiles ibéricos. *Doñana Acta Vert.* 1: 19-27.
- PAPENFUSS, T.J. (1969): Preliminary analysis of the reptiles of arid central west Africa. *Wasmann J. Biol.* 27: 249-325.
- PEREZ-QUINTERO J. C. (1990). Atlas provisional de los anfibios y reptiles de la provincia de Huelva. *Rev. Esp. Herp.* 4: 17-31.
- POLLS, M. (1985). La herpetofauna del Alto Ampurdán I. Faunística. *Mis. Zool.* 9: 295-314.
- SALVADOR, A. (1974). *Guía de los Anfibios y Reptiles españoles*. ICONA, Madrid.
- (1985). Guía de campo de los Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias. *Unigraf, S. A., Madrid*.
- ZALDIVAR, J., M. VERDU, M. T. IRASTORZA Y M. E. FUENTE. (1988). Contribución al atlas provisional de los anfibios y reptiles de la Comunidad Autónoma de la Rioja. *Rev. Esp. Herp.* 3:41-53.

(Recibido 21 jun 1993; revisado 13 sep y 29 oct 1993; aceptado 4 nov 1993)

DETERMINACION DE LA EDAD RELATIVA EN LA RATA DE AGUA MERIDIDIONAL, *ARVICOLA SAPIDUS* MILLER, 1908 (RODENTIA, ARVICOLIDAE)

J.M. GARDE (*), M.C. ESCALA (*) Y J. VENTURA (**).

(*) Departamento de Zoología. Facultad de Ciencias. Universidad de Navarra. 31080-Pamplona (España).

(**) Departamento de Biología Animal. Facultad de Biología. Universidad de Barcelona. Avda. Diagonal, 645, 08028-Barcelona (España).

INTRODUCCION

Las técnicas utilizadas para determinar la edad relativa de roedores son numerosas y bien conocidas (ver Bourlière y Spitz 1975). Algunos métodos, tales como el desgaste dentario, frecuentemente utilizado en los muridos, no son aplicables a los arvicólidos, ya que poseen dientes hipsodontos de crecimiento continuo. El peso y la longitud corporal son los caracteres más

frecuentemente utilizados para efectuar una estima de la edad en arvicólidos (Pelikan 1972, Herrera y Soriguer 1974, Claramunt 1976, Pascal et al. 1988, etc.). El incremento de dimensiones corporales es muy acentuado durante la etapa juvenil, pero se hace muy atenuado en los adultos, por lo que estos caracteres son considerados útiles únicamente para discriminar a los individuos juveniles de los adultos. Asimismo, el uso de ciertos parámetros craneales, tales como la longitud condilobasal y la longitud del diastema superior, plantea problemas semejantes.

También las variaciones de la morfología craneana han sido utilizadas como estimadores aproximados de la edad. La angulosidad del cráneo aumenta con la edad, lo que permite distinguir, con relativa facilidad, a los animales jóvenes de los adultos. Como un elemento más dentro de la variabilidad craneal, es posible atender a la distancia entre las crestas interorbitarias (DCI). Este parámetro disminuye conforme aumenta la edad del animal (Miller 1912, Ventura 1988, Garde 1992), de manera que en los individuos de más edad ambas crestas tienden a juntarse, pudiendo originar una cresta única más o menos desarrollada.

La adquisición de los primeros pelajes es un carácter útil en la determinación de la edad en roedores (Sans-Coma et al. 1987, Vargas et al. 1987, Zamorano et al. 1987, etc.). En el caso de *Arvicola terrestris*, Morel (1981) confirma mediante el estudio de animales criados en cautividad la validez de este carácter, pero sólo hasta la adquisición del pelaje de adulto, ya que a partir de este momento, las siguientes mudas son de topografía irregular viniendo determinadas por cambios fisiológicos y ambientales.

Actualmente, el peso del cristalino es uno de los métodos más utilizados en roedores para la determinación de la edad. Aunque puede presentar algunas diferencias entre poblaciones distintas (Le Louarn 1971, Morel 1981), dentro de una misma población, apenas se ve afectado por las condiciones ambientales (Gosling et al. 1980, Morel 1981), o por el sexo (Gosling et al. 1980, Poulet 1980, Baudoin y Abdi 1981, Morel 1981, Pascal et al. 1988). Además, por su notable tasa de crecimiento durante toda la vida del animal, es un predictor fiable de la edad de los ejemplares adultos (Hoffmeister y Getz 1968, Martinet y Spitz 1971, Baudoin y Abdi 1981, Morel 1981, Pascal et al. 1988) e incluso seniles (Gosling et al. 1980).

Dado que el estudio de determinados aspectos de la biología de una especie -crecimiento, reproducción, dinámica poblacional, etc- requiere conocer la edad de los ejemplares que la componen y ante la falta de información sobre este tema en la rata de agua, el presente trabajo tiene por objeto aportar una serie de datos, que permitan efectuar una evaluación de la edad relativa en ejemplares de *Arvicola sapidus* capturados directamente en el campo.

MATERIAL Y METODOS

La muestra analizada ha estado constituida por 407 ejemplares (231 machos y 176 hembras) de *Arvicola sapidus* capturados entre 1983 y 1990 en el sur de Navarra (España). Para evaluar la edad relativa de los animales se ha creído oportuno el uso simultáneo de distintas características de orden morfológico y biométrico. Se ha considerado en primer lugar el tipo de pelaje y estado de la muda (ver Garde 1992) y en segundo lugar la morfología mandibular y craneana y, como una particularidad de ésta, el grado de separación de las crestas interorbitarias. Este carácter se ha cuantificado a partir del índice (IC):

$$IC = \frac{DCI}{LCB} * 100$$

donde DCI es la distancia entre las crestas interorbitarias (Garde 1992) y LCB es la longitud condilobasal. Este índice disminuye progresivamente con la edad hasta tomar el valor 0 cuando ambas crestas se fusionan en una única. A continuación se ha determinado el peso del cristalino, en mg, (Poulet 1980) y el estado sexual (ver Ventura y Gosálbez 1987, Garde 1992). Finalmente y de manera complementaria a los caracteres mencionados se ha valorado la variación de diversos parámetros somáticos y craneales, tales como el peso corporal (en g), la longitud cabeza-cuerpo (CC, en mm), la longitud condilobasal (LCB, en mm) y la longitud del diastema superior (LDS, en mm). Estos datos son igualmente válidos para machos y hembras dada la ausencia de diferencias sexuales significativas (ver Garde 1992).

RESULTADOS

A partir de los criterios señalados, se han establecido seis clases de edad relativa (0-V), cuya definición se expone seguidamente. Asimismo, se indican a modo orientativo los valores medios (\bar{x}), intervalos de variación y número de ejemplares (n) de los parámetros considerados:

Clase 0

Pelaje y muda: individuos con el primer pelaje (juvenil). Sin improntas melánicas en el tegumento o solamente indicios (ver Garde 1992).

Estado sexual: todos los individuos son inmaduros (Garde 1992).

Peso del cristalino: (\bar{x}) = 7,11 mg (5,3-9,2), n=8

Morfología craneana y mandibular: Bóveda craneana abombada de manera homogénea. Proceso postorbitario del escamoso poco prominente. Apófisis mastoides poco desarrollada. Apófisis angular de la mandíbula poco prominente (Ventura 1988) (figuras 1 y 2).

Crestas interorbitarias: totalmente separadas y apenas visibles. IC: \bar{x} = 12,97 (9,35-14,86), n=8

Parámetros somáticos y craneales: CC: \bar{x} = 127,50 mm (105-142), n=8; Peso: (\bar{x}) = 53,65 g (33,0-78,9), n=8; LCB: \bar{x} = 29,40 mm (27,00-31,60), n=8; LDS: \bar{x} = 9,49 mm (8,50-10,25), n=10

Clase I

Pelaje y muda: Individuos con primer pelaje o parte de él y con improntas melánicas de topografía regular correspondientes a la primera muda (ver Garde 1992).

Estado sexual: machos inmaduros (86%) o submaduros (14%); todas las hembras son inmaduras (Garde 1992).

Peso del cristalino: \bar{x} = 10,23 mg (8,6-12,3), n=23

Morfología craneana y mandibular: Persiste el abombamiento en la bóveda craneal, sin embargo las regiones frontal y parietal aparecen ya aplanadas. Proceso postorbitario del escamoso conspicuo. Apófisis mastoides y angular desarrolladas pero relativamente poco prominentes (figuras 1 y 2).

Crestas interorbitarias: bien visibles y separadas pero con tendencia a la unión en la región media del frontal. IC: \bar{x} = 7,89 (3,88-11,78), n=30.

Parámetros somáticos y craneales: CC: \bar{x} = 158,12 mm (140-177), n=25; Peso: \bar{x} = 110,51 g (75,4-145,4), n=25; LCB: \bar{x} = 33,96 mm (31,05-36,70), n=30; LDS: \bar{x} = 10,97 mm (9,90-12,00), n=28.

Clase II

Pelaje y muda: Individuos con segundo pelaje totalmente constituido, o con improntas regulares correspondientes a las primeras fases de la segunda muda (ver Garde 1992).

Estado sexual: machos y hembras inmaduros (33 y 47%), submaduros (17 y 13%) o maduros (50 y 40%) (Garde 1992).

Peso del cristalino: \bar{x} = 13,52 mg (11,0-18,6), n=22

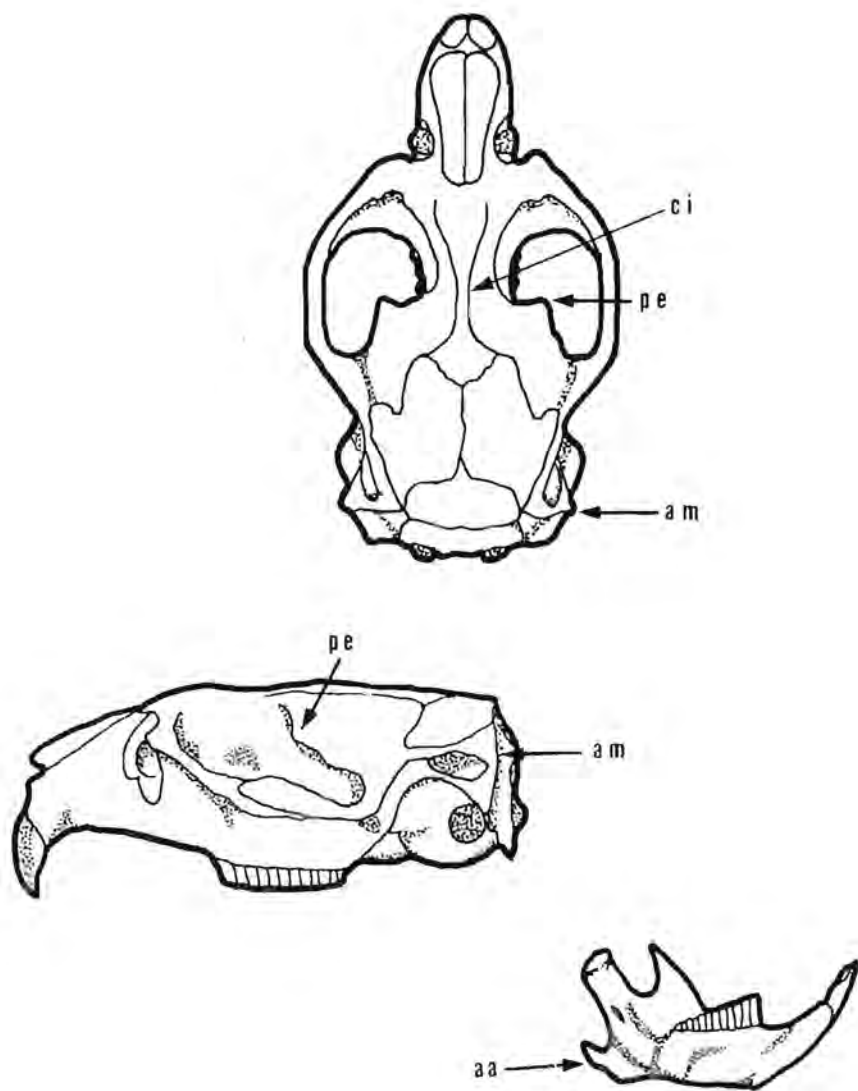


Figura 1 Características morfológicas del cráneo consideradas en el establecimiento de la edad relativa en *Arvicola sapidus*. pe: proceso postorbitario del escamoso; am: apófisis mastoides; aa: apófisis angular; ci: cresta interorbitaria.

Morphological characteristics of the skull considered in the establishment of the relative age in Arvicola sapidus. pe: postorbital process of the squamosal; am: mastoid process; aa: angular process; ci: interorbital crest

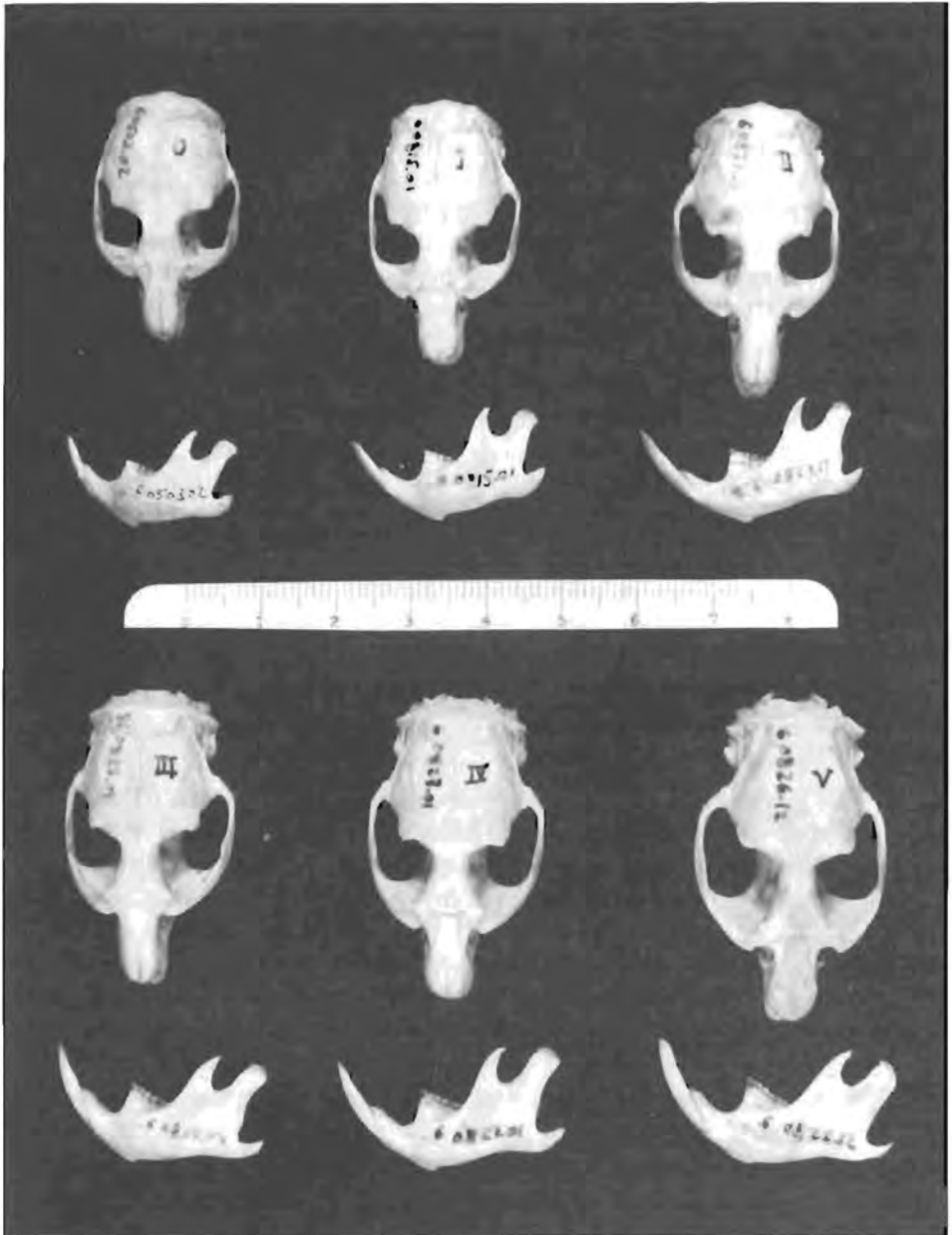


Figura 2 Cráneos de *Arvicola sapidus* del sur de Navarra (España) pertenecientes a cada una de las seis clases de edad relativa establecidas. Explicación en el texto.

Skulls of Arvicola sapidus from the South of Navarra (Spain) corresponding to each age class established. Explanation in text.

Morfología craneal y mandibular: Bóveda craneal aplanada con los márgenes laterales de los parietales angulosos. Proceso postorbitario del escamoso desarrollado. Apófisis mastoides y angular desarrolladas pero poco prominentes (Ventura 1988) (figuras 1 y 2).

Crestas interorbitarias: Bien marcadas y próximas. IC: $\bar{x} = 4,19$ (0,92-6,35), $n=37$.

Parámetros somáticos y craneales: CC: $\bar{x} = 180,83$ mm (172-190), $n=24$; Peso: $\bar{x} = 155,83$ g (125,3-176,1), $n=24$; LCB: $\bar{x} = 36,78$ mm (35,2-38,1), $n=37$; LDS: $\bar{x} = 12,17$ mm (11,45-12,65), $n=35$.

Clase III

Pelaje y muda: Individuos con improntas de tipo regular o irregular correspondientes a las últimas fases de la segunda muda (ver Garde 1992).

Estado sexual: machos y hembras inmaduros (14 y 34%), submaduros (14 y 27%) o maduros (72 y 39%) (Garde 1992).

Peso del cristalino: $\bar{x} = 17,45$ mg (14,6-22,0), $n=45$

Morfología craneal y mandibular: Bóveda craneal aplanada con los márgenes de los parietales angulosos. Proceso postorbitario del escamoso desarrollado. Apófisis mastoides y angular desarrolladas y prominentes (Ventura 1988) (figuras 1 y 2).

Crestas interorbitarias: Grado de separación variable, pudiendo contactar en algún ejemplar. IC: $\bar{x} = 3,07$ (0,00-5,99), $n=70$.

Parámetros somáticos y craneales: CC: $\bar{x} = 189,88$ mm (169-202), $n=56$; Peso: $\bar{x} = 182,87$ g (147,8-225,5), $n=50$; LCB: $\bar{x} = 38,47$ mm (37,00-40,45), $n=70$; LDS: $\bar{x} = 12,85$ mm (12,20-13,80), $n=68$.

Clase IV

Pelaje y muda: Individuos con pelaje de adulto; sin improntas melánicas o con ellas, en cuyo caso pueden ser regulares o más frecuentemente de tipo irregular (ver Garde 1992).

Estado sexual: machos y hembras inmaduros (9 y 3%), submaduros (4 y 2%) o maduros (87 y 95%) (Garde 1992).

Peso del cristalino: $\bar{x} = 21,54$ mg (17,9-25,9), $n=97$.

Morfología craneal y mandibular: Bóveda craneal aplanada y angulosa. Proceso postorbitario del escamoso desarrollado. Apófisis mastoides y angular desarrolladas y prominentes (Ventura 1988) (figuras 1 y 2).

Crestas interorbitarias: Próximas, contactando en varios ejemplares. IC: $\bar{x} = 2,16$ (0,00-5,73), $n=132$.

Parámetros somáticos y craneales: CC: \bar{x} = 198,56 mm (180-217), n=131; Peso: \bar{x} = 214,34 g (152,0-290,0), n=123; LCB: \bar{x} = 39,72 mm (38,25-41,65), n=133; LDS: \bar{x} = 13,36 mm (12,45-14,40), n=139.

Clase V

Pelaje y muda: Individuos con pelaje de adulto; sin improntas melánicas o con ellas, en cuyo caso son siempre irregulares (ver Garde 1992).

Estado sexual: todos los individuos son maduros (Garde 1992).

Peso del cristalino: \bar{x} = 26,24 mg (20,0-32,5), n=95.

Morfología craneal y mandibular: Bóveda craneal muy angulosa. Proceso postorbitario del escamoso desarrollado y muy prominente. Apófisis angular muy desarrollada, expandida lateralmente y curvada (Ventura 1988) (figura 1 y 2).

Crestas interorbitarias muy próximas. En un elevado número de ejemplares están fusionadas, dando lugar a una cresta central algo prominente. IC: \bar{x} = 1,11 (0,00-4,06), n=112.

Parámetros somáticos y craneales: CC: \bar{x} = 212,99 mm (197-233), n=113; Peso: \bar{x} = 258,93 g (189,6-326,5), n=112; LCB: \bar{x} = 41,36 mm (39,25-44,00), n=114; LDS: \bar{x} = 14,08 mm (13,15-15,80), n=121.

DISCUSION

A partir de los resultados obtenidos cabe valorar de forma diferente los distintos métodos utilizados. El estado de la muda y tipo de pelaje debe considerarse un criterio muy efectivo para discriminar las primeras clases de edad, especialmente la 0 y I; sin embargo, es ineficaz en las edades superiores (IV y V), en las que *Arvicola sapidus* presenta pelajes y mudas de adulto (ver Garde 1992), lo que concuerda con las observaciones efectuadas por Morel (1981) en *Arvicola terrestris*.

Las variaciones de la morfología craneana se han manifestado también como acertados indicadores de edad, incluso en las clases adultas. El uso de parámetros somáticos y craneales -incluido el IC- ha resultado de gran utilidad para discernir las edades más jóvenes (0-III) entre sí y respecto a los adultos (IV-V). En este sentido, aunque la rata de agua mantiene un ligero pero continuo crecimiento incluso en la última etapa de la vida (ver Garde 1992), la marcada variabilidad a la que están sometidos estos parámetros durante dicha etapa (ver Ventura 1990) no permite su empleo para discriminar las clases adultas. Por el contrario, el peso del cristalino, con una notable tasa de crecimiento en las edades superiores, constituye un criterio con

un mayor grado de discernimiento que los anteriores parámetros, especialmente para las clases IV y V. Finalmente, apuntar que el análisis del estado sexual ha resultado un método útil únicamente para segregar los ejemplares más jóvenes de los adultos.

Es evidente que cada una de las características tenidas en cuenta aporta una visión parcial en la determinación de la edad de los ejemplares capturados en el campo; sin embargo, la aplicación conjunta de todas ellas permite efectuar una aproximación más precisa a la edad de los animales. En todo caso, una datación más exacta y real sólo se conseguirá mediante el uso de una tabla patrón del peso del cristalino, confeccionada a partir de la cría de animales en cautividad. A falta de este estudio, la utilización de los criterios e intervalos de edad propuestos en el presente trabajo constituyen, por el momento, el ajuste más fiable a la edad relativa en *Arvicola sapidus*.

Palabras clave: *Arvicola sapidus*, Arvicolidae, edad relativa, rata de agua, Rodentia.

ABSTRACT

Relative age determination in the southwestern water vole, Arvicola sapidus Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae).

In this study we define 6 classes of relative age for the southern water vole *Arvicola sapidus*, based on the following morphologic and biometric criteria: type of pelage and molt state, sexual state, mandibular and cranial morphology and, as a particularity of it, separation degree of the interorbital crests. To complement these criteria we consider body weight, head-body length, condilobasal length, upper diastem length and eye lens weight. All these characters have been studied in a sample of 407 specimens (231 males and 176 females) of *Arvicola sapidus* from Navarra (Spain).

Key words: *Arvicola sapidus*, Arvicolidae, relative age, Rodentia, water vole.

BIBLIOGRAFIA

- BAUDOIN, C. y H. ABDI 1981. Détermination de l'âge par pesée du cristallin chez le lérot *Eliomys quercinus* (L.). *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 35: 161-172.
- BOURLIERE, F. y F. SPITZ 1975. Les critères d'âge chez les mammifères. 53-75. En: Lamotte, M. y F. Bourlière. Problèmes d'écologie: La démographie des populations de Vertébrés. Ed. Masson. Paris.
- CLARAMUNT, T. 1976. Sobre la actividad sexual de *Pitymys duodecimcostatus* de Sélys-Longchamps, 1839, en Cataluña. *P. Dept. Zool.* 1: 47-54.
- GARDE, J.M. 1992. Biología de la rata de agua *Arvicola sapidus* Miller, 1908 Doñana, *Acta Vertebrata*, 20 (2), 1993

- (Rodentia, Arvicolidae) en el Sur de Navarra (España). Tesis Doctoral. Universidad de Navarra.
- GOSLING, L.M., L.W. HUSON Y G.C. ADDISON 1980. Age estimation of coypus (*Myocastor coypus*) from eye lens weight. *J. Appl. Ecol.* 17: 641-647.
- HERRERA, C.M. Y R.C. SORIGUER 1974. Morfología y dimorfismo sexual de la pelvis de *Pitymys duodecimcostatus*. *Doñana. Acta Vert.* 1: 245-254.
- HOFFMEISTER, D.F. Y L.L. GETZ 1968. Growth and age-classes in the prairie-vole, *Microtus ochrogaster*. *Growth* 32: 49-59.
- LE LOUARN, H. 1971. Détermination de l'âge par la pesée du cristallin chez quelques espèces de rongeurs. *Mammalia* 35: 636-643.
- MARTINET, L. Y F. SPITZ 1971. Variations saisonnières de la croissance et de la mortalité du Campagnol des champs, *Microtus orvalis*. Rôle du photopériodisme et de la végétation sur ces variations. *Mammalia* 35: 38-84.
- MILLER, G.S. 1912. *Catalogue of the Mammals of Western Europe*. British Museum (Natural History). London.
- MOREL, J. 1981. Le campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* (L.), en Suisse: biologie et systématique (Mammalia, Rodentia). Tesis Doctoral. Université de Lausanne.
- PASCAL, M., J.P. DAMANGE, P. DOUVILLE Y G. GUEDON 1988. Recherche de critères d'âge chez le campagnol provençal *Pitymys duodecimcostatus* (De Sélvs-Longchamps, 1839). *Mammalia* 52: 85-91.
- PELIKAN, J. 1972. *Arvicola terrestris* (L.) indexes of reproduction in Czechoslovakia. *Acta Sc. Nat. Brno* 11: 3-50.
- POULET, A. R. 1980. Détermination de l'âge par la pesée des cristallins chez cinq espèces de rongeurs Muridés et Gerbillidés de l'ouest de l'Afrique. *Mammalia* 44: 381-398.
- SANS-COMA, V., L.M. ROSADO Y J. GOSALBEZ 1987. Un estudio de la morfometría y del comienzo de la actividad reproductora de *Apodemus sylvaticus* (L., 1758) en la Península Ibérica basado en la consideración de los pelajes y las mudas como indicadores de la edad. Pp. 89-98 en: Sans-Coma, V., S. Mas-Coma y J. Gosálbez *Mamíferos y Helmintos. Volumen homenaje al Prof. Dr. Herman Kahmann en su 81 aniversario*. Edit. Ketres, Barcelona.
- VARGAS, J.M., L.J. PALOMO Y V. SANS-COMA 1987. Estudio cuantitativo de los pelajes del ratón moruno, *Mus spretus* Lataste, 1883. Pp. 131-141 en: Sans-Coma, V., S. Mas-Coma y J. Gosálbez *Mamíferos y Helmintos. Vol. homenaje al Prof. Dr. Herman Kahmann en su 81 aniversario*. Ed. Ketres, Barcelona.
- VENTURA, J. 1988. Contribución al conocimiento del género *Arvicola* Lacépède, 1799, en el nordeste de la Península Ibérica. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.
- 1990. Variación del peso corporal de *Arvicola terrestris* en el nordeste ibérico. *Doñana. Acta Vert.* 17: 209-213.
- VENTURA, J. Y J. GOSALBEZ 1987. Reproductive biology of *Arvicola sapidus* (Rodentia, Arvicolidae) in the Ebro delta (Spain). *Z. Säugetierkunde* 52: 364-371.

ZAMORANO, E., J.M. VARGAS, Y L.J. PALOMO, 1987. Estrategias de la reproducción de *Rattus rattus* Linnaeus, 1758 en el sur de la Península Ibérica. Pp. 99-110 en: Sans-Coma, V., S. Mas-Coma y J. Gosálbez *Mamíferos y Helminfos. Vol. homenaje al Prof. Dr. Herman Kahmann en su 81 aniversario*. Edit. Ketres, Barcelona.

(Recibido 9 sep 1993; revisado 23 dic 1993 y 12 ene 1994; aceptado 12 ene 1994)

ACTIVITY PATTERN, HOME RANGE AND HABITAT PREFERENCE BY COYOTES (*CANIS LATRANS*) IN THE MAPIMI BIOSPHERE RESERVE OF THE CHIHUAHUA DESERT, MEXICO

LUCINA HERNANDEZ^{*}, MIGUEL DELIBES^{**} AND
EXEQUIEL EZCURRA^{***}

^{*} Instituto de Ecología, Apdo. Postal 6328, 34100 Durango, Dgo., México.

^{**} Estación Biológica de Doñana, CSIC, Apdo. 1056, 41080 Sevilla, Spain.

^{***} Present address, Centro de Ecología, UNAM, Apdo. Postal 70-275, 04510, México D.F., México.

Many studies describe the size of coyote (*Canis latrans*) home ranges but, as noted by Laundrè and Keller (1984), far fewer papers have attempted to relate the used area to environmental parameters. Additionally, few ecological studies on coyotes have been conducted in the southern part of their range and most of them were on food habits (Pérez-Gutiérrez *et al.*, 1982; Delibes *et al.*, 1989). Further, most of the ecological research on coyotes has been conducted in productive areas, where they are usually considered as a pest (Voigt and Berg, 1987), while studies on the species in desert areas are scarce (Hernández *et al.*, 1994). In this paper we describe the field behaviour of two coyotes in a desert area of central Mexico, discussing the relationships between home range shape and size and vegetal formations in the Mapimí Biosphere Reserve.

STUDY AREA AND METHODS

The area is located in the Mapimí Bolsón area of the southern Chihuahuan desert, at the vertex among the Mexican States of Chihuahua,

Durango and Coahuila (26° 40'N, 103° 45'W). It is a level plain (ca. 1,100 m) with poor drainage. Climate is arid, with irregular summer rains (ca. 260 mm/year) and mean monthly temperatures ranging from 12°C in January to 28°C in June and July (Cornet, 1988). As a rule, the vegetation is low and scattered. Montaña (1988) made a map of the Reserve characterizing 14 vegetal formations according to growth-form and dominant species. The main formations in the study area were:

A.- Located on hills and characterized by creosotebush (*Larrea tridentata*), prickly-pear (*Opuntia rastrera*) and *Fouqueira splendens* (22% of the area in Fig. 2).

B.- Located at orographic elements on alluvial fans and dominated by tall woody plants (mesquite, *Prosopis glandulosa*) and an herbaceous stratum (*Hilaria mutica*) (31%).

C.- Located along intermittent water courses and characterized by denser tall woody vegetation (dominated by mesquite) and grasses (dominated by *H. mutica* and *Sporobolus airoides*) (7%).

D.- Located on foothills and characterized by dense mesquite woods and *H. mutica* grasslands, also including low woody (creosotebush) and succulent (prickly-pear) (31%).

E.- Others, (9%).

Two coyotes, an adult male weighing 14 Kg and a subadult female weighing 7 kg when captured (it lately became adult and likely increased weight during the study), were captured with padded N° 3 Victor steel traps. They were immobilized with a mixture of Ketamine and Acetylpromazine, adjuved with Atropine, and provided with radiocollars (Wildlife Materials Inc.) working in the 151 MHz range. They were located by triangulation from a vehicle, close enough as to be fairly sure of the occupied habitat. The coyotes were hourly located sequentially over 24-hour periods (seven periods for the female and three for the male) and sporadically at different times of day and night. In all, they were located 323 times from May 1985 to April 1986 (119 locations for the male and 204 for the female).

Patterns of daily activity were estimated from rates of movement (Palomares and Delibes, 1991), i.e. distances (km) covered in an one-hour interval at different times of the day. To evaluate differences in the activity cycles, a two-way ANOVA (with sex and hour as variables) was performed on the daily-movement data.

Two approaches to the estimation of home range size and shape were made. To render comparisons possible with other studies, the minimum convex polygon (Mohr, 1947) was used. With this procedure a large importance is given to isolated locations far from the centers of activity. Therefore, we

eliminated peripheral records to describe a reduced convex polygon including 90% of all locations. Centers of activity were determined by the grid method described by Laundré and Keller (1981). Differences between the observed frequencies of location in each vegetal formation and the expected frequencies were analyzed through a chi-square test, being the null hypothesis that coyotes were not associated to any particular vegetation type inside their home range (convex polygon with all locations). The analysis of utilization-availability data was made following Neu *et al.* (1974).

RESULTS AND DISCUSSION

Both coyotes showed similar moving activity patterns ($P= 0.88$). Differences between time-periods of activity, however, were highly significant ($P= 0.03$). Based on these results, the activity data in each time period for both male and female were pooled. To enhance the main trends in the daily cycle, a running average smoothing procedure was performed before plotting the data. In agreement with other studies (Bekoff, 1982; Andelt, 1985), both animals seemed to prefer sunrise and sunset hours to get on the move (Fig. 1). The highest activities were observed between 0600 and 0900 h in the morning and between 1900 and 2200 h in the evening. Their mean daily travelled distance (15.3 Km for the male and 13.8 Km for the female) were greater than those reported in some semiarid biotopes of Nebraska and Texas (Andelt and Gipson, 1979; Andelt, 1985).

Male home range size was smaller than that of the female, considering all locations (6.87 and 15.25 km², respectively) as well as the reduced polygon including 90% of locations (3.0 and 5.25 km²) (Fig. 2). The female had two centers of activity (one on the west and the other on the east of her home range), whereas the male had only one at the center of his range, indicating a more compact use of space. These differences could be due to the age of the animals. The male showed a very constant pattern of home range use, without distinct temporal changes, as could be expected from an adult, resident individual. On the contrary, the subadult female predominantly used the western half of her home range at the beginning and the end of the study, and the eastern half in the interposing months, suggesting an individual searching for a definite home range.

The home range sizes of these coyotes are in general smaller than those reported in other studies (Bekoff, 1982), but agree quite closely with those reported by Andelt (1985), who determined average coyote home range sizes of 4.5 km² in a semiarid grassland of Texas.

When home ranges are superimposed on the vegetation map (Fig. 2), size and shape of the home ranges seem to be associated to the distribution of plant formations, specially if the reduced ranges are considered. This suggests a general preference for habitat D. The distribution of locations on each habitat confirmed this preference by both individuals, as the frequency of time spent in habitat D was significantly higher than that expected by chance ($P < 0.001$; for the male and $P = 0.013$ for the female; Table 1). This

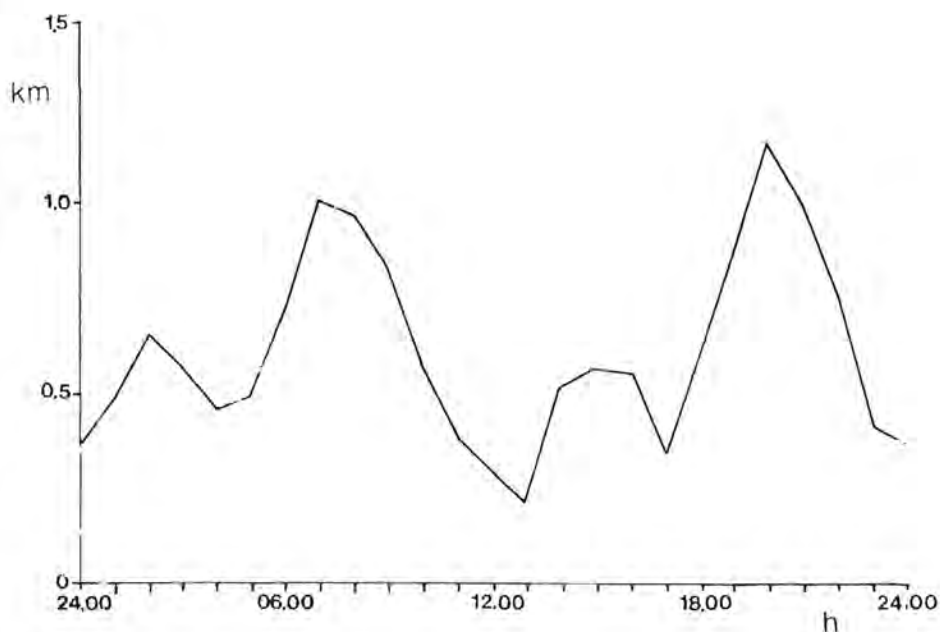


Figura 1 Combined average activity pattern of two coyotes at Mapimi Biosphere Reserve, estimated as the mean distance (km) travelled by hour, as a function of the time of the day ($n=10$ 24-h tracking periods).

Patrón promedio de actividad combinada de los dos coyotes en la Reserva de la Biosfera de Mapimi. La cantidad de actividad ha sido estimada en base a la distancia media en kilómetros recorrida por hora a las distintas horas del día ($n=10$ periodos de radio-rastreo de 24 horas).

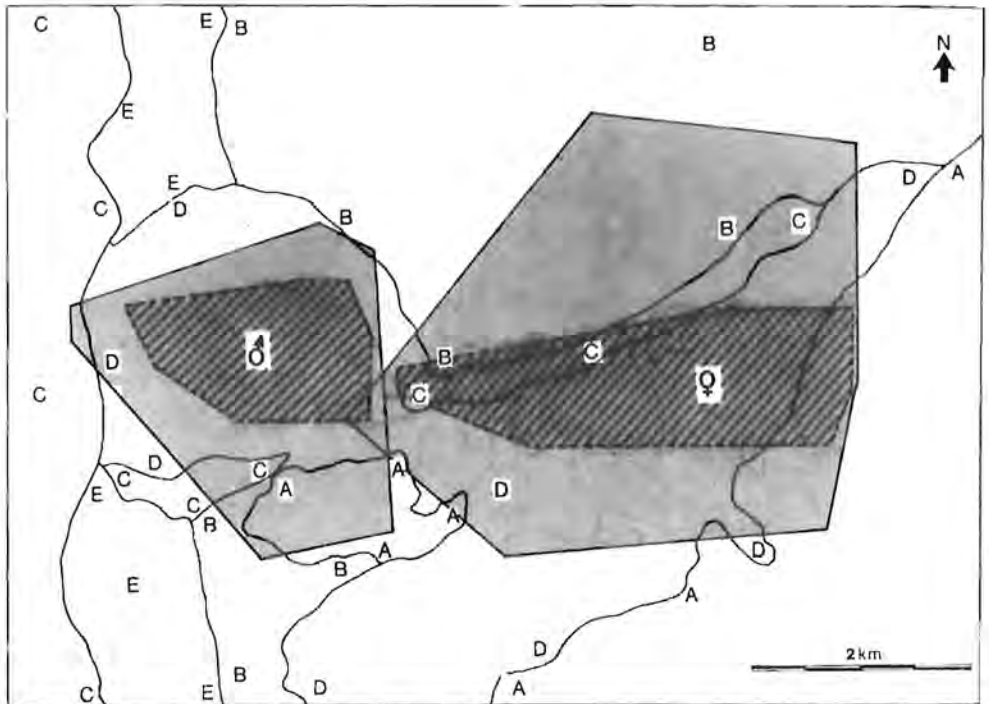


Figura 2. Home ranges of one male and one female coyotes at Mapimi Biosphere Reserve superimposed on a vegetation map of the study area (vegetal formations A to E are described in the text). The minimum convex polygons (m.c.p.) including all locations are shaded, and the m.c.p. including 90% of locations are striped.

Áreas de campeo de dos coyotes, un macho y una hembra, en la Reserva de la Biósfera de Mapimi, sobreimpuestas sobre un mapa de vegetación del área de estudio (las formaciones vegetales, de la A a la E, aparecen descritas en el texto). Los Mínimos Polígonos Convexos (m.c.p.) que incluyen todas las localizaciones aparecen sombreados, los m.c.p. que incluyen sólo el 90% de las localizaciones aparecen rayados.

vegetation type is relatively scarce in the Reserve, and is the denser and, structurally and floristically, the most complex vegetation type in the area (Montaña, 1988). Woodrats (*Neotoma* sp.), which feed on prickly-pears, are abundant here (Grenot and Serrano, 1981) and both prickly-pears and woodrats are important food items in the coyote diet in Mapimí, as the former occurred in 44% of the summer faeces (n=147) and the second in 25% of the spring faeces analyzed (n=143)(Hernández and Delibes, in press). All the other vegetal formations inside the home range of both coyotes were utilized less than expected (Table 1).

TABLE 1

Observed proportion of locations of both coyotes on each type of vegetation and expected proportion according to the surface occupied by these vegetal patches on each home range. Vegetal formations are described in the text. P= probability of use according to availability. (++) "preferred" P< 0.001; (+) "preferred" P< 0.05; (—) "avoided" P< 0.001; (-) "avoided" P< 0.05.

Proporciones observadas de las localizaciones de ambos coyotes en cada tipo de vegetación y proporciones esperadas de acuerdo con la superficie ocupada por dichas manchas de vegetación en las áreas de campeo correspondientes. Las descripciones de las formaciones vegetales aparecen en el texto. P=probabilidad de uso de acuerdo con la disponibilidad (++)= "preferida" P< 0.001; (+) "preferida" P< 0.05; (—) "evitada" P< 0.001; (-) "evitada" P< 0.05.

	Vegetal formations	Observed proportion	Expected proportion	P
Male	A	0.02	0.18	—
	B	0.02	0.03	-
	C	0.03	0.06	-
	D	0.93	0.73	++
Female	A	0.10	0.11	-
	B	0.15	0.36	—
	C	0.01	0.07	-
	D	0.74	0.46	+

ACKNOWLEDGMENTS

We gratefully acknowledge the field assistance of Jim Jarchow, Adalberto Herrera and Felipe Herrera and the useful comments of Paul J. Polechla, Francisco Palomares, Fabián M. Jaksic and Juan C. Blanco on previous drafts of the manuscript. Nachy Bustamante improved the English version.

Key words: Coyote, *Canis latrans*, Chihuahuan desert, habitat, activity, Mexico.

RESUMEN

Actividad, área de campeo y uso del hábitat del Coyote (Canis latrans) en la reserva de la Biosfera de Mapimí, desierto de Chihuahua, México.

Durante un año se ha radio-rastreado en el desierto de Chihuahua a un coyote macho adulto de 14 Kg y a una hembra subadulta que en el momento de la captura pesó 7 Kg. Ambos ejemplares fueron más activos al atardecer y al amanecer que durante el resto del día. Las distancias medias recorridas diariamente fueron de 15 km por el macho y 14 km por la hembra. El área de campeo anual del macho fue de casi 7 km² (3 km² para el 90% de las localizaciones) y la de la hembra de 15 km² (5 km² para el 90%), probablemente porque la última era un animal todavía no residente cuando comenzó a ser rastreado. Ambos individuos mostraron preferencia aparente por la vegetación de pie de cerro, caracterizada por los bosquecillos de mezquites y la presencia de nopales o chumberas (*Opuntia* sp.), cuyos frutos son un alimento frecuente de los coyotes, especialmente en verano.

Palabras clave: Coyote, *Canis latrans*, Desierto de Chihuahua, hábitat, actividad, México.

REFERENCES

- ANDELT, W.F. (1985). Behavioral ecology of coyotes in south Texas. *Wildl. Monogr.* 49: 1-45.
- ANDELT, W.F., and P. S. GIPSON (1979). Home range, activity, and daily movements of coyotes. *J. Wildl. Manage.* 43: 944-951.
- BEKOFF, M. (1982). Coyote (*Canis latrans*). In *Wild mammals of North America*: 447-459. Chapman, J.E. & Feldhammer G.A. (Eds.). Baltimore: The Johns Hopkins Univ. Press.
- CORNET, A. (1988). Principales características climáticas. In *Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. I Ambiente natural y humano*: 47-76. Montaña, C. (Ed.). Mexico. Instituto de Ecología.
- DELIBES, M., L. HERNANDEZ AND F. HIRALDO (1989). Comparative food habits of the three carnivores in Western Sierra Madre. *Z. Säugetierk.* 54: 107-110.
- GRENOT, C. AND V. SERRANO (1981). Ecological organization of small mammal communities at the Bolsón de Mapimí (Mexico). In *Ecology of the Chihuahuan desert*: 89-100. Barbault, R. & Halffter, G. (Eds.). Mexico. Instituto de Ecología.
- HERNANDEZ, L. AND M. DELIBES (in press). Seasonal food habits of coyotes, *Canis latrans*, in the Bolsón de Mapimí, Southern Chihuahuan Desert. *Z. Säugetierk.*

- HERNANDEZ, L., M. DELIBES AND F. HIRALDO (1994). Role of reptiles and arthropods in the diet of coyotes in extreme desert areas of northern Mexico. *J. Arid Environm.* 26: 165-170.
- LAUNDRE, J.W. AND B.L. KELLER (1981). Home-range use by coyotes in Idaho. *Anim. Behav.* 29: 449-461.
- (1984). Home-range size of coyotes; a critical review. *J. Wildl. Manage.* 48: 127-139.
- MOHR, C.O. (1947). Table of equivalent populations of North America small mammals. *Amer. Midland Nat.* 37: 223-249.
- MONTANA, C. (1988). Las formaciones vegetales. In *Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. I Ambiente natural humano*: 167-197. Montaña, C. (ed.). Mexico. Instituto de Ecología.
- NEU, C., C.R. BYERS AND J.M. PEEK (1974). A technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl. Manage.* 38: 541-545.
- PALOMARES, F. AND M. DELIBES. (1991). Assessing three methods to estimate daily activity patterns in radio-tracked mongooses. *J. Wildl. Manage.* 55: 698-700.
- PEREZ-GUTIERREZ, C., L.C. FIERO AND J.C. TREVIÑO. (1982). Determinación de la composición de la dieta del coyote (*Canis latrans* Say) a través del año en la región central de Chihuahua por medio del análisis del contenido estomacal. *Pastizales* 13: 2-15.
- VOIGT, D. R. AND W.E. BERG. (1987). Coyote. In *Wild Furbearer Management and Conservation in North America*: 345-357. Nowak, M., Baker, J. A., Obbard, M. E. and Malloch, B. (eds.). Ontario: Ministry of Natural Resources. 1150 pp.

(Received, 12 nov. 1993; revised 18 jan. 1994; accepted, 18 jan. 1994)

CARACTERÍSTICAS DE LOS REFUGIOS DIARIOS Y ESTACIONALES DE *TESTUDO GRAECA* EN DOÑANA

C. KELLER, C. DIAZ-PANIAGUA Y A. C. ANDREU

Estación Biológica de Doñana, C.S.I.C., Apdo. 1056, 41080 Sevilla

La característica fundamental que distingue al Orden *Chelonia* es la presencia de un caparazón óseo externo, que ejerce funciones complementarias de defensa contra predadores y protección frente a cambios bruscos de temperaturas y desecación (Carr 1969, Pritchard 1979, Lambert 1981, Pulford et al. 1984, Hailey 1989). Asimismo en muchas especies terrestres las extremidades y en especial las partes que quedan expuestas al exterior

cuando el animal se guarece en el caparazón están recubiertas de escamas córneas, incrementando así la capacidad defensiva del animal (Carr 1969, Pritchard 1979).

Complementando estas especializaciones defensivas, dentro de las *Testudinidae* o verdaderas tortugas terrestres, es común la utilización de refugios donde cobijarse durante los periodos de inactividad, si bien existe una amplia gama en las características de éstos dependiendo de las condiciones ambientales de cada población concreta (Auffenberg y Weaver 1969). Recientemente se han descrito las características de los refugios utilizados por algunas especies circummediterráneas. *Testudo hermanni* en Francia se refugia bajo troncos, hojarasca o bien enterrándose durante su época de inactividad invernal (Stubbs y Swingland 1985); en Grecia, Hailey (1989) detectó que durante la mayor parte del año, esta especie utiliza refugios diferentes cada día, sin embargo durante el verano observó una mayor tendencia a volver a determinados refugios que les proporcionaban mayor protección, como madrigueras o arbustos de mayor tamaño. Otra especie próxima, *Testudo kleinmanni*, del sureste del Mediterráneo que habita ambientes desérticos, se refugia fundamentalmente en el interior de madrigueras de roedores, donde pasa su período de inactividad anual, que para esta especie comprende solamente la época estival (Geffen y Mendelsohn 1989).

En el presente trabajo se describen los refugios utilizados por la población de *Testudo graeca* de Doñana, suroeste de España, señalándose las diferencias entre los usados en las épocas de inactividad veraniega o invernal y aquellos utilizados a diario durante los periodos de actividad.

La población de *Testudo graeca* de Doñana ha sido objeto de varios estudios anteriores, habiendo sido descrita su morfología y biometría (Braza et al. 1981) y aspectos generales de su biología y dinámica poblacional (Andreu y Villamor 1986, Andreu 1987, Cobo y Andreu 1988).

MATERIAL Y METODOS

El área de estudio cubría alrededor de 22 Ha en una zona arenosa dentro del Parque Nacional de Doñana, Huelva, caracterizada por una densa cobertura de matorral mediterráneo, donde predominan especies como *Stauracanthus genistoides*, *Halimium halimifolium*, etc.; entremezclándose con manchas de brezales (*Calluna vulgaris*, *Erica scoparia*), helechales (*Pteridium aquilinum*) y praderas perimarismeñas (*Rumex bucephalophorus* y *Juncus spp.*) (Rivas Martínez et al. 1981).

El período de estudio comprendió desde abril de 1990 a marzo de 1992, en que se registró la información referente a los lugares de descanso de los individuos que estaban sometidos a seguimiento diario. Este se realizaba

determinando los movimientos de las tortugas a través del rastro evidenciado por el hilo desenrollado de una bobina colocada sobre los ejemplares (se describe en detalle en Díaz-Paniagua et al. en prensa). Al atardecer, cuando ya habían concluido los movimientos diarios, se realizaba la toma de datos, registrándose: a) las especies vegetales bajo las que se cobijaban las tortugas; b) el grado de cobertura que presentaban los animales: bajo hojarasca, parcial o totalmente enterradas, o metidas en oquedades no construidas por la propia tortuga; y c) el grado de visibilidad: expuestas, parcialmente escondidas, completamente escondidas.

Sólo se contabilizaron los refugios cuando eran distintos del utilizado el día anterior, de manera que los períodos de inactividad pasados en un mismo lugar aportaban un sólo dato para cada uno de las tres categorías anteriormente citadas. Se obtuvo información de 69 hembras y 23 machos, resultando una media de 14,93 refugios caracterizados por individuo (\pm sd=12,5, máximo= 54, mínimo=1).

Los datos se clasificaron en función de la actividad de los individuos, considerándose como períodos de inactividad la estivación y la hibernación. Las circunstancias particulares del período de estudio, caracterizado por la escasez de precipitaciones otoñales nos obligó a considerar ambos períodos conjuntamente pues se detectó, en muchos de los individuos en seguimiento, la continuidad de la inactividad de verano a invierno (Díaz-Paniagua et al. en prensa).

Para estimar la disponibilidad de los distintos tipos de vegetación susceptibles de servir como refugio a las tortugas, se realizaron en la zona de estudio 16 transectos lineales. Sobre cada transecto de 30 m de longitud, se anotaba la longitud de la proyección sobre el suelo de las distintas especies vegetales. Todos los arbustos espinosos (*S. genistoides* en su mayoría y en mucha menor proporción *Ulex australis*) se incluyeron en una sola categoría. Posteriormente se realizó la comparación con la distribución del número de plantas de cada especie contabilizadas en los lugares utilizados como cobijo por las tortugas mediante X^2 . Asimismo las comparaciones entre las frecuencias obtenidas en los períodos estacionales de actividad y de inactividad también se realizaron mediante X^2 .

RESULTADOS

Las tortugas de esta población no seleccionan refugios fijos durante su período de actividad, sino que escogen en cada ocasión, lugares cercanos al área donde han desarrollado sus últimas actividades diarias. Únicamente durante la estivación y la hibernación, períodos durante los cuales los animales no efectúan desplazamientos durante días consecutivos

(Díaz-Paniagua et al. en prensa), se produce el uso continuado de un mismo refugio.

En general, las tortugas se encontraron bajo la cobertura de algún matorral, escondidas parcial (42,3% de los casos) o totalmente (44,8%) y en menor número de casos completamente a la vista (12,9%).

En un 57,8% de los casos se encontraron cubiertas por restos vegetales, semienterradas en un 28,7% o completamente enterradas en un 11,2%. Sólo en un 2,3% de las ocasiones las observamos en oquedades que no parecían excavadas por ellas mismas.

En cuanto a la vegetación bajo la cual se cobijaban las tortugas, las especies elegidas reflejan en general la disponibilidad existente en el medio, siendo las más utilizadas aquellas más abundantes, las incluidas dentro del grupo de arbustos espinosos (básicamente *S. genistoides*), seguidas por *H. halimifolium* y utilizando en menor proporción helechos (*P. aquilinum*), brezina (*C. vulgaris*) y juncos. Otras especies se utilizaron de manera esporádica. Sin embargo, la distribución de las especies utilizadas difiere significativamente de la existente en el área ($X^2 = 72,51$; $p < 0,0001$), denotando mayor uso del helechal y de los juncos que lo esperado (Fig 1). Hay que señalar que la mayoría de los casos en los que aparecieron los juncos correspondían a pequeños grupos de estas plantas que aparecían entremezcladas con otras especies. Sólo en raras ocasiones alguna tortuga utilizó como refugio las formaciones perimarismas de juncales densos.

Se apreciaron diferencias significativas en cuanto a las características de los refugios dependiendo de que los individuos se encontraran en períodos de actividad o en inactividad estival o invernal. Durante estos últimos, utilizaban menor número de especies vegetales, desapareciendo entre otras especies los juncos, y se incrementaba el uso de los arbustos espinosos, disminuyendo el del helechal y brezal (Fig 2a, $X^2 = 26,59$; $p = 0,001$). Asimismo se observó una tendencia a aumentar el grado de enterramiento ($X^2 = 22,92$; $p < 0,0001$) conforme avanzaba el período de inactividad (Fig. 2c), aunque algunos individuos siguieron manteniendo posiciones superficiales, sólo cubiertos por restos vegetales. Durante los periodos de inactividad las tortugas aumentaron su grado de ocultamiento haciéndose menos visibles desde el exterior (Fig 2b, $X^2 = 48,99$; $p = 0,0001$).

DISCUSION

Para las tortugas, el uso de refugios durante los periodos de inactividad se justifica como defensa ante posibles predadores o como método de aislamiento de condiciones ambientales adversas (Gregory 1982).

En las Testudinidae la construcción de madrigueras se da en especies

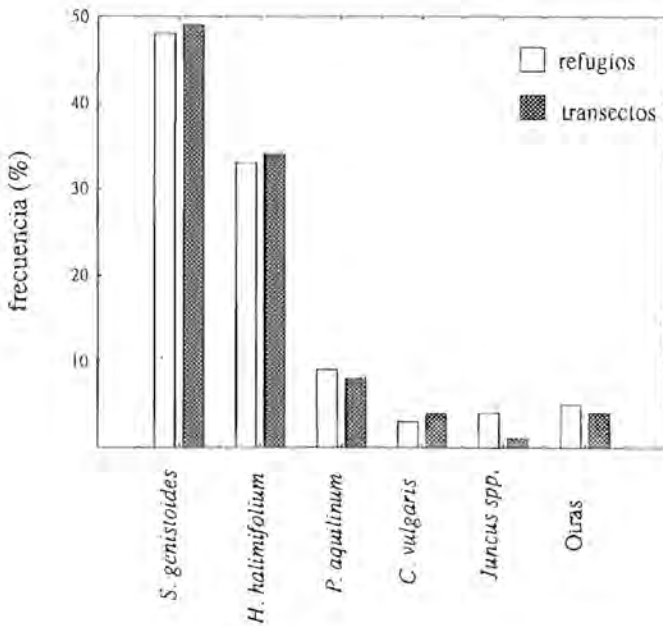


Figura 1. Frecuencias de aparición de las distintas especies vegetales obtenidas en los transectos realizados en el área de estudio (expresados en % de la longitud obtenida para cada una sobre un total de 48000 cm de transectos), comparado con las de las especies bajo las que se refugian las tortugas (en % sobre un total de 1418 observaciones).

Comparison between plant species availability (in % of projection length of each species over 48000 cm in transects) and plant species in tortoise refuges (in % over 1418 observations in refuges).

que viven en ambientes extremos de clima desértico: *Geochelone sulcata*, de distribución subsahariana; *G. chilensis* del Chaco sudamericano y las 4 especies de *Gopherus* del sur de Norteamérica (Woodwory y Hardy 1948, Auffenberg y Weaver 1969, Pritchard 1979, Luckenbach 1982, Aguirre et al. 1984). La función primordial de la madriguera es la de proveer protección contra las bajas temperaturas nocturnas e invernales así como evitar la desecación durante los periodos de más calor (Pritchard 1979). Por el contrario, las tortugas de Doñana no construyen ni frecuentan madrigueras, sino que los refugios usados durante los periodos de actividad varían diariamente y en general son poco profundos e incluso superficiales. Hailey (1989) explicó el uso de refugios distintos en *T. hermanni* en términos de economía energética ya que el no tener que volver a un sitio específico al final de cada día posibilita la ampliación del área de campeo durante la época en que la suavidad del clima lo permite.

Sin embargo, durante los periodos de inactividad, correspondientes al

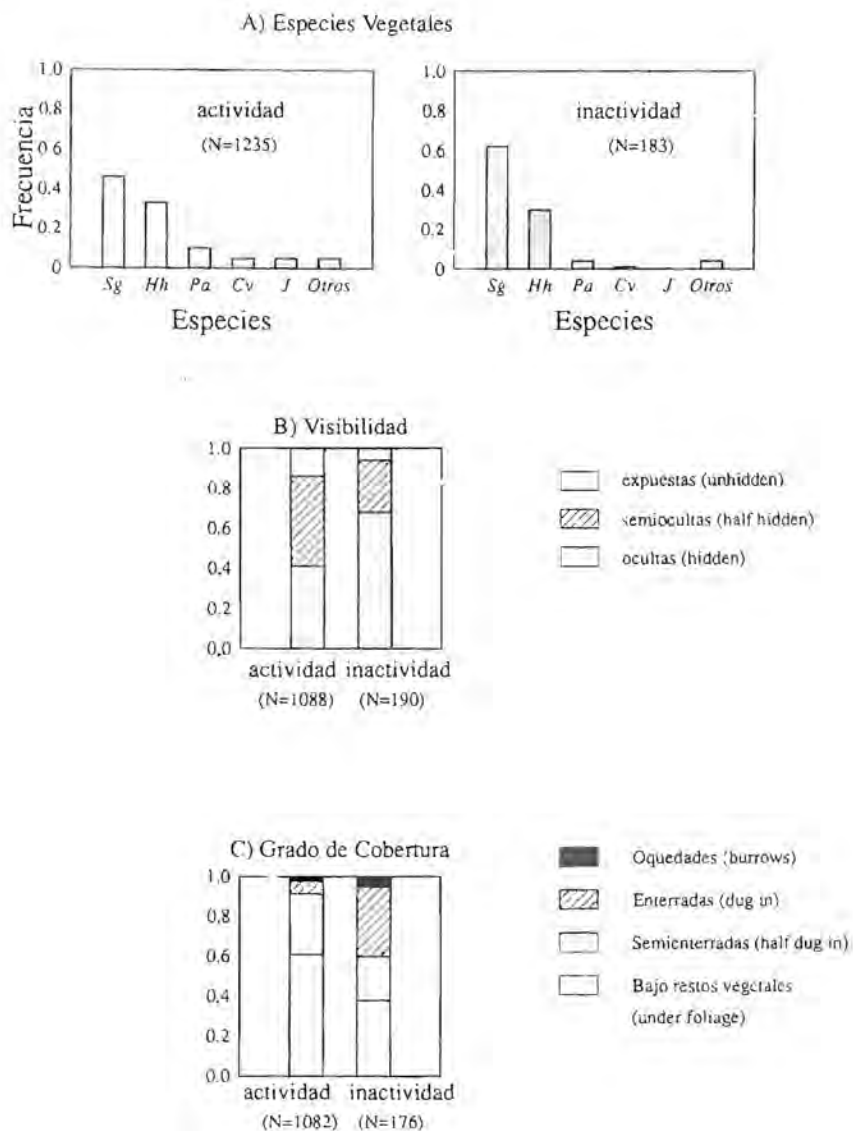


Figura 2. Frecuencias de los distintos parámetros que caracterizan los refugios usados por las tortugas de Doñana durante los periodos de actividad e inactividad. A) Especies vegetales utilizadas (las abreviaturas corresponden a las especies vegetales citadas en la fig. 1). B) Grado de exposición de las tortugas en los refugios y C) Tipo de cobertura.

Frequencies of parameters characterizing the tortoise refuges in Doñana during hibernation and aestivation. A) Plant species (abbreviations correspond to the species presented in fig. 1). B) Tortoise exposure degree, and C) Burying degree.

verano y al invierno, las características climáticas son más extremas, destacando el verano con ausencia de precipitaciones y temperaturas máximas frecuentemente por encima de los 40°C, que se aproximan a los 42,8°C descritos como temperatura máxima crítica para la especie (Cloudsley-Thompson 1974). La estivación en esta población dura de 2 a 2,5 meses (Díaz- Paniagua et al. en prensa) respondiendo a la necesidad de evitar la desecación y el sobrecalentamiento. Asimismo el invierno es moderadamente frío con temperaturas que raramente descienden por debajo de los 0°C (Díaz- Paniagua 1988), produciéndose entonces la hibernación, que suele extenderse desde noviembre a principios de febrero (Díaz- Paniagua et al. op. cit.). Gregory (1982) observó que durante los largos periodos de inactividad se requiere un mayor grado de protección y aislamiento térmico, lo que coincide con la tendencia observada en las *Testudo* de Doñana en que se produce sencillamente el enterramiento y ocultamiento de las tortugas. La larga inmovilidad de los ejemplares durante la estivación e hibernación no justifica el gasto energético que supondría la construcción y/o mantenimiento de madrigueras.

La tendencia a seleccionar como refugios los arbustos espinosos durante los periodos estacionales de inactividad se interpreta como una defensa contra la predación en épocas en que estos reptiles tienen una menor capacidad de respuesta frente al exterior. No se dispone de datos que permitan establecer la importancia de la predación en relación a la calidad de los refugios buscados, ni se ha encontrado tampoco tal información para otras Testudinidae. En nuestro período de estudio sólo en dos ocasiones se encontraron individuos que murieron como consecuencia de ataques de depredadores.

En cuanto a la utilización preferente del helechal como refugio, debe explicarse por las condiciones que mantiene durante la época de actividad. Su densa y continua cobertura probablemente contribuyan a una mejor termorregulación de las tortugas en las horas de mayor temperatura.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a M. C. Quintero, C. Schubart, G. Gómez Aranda y al equipo de estudiantes de verano de Doñana su ayuda en el campo. La primera autora (CK) disfrutó de una beca del ICI-AECI. El estudio fué financiado por la Junta de Andalucía (Grupo 4088) y CSIC-CICYT (PB88-009). Los comentarios realizados por los dos evaluadores contribuyeron a mejorar la última versión del manuscrito.

Palabras clave: actividad, Doñana, quelonios, refugios, *Testudo graeca*

ABSTRACT

Daily and seasonal refuges of Testudo graeca in Doñana

Spur-thighed tortoises in Doñana do not have burrows and use different refuges every day during their activity periods. They seek shelter under any plant of adequate size, frequently being covered only with the dry leaves and lower branches of shrubs. Plant species used were those more abundant in the area, although ferns were used slightly more intensely than expected according to their local abundance. During hibernation and aestivation there was an increase in preference for thorny bushes as well as a higher degree of burying and hiding in animals, which can be explained as a response to the need of higher isolation from the environment during these periods.

Key words: activity, *Chelonia*, Doñana, refuges, *Testudo graeca*.

BIBLIOGRAFIA

- AGUIRRE, G., G. A. ADEST Y D. J. MORAFKA (1984). Home range and movements patterns of the Bolson tortoise, *Gopherus flavomarginatus*. *Acta Zoologica Mexicana* 1: 1-28.
- ANDREU A. C. (1987). *Ecología y dinámica poblacional de la tortuga mora, Testudo graeca graeca L., en Doñana, Huelva*, Tesis doctoral. Universidad de Sevilla.
- ANDREU, A. C. Y M. C. VILLAMOR (1986). Reproduction of *Testudo graeca graeca* in Doñana, SW Spain. Pp. 589-592 en: Rocek, Z. (ed.). *Studies in Herpetology*. Charles University, Praga.
- AUFFENBERG, W. Y W. G. WEAVER (1969). *Gopherus berlandieri* in Southwestern Texas. *Bull. Fl. State Mus., Biol. Sci.* 13: 141-203.
- BRAZA, F., M. DELIBES Y J. CASTROVIEJO (1981). Estudio biométrico y biológico de la tortuga mora (*Testudo graeca*) en la Reserva Biológica de Doñana, Huelva. *Doñana Acta Vert.* 8: 15-41.
- CARR, A. (1969). *Handbook of turtles*. Cornell Univ. Press. Ithaca.
- COBO, M. Y A. C. ANDREU (1988). Seed consumption and dispersal by the spur-thighed tortoise *Testudo graeca*. *Oikos*, 51: 267-273.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. (1974). Physiological thermoregulation in the spurred tortoise (*Testudo graeca* L.). *Journal of Natural History*, 8: 577-587.
- DÍAZ-PANIAGUA, C. (1988). Temporal segregation in land amphibian communities in temporal ponds at a locality in SW Spain. *Amphibia-Reptilia* 9: 15-26.
- DÍAZ-PANIAGUA, C., C. KELLER Y A. C. ANDREU (en prensa). Annual variation of activity and daily distances moved in adult spur-thighed tortoises, *Testudo graeca*, in Southwestern Spain. *Herpetologica*.
- GEFFEN, E. Y H. MENDELSSOHN (1989). Activity patterns and thermoregulatory behavior of the Egyptian tortoise *Testudo kleinmanni* in Israel. *J. Herpetol.* 23: 404-409.
- GREGORY, P. T. (1982). Reptilian hibernation. Pp. 53-154 en Gans, C. (ed.). *Biology of Reptilia*, vol 13. Academic Press. London.
- HAILEY, A. (1989). How far do animals move?. Routine movements in a tortoise. *Can. J. Zool.* 67: 208-215.

- LAMBERT, M. R. K. (1981). Temperature, activity and field sighting in the Mediterranean spur-thighed or common garden tortoise *Testudo graeca* L. *Biol. Conserv.* 21: 39-54.
- LUCKENBACH, R. A. (1982). Ecology and management of the Desert Tortoise (*Gopherus agassizii*) in California. Pp. 1-37 en: *North American Tortoises: Conservation and Ecology*. Bury, R. B. (ed.). U. S. Fish and Wildlife Service, *Wildlife Research Report* 12: 1-37.
- PRITCHARD, P. C. H. (1979). *Encyclopedia of Turtles*. T. F. H. Pub., Inc Ltd.
- PULFORD, E., A. HAILEY Y D. STUBBS (1984). Thermal relations of *Testudo hermanni robertmertensi* Wermuth in S France. *Amphibia-Reptilia* 5: 37-41.
- RIVAS MARTINEZ, S., M. COSTA, S. CASTROVIEJO Y E. VALDES (1980). Vegetación de Doñana. *Lazaroa* 2: 5-189.
- STUBBS, D. E I. R. SWINGLAND (1985). The ecology of a mediterranean tortoise (*Testudo hermanni*): a declining population. *Can. J. Zool.* 63: 169-180.
- WOODBURY, A. M. Y R. HARDY (1948). Studies of the desert tortoise, *Gopherus agassizii*. *Ecol. Monogr.* 18: 145-200.

(Recibido 15 nov 1993; revisado 17 dic 1993, aceptado 7 feb 1994)

DIETA DEL GATO CIMARRON (*FELIS CATUS* L.) EN EL PISO BASAL DEL MACIZO DE TENO (NOROESTE DE TENERIFE).

F.M. MEDINA Y M. NOGALES

Departamento de Biología Animal (Zoología), Universidad de La Laguna, 38206, Tenerife, Islas Canarias.

El gato doméstico (*Felis catus*) ha sido introducido por el hombre en muchas regiones del mundo (Serpell 1988), tanto en ecosistemas continentales como en insulares, habiéndose asilvestrado posteriormente en muchos de ellos.

Los gatos cimarrones se comportan como unos depredadores generalistas, siendo sus presas más comunes aquellas especies más abundantes y fáciles de capturar (Marshall 1961, Coman y Brunner 1972, Pascal 1980, Van Aarde 1980, Veitch 1985).

Diversos estudios han demostrado que el gato cimarrón se alimenta de una gran variedad de presas (Jones 1977); su dieta puede estar constituida mayoritariamente por aves (Derenne 1976), o bien por mamíferos introduci-

dos, como el conejo (*Oryctolagus cuniculus*) (Jones 1977) y diversos móridos (Condé et al. 1972, Karl y Best 1982). En estas contribuciones se pone de manifiesto un bajo consumo de reptiles, y únicamente se conocen algunos casos en los cuales la aparición de este tipo de presa -en los grupos de excrementos analizados-sobrepasa el 74% (Konecny 1983, Nogales et al. 1990).

La introducción de un depredador foráneo de estas características en un ecosistema insular, puede ejercer una fuerte presión sobre las especies autóctonas que en ellas habitan, pudiendo disminuir sus poblaciones o incluso extinguirse totalmente (Dilks 1979, Cook y Yalden 1980, Kirkpatrick y Rauzon 1986).

En las islas Canarias se han realizado varios estudios sobre la dieta del gato en diferentes hábitats: el pinar de Gran Canaria (Santana et al. 1986), el sabinar de El Hierro (Nogales et al. 1988), la alta montaña de Tenerife (Nogales et al. 1990), y el islote de Alegranza (Nogales et al. 1992). Sin embargo, no se ha realizado ningún estudio sobre la dieta del gato en el piso basal de alguna de las siete islas mayores del archipiélago. Por ello, el objetivo del presente trabajo es el de estudiar la composición alimentaria del gato cimarrón en este tipo de hábitat.

AREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo se llevó a cabo en Teno Bajo (28°21' N, 16°54'W) en el noroeste de la isla de Tenerife (2034 Km²). El clima corresponde al típico de los hábitats costeros canarios, con una temperatura media anual de 21°C y, aproximadamente, unos 300 mm de precipitación anual (Marzol Jaén 1988).

Para la colecta de los excrementos se eligieron dos zonas que distaban entre sí 0,5 Km, estando situada una de ellas en el Barranco de Las Cuevas (altitud: 150 m s.n.m.; superficie: 1 ha), y la otra en el llano, cerca de Las Casas (altitud: 60 m s.n.m.; superficie: 2 ha).

La vegetación xérica de la zona de estudio, típica del piso basal de las islas Canarias, está formada, en su mayoría, por arbustos bajos (inferior a 2 m de altura) dominando las especies del género *Euphorbia*. Mientras la composición específica de la flora de las dos zonas fue muy similar, la cobertura vegetal (10 transectos lineales de 50 m en cada área) fue de 55,3% en el barranco y 34,8% en el llano (Valido y Nogales en prensa).

MATERIAL Y METODOS

El material de estudio consistió en 200 grupos de excrementos (100 por cada área de estudio), colectados en el período comprendido entre el 25 de junio y el 5 de noviembre de 1993.

El análisis de cada grupo de excrementos (segmentos hallados conjuntamente en un mismo lugar como producto de una deyección) se llevó a cabo en el laboratorio, disolviéndolos en una cubeta con agua y procediendo a la separación de los restos. Dada la complejidad en cuantificar el número de individuos-presa a partir de excrementos, puesto que una misma presa puede aparecer en varias deyecciones (Delibes 1980), se consideró analizar las muestras según los grupos en que fueron hallados, y su contenido se contabilizó en todos los casos como si se tratara de una unidad.

Para los cálculos de la biomasa de los mamíferos, se usaron pesos medios individuales de cada tipo de presa tomados de fuentes bibliográficas (Yalden 1977, Delibes 1980, Delibes y García 1984). En el caso de los reptiles se asignó un peso medio de 25 g para los lagartos (*Gallotia galloti*) y 6,5 g en el caso de los perenquenes (*Tarentola delalandii*) (Nogales *et al.* 1990). Respecto a las presas de gran tamaño (ej. conejos), que constituyen más de lo que un gato ingiere diariamente, se siguió el criterio de Fitzgerald y Karl (1979), asignándoles una biomasa de 170 g.

RESULTADOS Y DISCUSION

Desde el punto de vista de las dos zonas estudiadas, no se apreciaron diferencias estadísticas significativas en la composición de la dieta del gato (total mamíferos: $X^2_1 = 0,81$, $p > 0,66$; aves: $G = -0,08$, $p > 0,05$; reptiles: $X^2_1 = 0,45$, $p > 0,5$). Este hecho puede ser debido a que el gato tiene un rango de acción muy grande, variando en las hembras de 11 a 270 hectáreas (Jones y Coman 1982) y en los machos desde 32 a 420 ha (Langeveld y Niewold 1985), de manera que puede moverse sin ningún tipo de problemas entre las dos áreas de estudio en busca de alimento. Se identificaron un total de 477 presas, de los cuales el 86% correspondieron a mamíferos (*Oryctolagus cuniculus*, *Mus musculus* y *Rattus* sp.) (Fig. 1). La frecuencia de aparición de estas presas fue similar para el conejo y el ratón (47 y 51%, respectivamente), mientras que para las ratas fue del 11%.

El conejo representó el 59,7% de la biomasa total consumida; esta dependencia del gato por el conejo -cuando esta especie es abundante- ha sido indicada en varias ocasiones (Coman y Brunner 1972, Jones 1977, Pascal 1980).

Los mûridos contribuyen en una elevada proporción a la biomasa ingerida, siendo ésta del 12,2% para las ratas y del 13,5% para los ratones. En otras regiones insulares estudiadas, la proporción de ratones es normalmente baja (Van Aarde 1980), aunque su importancia fluctúa anualmente (Fitzgerald y Karl 1979). Las ratas, a pesar de aparecer en una menor frecuencia, pueden llegar a constituir la presa principal en aquellos hábitats en

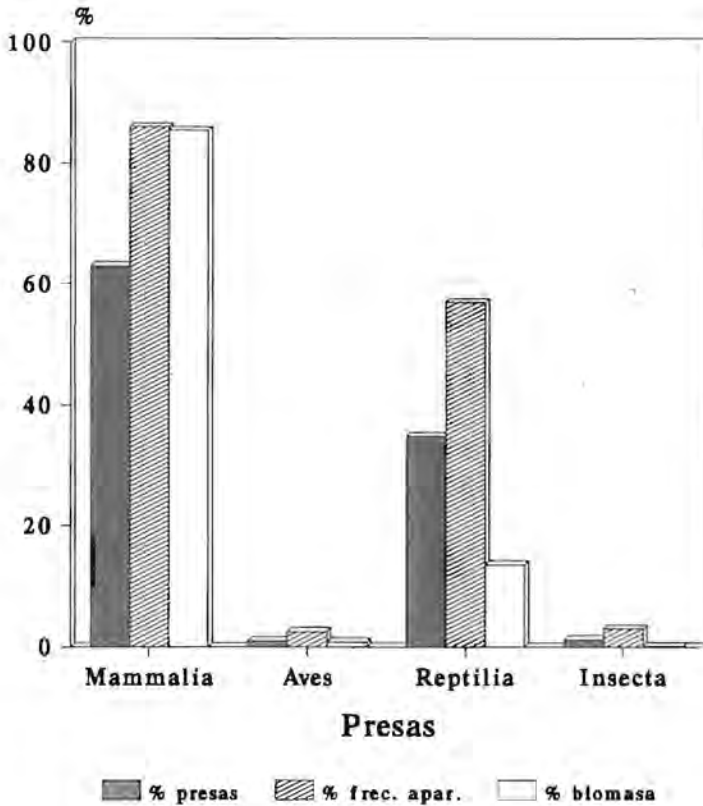


Figura 1. Resultados obtenidos en el análisis de los 200 grupos de excrementos de *Felis catus* colectados en el piso basal de Teno (noroeste de Tenerife).

Results of 200 scats analysis of feral cats in the xerophytic zone of Teno (Northwestern of Tenerife).

los que las poblaciones de conejos o ratones es baja o inexistente (Marshall 1961, Dilks 1979, Karl y Best 1982).

Las aves, representadas por una paloma bravía (*Columba livia*) y cuatro passeriformes indeterminados, fueron poco importantes (Fig. 1). Estos datos coinciden con los obtenidos en otros hábitats del archipiélago canario, donde en ningún caso se sobrepasa el 5,5% de aparición en las muestras (Santana et al. 1986, Nogales et al. 1988, Nogales et al. 1990 y Nogales et al. 1992). Resultados similares se han obtenido para ecosistemas continentales (Fitzgerald 1988).

No obstante, las aves sólo adquieren una mayor importancia en ecosistemas insulares en los cuales no existen mamíferos o sus poblaciones son

escasas (Fitzgerald y Veitch 1985, Karl y Best 1982). Además, este elevado consumo de aves ocurre en aquellas islas donde las colonias de aves marinas son numerosas (Derenne 1976, Dilks 1979, Rauzon 1985), apareciendo hasta en el 91,8% de los grupos de excrementos analizados (Kirkpatrick y Rauzon 1986).

Los reptiles constituyeron el 13,6% de la biomasa consumida (Fig. 1), con una frecuencia de aparición del 54% para los lagartos y 9,5% en el caso de los perenquenes, más elevada que en los otros ecosistemas estudiados en Canarias (36,8% en el pinar; 23,3% en el sabinar y 4,5% en el islote de Alegranza), a excepción del matorral de alta montaña en Tenerife (78,5%) (Nogales *et al.* 1990). También en las islas Galápagos aparecen con frecuencias elevadas (76,3%) (Konecny 1983). No obstante, en otras regiones estudiadas se ha observado una baja frecuencia de aparición de reptiles en la dieta del gato (Coman y Brunner 1972) o incluso la total ausencia de éstos (Van Aarde 1980, Furet 1989).

Los insectos (coleópteros mayoritariamente) sólo aparecieron en el 3% de los grupos de excrementos, proporción muy similar a la encontrada en los otros hábitats estudiados del archipiélago.

A pesar de que la zona de estudio se encuentra bien conservada y solamente existen 2 casas bastante distantes entre si, los resultados obtenidos en el presente estudio indican que los gatos cimarrones viven al margen de las actividades humanas.

En definitiva, puede concluirse que el gato, en las zonas estudiadas del piso basal de Teno, se alimenta mayoritariamente de mamíferos introducidos, como el conejo y el ratón, y que los lagartos aparecen con frecuencias relevantes a nivel mundial.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su más sincero agradecimiento a A. Valido, L. Hernández y M. González por su ayuda en el trabajo de campo; y a A. Martín por la revisión y crítica de este trabajo.

Palabras Claves: dieta, *Felis catus*, *Gallotia galloti*, piso basal, Tenerife, islas Canarias.

ABSTRACT

Diet of the feral cat (Felis catus L.) in the xerophytic zone of the Macizo de Teno (Northwestern Tenerife)

The diet of the Feral cat (*Felis catus*) was studied in the xerophytic zone of Tenerife, by analyzing 200 scats. A total of 477 prey items were identified. Mammals (*Oryctolagus cunicu-*

lus, *Mus musculus* and *Rattus* sp.) constituted the basis of the diet occurring in 86% of the samples and representing 85,4% of the consumed biomass. Reptiles occurred in 57% of the scats and representing 13,6% of the biomass. The lizard (*Gallotia galloti*), endemic of the western Canary Islands, was frequently captured, occurring in 54% of the scat groups and representing 13% of the total biomass. This percentage is very important in the world context of the diet. Birds and insects (frequency of occurrence less than 5%) were insignificant in the diet.

Key words: diet, *Felis catus*, *Gallotia galloti*, xerophytic habitats, Tenerife, Canary Islands.

BIBLIOGRAFIA

- COMAN, B.J. y H. BRUNNER (1972). Food habits of the feral house cat in Victoria. *J. Wildl. Manage.* 36: 848-853.
- COOK, L.M. y D.W. YALDEN (1980). A note on the diet of feral cats on Deserta Grande. *Bocagiana* 52: 1-4.
- COBERT, G.B. y H.N. SOUTHERN (1977). *The Handbook of British Mammals*. Blackwell Scientific Publications. Pp. 520.
- DERENNE, P. (1976). Notes sur la biologie du chat haret de Kerguelen. *Mammalia* 40: 531-595.
- DELIBES, M. (1980). El Lince Ibérico. Ecología y comportamiento alimenticio en el Coto Doñana, Huelva. *Doñana Acta Vertebrata* 7: 9-128.
- DELIBES, M. y L. GARCIA (1984). Hábitos alimenticios del Milano Real en Doñana durante el periodo de cría. *Ardeola* 31: 115-121.
- DILKS, P.J. (1979). Observation on the food of feral cats on Campbell Island. *N.Z.J. Ecol.* 2: 64-66.
- FITZGERALD, B.M. y B.J. KARL (1979). Food of feral house cats (*Felis catus* L.) in forest of the Orongorongo Valley, Wellington. *N.Z.J. Zool.* 6: 107-126.
- FITZGERALD, B.M. y C.R. VEICH (1985). The cats of Herekopare Island, New Zealand; their history, ecology and effects on birdlife. *N.Z.J. Zool.* 12 (3): 319-330.
- FITZGERALD, B.M. (1988). Diet of domestic cats and their impact on prey populations. Pp. 123-148 en Turner, D.C. y P. Bateson (eds.). *The domestic cat: the biology of its behaviour*. Cambridge University Press. Cambridge.
- FURET, L. (1989). Régime alimentaire et distribution du chat haret (*Felis catus*) sur L'île Amsterdam. *Rev. Ecol (Terre Vie)* 44: 33-45.
- JONES, E. (1977). Ecology of the feral cat, *Felis catus* (L.) (Carnivora: Felidae) on Macquarie Island. *Aust. Wildl. Res.* 4: 249-262.
- JONES, E. y B.J. COMAN (1982). Ecology of the feral cat, *Felis catus* (L.) in South Eastern Australia. III. Home ranges and population ecology in semi-arid North West Victoria. *Australian Wildlife Research* 9: 409-420. Pp. 69 en Turner, D.C. y P. Bateson (ed.). *The domestic cat: the biology of its behaviour*. Cambridge University Press. Cambridge.
- KARL, B.J. y H.A. BEST (1982). Feral cats on Stewart Island; their foods, and their effects on Kakapo. *N.Z.J. Zool.* 9: 287-294.
- KIRKPATRICK R.D. y M.J. RAUZON (1986). Food of feral cats *Felis catus* on Jarvis and Howland Island, Central Pacific Ocean. *Biotropica* 18: 72-75.

- KONECNY, M.J. (1983). Behavioral ecology of feral house cats in the Galapagos Islands, Ecuador. *Unpubl. ph. D. dissertation*. Univ. Florida, Gainesville. Pp. 126.
- LANGVELD, M. y F. NIEWOLD (1985). Aspects of a feral cat (*Felis catus* L.) population on a Dutch island. In *Proc. XVIIth Congress Internacional Union of Game Biologist*. Bruselas.
- MARSHALL, W.H. (1961). A note on the food habits of feral cats on Little Barrier Island, New Zealand. *N.Z.J. Sci.* 4: 822-824.
- MARZOL JAEN, M.V. (1988). *La lluvia: un recurso natural para Canarias*. Ed. Caja General de Ahorros de Canarias. Nº 130. Santa Cruz de Tenerife.
- NOGALES, M., A. MARTIN, G. DELGADO y K. EMMERSON (1988). Food spectrum of the feral cat (*Felis catus* L., 1758) in the juniper woodland on El Hierro (Canary Island). *Bonn. zool. Beitr.* 39 : 1-6.
- NOGALES, M., M. ABDOLA, C. ALONSO y V. QUILIS (1990). Premières données sur l'alimentation du chat haret (*Felis catus* L., 1758) du Parc National du Teide. Ténérife (Iles Canaries). *Mammalia* 54 : 190-196.
- NOGALES, M., J.L. RODRIGUEZ, G. DELGADO, V. QUILIS y O. TRUJILLO (1992). The diet of feral cats (*Felis catus*) on Alegranza Island (North of Lanzarote. Canary Islands). *Folia Zoologica* 41 : 209-212.
- PASCAL, M. (1980). Structure et dynamique de la population de chats harets de l'archipel des Kerguelen. *Mammalia* 44: 161-182.
- RAUZON, M.J. (1985). Feral cats on Jarvis Island: Their effects and their eradication. *Atoll Res. Bull.* 282: 1-30.
- SANTANA, F., A. MARTIN y M. NOGALES (1986). Datos sobre la alimentación del gato cimarrón (*Felis catus* Linnaeus, 1758) en los montes de Pajonales, Ojeda e Inagua (Gran Canaria). *Vieraea* 16: 113-117.
- SERPELL, J.A. (1988). The domestication and history of the cat. Pp. 151-158 en Turner, D.C. y P. Bateson (eds.). *The domestic cat: The biology of its behaviour*. Cambridge University Press. Cambridge.
- VALIDO, A. y M. NOGALES (en prensa). Frugivory and seed dispersal by the Lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary Islands. *Oikos* 70.
- VAN AARDE, R.J. (1980). The diet and feeding behaviour of feral cats, *Felis catus* at Marion Island. *S. Afr. J. Wildl. Res.* 10: 123-128.
- VEITCH, C.R. (1985). Methods of eradicating feral cats from offshore island in New Zealand. Pp. 125-141 en Moors, P.J. (ed.). *Conservation of Island Birds*. ICBP Technical Publ. No. 3.
- YALDEN, D.W. (1977). The identification of remains in owl pellets. *An occassional publication of the Mammal Society*. Pp. 8. London.

(Recibido 23 nov. 1993; revisado 24 feb. 1994; aceptado 25 feb. 1994)

INDICE ALFABETICO DE AUTORES Y MATERIAS
DOÑANA ACTA VERTEBRATA
VOL. 20

- Abáigar, T., artículo, 35
Acanthodactylus, 19
Alectoris, 5
 Alimentación,
 dieta, 35, 59, 87,145, 291
 estacionalidad, 35, 59,145
Anas, 87
 Andreu, A.C., nota, 283
Apodemus, 125
Aruícola, 251
Aruicola, 266
 Barbadillo, L.J., nota, 94
 Cajas-nido, 164
Calidris, 98
Canis, 276
 Colonias de cría, 81
 Competencia, 255
 Comportamiento,
 alimentación, 103
 área de campeo, 276
 ciclos de actividad, 19,103
 defensa del nido, 69
 radio-rastreo, 276
 reproducción, 179
 Condición corporal, 73, 87,103, 251
 Chambouleyron, M.B., nota, 81
 da Silva, E., nota, 260
 Delibes, M., nota, 276
 Demografía,
 razón de sexos, 5,125
 clases de edad, 5
 Díaz-Paniagua, C., nota, 283
 Distribución espacial, 81
 Distribución geográfica, 260
 Doñana, 49, 283
 Ecología térmica, 19
 Edad, 266
Emys, 260
 Escala, M.C., nota, 251, 266
 Estrada, A., nota, 73
 Ezcurra, E., nota, 276
Felis, 291
 Ferreira, M.T., nota, 87
 Galán, P., nota, 94
 García, D., artículo, 125
 Garde, J.M., nota, 249, 266
 Gil, M.J., artículo, 19
 Guerrero, F., artículo, 19
 Hábitat,
 selección, 19, 81,103,125, 260,276
 nidificación, 165
 refugios, 283
 Hernández, A., artículo, 145,179
 Hernández, A., nota, 69, 255
 Hernández, L., nota, 276
 Hortas, F., artículo, 103
 Islas Canarias, 98, 291
Juniperus, 49
 Keller, C., nota, 283
 Kufner, M.B., nota, 81
Lagostomus, 81
Lanius, 69,145, 179, 255
 Limícolas, 103
 Lorenzo, J.A., nota, 98
Martes, 59
 Medina, F.M., nota, 291
 Migración, 98
Miniopterus, 73
 Nogales, M., nota, 291
Oryctolagus, 49
 Palazón, S., artículo, 59
 Parásitos,

- ácaros, 73
 - estacionalidad, 73
- Pascual, J.A., artículo, 165
- Peiró, V., artículo, 5
- Pérez-Hurtado, A., artículo, 103
- Pérez-Mellado, V., artículo, 19
- Peribáñez, M.A., nota, 73
- Podarcis*, 94
- Rabuñal, J.L., nota, 98
- Reinoso, J.C., artículo, 49
- Reproducción
 - desarrollo, 179
 - nidificación, 165, 179
 - tamaño de puesta, 94,179
- Rodrigues, D., nota, 87
- Ruiz-Olmo, J., artículo, 59
- Sánchez-Acedo, C., nota, 73
- Sánchez-Herráiz, M.J., nota, 94
- Semillas,
 - dispersión, 49
 - germinación,49
- Serra, J., nota, 73
- Seva, E., artículo, 5
- Sturnus*, 165
- Sus, 35
- Termorregulación, 19
- Testudo*, 283
- Ventura, J., nota, 266

INDICE DEL VOLUMEN XX

Volumen XX - Nº 1

Junio, 1993

INDICE

- PEIRO, V. y E. SEVA: Relación de sexos y edades y cronología de eclosiones de la perdiz roja (*Alectoris rufa*) en el sur de la provincia de Alicante. *Sex and age ratios, and hatching dates of a red-legged partridge (Alectoris rufa) population in southeastern Alicante province, Spain* 5
- GIL, M.J., F. GUERRERO y V. PÉREZ-MELLADO: Ecología térmica, uso del hábitat y patrones de actividad en la lagartija colirroja *Acanthodactylus erythrorus* (Schinz, 1883) en España central. *Thermal ecology, habitat use and activity patterns of the spiny-footed lizard, Acanthodactylus erythrorus (Schinz, 1883) in central Spain* 19
- ABAIGAR, T.: Régimen alimentario del Jabalí (*Sus scrofa*, L. 1758) en el sureste ibérico. *Food habits of the wild boar (Sus scrofa L. 1758) in southeastern Spain* 35
- MUÑOZ REINOSO, J.C.: Consumo de gálbulos de sabina (*Juniperus phoenicea* ssp *turbinata* Guss, 1891) y dispersión de semillas por el conejo (*Oryctolagus cuniculus* L.) en el Parque Nacional de Doñana. *Consumption of Juniperus phoenicea fruits and seed dispersal by rabbits (Oryctolagus cuniculus) in Doñana National Park* 49
- RUIZ-OLMO, J. y S. PALAZON: Diet of the Stone Marten (*Martes foina* Erxleben, 1777) in the northeastern Spain. *Dieta de la garduña en el nordeste de España* 59
- NOTAS
- HERNANDEZ, A.: Las posturas crípticas del alcaudón dorsirrojo *Lanius collurio* L. como estrategia de defensa del nido. *Cryptic posturing of the red-backed shrike *Lanius collurio* L. as strategy of nest defence* 69
- PERIAÑEZ LOPEZ, M.A.; A. ESTRADA PEÑA; C. SANCHEZ SALCEDO y J. SERRA COBO: Acarofauna parásita del murciélago troglodita, *Miniopterus schreibersi* Kuhl, 1819). Distribución estacional de las especies más representativas. *Ectoparasitic mites of Miniopterus schreibersi (Kuhl, 1819). Seasonal distribution of the most important species* 74

- KUFNER, M.B. y M.B. CHAMBOULEYRON: Distribución de colonias de *Lagostomus maximus* en relación a variables del hábitat y su impacto en el medio desértico del Monte, Argentina. *Relationships between habitat variables and distribution of Lagostomus maximus colonies. Its environmental influence in the Monte, Argentina* 82
- RODRIGUES, D. AND M.T. FERREIRA: Summer food and body condition of mallards (*Anas platyrhynchos* L) in River Mondego lowlands. *Alimentación estival y condición corporal del pato real (Anas platyrhynchos L.) en el área del Río Mondego* 88
- BARBADILLO, L.J.; M.J. SANCHEZ-HERRAIZ Y P. GALAN REGALADO: Tamaño de puesta en *Podarcis bocagei* (Reptilia, Lacertidae). *Clutch size of Podarcis bocagei bocagei (Reptilla, Lacertidae)*..... 95
- LORENZO, J.A. Y J.L. RABUÑAL: Migración del correlimos zarapitín (*Calidris ferruginea*) durante el otoño de 1988 por Galicia y Tenerife. *Migration of the Curlew Sandpiper (Calidris ferruginea) during Qutumn 1988 through Galicia and Tenerife* 98
- Volumen XX - Nº 2 Diciembre, 1993
- PEREZ-HURTADO, A. Y F. HORTAS: Actividad trófica de limícolas invernantes en salinas y cultivos piscícolas de la Bahía de Cádiz. *Feeding activity of wintering shorebirds in salines and extensiue fishfarm of Cádiz Bay (Southern Spain)* 103
- GARCIA GARCIA, D.: Uso de microhabitat del ratón de campo (*Apodemus sylvaticus* L) en robledales y áreas ecotonales del Pirineo. *Microhabitat use by wood mice. Apodemus sylvaticus L. in Pyrenean oak woodlands and forest edge areas* 125
- HERNANDEZ, A.: Dieta de los pollos de tres especies simpátricas de alcaudones (*Lanius* spp): Variaciones con la edad, estacionales e interespecíficas. *Nestling diet of three sympatric shrike species (Lanius spp.): age-related, seasonal, and interspecific variations* 145
- PASCUAL, J.A.: Ocupación de distintos modelos de nidal por el estornino negro (*Sturnus unicolor*). *Occupation of nest boxes of different types by the spottless starling (Sturnus unicolor)*..... 165
- HERNANDEZ, A.: Estudio comparado sobre la biología de la reproducción de tres especies simpátricas de alcaudones (real *Lanius excubitor*, dorsirrojo *L. collurio* y común *L. senator*, *A comparative study on the reproductiue*

<i>biology of three sympatric shrike species (great grey Lanius excubitor, red-backed L. collurio, and woodchat L. senator).....</i>	179
--	-----

NOTAS

GARDE, J.M. Y M.C. ESCALA: Fluctuación estacional del peso corporal de los machos adultos de <i>Arvicola sapidus</i> Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae). <i>Seasonal body weight oscillation in adult males of Arvicola sapidus Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae).....</i>	251
HERNANDEZ, A.: Acerca del significado de los ataques de alcaudones (<i>Lanius</i> spp.) sobre aves. <i>About the significance of the attacks by shrikes Lanius spp. on birds.....</i>	255
DA SILVA RUBIO, E.: Distribución de los Emídidos <i>Mauremys leprosa</i> , Schw. (1812) y <i>Emys orbicularis</i> , L. (1768), de la provincia de Badajoz. Factores que pudieran influir en sus áreas de ocupación. <i>Distribución of Mauremys leprosa and Emys orbicularis in Badajoz province, Western Spain.....</i>	260
GARDE, J.M.; M.C. ESCALA Y J. VENTURA: Determinación de la edad relativa en la rata de agua meridional, <i>Arvicola sapidus</i> Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae). <i>Relative age determination in the southwestern water vole, Arvicola sapidus Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae).....</i>	266
HERNANDEZ, L.; M. DELIBES AND E. EZCURRA: Activity pattern home range and habitat preference by Coyotes <i>Canis latrans</i> in the Mapimi Biosphere reserve of the Chihuahuan desert, Mexico. <i>Actividad, área de campeo y uso del hábitat del Coyote (Canis latrans) en la reserva de la Biosfera de Mapimi, desierto de Chihuahuan, México.....</i>	276
KELLER, C.; C. DIAZ-PANIAGUA Y A.C. ANDREU: Características de los refugios diarios y estacionales de <i>Testudo graeca</i> en Doñana. <i>Daily and seasonal refuges of Testudo graeca in Doñana.....</i>	283
MEDINA, FM. Y M. NOGALES: Dieta del gato cimarrón (<i>Felis catus</i> L.) en el piso basal del Macizo de Teno (Noroeste de Tenerife). <i>Diet of the feral cat (Felis catus L.) in the xerophytic zone of the Macizo de Teno (Northwestern Tenerife).....</i>	291

NORMAS DE PUBLICACION PARA LOS AUTORES DE DOÑANA ACTA VERTEBRATA

Doñana, Acta Vertebrata considera para publicación artículos originales sobre la biología de los vertebrados. Los manuscritos enviados a la revista no deben haber sido publicados, sometidos o aceptados para publicación en otro lugar.

El material considerado para publicación debe remitirse al Editor, *Doñana, Acta Vertebrata*, Estación Biológica de Doñana, Apartado 1056, 41080 Sevilla, España. Los manuscritos han de enviarse por triplicado, mecanografiados en DIN A4 por una sola cara, a doble espacio y con amplios márgenes (3 cm por cada lado). Los idiomas de la revista son el castellano y el inglés.

Todas las páginas del manuscrito han de ir numeradas correlativamente, cada una en la esquina de arriba a la derecha, empezando por la del Título. Se comenzará una nueva página para cada una de las secciones que se indican abajo, ordenadas de la siguiente manera:

- 1) Título. Nombre y dirección de los autores. Título abreviado (no excederá de 40 caracteres, incluyendo cualquier tipo de marca y espacios en blanco).
- 2) Resumen y Palabras Clave (entre 5 y 10, ordenadas por orden alfabético). Abstract y Key Words (entre 5 y 10, ordenadas por orden alfabético).
- 3) Texto. Agradecimientos (escrito de la forma más concisa posible). Bibliografía.
- 4) Apéndices.
- 5) Tablas (cada una en página separada con su correspondiente encabezamiento).
- 6) Leyendas de las Figuras.
- 7) Figuras.

Tanto del Resumen/Abstract, como de los encabezamientos de las Tablas y Apéndices y leyendas de las Figuras debe proporcionarse una traducción en el idioma diferente del que haya sido escrito el artículo.

Los manuscritos destinados a la Sección de Notas, sólo requieren resumen (tras Agradecimientos, precediendo a la lista de Bibliografía) en el idioma diferente del que hayan sido escritos; no precisarán título abreviado, pero sí Palabras Clave y Key Words. En lo demás se organizarán igual que los manuscritos de mayor longitud.

Se utilizarán los nombres comunes (en minúsculas) y científicos (subrayados) de las especies cuando se citen por primera vez, tanto en el Resumen y Abstract, como en el resto del artículo. En lo sucesivo, bastará con utilizar uno de los dos, preferiblemente el común.

Las Tablas no deben duplicar el material expuesto en el texto o ilustraciones y han de estar escritas a doble espacio. Las Figuras, en papel vegetal de buena calidad, no superarán el tamaño DIN A4 y al realizarlas deben evitarse los trazos finos a fin de que tras su reducción, no pierdan claridad. El rotulado de las figuras con máquinas de escribir no es aceptable; el rotulado será lo suficientemente grande para permitir su lectura tras una reducción de hasta el 70%. Las fotografías serán copias monocromáticas ("blanco y negro") en brillo, en papel de buena calidad y con buen contraste y nitidez; su tamaño será aproximadamente igual al que aparecerá en la publicación. Detrás de cada fotografía se escribirá el nombre del autor con lápiz blando. Las fotografías no se doblarán e irán protegidas con cubiertas. Las fotografías o dibujos en color no serán publicados, excepto cuando su reproducción sea costeada por el autor; se recomienda que se contacte con el Editor para recibir detalles.

Bibliografía. Cuando se citen referencias en el texto, se mencionarán los apellidos de los autores en el caso de que sean uno o dos, pero sólo el apellido del primero, seguido por "et al." (sólo subrayar) cuando sean tres o más. Los nombres de los autores se citarán en el texto como Windell (1978) o (Varela et al. 1978), (nótese que no van en mayúsculas). Si se mencionan artículos de un mismo autor en un mismo año se utilizarán letras minúsculas para distinguirlos (por ejemplo, Belovsky 1984a). En el texto, cuando se cite más de una referencia, se hará por orden cronológico, no alfabético de autores (por ejemplo, Windell 1978, Lythgoe 1979). La lista bibliográfica al final del artículo se ordenará por orden alfabético de autores, estará escrita a doble espacio e incluirá únicamente las referencias bibliográficas que hayan sido mencionadas en el texto. Las referencias se organizarán de la siguiente manera:

Artículo: Varela, J. M., V. Pérez-Mellado y E. de Juana (1978). Nuevos datos sobre la etología de la gaviota de Audouin (*Larus audouinii* Payrandeau). *Ardeola* 25: 71-92.

Capítulo: Windell, J. T. (1978). Digestion and the daily ration of fishes. Pp. 159-183 en Gerking, S. D. (ed.), *Ecology of Freshwater Fish Production*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Libro: Lythgoe, J. N. (1979). *The Ecology of Vision*. Clarendon Press, Oxford.

Los títulos de las revistas se abreviarán de acuerdo con la *World List of Scientific Periodicals*. En caso de duda, es aconsejable mencionar el título completo.

Los artículos que no se ajusten a las Normas de Publicación serán devueltos a los autores para su corrección. Serán proporcionadas gratuitamente 25 separatas a los autores de trabajos publicados en *Doñana, Acta Vertebrata*.



BASES DE DATOS

Consejo Superior de Investigaciones Científicas

- **CIRBIC:** Catálogo colectivo de Libros y Revistas existentes en las bibliotecas del CSIC. Su temática es multidisciplinar.

Volumen Libros: 317.652

Volumen Revistas: 36.183 Referencias

- **ISOC:** Base de datos referencial que recoge y analiza más de 1.600 revistas españolas relativas a Humanidades y Ciencias Sociales. Se subdivide, según las distintas áreas temáticas en:

- ECOSOC (Economía-Sociología-Política)
- ISOC-ARTE (Bellas Artes)
- ISOC-DC (Documentación Científica)
- HISTORIA (Historia-Ciencias Auxiliares)
- JURIDOC (Ciencias Jurídicas)
- LIN-LIT (Lingüística y Literatura)
- PSEDISOC (Psicología-CC. Educación)
- URBISOC (Urbanismo-Geografía)

Volumen: 202.630 Referencias

Crecimiento Anual: 18.300 Referencias

- **IME:** Base de datos referencial que recoge y analiza más de 330 revistas médicas españolas.

Volumen: 149.339 Referencias

Crecimiento Anual: 10.500 Referencias

- **ICYT:** Base de datos referencial que recoge y analiza más de 600 publicaciones periódicas españolas, dentro de los campos de la Ciencia y la Tecnología.

Volumen: 78.409 Referencias

Crecimiento Anual: 18.300 Referencias

- **AMÉRICA LATINA**

Volumen: 13.724 Referencias

Crecimiento Anual: 1.500 Referencias

- **Datos enero 1994**

**Para información y suscripciones: CENTRO DE INFORMACIÓN
Y DOCUMENTACIÓN CIENTÍFICA (CINDOC)
SERVICIO DE DISTRIBUCIÓN DE BASES DE DATOS**

Joaquín Costa, 22

28002 MADRID

Teléfono: (91) 562 14 62

Fax: (91) 564 26 44

ACTA THERIOLOGICA

Auctore Augusto Dehnel condita

Founded by August Dehnel in 1954 is an international journal of mammalogy, covering all aspects of mammalian biology. It publishes original research reports, short communications (Fragmenta Theriologica), and book reviews. The journal also includes review papers.

Editor-in-Chief: Zdzisław PUCEK

Associate Editor: Henryk OKARMA, Assistant Editor: Leszek RYCHLIK

Current Editorial Board: Roman Andrzejewski (Warszawa), Eric Le Boulengé (Louvain-la-Neuve), Gilbert L. Dryden (Slippery Rock), Jiří Gašler (Brno), Lennart Hansson (Uppsala), Ilkka Hanski (Helsinki), Peter A. Jewell (Cambridge), Kazimierz Kowalski (Kraków), William Z. Lidicker (Berkeley), Zygmunt Pielowski (Czempiń), Gerhard Storch (Frankfurt am Main), Peter Vogel (Lousanne), Nikolay N. Vorontsov (Moscow), January Weiner (Kraków).

- Among subjects included are ecology, behaviour, bioenergetics, morphology, development, reproduction, nutrition, palaeontology and evolution of mammals. Papers demonstrating a comparative perspective in anatomy and physiology of mammals are also welcomed.
- Papers represent mammalogical research in over 40 countries, including Eastern Europe and the Commonwealth of Independent States.
- Published now quarterly, in English.
- Exchanged or subscribed in over 50 countries.
- Indexed by: Biological Abstracts, Current Contents/Agricultural, Biological & Environmental Sciences, Science Citation Index, Zoological Record, Wildlife Review, Referativnyj Zhurnal, and other abstracting journals.
- Edited since 1958, and now also published by the Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieża, Poland.

Special emphasis is paid on a series of papers

- **Bisoniana** – over 100 papers devoted to anatomy, physiology, ecology, behaviour, of the European bison and its hybrids with domestic cattle.
- **Studies on the European hare** – over 40 papers have been published on hare morphology, reproduction, and different aspects of population ecology.
- **Monothematic issues or supplements**, e.g. Ecology of the Bank vole (1983)
IBP, "Small Mammal Project" publications.

Manuscripts for consideration should be sent to:

The Editor, Acta Theriologica, c/o Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences,
17-230 Białowieża, Poland

- Manuscripts are peer-reviewed
- No page charges
- Fifty reprints free of charge

Subscribe today or request a free sample copy by filling in the order form

Subscription rates: Institutions 49.00 USD per volume, Individuals 29.00 per volume

Add. 2.00 USD for postage (surface mail) and handling costs.

Back issues beginning with vol. 1 are available.

ORDER FORM for PERSONAL/INSTITUTIONAL SUBSCRIPTION

Please tick appropriate box and send an order card to: Polish Academy of Sciences,
Mammal Research Institute,
17-230 Białowieża, Poland

- Please enter my subscription, beginning with: Volume 35/1990, Volume 36/1991, Volume 37/1992
- Please accept my cheque for USD.
- Please send me a sample copy. Please send me instructions for contributors.

Name

Address

Date

Signature

- GARDE, J.M.; M.C. ESCALA Y J. VENTURA: Determinación de la edad relativa en la rata de agua meridional, *Arvicola sapidus* Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae. *Relative age determination in the southwestern water vole, Arvicola sapidus Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae)*..... 266
- HERNANDEZ, L.; M. DELIBES AND E. EZCURRA: Activity pattern home range and habitat preference by Coyotes *Canis latrans* in the Mapimi Biosphere reserve of the Chihuahuan desert, Mexico. *Actividad, área de campeo y uso del hábitat del Coyote (Canis latrans) en la reserva de la Biosfera de Mapimi, desierto de Chihuahuan, México* 276
- KELLER, C.; C. DIAZ-PANIAGUA Y A.C. ANDREU: Características de los refugios diarios y estacionales de *Testudo graeca* en Doñana. *Daily and seasonal refuges of Testudo graeca in Doñana*..... 283
- MEDINA, FM. Y M. NOGALES: Dieta del gato cimarrón (*Felis catus* L.) en el piso basal del Macizo de Teno (Noroste de Tenerife). *Diet of the feral cat (Felis catus L.) in the xerophytic zone of the Macizo de Teno (Northwestern Tenerife)* 291

I N D I C E

PEREZ-HURTADO, A. y F. HORTAS: Actividad trófica de limícolas invernantes en salinas y cultivos piscícolas de la Bahía de Cádiz. <i>Feeding actiuity of wintering shorebirds in salines and extensiuue fishfarm of Cádiz Bay (Southern Spain)</i>	103
GARCIA GARCIA, D.: Uso de microhabitat del ratón de campo (<i>Apodemus sylvaticus</i> L) en robledales y áreas ecotonales del Pirineo. <i>Microhabitat use by wood mice. Apodemus sylvaticus</i> L. in <i>Pyrenean oak woodlands and forest edge areas</i>	125
HERNANDEZ, A.: Dieta de los pollos de tres especies simpátricas de alcaudones (<i>Lanius</i> spp): Variaciones con la edad, estacionales e interespecíficas. <i>Nestling diet of three sympatric shrike species (Lanius spp.): age-related, seasonal, and interspecific variations</i>	145
PASCUAL, J.A.: Ocupación de distintos modelos de nidal por el estornino negro (<i>Sturnus unicolor</i>). <i>Occupation of nest boxes of different types by the spoleless starling (Sturnus unicolor)</i>	165
HERNANDEZ, A.: Estudio comparado sobre la biología de la reproducción de tres especies simpátricas de alcaudones (real <i>Lanius excubitor</i> , dorsirrojo <i>L. collurio</i> y común <i>L. senator</i> , <i>A comparative study on the reproductive biology of three sympatric shrike species (great grey Lanius excubitor, red-backed L. collurio, and woodchat L. senator)</i>	179
NOTAS	
GARDE, J.M. y M.C. ESCALA: Fluctuación estacional del peso corporal de los machos adultos de <i>Arvicola sapidus</i> Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae). <i>Seasonal body weight oscillation in adult males of Arvicola sapidus Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae)</i>	251
HERNANDEZ, A.: Acerca del significado de los ataques de alcaudones (<i>Lanius</i> spp.) sobre aves. <i>About the significance of the attacks by shrikes Lanius spp. on birds</i>	255
DA SILVA RUBIO, E.: Distribución de los Emídidos <i>Mauremys leprosa</i> , Schw. (1812) y <i>Emys orbicularis</i> , L. (1768), de la provincia de Badajoz. Factores que pudieran influir en sus áreas de ocupación. <i>Distribución of Mauremys leprosa and Emys orbicularis in Badajoz province, Western Spain</i>	260

(Continúa en la contraportada)

