

VOLUMEN 8

ISSN 0210-5985

DICIEMBRE, 1981

DOÑANA

ACTA VERTEBRATA



Revista de Vertebrados
de la Estación Biológica de Doñana
(Consejo Superior de Investigaciones Científicas)

CALLE DE PARAGUAY, 1.—SEVILLA
ESPAÑA

REVISTA DE VERTEBRADOS DE LA ESTACION BIOLOGICA DE DOÑANA

Iniciado por el Prof. Dr. J. A. Valverde, Director Honorario

Director:

Dr. J. Castroviejo

Secretaría de Redacción:

Ana C. Andreu

PUBLICACIONES DE LA ESTACION BIOLOGICA DE DOÑANA

Serie de Monografías:

- N.º 1. José A. Valverde. 1967. "Estructura de una comunidad de Vertebrados terrestres".
- N.º 2 Fernando Alvarez. 1973. "Comportamiento social y hormonas sexuales en *Saimiri sciureus*".
- N.º 3. Javier Castroviejo. 1975. "El Urogallo en España".

Números especiales de Doñana Acta Vertebrata:

- 7-3. Miguel Delibes. 1980. "El lince ibérico: Ecología y comportamiento alimenticios en el Coto Doñana".
- 7-4. Carlos M. Herrera. 1980. "Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes".
- 7-5. Francisco Braza. 1980. "El Araguato rojo".
- 7-6. Tomás de Azcárate. 1980. "Sociobiología del capibara".

Para intercambio con otras publicaciones dirigirse al Editor, calle de Paraguay, 1-2, Sevilla (España).

For exchange with other publications contact the Editor, Paraguay St. N.º 1--2, Sevilla - Spain.



Consejo Superior de
Investigaciones Científicas

Fe de erratas

En nuestro número anterior, 7 (2), en el trabajo de S. Peris "Biología del estornino negro (*Sturnus unicolor*). II Dieta del pollo", hay un error en la numeración de las figuras 2 y 3 que se han intercambiado. En el trabajo "Descripción de un nuevo género de quiróptero neotropical de la familia Molossidae" de C. Ibáñez, publicado en el número VII, 1 de esta revista, en el párrafo tercero de la página 109 se han omitido una serie de medidas que inducen a error. El párrafo corregido queda de la siguiente forma:

Longitud cabeza-cuerpo 52 y 50; cola 31 y 29; pie 7,1 y 7,6; tibia 11,6 y 11,7; oreja 14,0 y 14,0; antebrazo 35,9 y 37,6; tercer metacarpo 37,7 y 38,9; primera falange 15,7 y 16,0; **segunda falange 15,5 y 16,1; cuarto metacarpo 36,4 y 38,1; primera falange 13,0 y 13,8; segunda falange 10,5 y 10,7 ...**

DOÑANA

ACTA VERTEBRATA

VOLUMEN 8

SEVILLA, 1981

Depósito Legal: SE - 87 - 1977

Imprenta E. E. H. A., Alfonso XII, 16.—Sevilla, 1982

Relación longitud-peso y condición del Barbo de Sclater (*Barbus barbatus sclateri* G.), en el río Guadiato, Córdoba, España.

VICENTE CASTELLÓ

INTRODUCCIÓN

A pesar de que el Barbo de Sclater (*Barbus barbatus sclateri*), es una especie abundante y constituye un recurso esencial en la pesca deportiva del río Guadiato, Córdoba; poco se conoce acerca de su biología (LOZANO, 1931; ALMAÇA, 1967), y particularmente sobre la relación longitud-peso o la tasa de crecimiento y condición. Los objetivos del presente trabajo son 1) establecer la relación longitud-peso del Barbo de Sclater y 2) determinar el factor de condición, también llamado: coeficiente de condición, gordura relativa, o en términos más sintéticos valor K. La relación longitud-peso del Barbo de Sclater no ha sido estudiada en España; HERNANDO (1975), estudia esta relación en la Boga del Guadiana (*Chondrostoma polylepis willkommii*).

La relación entre la longitud y el peso de los peces, ha sido ampliamente estudiada en otros trabajos, especialmente por LE CREN (1951), ésta es considerada como una función de la longitud.

El principio establecido es que el volumen del cuerpo del pez varía con el cubo de esta función lineal o longitud. La relación longitud-peso sirve primeramente para expresar el crecimiento del pez y en segundo lugar, para determinar el coeficiente de condición (TANYOLAC, 1975). Si se aplica adecuadamente, los resultados de estos métodos tienen un valor práctico, en el sentido que sirve como base para calcular el peso del pez conociendo su longitud o viceversa.

Muchas especies de peces, cambian de forma al crecer de tamaño, de tal

forma que sólo con la ley del cubo no se permite obtener el desarrollo y crecimiento del pez. En estos casos una fórmula más satisfactoria, el coeficiente de condición relativo, es la adecuada para expresar estas relaciones. Algunos estudios solamente explican esta relación representando el logaritmo del peso frente al logaritmo de la longitud, esto nos proporciona una recta de regresión que permite fácilmente compararla con otras curvas de naturaleza parecida (KOTHARE y BAL, 1976).

El coeficiente de condición es otra manera de utilizar la ley del cubo, donde se nos proporciona, el engorde del pez en términos numéricos. Este valor del factor de condición se ha usado en pesquerías y expresa el engorde relativo o forma del cuerpo de individuos o grupos de peces. Este parámetro nos ayuda a determinar las condiciones físicas de un grupo de individuos, la estabilidad de un determinado habitat, o un momento de la freza (TESCH en RICKER, 1971).

MATERIAL Y MÉTODOS

Los Barbos se capturaron en el río Guadiato, afluente por la derecha del río Guadalquivir. Es éste un río que dista mucho de estar equilibrado, en donde los perfiles transversales de su cauce no corresponden a los tramos considerados como normales (CABANAS, 1975).

Tiene una longitud de 126 km, siendo un río muy industrializado, por haberse construido en su cauce un total de cinco embalses. Para la captura de los peces se emplearon dos artes de pesca de utilización fija (MELCON, 1964), trasmallo y red de branquias formada por tres paneles de distinta abertura de malla, disminuyendo gradualmente (80, 50 y 20 mm de luz), evitando en cierto grado la capacidad selectiva en relación al tamaño del pez. Los trasmallos de doce metros de longitud, tenían una abertura mínima de 20 mm en la tela central y 120 mm en las telas anterior y posterior.

El período de muestreo comprendió desde mayo de 1978 a enero de 1979. Se pesaron y midieron un total de 130 Barbos (64 machos y 66 hembras), los pesos se tomaron con dinamómetros de escala diversa, según el tamaño del ejemplar. La longitud se tomó con un ictiómetro, con apreciación de un mm. Para calcular la relación longitud-peso se empleó la siguiente fórmula:

$$W = a.L^b \quad (1)$$

donde b es un exponente con un valor comprendido entre 2 y 4, siendo éste a menudo igual a 3. El valor b igual a 3, indica que el pez presenta un crecimiento de tipo isométrico. Valores distintos de éste indican un crecimiento alométrico.

La expresión (1), para mayor comodidad, se transforma en:

$$\text{Log } W = \text{Log } a + b \text{ Log } L$$

Cuadro 1

Media de la longitud y peso para los machos y hembras del Barbo de Slater del río Guadiato, Córdoba.

Grupos Longitud Total (mm)	Sexos	Nº de Peces	LONGITUD						PESO									
			Media	Min	Max	Desviación standar	Error standar	Difere. entre ♂ y ♀	Difere. entre ♂	Difere. entre ♀	Media	Min.	Max.	Desviación standar	Error standar	Difere. entre ♂ y ♀	Difere.n. entre ♂	Difere.n. entre ♀
150	♂	2	177.5	162	193	15.5	10.96				67.5	50	85	17.5	12.37			
	♀	-	-	-	-	-	-			P<0.001	-	-	-	-	-		P<0.001	
200	♂	16	227.4	210	248	10.5	2.63				116.6	90	160	20.7	5.18			
	♀	6	235.7	216	245	10.7	4.37	P>0.05		P<0.001	135	110	160	18.9	7.72	P>0.05		P<0.001
250	♂	9	271.8	250	295	14.9	4.97				231.7	110	315	66.2	22.07			P>0.05
	♀	5	284.2	263	296	14.6	6.53	P>0.05		P<0.001	219	90	285	83	37.12	P>0.05		P<0.001
300	♂	26	328.8	300	345	11.9	2.33				376	300	520	49	9.61			P<0.05
	♀	3	325	310	335	10.8	6.24	P>0.05		P<0.001	435	395	435	37.4	21.59	P>0.05		P<0.001
350	♂	9	365.2	330	330	11	3.66				520.5	390	585	52.1	17.37			P<0.001
	♀	30	379.9	335	395	11.2	2.04	P<0.001			610.8	455	890	87.7	16.01	P<0.001		
400	♂	-	-	-	-	-	-				-	-	-	-	-			P<0.001
	♀	21	412.3	400	430	9.6	2.09				786.6	560	1050	113.7	24.81			
450	♂	2	479	463	495	16	11.31				1200	1200	1200	0	0			P<0.05
	♀	1	455	455	455	0	0	P>0.05			1050	1050	1050	0	0	P>0.05		

Es conveniente tomar logaritmos y calcular la línea de regresión. El coeficiente de regresión es b , en tanto que el logaritmo de a es el punto de corte de la recta con el eje de las ordenadas (RICKER, 1971).

Los valores del coeficiente de condición del Barbo de Sclater, se estudiaron en relación a clases de longitud total, así como a sexos: El factor de condición se calculó

de acuerdo con la fórmula $K = \frac{W \cdot 10^5}{L^3}$ (BECKMAN, 1948; CARLANDER, 1969).

Para el cálculo de la relación longitud-peso se empleó el programa BMDP6M (DIXON, 1975). Los datos se procesaron en la Terminal de Ordenador del Centro de Cálculo de la Universidad de Sevilla. En los ensayos de hipótesis y significación se empleó la distribución t de "Student".

RESULTADOS

Relación longitud-peso

Las medias de las longitudes y pesos de machos y hembras para el mismo grupo de longitudes no son significativamente diferentes, ($P > 0,05$), a excepción del grupo de longitud 350-400, que es significativamente diferente ($P < 0,001$), (Cuadro 1).

El análisis entre grupos de longitudes pone de manifiesto que existe diferencia significativa entre las medias de las longitudes de machos y hembras ($P < 0,05 - P < 0,001$), los valores menores para las medidas de machos y hembras fueron de 162 mm y 225 mm respectivamente; mientras que los valores mayores fueron, para machos y hembras, 495 y 455 mm respectivamente.

Así mismo el análisis entre grupos de longitudes pone de manifiesto la existencia de diferencia significativa entre las medias de los pesos de machos y hembras ($P < 0,05 - P < 0,001$). Los valores menores para los pesos de los machos y hembras fueron de 50 grs y 110 grs respectivamente; mientras que los valores máximos fueron de 1.200 grs y 1.050 grs respectivamente. La determinación de la relación longitud-peso, con los sexos combinados, proporcionó la siguiente ecuación:

$$\text{Log } W = 3,0767 \text{ Log } L - 5,1603$$

Estas ecuaciones muestran que el peso del Barbo de Sclater del río Guadiato, puede expresarse por el cubo de la longitud ($b = 3,0767$).

Grupos de longitud total (en mm.)	Media longitud total	Nº de Peces	Peso en gramos		Diferencia entre las medias 2 y 1
			Media 1 obtenida	Media 2 calculada	
150-200	177.5	2 •	67.5	58.9	-8.5
200-250	229.7	22	121.6	127.9	6.3
250-300	276.2	14	227.1	226.6	-0.5
300-350	328.4	29	382.1	383.4	1.3
350-400	376.5	39	590.0	583.4	-6.6
400-450	412.3	21 ••	786.9	770.5	-16.4
450-500	471.0	3	1150.0	1163.2	13.2

Cuadro 2

Diferencia entre la media obtenida y la media calculada de los pesos del Barbo de Sclater del río Guadiato (se ha calculado a partir de la ecuación $\text{Log } W = 3,0767 \text{ Log } L - 5,1603$) para cada grupo de longitud total.

* ninguna hembra en ese grupo.

** ningún macho en ese grupo.

La media obtenida de los pesos (sexos combinados) y los pesos calculados, que se determinaron de la fórmula logarítmica para cada grupo de longitud, se indica en el cuadro 2. Según puede observarse en el cuadro indicado, las diferencias entre las medias obtenidas y las calculadas de los pesos, oscilan entre $\pm 13,2$ y $16,4$ grs.

La relación longitud-peso del Barbo de Sclater, (B) de acuerdo con los pesos obtenidos se representa en la figura 1. Esta también representa la recta de regresión entre los logaritmos de la longitud y el peso (A). Esto permite comparar otras relaciones representadas de la misma forma.

Coefficiente de condición

Los valores de K correspondientes a machos y a hembras para cada uno de los grupos de longitud considerados, se dan en el cuadro 3. No existe dife-

rencia significativa ($P > 0,05 - P > 0,001$), entre las medidas de K para machos y hembras del Barbo de Sclater, en el mismo grupo de longitud. Tampoco existe diferencia significativa ($P > 0,05$), entre grupos de longitud para machos y hembras.

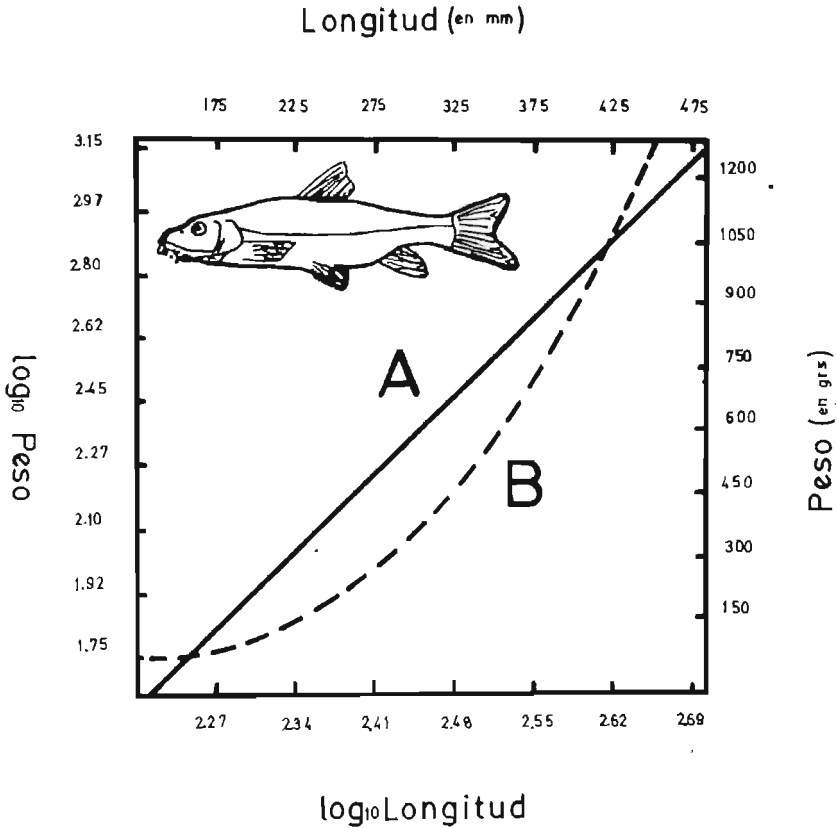


Fig. 1. Relación longitud-peso del Barbo de Sclater (*Barbus barbus sclateri* G.). La curva B muestra la relación longitud-peso de acuerdo con los valores obtenidos, y la recta A la transformación Log.-Log.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El análisis de significación de diferencia entre coeficientes de correlación (SPIEGEL, 1970), indica que las rectas de regresión longitud-peso para los machos y hembras del Barbo de Sclater, consideradas separadamente son similares

Cuadro 3

Medias del factor de condición para machos y hembras del Barbo de Sclater del río Guadiato, Córdoba.

Grupos de Longitud total	Sexos	N ^o de Peces	Media	Mínimo	Máximo	Desviación standar	Error standar	Diferenc entre ♂ y ♀	Diferenc entre ♂ ♂	Diferenc entre ♀ ♀	Media de los dos Sexos
150-200	♂	2	1.179	1.176	1.182	0.003	0.002				1.179
	♀	-	-	-	-	-	-		P>0.001		
200-250	♂	16	0.986	0.684	1.155	0.119	0.029	P>0.05			0.999
	♀	6	1.033	0.883	1.289	0.140	0.057		P>0.001		
250-300	♂	9	1.134	0.552	1.370	0.224	0.074	P>0.05		P>0.05	1.055
	♀	5	0.915	0.457	1.098	0.252	0.112		P>0.05		
300-350	♂	26	1.058	0.890	1.494	0.131	0.025	P>0.001		P>0.05	1.080
	♀	3	1.265	1.182	1.325	0.060	0.034		P>0.05		
350-400	♂	9	1.070	0.904	1.307	0.120	0.039	P>0.05		P>0.05	1.103
	♀	30	1.113	0.876	1.444	0.131	0.023				
400-450	♂	-	-	-	-	-	-			P>0.05	
	♀	21	1.258	0.875	4.186	0.670	0.146				1.258
450-500	♂	2	1.099	0.989	1.209	0.110	0.077	P>0.05		P>0.05	1.104
	♀	1	1.114	1.114	1.114	0.000	0.000				

a un nivel de significación $P > 0,05$, pudiéndose considerar como idénticas. Por lo tanto el cálculo de la relación longitud-peso, se llevó a cabo combinando los sexos. El cálculo de regresión, combinando los sexos, provee una relación general, quizás de mayor utilidad en el manejo de pesquerías (WOLFERT, 1977).

El cálculo de la recta de regresión longitud-peso, nos indica un crecimiento de tipo isométrico para estas dos variables; TANYOLAC (1975), obtiene resultados similares en *Cyprinus carpio L.*, así como ELDER (1976), en *Cbelidomichthys kumu* (LESSON and GARNOT).

Dado que el componente b, que se obtuvo, fue próximo al cubo ($b=3,0767$), y las medidas de la longitud se tomaron en mm, el factor de condición se cal-

$$W \cdot 10^5$$

culó por la fórmula $K = \frac{W \cdot 10^5}{L^3}$ (BECKMAN, 1948; CARLANDER, 1969).

$$L^3$$

No hemos encontrado diferencias significativas ($P > 0,05$) entre los factores de condición para los dos periodos climatológicos incluidos durante el muestreo, tanto para machos como para hembras. Así mismo la ausencia de diferencia significativa entre los factores de condición para los dos sexos y los

distintos grupos de longitud considerados, indican una similar densidad corporal a lo largo del crecimiento (GÓMEZ LARRAÑETA en CASTELLVI, 1972), para el Barbo de Sclater del río Guadiato. Parece razonable esta falta de diferencia significativa entre los factores de condición de las hembras, dado que como sugiere ELDER (1976), el no aumento del factor de condición en la época de freza, puede ser debido a la cesión de las reservas alimenticias hacia la formación de los huevos, a expensas de los tejidos somáticos.

En resumen, por los resultados obtenidos, podemos indicar la uniformidad, en relación al crecimiento y condición, que presenta el Barbo de Sclater del río Guadiato.

AGRADECIMIENTO

He de agradecer al Dr. D. Luis Arias Reyna, la ayuda y crítica prestada al presente trabajo.

RESUMEN

Se han capturado Barbos de Sclater mediante redes, en el río Guadiato, mensualmente desde mayo de 1978 a enero de 1979. Un análisis de significación para 64 machos y 66 hembras indican que la longitud y peso para machos y hembras, en el mismo grupo de longitud, es la misma; por lo que la relación longitud-peso se calculó con los sexos combinados. El peso se incrementa como la potencia 3,0767 de la longitud total ($\text{Log } W = 3,0767 \text{ Log } L - 5,1603$).

SUMMARY

Barble of Sclater, were collected with seines, from Guadiato river, monthly from May 1978 to January 1979. An analysis of significance for 64 male and 66 female Barble indicated that length and weight of male and female, in the same length group were similar, so that the length-weight relationship were computed with the sexes combined. Weight was found to increase as the 3,0767 power of the total length ($\text{Log } W = 3,0767 \text{ Log } L - 5,1603$).

BIBLIOGRAFÍA

- ALMAÇA, C. (1967): *Estudio das populações portuguesas do Gen. Barbus Cuvier 1817*. (Pisces: Cyprinidae), Tesis Doctoral. Universidad de Lisboa. Lisboa.
- BECKMAN, W. C. (1948): The length-weight relationship, factor for conversions between
- Doñana, Acta Vertebrata, 8, 1981

- standar and total lengths and coefficients of condition for seven Michigan fishes. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 75: 237-256.
- CABANÁS, R. (1975): Los afluentes del Guadalquivir por la derecha. Notas de morfología fluvial. *Estudios Geográficos*, núm. 138-139.
- CARLANDER, K. D. (1969): *Handbook of freshwater fishery biology*. Vol. 1. Iowa State University Press Ames, Iowa, 752 pp.
- DIXON, W. J. (1975): *Biomedical Computer Programs*. University of California Press. Berkeley. Los Angeles, 792 pp.
- ELDER, R. D. (1976): Studies on age and growth, reproduction and population dynamic of Red Gurnard, *Chelidonichthys kumu* (Lesson and Garnot), in the Hauraki Gulf, New Zeland. *Fisheries Research Bulletin*, 12: 1-11.
- GÓMEZ LARRAÑETA, M. (1972): Dinámica de las poblaciones explotables de animales marinos, pp. 601-636 en Castellví et al. *Ecología Marina*. Ed. Dossat, S. A., Caracas, 711 pp.
- HERNANDO, J. A. (1975): *Estudio biométrico de dos poblaciones de Chondrostoma poly-lepis wilkommii, Steindachner (1866) en el río Ribera de Huelva*. Tesina de Licenciatura. Universidad de Sevilla. Sevilla.
- KOTHARE, P. V. y D. V. BAL (1976): Morphometric study of *Sphyræna obtusata* (Cuv. and Val.) off Ratwagiri and Jaujira. *J. Biol. Sci.* (2): 66-70.
- LE CREN, E. D. (1951): The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the Pech (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.*, 20: 201-19.
- LOZANO, L. (1931): Los peces fluviales de España. *Mem. Real Acad. Cienc. Ex. Fis. Nat.* Tomo 5. Madrid.
- MELCON, L. (1964): *Métodos y artes de pesca en las aguas continentales*. Servicio Nacional de Pesca Fluvial y Caza. Madrid, 274 pp.
- RICKER, W. E. (1971): *Methods for assessment of fish production*. IBP. Handbook núm. 3. Blackwell. Oxford, 348 pp.
- SPIEGEL, M. R. (1970): *Estadística*. McGraw Hill de México S. A. de C. V., México, 357 pp.
- TESCH, F. W. (1971): Age and growth. pp. 98-130 in Ricker, W. E. *Methods for assessment of fish production*. IBP Handbook núm. 3. Blackwell. Oxford, 348 pp.
- TANYOLAC, J. (1975): Length-weight relationship and condition of Carp (*Cyprinus carpio Linnaeus*), in Lake Mogan, Ankara. *Communications. Université D'ankara*, 1-12.
- WOLFERT, D. R. (1977): Age and growth of the Walleye in Lake Erie 1963-1968. *Trans. Am. Fish. Soc.*, (106) 6: 569-77.

(Recibido 12 dic. 1980)

VICENTE CASTELLÓ LOSADA
Marqués de Guadalcazar 15
CÓRDOBA (España)

Estudio biométrico y biológico de la tortuga mora (*Testudo graeca*) en la Reserva Biológica de Doñana, Huelva.

F. BRAZA, M. DELIBES y J. CASTROVIEJO

INTRODUCCIÓN

La tortuga *Testudo graeca* es, entre los reptiles de la Península Ibérica, uno de los que tienen un área de distribución más reducida y de los que se hallan en un grave riesgo de extinción, debido principalmente a la progresiva reducción de biotopos adecuados. Aunque desde la antigüedad las referencias literarias a esta especie son bastante numerosas, sin duda por el hecho de que su área de distribución original coincidía con la cuna de la civilización occidental, el conocimiento científico sobre la misma es muy reducido. Casi todos los datos disponibles sobre su biología, por ejemplo, aparecen diseminados en obras generales (i.e. DOUMERGUE, 1901; LORTET, 1887) revisados por LOVERIDGE y WILLIAMS (1957), salvo algunos relacionados con observaciones realizadas en cautividad (KING, 1964; FLOWER, 1924, 1945; STEMLER-GYGER, 1968). Recientemente han aportado nueva información LÓPEZ JURADO *et al.* (1979).

La denominación específica *Testudo graeca* ha sido aplicada indistintamente en el pasado a la especie que comentamos y a *Testudo hermanni*, creando cierto confusión. Este trabajo se refiere exclusivamente a la subespecie *Testudo graeca graeca*, tal como ha sido delimitada por WERMUTH y MERTENS (1977). Aun dentro de este taxón, sin embargo, que agrupa a las tortugas moras del suroeste de Europa (Sur de España y Baleares) y el noroeste de África (de Marruecos a Cirenaica), se aprecian notables diferencias en colorido y magni-

tudes (CASTROVIEJO, inédito) por lo que puede ser de interés describir someramente los ejemplares de la población estudiada.

Las tortugas moras del Coro Doñana son de color amarillento con cierta tendencia al oliváceo, con las placas del caparazón bordeadas de negro y normalmente con una mancha negra central. El color negro se va reduciendo al aumentar el tamaño. La longitud total del caparazón alcanza raramente los 20 cm en las hembras siendo bastante más pequeños los machos. El espaldar es muy convexo, con los costados casi verticales, y las placas vertebrales son cinco, las costales cuatro y once las marginales. La supracaudal es única, estando en los machos curvada hacia dentro. Es característica además la presencia en la parte posterior del muslo de un tubérculo córneo a modo de espolón, cuya forma subcónica está generalmente transformada por el roce de la concha.

En este trabajo presentamos de una manera muy general la información disponible sobre la población de tortugas de Doñana, procediendo además a analizar detalladamente su biometría y crecimiento.

ÁREA DE ESTUDIOS

Se distinguen en la Reserva Biológica de Doñana tres grandes ecosistemas (ALLIER *et al.*, 1974): zona de arenas estabilizadas, complejos dunares-peridunares y marismas. La tortuga vive fundamentalmente en la primera zona, con incursiones en los complejos dunares y peridunares y en los bordes de la marisma.

Existen multitud de trabajos sobre la flota y fauna características de la Reserva Biológica, por lo que no creemos necesario profundizar aquí en su descripción (VALVERDE, 1960; 1967; ALLIER *et al.*, 1974; GARCÍA NOVO *et al.*, 1976).

Aunque disponemos de observaciones en la totalidad de la Reserva, la mayoría de nuestros datos se refieren a una zona de unas 300 Ha situadas en los alrededores del Palacio de Doñana, compuesta principalmente por monte negro (máxima cobertura de *Erica scoparia* y *Calluna vulgaris*) y algunas manchas de monte negro higrofitico (máxima cobertura de *Ulex minor*, *Erica ciliaris* y *Erianthus ravenae*), helechales y algunos pinares y alcornoques.

MATERIAL Y MÉTODOS

El presente estudio está basado principalmente en los datos recogidos durante años (1973-1978) por diversas personas, aunque el marcaje de individuos se venía realizando desde largo tiempo atrás, de una manera esporádica, por el Profesor Valverde.

Además de la población autóctona que indudablemente existe en la Reserva, se

han introducido en varias ocasiones tortugas procedentes de Marruecos (VALVERDE, 1967). Estos individuos son, sin embargo, perfectamente reconocibles y no se han tenido en cuenta en el presente trabajo. No hemos identificado híbridos.

Nuestro estudio se basa en 365 ejemplares marcados. Las capturas se realizaron a mano, sin seguirse un procedimiento sistemático en cuanto a su búsqueda. En general eran colectadas en encuentros ocasionales por las diversas personas que recorren la Reserva.

A cada ejemplar colectado se le asignaba un número con el que se marcaba según

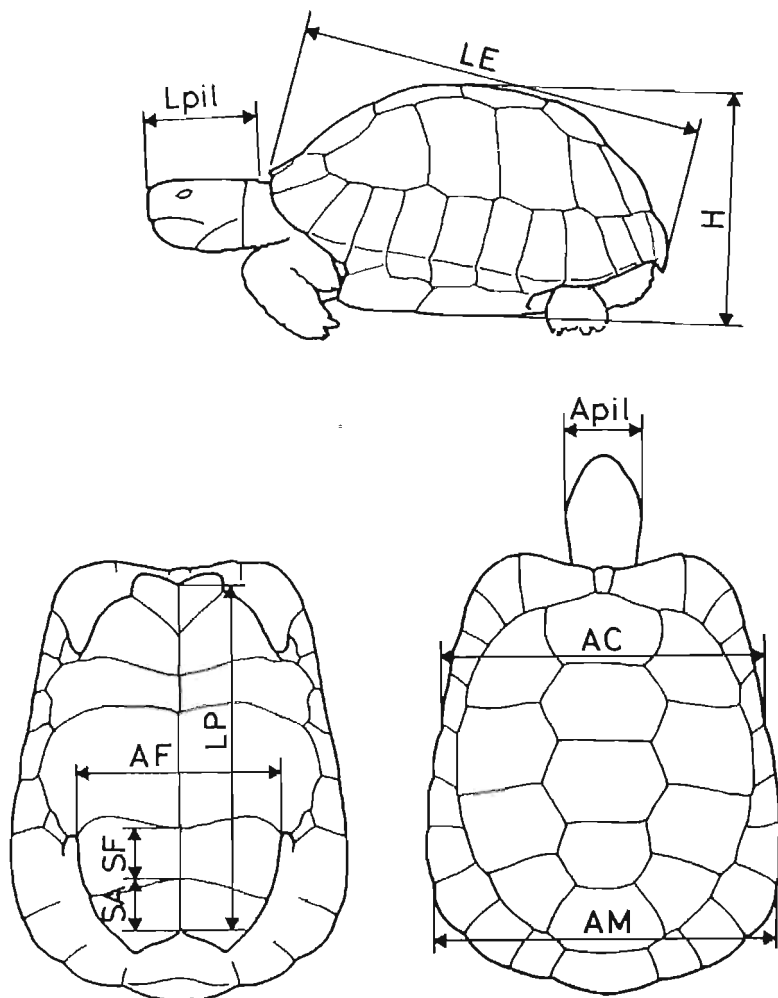


Fig. 1. Medidas utilizadas en este estudio.

una clave prestablecida (PÉREZ *et al.*, 1979) y mediante muescas en las placas marginales con una sierra de cortar metales. A lo largo del período de estudio no se han observado indicios de que estas marcas desaparezcan con el tiempo.

En una ficha individual en la que constaba número y sexo de cada ejemplar se anotaban, por cada captura, el lugar, fecha, hora y circunstancias de la misma, así como las siguientes medidas: Peso (P), longitud del espaldar (LE), longitud del peto (LP), altura total de la concha (H), anchura de las placas femorales (AF), longitud de la sutura entre las placas femorales (SF), longitud de la sutura anal (SA), anchura a nivel del 5.º par de placas marginales (AC), anchura a nivel del 8.º par de placas marginales (AM), longitud del píleo (Lpil) y anchura del píleo (Apil) (Véase fig. 1). Todas las medidas de longitud se tomaron con calibre a excepción de la altura y de la longitud del peto y espaldar cuando excedían de la capacidad de aquél, tomándose entonces con un compás de brazo curvo transportando la medida sobre una regla.

Contamos además con numerosas observaciones en el campo que nos suministran datos sobre la biología y comportamiento.

Hemos aplicado a las medidas los siguientes métodos:

- 1) Regresión de los logaritmos de cada una de las medidas con el de la longitud del espaldar (LE) y con el de la longitud del peto (LP), considerando por separado ambos sexos; para esto se ha utilizado el ordenador del centro de cálculo de la Universidad de Sevilla (Univac, 1108), aplicando el programa BMDP6D de la Universidad de California (DIXON, 1975).
- 2) Análisis de componentes principales, utilizando como variables
 - a) las medidas tomadas. Se ha aplicado a ambos sexos juntos y a cada sexo por separado.
 - a) los logaritmos de las medidas, se aplica asimismo a ambos sexos juntos y a cada sexo por separado.

$X^{1/a}$

- c) relaciones de la forma $\frac{X^{1/a}}{LE}$, donde "X" es cada una de las medidas y LE

"a" el coeficiente de alometría calculado en el apartado anterior. Con ello se anula la influencia del tamaño del ejemplar en el análisis, por ser la relación expuesta una variable adimensional. Se aplica a ambos sexos juntos. Hemos utilizado el programa BMDP4M de la Universidad de California (DIXON, 1975).

RESULTADOS

Biometría

Los reptiles crecen, en general, durante gran parte de su vida, aún después de haber alcanzado la madurez sexual. Esto obliga a considerar la biometría

no como una serie de medidas específicas, sino como medidas individuales que varían con la edad de los ejemplares.

Sin embargo, todos los trabajos que conocemos sobre *Testudo graeca* se limitan o bien a dar unos tamaños máximos o, cuando más, unas relaciones de la longitud con la anchura o la altura. (DOUMERGUE, 1901; WERMUTH, 1958; FLOWERS, 1945). HUXLEY (1972), muestra como en los animales la variación de las medidas (y) en relación a la longitud total (X), sigue aproximadamente una ley de la forma $y = b X^a$, donde $a \neq 1$ en general. Por tanto, las proporciones entre unas medidas y otras variarán también con el tamaño.

Dimensiones de nuestros individuos

Como hemos dicho, tiene poco sentido al hablar de dimensiones en animales cuyo crecimiento se prolonga durante gran parte de su vida. Sin embargo, es interesante proporcionar los tamaños máximos observados. En nuestro caso las hembras presentan una longitud de espaldar de hasta 202 mm y los machos de 160 mm. Estas medidas son inferiores, al menos para las hembras, a las encontradas por LORTET (1887) en tortugas africanas, que llegan a los 24 cm.

Alometría

Hay que destacar, en primer lugar, que los valores de las correlaciones entre los logaritmos de las medidas son mayores que los obtenidos entre éstas, lo cual indica que las relaciones entre medidas se explican mejor por curvas alométricas que por rectas. Esto justifica la fórmula empleada por nosotros al calcular las regresiones.

1) Regresión de los logaritmos

En el cuadro 1 se presentan los valores obtenidos por las regresiones. Puede verse que las correlaciones son bastantes altas, salvo en SF y SA que para los machos presentan valores bajos, probablemente debido a la variabilidad en la forma de estas placas. En las hembras, aunque ligeramente más bajos que el resto de los coeficientes de correlación, SF y SA presentan valores significativos ($P < 0,01$).

Cuadro 1

Resultado de las regresiones de los logaritmos de las medidas respecto a los logaritmos de las longitudes respectivas del espaldar (LE) y del Peto (LP). r =coeficiente de correlación, n =n.º de individuos.

	LE				MACHOS				LP			
	n	r	a	b	n	r	a	b	n	r	a	b
Peso	161	0,993	2,6564	-3,2615	164	0,925	3,1250	-3,6253				
LP	161	0,991	0,8210	0,30081	164	1	1	0				
H	161	0,859	0,87818	-0,02696	164	0,861	1,0186	-0,22316				
AF	160	0,936	0,85331	-0,01203	162	0,917	0,96328	-0,14854				
SF	159	0,297	0,69353	-0,26509	162	0,308	0,84307	-0,50045				
SA	105	0,471	0,90790	-0,85738	105	0,557	1,2765	-1,5149				
AC	161	0,932	0,79868	0,28943	164	0,913	0,90283	0,15946				
AM	161	0,959	0,92933	0,03690	164	0,926	1,0350	-0,08267				
L Pil	117	0,856	0,95648	-0,53898	118	0,810	1,0971	-0,72631				
A Pil	114	0,851	0,65086	-0,05646	116	0,801	0,76258	-0,21737				

HEMBRAS												
	n	r	a	b	n	r	a	b	n	r	a	b
Peso	80	0,968	2,6654	-2,9542	80	0,974	2,8254	-3,1028				
LP	80	0,973	0,92329	0,09697	113	1	1	0				
H	80	0,931	0,86697	0,01837	80	0,956	0,93779	-0,7019				
AF	80	0,955	0,87151	-0,04392	80	0,974	0,93596	-0,11844				
SF	80	0,770	0,88431	-0,67097	80	0,871	0,94508	-0,73668				
SA	80	0,765	0,94639	-0,81450	80	0,811	1,0570	-0,98242				
AC	80	0,951	0,79566	0,30757	80	0,958	0,84462	0,26066				
AM	80	0,968	0,84119	0,21547	80	0,979	0,89644	0,15843				
L Pil	89	0,882	0,68294	0,02233	89	0,893	0,72895	-0,02576				
A Pil	80	0,924	0,60685	0,03398	80	0,943	0,65201	-0,01962				

Teniendo en cuenta que los valores correspondientes a la regresión con respecto a la longitud del Peto (LP) pueden deducirse de los de la longitud del espaldar (LE) y que los coeficientes de correlación con respecto a este último (LE) son mayores en el caso de los machos y prácticamente iguales en el caso de las hembras, nuestros comentarios se referirán a los valores de regresión respecto a la longitud del espaldar. (LE).

La longitud del peto (LP), que en las hembras es casi proporcional a la longitud del espaldar (LE), en los machos es claramente alométrica ($a=0,8210$, $r=0,937$, véase fig. 2). En las dos medidas de la anchura del espaldar (AC y AM) se aprecian valores distintos del exponente "a". Para la primera de ellas el valor es muy parecido en ambos sexos ($a=0,799$ en ♂♂, $a=0,796$ en ♀♀), aunque la ligera ventaja del coeficiente "b" de la hembras hace que las anchuras

de éstas sean ligeramente superiores a las de los machos. Por otra parte los exponentes correspondientes a AM son claramente mayores que los de la medida anterior, lo que explica el desplazamiento hacia atrás de la anchura máxima del caparazón de esta especie con el crecimiento. Este fenómeno es mucho más acusado en los machos, para los cuales $a=0,929$, que en las hembras, $a=0,841$. Las pendientes de las rectas de regresión son significativamente distintas ($P<0,002$).

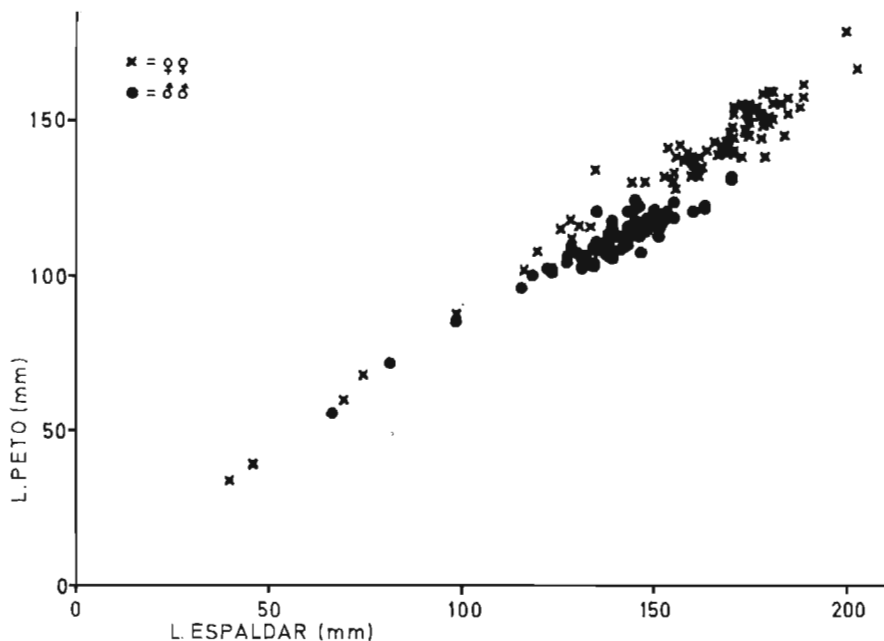


Fig. 2. Relación de la longitud del Peto con la del Espaldar.

Con respecto a la longitud de la cabeza (L_{pil}) (Véase fig. 3), se puede apreciar también un claro dimorfismo sexual. Mientras que en las hembras la cabeza se va haciendo más corta proporcionalmente al crecer ($a=0,683$), en los machos el crecimiento es prácticamente isométrico ($a=0,956$).

En general para el resto de las medidas no existe diferencia significativa entre las pendientes de ambos sexos, aunque las medias ajustadas apuntan una clara diferencia (Cuadro 2).

MOSIMANN (1954) encuentra que el coeficiente del peso debe ser igual a la suma del de la longitud más el de la altura y el de la anchura del caparazón.

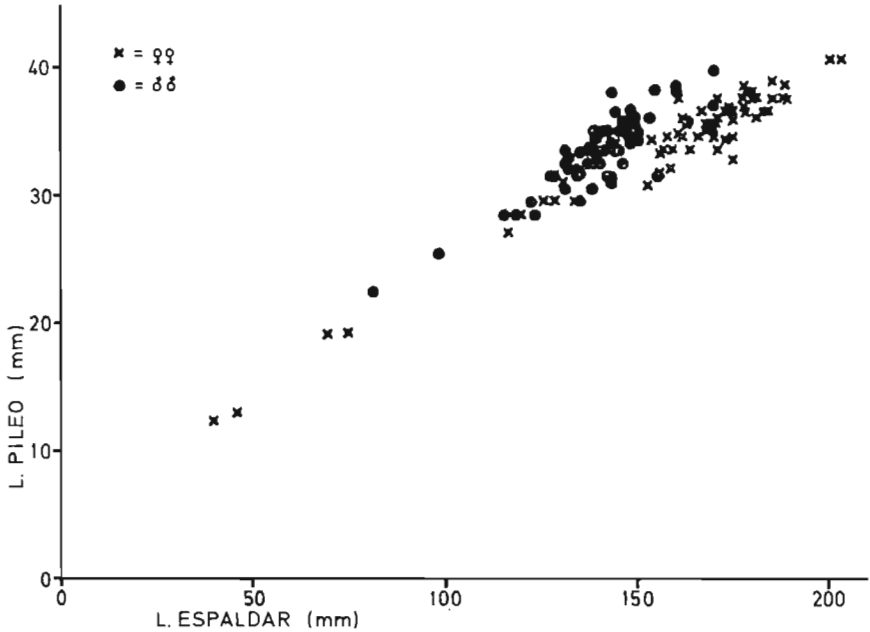


Fig. 3. Relación de la longitud del Píleo con la del Espaldar.

COLLADO (1980) indica que esta relación se cumple mejor tomando como longitud la del peto y como anchura la máxima del caparazón. En nuestro caso puede verse que tanto para las hembras como para los machos se cumple esta relación.

Cuadro 2

Niveles de significación (P) encontrados en la comparación de las regresiones de las diversas medidas con respecto a la longitud del Espaldar en machos y hembras.

Medida	Igualdad de Pendiente	Igualdad de Medias
Peso	P=0,0177	P=0,0000
LP	0,2875	0,0000
H	0,1624	0,0000
AF	0,1245	0,0000
SF	0,2558	0,0001
SA	0,1423	0,0000
AC	0,3038	0,0001
AM	0,0021	0,8553
L. Pil	0,0485	0,0015
A. Pil	0,0409	0,2371

Análisis de componentes principales

Con el peso y las medidas de los ejemplares se han realizado los análisis indicados en el apartado "Material y métodos".

Tanto si se utilizan como variables los datos en crudo como los logaritmos de los mismos los resultados son similares, lo que no es de extrañar, ya que en el tramo en el que varían nuestros valores la curva alométrica es casi recta. Con el primer eje, que absorbe del 72% al 87% de la varianza según los casos (todos los ejemplares, sólo machos y sólo hembras), aparecen muy correlacionados el peso y todas las medidas del caparazón, excepto SA, SF y H. También, a veces, Lpil y/o Apil. Esto nos indica que la mayor proporción de varianza se debe, independientemente del sexo, al tamaño general de los ejemplares. En ninguno de los casos se absorbe más del 10% por cualquiera de los restantes ejes.

Repitiendo los análisis, una vez excluidos los ejemplares con LE menor que 130 mm, machos y hembras juntos y las hembras por separado ofrecen resultados parecidos a los anteriores. En los machos, por el contrario, son las medidas de anchura (AM y AC) las que aparecen más correlacionadas en el primer factor, que absorbe cerca del 60% de la varianza total, tanto utilizando datos en crudo como en sus logaritmos; el segundo eje absorbe entre el 11% y el 12% de la varianza y está muy correlacionado con la altura (H).

Utilizando las relaciones adimensionales descritas en el apartado Material y métodos y tal como cabía esperar, al aplicarse conjuntamente a machos y hembras, la mayor fuente de variación es el dimorfismo sexual. El primer factor, que absorbe el 28,9% de la varianza, presenta correlaciones altas con las relaciones en que figura la longitud del pileo, que como ya vimos es proporcionalmente mayor en machos que en hembras. Igualmente el segundo factor, que absorbe un 27,5% de la varianza, coincide bastante con las relaciones en las que interviene la longitud de la sutura femoral, también acusadamente dimórfica, aunque ello no resultara patente en el análisis de la alometría debido a la baja correlación. El tercer eje absorbe un 14,2% de la varianza y está correlacionado con la relación en que aparece la altura del caparazón.

Ciclo anual

Como hemos dicho, los datos sobre la biología de *T. graeca* son muy generales y con frecuencia se limitan a informaciones de publicaciones anteriores. (Ver LOVERIDGE y WILLIAMS, 1957, y trabajos citados allí).

Actividad

Salvo una pequeña parte del año, las observaciones de tortugas en Doñana son relativamente escasas. En la fig. 4 puede verse la distribución de frecuencias, a lo largo del año, de las realizadas durante nuestro estudio.

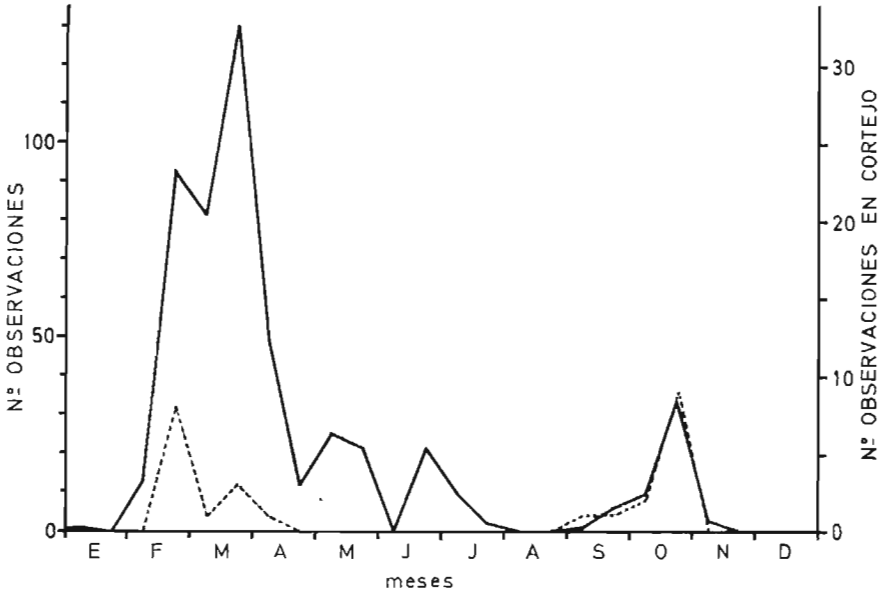


Fig. 4. Observaciones de *Testudo graeca* en la Reserva Biológica a lo largo del año (Línea continua). En línea de puntos observaciones de ejemplares en cortejo.

Debido a que el muestreo ha sido muy irregular, no buscando sistemáticamente todos los meses ni a todas las horas del día y de la noche, la distribución de estas frecuencias nos señala sólo de una forma aproximada la actividad anual de la población. Pese a todo parece evidente un aumento de la actividad durante los meses de febrero y marzo, una ausencia total de observaciones en agosto y un segundo máximo, menor que el de marzo, durante el mes de octubre.

Probablemente la ausencia de datos en verano se deba a una especie de estivación. DOUMERGUE (1901) hace notar que en Orán las tortugas desaparecen también en verano, enterrándose. La desaparición durante los meses de diciembre y enero es debida sin duda a la hibernación. Al igual que señala DOUMER-

GUE (1901) para Orán, en invierno se observaron de vez en cuando algunas tortugas activas en días soleados.

Reproducción

Nuestra población presenta dos épocas de celo durante el año. La primera, durante febrero y marzo, coincide con el principio de su aparición y la segunda tiene lugar después de la estivación, en el mes de octubre. Ambos celos tienen importancia similar, al menos en cuanto a observaciones de cortejo (Fig. 4).

Durante estas épocas es frecuente observar hembras acosadas por uno o varios machos. Generalmente el macho golpea con la parte anterior de su caparazón los flancos o la parte posterior del de la hembra. Una descripción bastante fiel del cortejo se puede encontrar en LÓPEZ JURADO *et al.* (1979), coincidiendo con nuestras observaciones.

En cuanto a la puesta, parece tener lugar sólo en una época del año, durante el mes de junio. Es ya conocido el hecho de que en los quelonios la hembra puede almacenar el esperma útil durante largos períodos, por lo que no es de extrañar que haya un sólo período de puesta y dos épocas de celo dentro del ciclo anual. No hemos observado puestas en el campo ni tenemos noticias de ninguna. Suponemos que un valor bastante aproximado de la media del número de huevos es el de GMELIN (1789), que indica cuatro huevos por puesta, ya que coincide con las observaciones en cautividad (LÓPEZ JURADO *et al.*, 1979).

El calendario de nuestra población, en cuanto al celo y puesta, coincide con el de las tortugas del Norte de Africa (cf. LOVERIDGE y WILLIAMS, 1957).

Variación estacional del peso

Un índice claro de la actividad anual nos lo da la variación del peso relativo de los individuos. Con objeto de eliminar la influencia que tendría el mayor o menor tamaño de los ejemplares en muestras bastantes reducidas, hemos tomado como índice de peso el dado por la fórmula $I = P^1/a/LE$, donde "a" es el coeficiente de alometría del peso (P) respecto a la longitud del espaldar (LE), que como hemos visto tiene un valor de 2,666 para machos y 2,825 para hembras (los valores resultantes son adimensionales).

Cuadro 3

Evolución del peso de *Testudo graeca* a lo largo del año; X=media, d.t.=desviación típica, n=tamaño de la muestra

♂ ♂	Feb 1	Feb 2	Marzo 1	Marzo 2	Abril 1	Abril 2 Mayo 1	Mayo 2	Junio 2	Sep. 2 Oct 1	Oct 2 Nov 1
X	678,1538	687,6885	688,8478	679,2697	704,3045	705,8182	693,3333	697,5	688,1111	688,3913
d.t.	19,4511	20,2075	25,8614	22,1417	24,0637	25,1890	18,9690	27,6088	18,7528	16,9956
n	13	61	46	89	23	11	9	4	9	23

♀ ♀	Feb	Marzo 1	Marzo 2	Abril 1	Abril 2	Mayo 1	Mayo 2 Junio 1	Junio 2	Julio	Sept Ocr
X	808,012	809,6857	812,4872	810,15	819,4286	818,5	794,8333	806,6607	807,8333	826
d.t.	039,841	27,786	28,4967	28,0219	21,5651	17,5047	44,3342	13,2393	29,3517	25,6417
n	25	35	39	20	7	12	6	9	6	4

Agrupando los valores correspondientes a capturas efectuadas en la misma época del año se obtienen los estadísticos representados en el cuadro 3. En general se han agrupado los valores de medio en medio mes, salvo cuando la muestra era demasiado pequeña ($n < 6$) en cuyo caso se han agrupado dos períodos consecutivos. Se observa una clara diferencia entre las leyes de variación de ambos sexos, por lo que los comentaremos por separado.

Considerando en primer lugar los machos, puede verse como desde principios de febrero el peso aumenta rápidamente, excepto un pequeño descenso durante la segunda mitad de marzo, hasta alcanzar un máximo a mediados de mayo. A partir de este punto, el peso debe descender hasta finales de septiembre en que comienza un corto período de estabilización que se prolonga hasta finales de octubre. Probablemente durante el invierno vuelve a descender hasta alcanzar la cota correspondiente al principio de febrero.

Los períodos de aumento de peso coinciden en líneas generales con los de mayor frecuencia de observaciones (Véase fig. 4). El pequeño descenso de peso a finales de marzo coincide con el primer período de actividad sexual durante el cual probablemente se descuide la alimentación. La disminución del peso a partir del mes de mayo parece indicar que la relativa escasez de observaciones durante los meses de verano no se debe a un cambio en el ritmo de actividad sino a un descenso significativo de ésta (estivación).

Las hembras siguen durante el período febrero-abril una pauta parecida a la de los machos. Durante la segunda mitad del mes de mayo se observa sin embargo un descenso algo significativo ($P < 0,1$; test "t" de Student) que se debe sin duda a la puesta, ya que el peso de los huevos representa una proporción considerable con respecto al de la hembra.

El peso parece recuperarse durante los meses de junio y julio. Durante este período la casi totalidad de las observaciones realizadas corresponden a hembras. Durante el resto del año carecemos de datos suficientes para estimar el peso relativo.

Crecimiento

— 1981

Anteriormente (ver Alometría) hemos visto como cambia la forma general de los individuos con el tamaño. Las altas correlaciones existentes entre las distintas medidas (ver cuadro 1) nos permiten prácticamente calcular todas las medidas conociendo una sola, por lo que nos limitaremos a estudiar el crecimiento de la longitud del espaldar (LE).

En general hay cuatro posibilidades para conocer la evolución del crecimiento con la edad:

- 1.—Seguir a uno o varios ejemplares durante toda su vida, midiéndolos periódicamente.
- 2.—Medir varios ejemplares de edad conocida y calcular una media de cada clase de edad.
- 3.—Seguir durante un período el crecimiento de varios individuos de tamaños diversos de forma que cada uno nos aporte datos sobre tramos de la curva de crecimiento.
- 4.—Si hay algún medio de poder estimar el crecimiento del ejemplar durante un período de duración conocida, el examen de cierto número de individuos nos permite extraer las mismas conclusiones que las del tercer procedimiento.

Consideremos el caso de nuestra población:

El primer procedimiento presenta dificultades evidentes: es aplicable casi exclusivamente a ejemplares en cautividad; en el campo la alta mortandad juvenil disminuye la probabilidad de recaptura de los ejemplares a los que se ha visto nacer; y además lo largo del período de crecimiento de esta especie, hace que sea impracticable para un solo investigador.

El segundo procedimiento requiere conocer la edad de los individuos; en las tortugas esto es posible gracias a los anillos de crecimiento, pero desgraciadamente en nuestra población los primeros anillos tienden a desaparecer por desgaste.

Hemos utilizado por tanto los dos últimos procedimientos. Para el tercero se han considerado las recapturas habidas durante el período de estudio y para el cuarto la información que sobre el tamaño nos dan los anillos de crecimiento.

Crecimiento estimado a partir de las recapturas

En nuestro caso concreto, este procedimiento presenta las siguientes limitaciones: los períodos que median entre las distintas capturas son muy irregulares, tanto en tiempo como en época del año; los ejemplares recapturados son casi todos de tamaño grande, por lo que nos faltan datos sobre el crecimiento juvenil; probablemente la velocidad de crecimiento varía a lo largo del

año, por tanto es necesario estimar a priori la duración del período de crecimiento efectivo; y por último existen inevitables errores en la medida.

Disponemos de 109 recapturas de *T. graeca* (39 ♀♀ 70 ♂♂) de las que se conocen la longitud del espaldar inicial y final. En principio hemos considerado el crecimiento uniforme a lo largo de un período que abarca los meses de febrero a octubre (273 días) y que es despreciable en el resto del año.

Por tanto el crecimiento anual C se ha calculado mediante la expresión:

$$C = \frac{(LE + LE_i) \cdot 273}{d}$$

donde LE y LE_i son respectivamente las longitudes de espaldar al final y al principio del período considerado, y d el número de días con crecimiento efectivo dentro de dicho período.

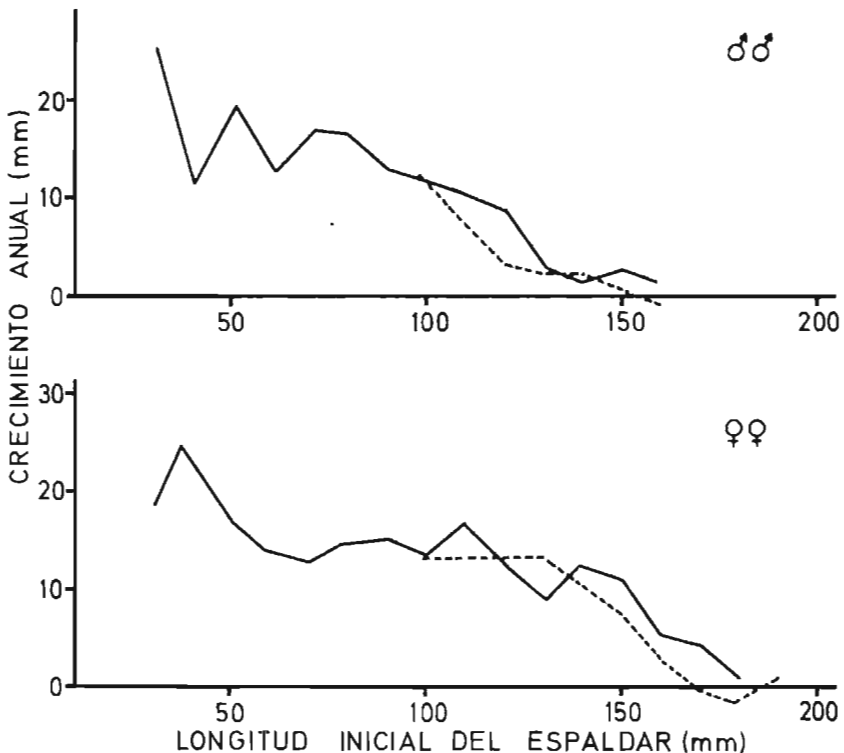


Fig. 5. Crecimiento anual de *Testudo graeca* en Doñana. Línea de puntos=crecimiento estimado a partir de recapturas. Línea continua=crecimiento estimado a partir de anillos.

Agrupando los valores obtenidos en clases de tamaño, se han obtenido los valores medios que se representan en la fig. 5.

Como puede apreciarse, la escasez de ejemplares de pequeño tamaño no nos permite construir la mayor parte de la curva de crecimiento. Se ve, sin embargo, que a partir de los 120 mm de LE en los machos y de 160 mm en las hembras, el crecimiento es muy pequeño, aunque continúa siendo positivo.

Crecimiento estimado a partir de los anillos de crecimiento

ZANGERL (1969) indica que los anillos de crecimiento sólo se pueden aplicar para conocer la edad durante la fase más activa de crecimiento. PÉREZ *et al.* (1979), sin embargo, encuentran que son un medio útil para estimar el crecimiento de *Mauremys caspica* en nuestra misma área de estudio. Hemos utilizado, pues, estos anillos para estimar el crecimiento, ya que de todas formas la comparación de la curva obtenida con la calculada por el método anterior nos permitirá comprobar la validez de dicha estimación.

Con este fin, de algunos ejemplares en los que los anillos eran visibles se han medido las sucesivas longitudes de la sutura entre las placas abdominales. Puesto que entre la longitud de esta sutura y la del espaldar existe una alta correlación en nuestra población, al menos cuando se utilizan los logaritmos de las medidas (cuadro 4), es posible obtener la segunda a partir de la primera.

Cuadro 4

Regresión de los logaritmos de las longitudes de la sutura abdominal respecto a los de la longitud del espaldar.

	n	r	a	b
♂ ♂	12	0,9950	0,9357	0,3932
♀ ♀	12	0,9975	1,0091	0,2963

La fórmula de E. Lea (SERGEEV, 1937), que se utiliza habitualmente para calcular la longitud del espaldar (LE) a partir de las placas, supone que existe proporcionalidad entre ambas. En vista de que los valores de "a" del cuadro

4 son significativamente distintos de 1, al menos para los machos, hemos preferido utilizar la fórmula de PÉREZ *et al.* (1979):

$$LE = \left(\frac{Sv}{b} \right) 1/a$$

donde Sv es la longitud de la sutura entre las placas abdominales.

Por diferencia entre dos longitudes consecutivas se obtiene el crecimiento durante el período que media entre la formación de los anillos correspondientes. Hemos agrupado los valores obtenidos según la longitud inicial del espaldar, calculando los valores medios para cada clase. Los resultados se representan superpuestos en la fig. 5. La relativa coincidencia entre ambas curvas nos indica que los anillos de crecimiento se forman anualmente en nuestra población.

La mayor altura de curva estimada a partir de los anillos, sobre todo en lo que se refiere a los tamaños grandes, se explica por el error que supone el no considerar los anillos correspondientes al crecimiento nulo, que como es lógico no son detectables.

Discusión

Los únicos ejemplos de que tenemos noticias en la bibliografía (SERGEEV, 1937; KING, 1964; FLOWER, 1945) sobre crecimiento de *T. graeca* nos muestran escasas semejanzas con las curvas obtenidas por nosotros (Fig. 6).

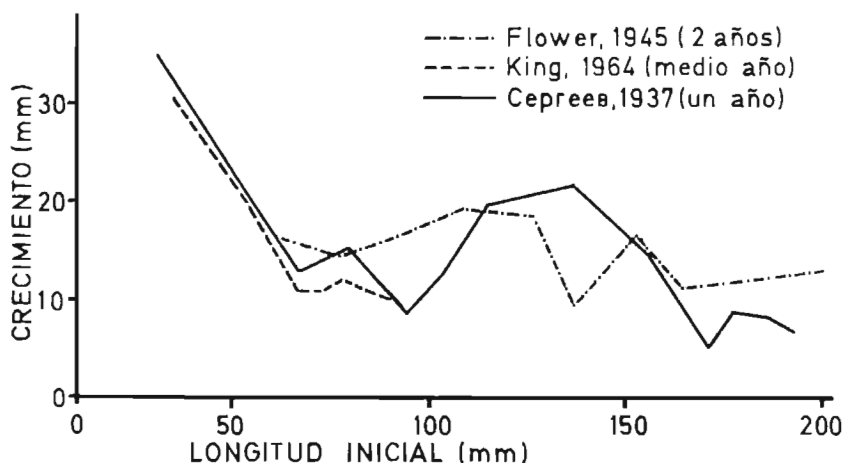


Fig. 6. Curvas de crecimiento de *Testudo graeca*. Estimada a partir de datos de bibliografía.

El macho de SERGEEV presenta un crecimiento inicial rápido, una disminución bastante brusca de la tasa de crecimiento hasta los 5 años, un aumento de la misma en los dos años siguientes y una disminución progresiva a partir de éste punto. Los individuos en cautividad de KING presentan, como es lógico un crecimiento mucho más rápido, aunque los datos sólo abarcan el período infantil. El crecimiento cada medio año coincide casi perfectamente, con el crecimiento anual del ejemplar anterior. Las dos hembras de Flower, aparte de su crecimiento insólito hasta tamaños desmesurados, siguen una ley muy irregular, a través de la cual se adivina sin embargo un crecimiento casi uniforme.

Nuestros ejemplares parecen presentar un período de crecimiento rápido, casi uniforme, hasta los 128 mm de espaldar en los machos y los 155 mm en las hembras. A partir de este punto la tasa de crecimiento desciende con bastante rapidez, sin llegar a cesar. Naturalmente el comienzo de la disminución del crecimiento no coincide con la disminución de la ordenada en la curva, ya que se ha utilizado como abscisa la longitud inicial del espaldar.

Numerosos autores (GIBBONS, 1967; ERNST, 1971, entre otros) encuentran que la madurez sexual produce en los reptiles una disminución de la tasa de crecimiento. Por motivos de conservación no hemos sacrificado ningún ejemplar de nuestra población, por lo que no conocemos el tamaño en que se alcanza la pubertad. El macho de menor tamaño que hemos observado realizando comportamiento de cortejo medía 125 mm de longitud de espaldar (de un total de 10 observados $LE=142,97$; $d.t.=7,936$). Entre las hembras observadas en cortejo o que presentaban señales de haber realizado cópula (placa supracaudal erosionada) el menor tamaño correspondía a una de 155 mm de longitud de espaldar ($n=19$; $LE=176,78$; $d.t.=12,8$). Como se ve, coincide en ambos sexos plenamente con la disminución del crecimiento.

A partir de estas curvas de crecimiento puede calcularse la longitud media de los individuos de nuestra población en cada año de su vida. Estos datos se representan en el cuadro 5. Puede observarse que los machos alcanzarían la pubertad en su séptimo año y las hembras en el noveno año:

Estudio de la población

Densidad y uso del espacio

A partir de los datos de las capturas efectuadas dentro de la zona de estudio se ha estimado la población existente en la misma, tanto de cada sexo

Cuadro 5

Longitud del espaldar de *Testudo graeca* de Doñana a las distintas edades.

Edad	L E	
	♂ ♂	♀ ♀
	31,53	30,2
1	56,76	48,98
2	72,25	67,30
3	89,17	80,72
4	102,47	95,44
5	113,79	109,78
6	123,29	126,36
7	130,15	137,38
8	132,97	149,55
9	135,04	160,54
10	136,95	166,07
11	138,72	170,82
12	140,35	174,83
13	149,53	177,61
14	152,66	179,53
15	154,79	180,86
16	156,64	
17	158,25	

por separado como conjuntamente. Por simplificación se ha considerado la población como cerrada, lo que nos hace sobreestimar ligeramente su tamaño. El hecho de que el período de estudio sea relativamente corto en comparación con la vida de estos animales mueve a suponer que el error es pequeño.

Sgún el método de Schnabel (SEBER, 1973) se obtiene una estimación de 310 (comprendido con una posibilidad de 0,95 entre 191-429) machos, 338 (154-522) hembras y 509 (412-806) machos y hembras, en un área de aproximadamente 300 Ha alrededor del Palacio de Doñana. Esto nos da una densidad de dos individuos por Ha aproximadamente, mucho más baja de la que parece darse en Baleares (López Jurado, com. pers.) donde llegan a influir severamente sobre la vegetación. También en el Norte de Africa parece más abundante la *Testudo graeca*.

Representando sobre un mapa las distintas recapturas de cada individuo, hemos podido apreciar que los desplazamientos entre una y otra son muy reducidos a pesar de que entre recapturas transcurren a veces varios años. La distancia recorrida no sobrepasa, en general, los 800 m. En algunas tortugas que se han soltado a varios kilómetros de su punto de captura no se han observado indicios de retorno. De acuerdo con los datos obtenidos, el área de cam-

peo de una tortuga en condiciones naturales es en nuestra población de unas 50 Ha.

Proporción de sexos

Tal como hemos dicho anteriormente, la proporción de sexos es muy parecida a 1:1, ya que aunque se observa un ligero predominio de hembras la diferencia entre las medias no es significativa. Esto se contradice con la frecuencia de capturas, en las que predominan claramente los machos. Puede deberse al hecho de que la mayor parte de las capturas se realizaron durante épocas de celo en las que los machos son especialmente activos.

Proporción de edades

A partir de los datos obtenidos en el apartado Crecimiento hemos estimado, según el tamaño del espaldar, la edad de los individuos en las que los anillos de crecimiento no eran claramente visibles. Mediante este procedimiento, y refiriéndonos para unificar a la edad en una fecha concreta (1 de enero de 1973) se ha calculado la distribución en clases de edad de los individuos capturados. Los resultados pueden observarse en el Cuadro 6.

Cuadro 6

Distribución de edades el 1 de enero de 1973 (estimadas a partir de las tortugas observadas).

n.º años	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15<
♂♂	3	6	6	7	9	14	15	22	16	18	20	22	23	4	1	14
♀♀	4	5	3	7	7	13	13	8	19	11	16	13	7	3	3	17
Total	7	11	9	14	16	27	28	30	35	29	36	35	30	7	4	31

Tal como se ve, el número de ejemplares jóvenes es muy escaso y a partir d los seis años, y hasta los 13, es prácticamente uniforme. Evidentemente estos valores son incompatibles con una población estable. Creemos que la principal fuente de error reside en la forma y época de capturar ejemplares, que tiende a seleccionar a los maduros.

Por este motivo hemos estimado la población de una forma estratificada, considerando por separado los individuos según su año de nacimiento estimado. Con las capturas (efectuadas en estos grupos se han calculado los efectivos correspondientes a cada uno de ellos mediante el método de Schumacher-Eschmeyer (SEBER, 1973). Los resultados pueden observarse en el Cuadro 7.

Cuadro 7

Estimación del número de individuos nacidos en las fechas indicadas, presentes durante el estudio. Los valores en cursiva se han calculado por diferencia entre el obtenido para la población total y para el otro sexo.

Año	♂ ♂	♀ ♀	Total
1970	25 (14-36)	17	42 (30-54)
1969	5 (2-9)	31	36 (24-48)
1968	9 (6-12)	10 (3-17)	27 (22-32)
1967	34	15 (6-25)	49 (34-64)
1966	15 (12-19)	29	44 (33-55)
1965	97 (38-156)	9 (4-14)	112 (54-170)
1964	69	17 (9-24)	86 (46-126)
1963	42 (21-64)	27 (18-35)	85 (54-117)
1962	14 (8-20)	54 (23-85)	61 (34-89)
1961	17 (12-23)	18 (8-29)	31 (22-41)
1960	18 (8-28)	7 (3-10)	25 (13-38)
1959	4	4 (4-5)	9 (7-10)
1958	12 (8-16)	6 (4-9)	18 (12-24)
1957	5 (2-9)	2	8 (4-12)
1956	4	4	8
1952-55	8 (5-12)	24 (18-30)	18 (10-27)
	379	274	659

Los números estimados para los nacidos a partir de 1965 parecen excesivamente bajos. Esto puede deberse a que las capturas sean muy escasas porque estos ejemplares han sido jóvenes durante la mayor parte del estudio. No puede descartarse, sin embargo, la posibilidad de que existan realmente pocos individuos.

Por el contrario, los valores observados para los ejemplares nacidos hasta 1965 siguen una ley claramente descendente que se ajusta bastante bien a rectas ($r=-0,84$; $y=-5,8x+48,44$ para machos y $r=-0,65$; $y=-3,95x+35,19$, para hembras). Sin embargo el ajuste es mejor si consideramos como ordenada el logaritmo neperiano del número de individuos ($r=-0,89$; $\log y=-0,32x+\log 62,55$ para machos y $r=-0,84$; $\log y=-0,33x+\log 47,96$, para hembras). Esto supondría para los individuos adultos de ambos sexos una tasa de mortalidad uniforme igual al 27-28% anual, lo que nos parece en exceso elevado y es seguramente debido a defectos del muestreo.

Longevidad

Es proverbial la longevidad de los quelonios. Especialmente en la especie que nos ocupa existen diversos datos de individuos con edades avanzadas. Aparte de la tortuga del arzobispo Laud de Canterbury, que pasó, casi con completa seguridad, los 100 años de vida en cautividad, y otra que se dice que ha pertenecido a sucesivos obispos de Peterborough durante unos 200 años (FLOWER, 1925), citas no muy fiables, existen diversos datos de mantenimiento de tortugas en cautividad; entre éstos, FLOWER además cita los de la tortuga de Miss Jenkins que vivió durante 96 años y la de Gilbert White, durante 54 años. Otro ejemplo notable lo constituyen las dos hembras de Mr. Moisey que vivieron durante más de 50 años (LOVERIDGE y WILLIAMS, 1957). Sin embargo, en libertad no se conocen datos sobre la duración de vida de estos animales.

Nuestras observaciones no nos permiten tampoco sacar conclusiones definitivas, aunque conocemos casos de supervivencias durante más de cinco años. El récord de longevidad lo constituye una hembra recuperada al cabo de cinco años y ocho meses y que presentaba en el momento de su primera captura 15 anillos de crecimiento, por lo que puede suponerse que ha alcanzado más de 20 años de edad. El crecimiento desde su primera hasta su última captura es prácticamente nulo, midiendo en la actualidad 184 mm de longitud de espaldar (LE). No hay que descartar la posibilidad de una edad mucho más avanzada, ya que a partir de un cierto tamaño los anillos de crecimiento son muy difíciles de distinguir.

Entre los machos el récord lo constituye un individuo que tenía inicialmente 15 anillos de crecimiento y que ha sido recapturado al cabo de cinco años

y siete meses, por lo que también pasa de los 20 años. La longitud del espaldar es de 145 mm, siendo prácticamente nulo el crecimiento durante el período citado.

Con vistas a estimar con un método diferente la tasa de mortalidad de nuestra población, hemos seleccionado 96 ejemplares que fueron marcados entre febrero y junio de 1973. Estimando a partir de las recapturas en años sucesivos el efectivo de supervivientes de esta muestra, mediante el método de Schnabel (SEBER, 1973), encontramos en el año 1974 un efectivo de 115 ± 59 ($N \pm d.e.$); en 1975, 64 ± 16 ; en 1976, 31 ± 16 y el año 1978, 45 ± 15 .

Como el valor correspondiente al año 1978 es el que nos da una desviación típica más pequeña podemos suponer que es el más fiable. Considerándolo así, y a salvo de la disminución debida a emigración, que debe ser escasa resulta una tasa de mortalidad anual del 15%, casi la mitad de la obtenida anteriormente. Los valores disponibles para los años intermedios entran dentro de lo esperado con una probabilidad de más del 10%, suponiendo la mortalidad uniforme a lo largo del período. La única excepción la constituye el año 1976 que presenta un valor muy bajo; hay que tener en cuenta, sin embargo, que durante ese año sólo se recapturaron ocho de los individuos originales.

CONCLUSIONES

Biometría

Las relaciones de las medidas en *Testudo graeca* se explican mejor por curvas alométricas que por rectas.

Existe dimorfismo sexual en la anchura posterior del caparazón, aumentando más rápidamente esta medida en los machos. Otro tanto ocurre con la longitud del pileo.

Ciclo anual

Nuestra población presenta dos picos de actividad y dos épocas de celo durante el año, aunque la puesta ocurra sólo en el mes de junio.

Las observaciones son muy escasas durante el verano (estivación) y prácticamente nulas en el invierno.

Crecimiento

En las tortugas de Doñana los anillos de crecimiento se forman anualmente.

Ambos sexos presentan un período de crecimiento rápido casi uniforme hasta los 128 mm de longitud de espaldar en los machos y los 155 mm en las hembras. A partir de este punto la tasa de crecimiento desciende con rapidez, coincidiendo con el inicio de la madurez sexual, que se alcanza por término medio en los machos en su séptimo año y en las hembras en el noveno.

Estudio de la población

La densidad de tortugas en el área estudiada, que es aparentemente la más poblada de la Reserva, es de unos dos individuos por hectárea, con una proporción de sexos aproximadamente igual a 1:1 no reflejada en las capturas, en las que son mucho más numerosos los machos. Los desplazamientos son muy reducidos, no sobrepasando en general los 800 m la distancia entre capturas. El área de campeo de una tortuga parece ser de unas 50 hectáreas.

Por último, la tasa de mortalidad de los adultos es de un 15-30% y en nuestra población ambos sexos sobrepasan en libertad los 20 años de edad.

Además de las anteriores conclusiones particulares es conveniente hacer notar lo siguiente:

La tortuga es una especie que se encuentra gravemente amenazada de desaparición en nuestra península. Hemos visto que su período de actividad anual es relativamente corto, su tasa de reproducción es pequeña y tiene una movilidad muy reducida. Esto, unido al tiempo que tarde en alcanzar la madurez, hacen que las posibilidades de recuperación de una población disminuida sean muy limitadas. Quizá en otras poblaciones, como las de Mallorca, donde el número de depredadores es más reducido que en Doñana, la probabilidad de supervivencia sea mayor, pero esto se ve compensado por una comercialización abusiva de los individuos (v. LÓPEZ JURADO *et al.*, 1979). Parece importante en consecuencia establecer medidas de protección eficaces sobre las poblaciones españolas de *Testudo graeca*.

AGRADECIMIENTOS

Muchas personas nos han ayudado a realizar este trabajo de manera que es imposible mencionar aquí a todos. No pueden omitirse sin embargo los nombres de A. Andreu, J. Calderón, L. García, C. Ibáñez, F. Jordá, H. Kowalski, L. F. López-Jurado, M. Pérez García, J. Pérez Torres, C. Ramo y J. A. Valverde, que han pasado muchas horas capturando o marcando tortugas. Uno de los autores (F. B.) ha disfrutado durante la realización del estudio de una beca del P.F.P.I. del C.S.I.C. Los cálculos mediante ordenador se han llevado a cabo en el Centro de Cálculo de la Universidad de Sevilla, donde nos orientó especialmente J. Almorza y nos proporcionó Loly una ayuda muy de agradecer. El reconocimiento debido a E. Collado no cabe en un apartado de "Agradecimiento"; él debía figurar como autor, pero a nadie puede obligarse, contra su voluntad, a aceptar este protagonismo.

RESUMEN

Se ha estudiado la población de tortugas de la Reserva Biológica de Doñana en base a 365 capturas, varios cientos de recapturas y numerosas observaciones de campo entre 1973 y 1978. Las hembras alcanzan una longitud máxima de 202 mm de espaldar y son mayores que los machos, que no superan los 160 mm. Las variaciones de las medidas con el tamaño se explican mejor por curvas alométricas que por rectas. El dimorfismo sexual afecta principalmente a la anchura del caparazón y la longitud del píleo, que son proporcionalmente mayores en los machos. Las tortugas presentan dos períodos de relativa inactividad, uno en verano (estivación) y el otro en invierno (hibernación). Asimismo hay dos épocas de celo, una en febrero-marzo y otra en octubre, aunque todas las puestas tengan lugar en junio. Ambos sexos crecen entre 10 y 15 mm anuales por término medio hasta alcanzar la madurez sexual, lo que ocurre en los machos cuando miden 125 mm de espaldar y en las hembras 155 mm; a partir de entonces la tasa de crecimiento disminuye marcadamente. La proporción de sexos es aproximadamente igual a 1:1, aunque los machos, quizá por ser más activos, son capturados más frecuentemente. La mayor distancia recorrida entre recapturas ha sido de 800 m. En nuestra población se encuentran ejemplares de más de 20 años de edad. Según el procedimiento utilizado para estimarla, la tasa de mortalidad varía entre el 15% y el 30% anual.

SUMMARY

BIOMETRY AND LIFE HISTORY OF WESTERN SPUR-THIGHED TORTOISE (*Testudo graeca*) IN THE RESERVA BIOLOGICA DE DOÑANA

The population of tortoises of the Reserva Biologica de Doñana is studied according to data from 365 captures, hundreds of recaptures and numerous observations in

the field. The females, with a maximum of 202 mm of carapace length are larger than the males, that do not exceed 160 mm. The variation of the proportions according to the size are represented by allometric curves, rather than by straight lines. The sexual dimorphism affects mainly to carapace width and pileus length, which are relatively larger in the males. The tortoises present two periods of relative inactivity: one in summer (estivation) and another in winter (hibernation). Matings occur also in two periods: February-March and October, but all the layings happen in June. Both sexes growth annually 10-15 mm as average until they attain sexual maturity, at a carapace length of 125 mm in males and 155 mm in females; beyond this size, the growth rate decreases significantly. The sex ratio is about 1:1, although males are captured more often, perhaps because their greater activity. The larger distance between recaptures has been 800 m. In the population there are specimens more than 20 years old. According to the method employed to estimate the mortality rate, this appear as 15 or 30%.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLIER, C., F. GONZÁLEZ BERNÁLDEZ y L. RAMÍREZ DÍAZ (1974): *Mapa Ecológico de la Reserva Biológica de Doñana*. División de Ciencias del C.S.I.C. Estación Biológica de Doñana.
- COLLADO, E. (1980): Relación entre el peso y la longitud en los quelonios. *Actas I Reunión Iberamer. Zool. Vert. La Rábida, 1977*: 351-354.
- DIXON, W. J. (1975): *Biomedical computer programs*. Berkeley, University of California Press, 1975.
- DOUMERGUB (1901): *Essai sur la Faune Erpétologique de l'Oranie. Oran*. Edición fac-símil 1972. Linnaeus Press. Amsterdam.
- ERNST, C. H. (1971): Growth of the painted turtle *Chrysemys picta*, in southeastern Pennsylvania. *Herpetologica* 27: 135-144.
- FLOWERS, S. S. (1924): (Comunicación). *Proc. Zool. Soc. London*. 60: 920-921.
- (1925): Contribution to our Knowledge of the duration of the life in vertebrate animals. III. Reptiles. *Proc. Zool. Soc. London* 1925: 911-981.
- (1945): Persistent Growth in the Tortoise, *Testudo graeca*, for Thirty nine years, with other Notes concerning that species. *Proc. Zool. Soc. London*, 114: 451-455.
- GARCÍA NOVO, F., L. RAMÍREZ DÍAZ y A. TORRES MARTÍNEZ (1976): El sistema de dunas de Doñana. *Naturalia Hispanica* 5. ICONA, Madrid.
- GIBBONS, J. W. (1967): Variation in growth rates in three populations of the painted turtle, *Chrysemys picta*. *Herpetologica*, 23: 296-303.
- GMELIN, J. F. (1789): *Systema Naturale*. Ed. 13. Tomo 1.^o, parte III. Lyon.
- HUXLEY, J. S. (1972): *Problems of relative growth*. Dover Inc. New York.
- KING, J. M. B. (1964): Rearing young Mediterranean Spur-Thighed Tortoises (*Testudo graeca*). *British J. Herp.* 3 (6): 155-159.

- LÓPEZ JURADO, L. F., P. A. TALAVERA TORRALBA, J. M. IBÁÑEZ GONZÁLEZ, J. A. MAC IVOR y A. GARCÍA ALCÁZAR (1979): Las tortugas terrestres *Testudo graeca* y *Testudo hermanni* en España. *Naturalia Hispanica* 17. ICONA, Madrid.
- LORTET, L. (1887): Observations sur les tortues terrestres et paludines du Bassin de la Méditerranée. *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 4: 1-26.
- LOVERIDGE, A. y E. WILLIAMS (1957): Revision of the African Tortoises and turtles of the suborder Cryptodira. *Bull. Mus. of Comp. Zool.* 115 (6): 163-557.
- MOSIMANN, J. E. (1958): An analysis of the allometry in the Chelonian shell. *Rev. Can. Biol.* 17: 137-228.
- PÉREZ, M., E. COLLADO y C. RAMO (1979): Crecimiento de *Mauremys caspica leprosa* (Schweigger) (Reptilia, Testudines) en la Reserva Biológica de Doñana. *Doñana Acta Vert.* 6: 161-178.
- SEBER, G. A. F. (1973): *The estimation of animal abundance and related parameters*. Griffin. London.
- SERGEEV, A. (1937): Some material to the problem of the reptile postembryonic growth. *Zool. J. Moscow*, 16: 723-735. (En ruso con un resumen en inglés).
- STEMMLER-GYGER, O. (1963): Ein Beitrag zur Brutbiologie der mediterranen Landschildkröten. *Die Aquas-und Terrar-zeit.* 16 (6): 181-183.
- VALVERDE, J. A. (1960): Vertebrados de las Marismas del Guadalquivir. *Arch. Inst. Aclimatación Almería* 9: 1-168.
- (1967): *Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres*. C.S.I.C. Madrid.
- WERMUTH, H. (1958): Status und Nomenklatur der maurischen Landschildkröte, *Testudo graeca*, in SW-Asien und NO-Africa. *Senckenberg. Biol.*, 39 (3-4): 149-153.
- WERMUTH, H. y R. MERTENS (1977): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Testudines, Crocodylia, Rhyncocephalia. *Das Tierreich* 100: I-XXVII, 1-74.
- ZANGERL, R. (1969): *The Turtle Shell in Gans*, G. y W. R. Dawson: *Biology of the Reptilia*. Academic Press, London, New York, San Francisco.

(Recibido nov. 1979)

F. BRAZA, M. DELIBES y J. CASTROVIEJO
Estación Biológica de Doñana
C/ Paraguay, 1 y 2
SEVILLA-12 (España)

Etograma del lagarto de Tenerife, *Gallotia galloti galloti* (Sauria-Lacertidae)

MIGUEL MOLINA BORJA

INTRODUCCIÓN

El comportamiento animal, como conjunto de actividades complejas, es conveniente que sea clasificado y descrito previamente a la investigación de su causalidad. Así lo consideraron autores como LORENZ (1950), TINBERGEN (1950) y EIBL-EIBESFELDT (1974) entre otros, manteniéndose en la actualidad este criterio como válido.

La clasificación del comportamiento surgió, generalmente, de un procedimiento de comparación de los hechos, llegándose a establecer diferencias y/o similitudes entre ellos, de la misma forma que ocurrió con la repetición de una estructura en Zoología sistemática (ANDRADE, 1976). Es útil establecer, por así decirlo, una Morfología y Taxonomía del comportamiento, concepto y metodología que iniciaron WHITMAN (1919), para quien: "los instintos y los órganos pueden estudiarse desde el punto de vista común de la descendencia filética", y HEINROTH (1910), quien fue el primero en demostrar con evidencia empírica que el concepto de homología es aplicable tanto a la morfología como a las pautas de movimientos.

Para el establecimiento de esta Morfología y Taxonomía del comportamiento se consideraron componentes especialmente importantes las secuencias de movimientos o posturas que se presentaban de un modo estereotipado y constante en determinadas épocas o a lo largo de toda la vida del animal. Estos componentes fueron llamados, inicialmente, "modelos fijos de movimientos" o "patrones fijos de acción", considerándolos característicos de cada especie y que

podían ser desencadenados por ciertos estímulos a los que denominaron "estímulos-signo" o "estímulos-llave" en la Etología clásica.

Las características de estos "patrones fijos de acción" han sido materia de discusión hasta muy recientemente. Así, HINDE (1970) opinó que, aunque muchas pautas de este tipo pueden ser de hecho bastantes constantes en forma, tal constancia no es una característica definitoria, indicando que existen pocos trabajos en los que se muestre la variabilidad intraindividual en la forma de tales pautas.

Desde los comienzos de la Etología se han realizado trabajos de establecimiento y descripción de pautas de comportamiento (etogramas) y sistema social en palomas (WHITMAN, 1919), patos (HEINROTH, 1910), cuervos (LORENZ, 1931), gaviotas (TINBERGEN, 1936), insectos (VON FRISCH, 1957), roedores (EIBL-EIBESFELDT, 1953a), felinos (LEYHAUSEN, 1965) y monos (ALTMANN, 1962), entre otros.

Concretándonos a los conocimientos actuales sobre reptiles lacertilios, se dispone en la bibliografía, relativamente, de pocas publicaciones al respecto. Están las ya clásicas de EVANS (1948), CARPENTER (1961, 1962, 1963 y 1965) y CLARKE (1965), y las más recientes de JENSSEN (1976 y 1977), que se concentran especialmente en las pautas de exhibición, agresión y cortejo en varias especies de la Familia Iguanidae.

Ultimamente, sin embargo, se han realizado descripciones detalladas de las posturas y movimientos simples de los iguánidos *Sceloporus cyanogenys* (GREENBERG, 1976) e *Iguana iguana* (DISTEL y VEAZEY, 1981), ambos en cautividad.

En especies de la Fam. Lacertidae disponemos tan sólo de las publicaciones de CRUCE (1972) sobre *Podarcis taurica*, donde se estudia su área de campeo, territorio y conducta social; de KRAMER (1937) sobre *Podarcis sicula*, *P. melisellensis*, *L. agilis* y *L. viridis*, estudiando las relaciones entre varias pautas específicas de conducta, así como el apareamiento; de VERBEEK (1972) sobre *Podarcis sicula*, *P. melisellensis* y *L. viridis*, basada en observaciones sobre comportamientos agresivos y de cortejo en estas especies; de WEBER (1957) sobre el comportamiento, principalmente agresivo y de apareamiento de las especies *L. viridis*, *P. muralis* y *L. lepida*, y de AVERY (1976) sobre la relación entre la complejidad conductatorial y la capacidad de termoregulación en las especies *Lacerta vivipara*, *L. agilis*, *Podarcis muralis*, *P. sicula* y *Agama agama* en distintas latitudes.

No se conoce, sin embargo, ningún trabajo donde se describan con detalle y exhaustivamente las pautas de comportamiento de ninguna especie del género *Lacerta* o los nuevos géneros en que ha sido dividido por ARNOLD (1973),

ya que los citados anteriormente sólo corresponden a observaciones generales sobre diversos aspectos de la conducta.

De la especie que se ha estudiado, sólo existe uno sobre datos generales del mantenimiento y reproducción en cautividad de ejemplares (BISCHOFF, 1971) y otro sobre la comparación de una de las fases de la copulación en dicha especie y otras canarias y europeas (BOHME y BISCHOFF, 1976).

Por todo ello, se ha iniciado el estudio del etograma de *Gallotia galloti galloti* como primer paso para el establecimiento de las capacidades de comportamiento de esta especie y de las restantes canarias, y en un intento de contribuir a la completitud de la Etología comparada de los lacértidos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Sujetos

Se utilizaron en todo el estudio ejemplares de la subespecie *Gallotia galloti galloti* DUMERIL y BIBRON, 1839, Familia Lacertidae, Orden Squamata, endémica de la isla de Tenerife. BOULENGER (1920) y ARNOLD (1973) han incluido esta subespecie, junto con los restantes lagartos canarios, dentro de un nuevo género denominado *Gallotia*, nomenclatura que se sigue en este trabajo y que ha sido aceptada ya por otros autores (BISCHOFF *et al.*, 1979).

Material de campo

Para la observación y registro del comportamiento en el campo se utilizaron prismáticos de 50×10, máquina fotográfica con teleobjetivo de 300 mm y, ocasionalmente, tomavistas con película super-8.

Material de laboratorio

Además de la observación directa, en laboratorio se usó en ocasiones cámara fotográfica con teleobjetivo de 135 mm como medio de obtener un registro gráfico de las pautas de comportamiento.

Observación en el campo

Para la elaboración del etograma de la especie en el campo, se estudió un grupo natural de ejemplares de la misma en un área aproximada de unos 64 metros cuadrados, que se escogió en una zona de Los Abrigos del Porís. Ocasionalmente, se hicieron

observaciones también en otros lugares del Cardonal de Güimar y Santa María del Mar, todos ellos situados en el sur de Tenerife (fig. 1).

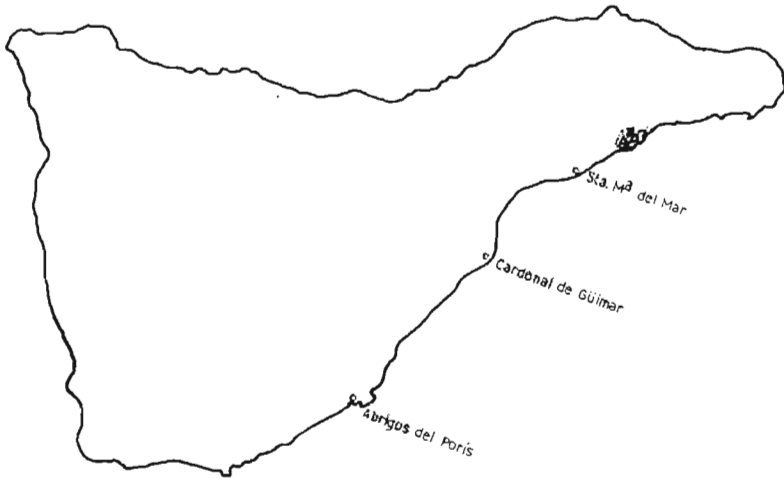


Fig. 1. Zonas elegidas para la observación de ejemplares.

La topografía del área elegida en el primer lugar escogido estaba determinada por un gran acúmulo de piedras, irregulares en forma y tamaño (fig. 2). La vegetación era la típica de una zona costera del sur de la isla, siendo la más abundante: *Plocama pendula* (Fam. Rubiaceae), *Schizogone cericea* (Fam. Compositae), *Euphorbia regis-jubae* (Fam. Euphorbiaceae), *Limonium pectinatum* (Fam. Plumbaginaceae) y *Chrysanthemum frutescens* (Fam. Compositae).

La topografía y vegetación de la tercera zona citada (Santa María del Mar) fueron similares a las de Los Abrigos del Porís, aunque con un mayor grado de cobertura vegetal y diversidad de especies de plantas. En la zona del Cardonal de Güimar la topografía estaba determinada por las coladas de lava procedentes del volcán de Güimar y su vegetación era, fundamentalmente, de *Euphorbia canariensis* y *Euphorbia regis-jubae* (ambas de la Fam. Euphorbiaceae).

En las tres zonas elegidas se realizaron de 80 a 100 horas de observación directa de los animales, repartidas, principalmente, entre los meses de: noviembre de 1975 a junio de 1976, de abril a agosto de 1977 y de marzo a mayo de 1978.

Para la observación del comportamiento de los lagartos, el observador se situó a una distancia aproximada de 10 metros a partir del límite anterior del área elegida, ocultándose tras de un muro de piedras de la misma zona, construido al efecto.

La descripción de las diferentes pautas de comportamiento se realizó basándose en los datos tomados de la observación directa, así como de los registros fotográficos y cinematográficos. Se utilizaron además para la descripción cinco de los criterios usados por CARPENTER (1962a) para la descripción del "display" o exhibición agresiva en ejemplares de la Familia Iguanidae:

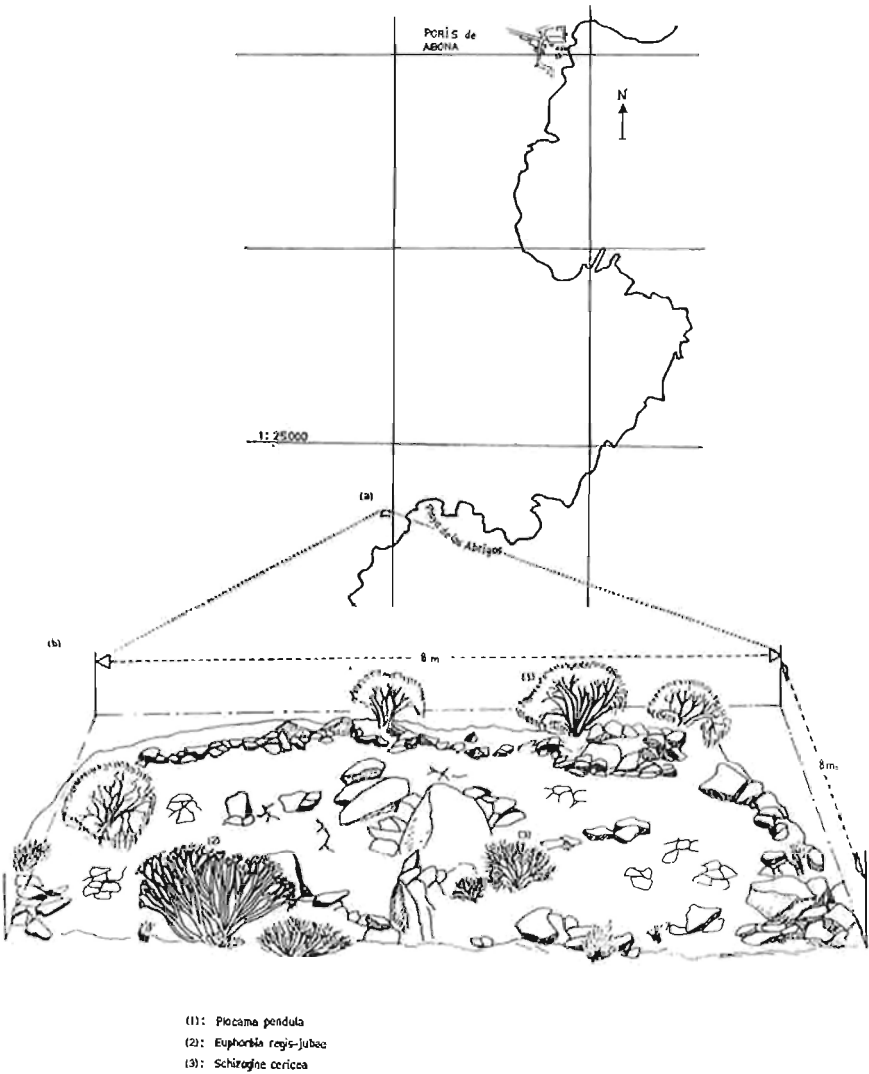


Fig. 2. Zona (a) y lugar (b) de observación en Los Abrigos del Porís.

- 1) *lugar* en el habitat en el cual el lagarto ejecutaba la postura o tipo de comportamiento.
- 2) *posición*: orientación de los ejes corporales de simetría del lagarto con respecto a los planos del espacio.
- 3) *postura*: disposición relativa de las diferentes partes del cuerpo del animal.

- 4) *tipo de movimiento*: cambio grande relativo en la posición y postura.
- 5) *partes movidas*: aquellas partes del cuerpo que cambian sus relaciones durante el movimiento del animal.

Observaciones en terrarios

Para la observación del comportamiento en cautividad se usaron terrarios contruidos al efecto y en los que se mantuvo una temperatura media de 25 a 30°C y una humedad del 50-60%, con un ciclo de luz-oscuridad de 10-14 horas.

Las pautas de comportamiento, muchas de ellas similares a las observadas en el campo, se analizaron en horarios diversos durante los años de 1973 a 1977.

RESULTADOS y DISCUSIÓN

La elección de las unidades de comportamiento, que se han tomado como elementos constitutivos del etograma o inventario de las pautas de comportamiento y para el análisis de su interrelación, se han basado en criterios como el escoger unidades que no fueran demasiado pequeñas y, por tanto, poco significativas para ser diferenciadas, ni demasiado grandes pues resultarían demasiado variables (EIBL-EIBESFELDT, 1974). Aún así, estamos de acuerdo con que "la interpretación subjetiva de la distinción entre unidades graduadas de conducta es una fuente perenne de error en los inventarios de conducta de esta clase" (GREENBERG, 1976).

En este trabajo se ha utilizado, por otra parte, el criterio de clasificación de los comportamientos "por consecuencia" (HINDE, 1970). Además de este criterio se han utilizado en la descripción de las pautas cinco de las categorías usadas para la descripción de exhibiciones agresivas en la especie *Sceloporus undulatus*, Familia Iguanidae (CARPENTER, 1962a).

Se cree que esto pueda haber conducido a unas descripciones de las pautas de comportamiento en *Gallotia gallovi gallovi* un tanto complejas, pero que establecen con precisión la situación, disposición y movimientos de las diferentes partes del animal en cada conducta, ya fuera una postura o un movimiento.

En las descripciones se reflejan también, en parte, los criterios de tipo físico y funcional como los utilizados en las realizadas para *Sceloporus cyanogenys* (GREENBERG, 1976). Este autor, por otra parte, separó el comportamiento de su especie en un mayor número de unidades de comportamiento más pequeñas.

Haciendo una agrupación de las pautas de comportamiento, que se des-

cribirán a continuación, en categoría más amplias que, aunque en algunos casos por sus nombres poseen implicaciones funcionales, no pretenden ser definitivas, se pueden considerar los siguientes grupos:

I) *Pautas de Mantenimiento.*

- 1) Quieto-apoyado (= "soleamiento").
- 2) Quieto con dedos ó patas elevados.
- 3) Quieto con cabeza elevada.
- 4) Apertura de boca.
- 5) Proyección de pata trasera sobre cabeza.
- 6) Rozamiento de cabeza sobre el sustrato.
- 7) Lamer y masticar sobre patas traseras.
- 8) Defecación.

II) *Pautas de locomoción.*

- 1) Andar.
- 2) Correr.
- 3) Trepár.

III) *Pautas de alimentación.*

- 1) Inclinar cabeza.
- 2) Lamer.
- 3) Morder.
- 4) Desplazar lengua por mandíbulas.

IV) *Pautas de alarma.*

- 1) Alerta.
- 2) Huida.

V) *Pautas de agresión y defensa.*

- 1) Extensión de región gular.
- 2) Extensión de región gular más extensión de patas delanteras y compresión de tronco.
- 3) Perseguir.
- 4) Morder.
- 5) Chillido.

- VI) *Pauta de territorialidad.*
 - 1) Quieto con cabeza y patas delanteras extendidas.
 - 2) Recorridos fijos.

- VII) *Pauta de exploración.*
 - 1) Proyección de lengua al exterior.

- VIII) *Pautas de función poco aparente.*
 - 1) Movimientos alternados de pata delantera sobre sustrato.
 - 2) Proyección de lengua sobre excrementos.

- IX) *Pautas que se observaron en terrario, pero no en el campo.*
 - 1) Saltar.
 - 2) Quieto-trepar.
 - 3) Escarbar.
 - 4) Beber.
 - 5) Quieto-beber.

- X) *Pautas de cortejo y apareamiento.*

I) *Pautas de mantenimiento*

1) *Quieto-apoyado* (= "soleamiento"). El animal se mantiene inmóvil, descansando preferentemente sobre piedras planas que formaban o no un ángulo perpendicular con respecto a la dirección de los rayos solares. El eje corporal se mantiene paralelo al sustrato, pudiendo estar en línea recta o incurvado. La cabeza, tronco, extremidades y cola están adheridas al mismo. El cuerpo en general se presenta deprimido. Párpados cerrados frecuentemente (fig. 3.b).

Se ha podido apreciar que en *Gallotia galloti galloti* esta conducta se presenta, principalmente, desde la emergencia de los animales (8,30 hora solar) hasta la mitad de la mañana aproximadamente (10,30-11,00 hs.), así como en horas de la tarde (15,30-17,00 hs.), durante la primavera y verano. Se realiza, generalmente, sobre piedras cuya orientación es aproximadamente perpendicular a los rayos solares. Los lagartos apoyan todo el cuerpo, incluida la cabeza, sobre el sustrato; el contorno de aquel, visto dorsalmente, adopta una forma de huso u oval (fig. 3.a).

La función de esta pauta de comportamiento parece estar relacionada con la consecución de una elevación en la temperatura corporal del animal, si se

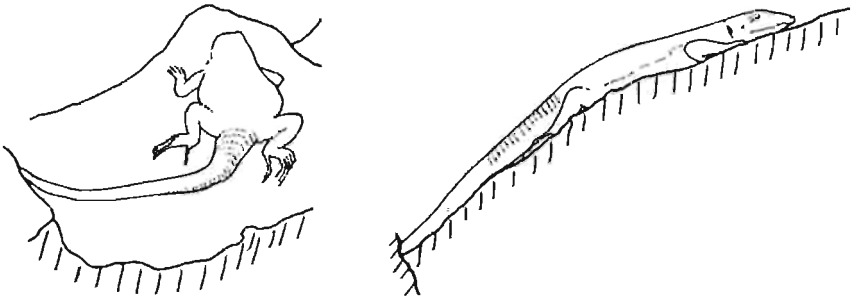


Fig. 3a y b. Pauta de "quieto-apoyado" (= "soleamiento").

considera que nuestra especie sigue el modelo general en otros lagartos. Así, se ha evidenciado, experimentalmente, en *Sceloporus cyanogenys*, mediante la medición de las temperaturas corporales en individuos de una colonia en cautividad que esta pauta de conducta está asociada con temperaturas corporales altas (26-38°C) (GREENBERG, 1976b). Parece que el mecanismo de elevación de la temperatura se facilitaría a través de la superficie ventral de animal que obtendría el calor de la piedra u otro tipo de sustrato al que se adhiriera, ya que éste tiene, en un determinado momento, una temperatura más elevada que la del aire.

Por otro lado, las características de descripción de esta pauta en nuestra especie, coinciden bastante con las señaladas por otros autores con el nombre de "soleamiento" (=basking) en especies como *Podarcis tourica*, Familia Lacertidae (CRUCE, 1972), *Sauromalus obesus*, Familia Iguanidae (BERRY, 1974), *Sceloporus cyanogenys*, Familia Iguanidae (GREENBERG, 1976) y *Amphibolurus barbatus*, Familia Agamidae (BRATTSTRONG, 1971), entre otras.

En cautividad, esta pauta de comportamiento mantuvo sus características de descripción y se presentó generalmente, en los rincones del terrario, cerca de las bombillas que servían como fuente de luz y que, seguramente, emitían una pequeña cantidad de calor.

2) *Quieto-apoyado con dedos o patas elevadas*. Su descripción se corresponde con la de la anterior pauta de comportamiento, con la excepción de que,

en un determinado momento, el animal eleva los dedos o incluso todas las extremidades del sustrato, quedando así apoyado sólo sobre su vientre (fig. 4).

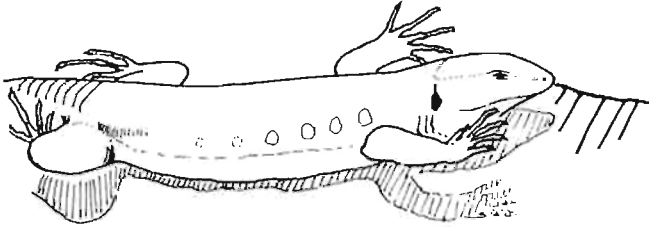


Fig. 4. Pauta de "quieto-apoyado con dedos o patas elevadas".

Coincide bastante exactamente con las pautas denominadas "dedos elevados" (=toes up) y "patas elevadas" (=foot up) que fueron descritas en la especie *Sceloporus cyanogenys* mantenida en cautividad, por GREENBERG (1976) y fue observada también, anteriormente por CARPENTER (1963, 1967) en *Uma notata* y *U. exsul*, atribuyéndole este último autor una función termorreguladora, al poder de esa manera, según él, eliminar el contacto entre zonas relativamente vascularizadas como los dedos y patas del animal y el sustrato caliente. GREENBERG (1976b) observó en *Sceloporus cyanogenys* que esta postura también estaba asociada con una alta temperatura del sustrato.

Esta pauta de comportamiento no fue observada nunca durante las observaciones en cautividad.

3) *Quieto con cabeza elevada.* El eje corporal del animal, visto lateralmente, se mantiene paralelo al sustrato en su porción posterior, pero formando

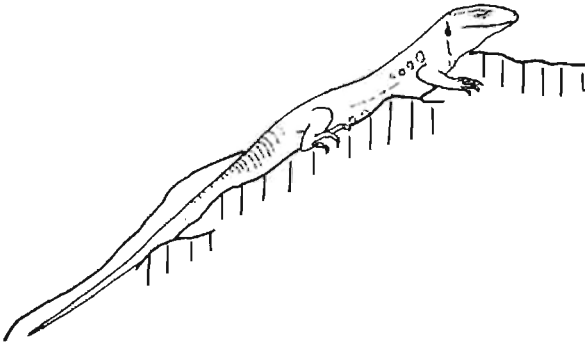


Fig. 5. Pauta de "quieto-cabeza elevada".

un pequeño ángulo con él en su porción anterior (cabeza y cuello). El tronco, las extremidades posteriores y la cola se mantienen adheridos al sustrato. El cuerpo está deprimido o muy poco comprimido. La cabeza se mantiene algo o bastante elevada con respecto al sustrato (fig. 5).

Este tipo de comportamiento se presentó, generalmente, como pausa entre desplazamientos del animal o entre otras pautas. Fue asociado frecuentemente con movimientos de la cabeza (manteniendo la posición) que podían, a su vez, enlazar con otra postura: *quieto-alerta*, o bien siguiendo a la de *quieto-apoyado*.

En este último caso, su función podría ser la de eliminar el contacto con el sustrato caliente de la porción anterior del cuerpo, cuando ésta hubiera alcanzado una temperatura adecuada.

Esta pauta se asemeja con la descrita para *Sceloporus cyanogenys* en cautividad por GREENBERG (1976) como "head up low", "head up moderate" y "head up high", según que la cabeza del animal estuviese baja, ligeramente elevada o alta. Estas gradaciones se observaron también para *Gallotia galloti galloti*, aunque no se han clasificado aquí como pautas diferenciadas.

4) *Apertura de boca*. El eje corporal del animal se mantiene paralelo al sustrato o formando un ligero ángulo con respecto a éste. La cabeza permanece elevada sobre el sustrato así como también con respecto al plano general del cuerpo. El tronco del animal se apoya en su mitad posterior, así como las patas traseras. Se mantiene la posición, en tanto que la postura cambia al abrirse la boca totalmente durante unos segundos, al mismo tiempo que la cabeza sufre un ligero movimiento hacia arriba (fig. 6).

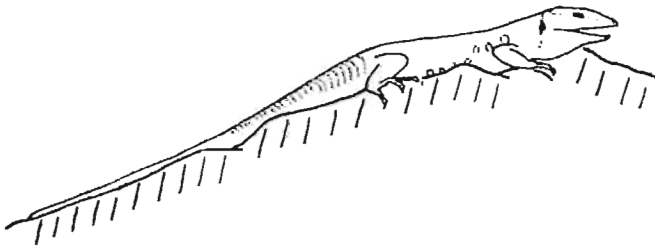


Fig. 6. Pauta de "apertura de boca".

Esta pauta de conducta no se ha observado que estuviera relacionada con un lugar preferente de realización.

Fue una conducta que se presentó, principalmente, estando el animal en

postura de "quieto con cabeza elevada" o después de haberse desplazado, al detenerse.

Es similar en sus características a la descrita para *Amphibolurus* y *Sceloporus* (Familias Agamidae e Iguanidae, respectivamente) por BRATTSTROM (1971) y GREENBERG (1976), respectivamente.

Su función se ha relacionado con la termorregulación en ambientes de temperatura elevada, al reducir la temperatura corporal por evaporación de agua, por los mismos autores.

En *Gallotia galloti galloti* se ha observado esta pauta de comportamiento, sin embargo, en días de un calor no excesivo (marzo de 1978), así como en terrario con una temperatura ambiente de 26-27°C.

En esta última condición este tipo de comportamiento mantiene todas sus características descritas para la situación de campo.

5) *Proyección de pata trasera sobre cabeza*. Se mantiene el eje corporal del animal paralelo al sustrato, pero se incurva durante el movimiento. La cabeza está ligeramente elevada respecto al tronco. Las patas delanteras están algo extendidas, mientras que una de las traseras se proyecta rápidamente sobre la cabeza. La postura inicial cambia al girar el animal aquella y la primera parte del tronco hacia un lado, al mismo tiempo que se proyecta la pata trasera del del mismo lado hacia donde giró la cabeza (fig. 7).

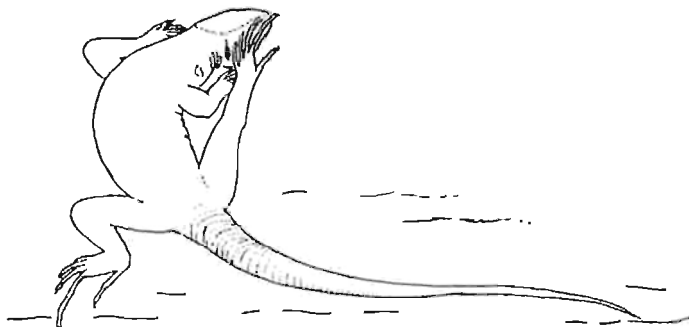


Fig. 7. Pauta de "proyección de pata trasera sobre cabeza".

No se observó en el campo lugar de realización preferente.

Se presentó siempre esta pauta en un momento intermedio de un desplazamiento: el lagarto comenzaba a desplazarse, se paraba momentáneamente,

proyectaba una de las patas traseras sobre su cabeza y a continuación seguía desplazándose.

Por su similitud con lo forma en que se rascan otros animales vertebrados más evolucionados, se piensa que la posible función de este comportamiento en lagartos pueda ser la de eliminar algún tipo de parásito externo que pudiera hallarse en el tegumento del cuello o la cabeza. Esta hipótesis está apoyada por la observación de ácaros, que se presentaron en algunos animales mantenidos en cautividad, en la región de los párpados y membrana auditiva, anotándose en estos animales una mayor frecuencia de realización de esta pauta de comportamiento. También en el campo hemos observado en algunos ejemplares capturados la presencia de pequeños ácaros de color anaranjado en el tegumento.

Este tipo de comportamiento ha sido descrito, por otra parte, en *Sceloporus cyanogenys* (GREENBERG, 1976) y en *Iguana iguana* (DISTEL y VEAZEY, 1981), pero estos autores no hacen comentario alguno sobre su posible función en dichas especies.

6) *Rozamiento de la región lateral de la cabeza sobre el sustrato*. El eje corporal del animal se mantiene paralelo al sustrato, siendo la posición del animal la misma que la descrita para la pauta de "quieto con cabeza elevada" aunque cambia la postura al girar la cabeza, en un plano transversal, de tal forma que la región lateral de la misma queda en contacto con el sustrato. Al mismo tiempo, aquella, realiza movimientos hacia adelante y hacia atrás sobre el mismo sustrato (fig. 8).

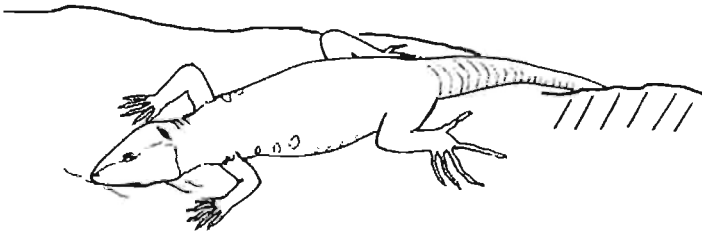


Fig. 8. Pauta de "rozamiento de región lateral de cabeza sobre sustrato".

No se apreció lugar de realización preferente en las observaciones de campo.

Esta conducta se realizó entre dos desplazamientos o antes de pasar a la de "quiero apoyado". No ha sido posible asociarla con ninguna función específica habiéndose observado en animales solitarios, fuera de cualquier situación "social".

Sin embargo, BERRY (1974) describió este tipo de comportamiento para

Sauromalus obesus, indicando que podía interpretarse como conducente a la deposición de señales químicas en el sustrato, a través de posibles glándulas productoras de olores situadas en las mandíbulas o en los ojos. Este autor la observó también relacionada con el cortejo, la agresión, así como en animales solitarios.

Esta pauta se presentó también en la condición de cautividad, con las mismas características.

7) *Lamer y masticar sobre patas traseras*. El eje corporal del animal está incurvado, aunque paralelo al sustrato. La cabeza y la primera mitad del tronco giran en el mismo plano del cuerpo mirando hacia atrás. Las patas delanteras se mantienen algo extendidas, en tanto que las traseras permanecen apoyadas. Durante el movimiento la postura del animal cambia al realizar la lengua pequeñas proyecciones sobre una de las patas traseras en la región donde se une al tronco, seguidas de cortos movimientos de masticación (fig. 9).

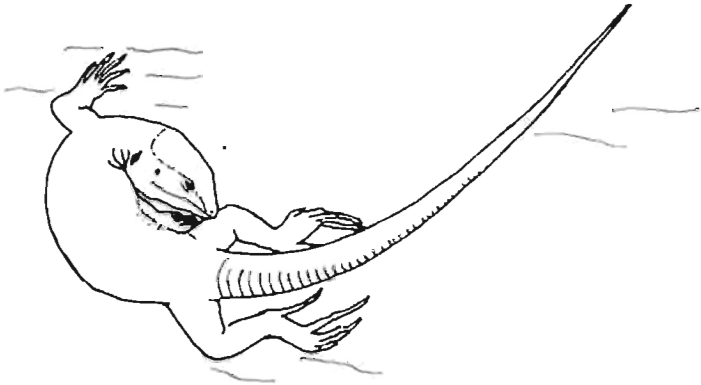


Fig. 9. Pauta de "lamer-masticar sobre patas traseras".

No se ha descubierto, inicialmente, ningún lugar preferente de realización de esta pauta.

Se presentó este tipo de comportamiento estando el animal en la postura de "quieto-apoyado" o "quieto con cabeza elevada".

Su función se la ha relacionado con un posible comportamiento de "cuidado del regumento", expresándose quizás en la captura de pequeños ácaros que pueden observarse, a veces, sobre la piel del animal. Se ha observado este comportamiento también en ejemplares mantenidos en cautividad.

Sin embargo, no se ha descubierto en la bibliografía la descripción o cita de esta pauta en otras especies de lagartos, ni en campo ni en cautividad.

8) *Defecación*. Eje corporal del animal paralelo al sustrato. La cabeza se halla ligeramente elevada y las patas delanteras algo extendidas; el tronco también está algo elevado con relación al sustrato, debido a una mayor extensión en las patas traseras. La primera porción de la cola está elevada y algo arqueada (fig. 10).

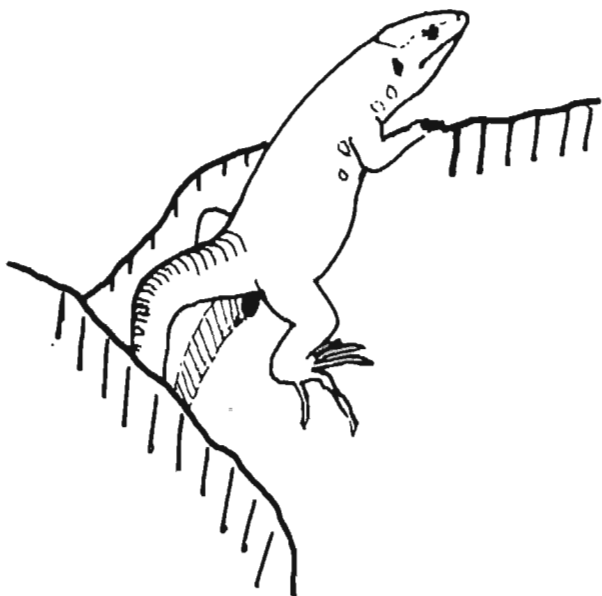


Fig. 10. Pauta de "defecación".

Esta postura es el resultado de la extensión de las patas traseras, de tal forma que la parte posterior del tronco y la anterior de la cola quedan elevadas; es en esta postura cuando el animal expulsa las heces. A continuación, se ha observado con bastante frecuencia que el animal se desplaza lentamente, manteniendo durante este desplazamiento la región pélvica en contacto con el sustrato.

Tampoco se ha observado en esta pauta lugar preferente de realización, aunque sí nos ha sido patente el hecho de que los excrementos suelen encontrarse en pequeños grupos sobre piedras o en huecos formados por éstas.

La defecación fue observada en lagartos que acababan de detenerse, des-

pués de haber efectuado un desplazamiento o bien, cuando previamente se hallaban en postura de "quieto-apoyado" o "quieto-cabeza elevada".

La que hemos descrito como segunda fase de la defecación parece funcionar como medio de eliminar los restos fecales que pudieran quedar adheridos a la región cloacal externa, pero algunos autores (BERRY, 1974 y HUNSAKER, 1962) han apuntado la hipótesis, nada desdeñable, de que podría servir esta pauta como medio de deposición de señales químicas, socialmente significativas para los congéneres. El mismo tipo de movimiento fue observado también en situaciones de cortejo en una especie del género *Ameiva*, Familia Teiidae (HIRTH, 1963a), en *Sceloporus* (GREENBERG, 1976) y en *Cnemidophorus*, Familia Iguanidae (CARPENTER, 1962).

Se mantuvieron en cautividad las características de la descripción de esta pauta de comportamiento.

II) Pautas de locomoción

1) *Andar*. Esta pauta se realizó generalmente por toda la zona, aunque con más frecuencia en lugares pocos expuestos o abiertos (debajo o detrás de las piedras que formaban el sustrato). El eje corporal del animal se mantiene, durante el movimiento, paralelo al sustrato, aunque la cabeza suele formar un pequeño ángulo con el resto del cuerpo. Este, por su parte, puede estar o bien algo elevado con respecto al sustrato (como consecuencia de la ligera extensión de las patas durante la locomoción) o bien contactando con el mismo, sobre todo en la región posterior del tronco y cola.

Durante el movimiento avanzan, al mismo tiempo, una de las patas delanteras y la contralateral trasera y, a continuación, las correspondientes simétricas. Debido a esto y a los frecuentes movimientos de cabeza, el tronco del animal presenta un movimiento ondulante. Todas las partes del cuerpo del animal están implicadas en el movimiento.

Esta pauta pareció ser el paso previo para que se presentase la de "movimientos alternados de pata delantera sobre sustrato" (o "pataleo"), ya que siempre que se presentó ésta fue precedida de un desplazamiento.

Se piensa que el desplazamiento pudo producirse por varias razones: 1) el haber alcanzado los lagartos una temperatura óptima que les impulsase a la realización de otras actividades, y 2) la presencia en el medio de determinados estímulos, como posibles presas, u otros congéneres (véase más adelante el comportamiento agresivo y defensivo) o la búsqueda de un lugar sombreado

u oculto, donde regular una temperatura corporal elevada debido a una larga permanencia en lugares muy soleados.

Un análisis detallado de este tipo de comportamiento se ha localizado en el trabajo de URBAN (1966), donde se describen y cuantifican los diferentes tipos de desplazamientos en lagartos de diferentes géneros de las Familias Teiidae e Iguanidae.

2) *Correr*. Sólo se diferencia con la anterior en la mayor velocidad del desplazamiento, así como en el contexto en el que se presentó. Así, se observó esta pauta en las interacciones agresivas entre los machos, al perseguirse uno a otro, o bien en el intento de capturar una presa.

No se observó esta pauta en las observaciones en terrario.

3) *Trepar*. Fue una clase de desplazamiento que se presentó sobre algún sustrato vertical, como una piedra o el tronco y ramas de algún vegetal. Se supone que para la realización de este tipo de desplazamiento fueron importantes las uñas de las extremidades delanteras y traseras, como forma de "anclaje" que ayudaba a la ascensión.

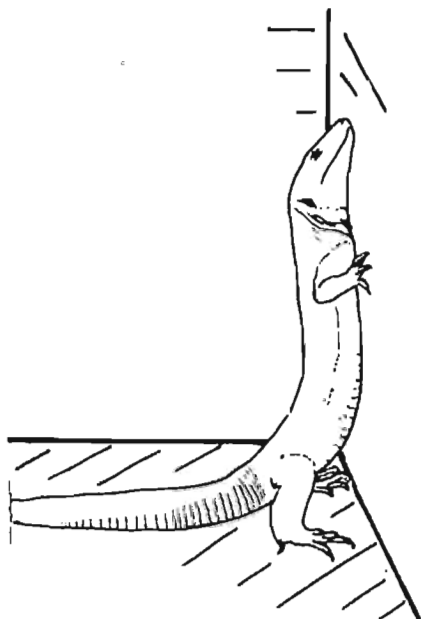


Fig. 11. Pauta de "trepar".

En terrario esta pauta no pudo manifestarse en todas sus características, al ser las paredes del mismo lisas. Aquí partiendo de un desplazamiento o de la postura "quieto-cabeza elevada", el animal levantaba sus patas delanteras apoyándolas sobre la pared y quedando su cuerpo en posición vertical. En esta postura el lagarto movía las patas delanteras, alternadamente, sobre la pared desplazándolas desde arriba hacia abajo en el mismo plano de la misma. Ocasionalmente, también intentaba levantar una de las traseras. En conjunto el animal parecía intentar escalar la pared del terrario (fig. 11).

III) Pautas de alimentación

En los días de observación sólo se vió comer a cuatro ejemplares adultos (talla 9-11 cm —cabeza-cloaca—): uno de ellos sobre hojas y flores de salado *Schizogine cericea* (Fam. Compositae) y otros tres sobre hojas y flores de tabaiba *Euphorbia balsamifera* (Fam. Euphorbiaceae).

Dada la complejidad de los movimientos utilizados para comer resulta difícil intentar describirlos según los criterios utilizados anteriormente para los otros tipos de comportamiento. Por tal motivo, se expondrá aquí sólo una relación de los acontecimientos que se observaron.

En el caso del lagarto que comió sobre *Schizogine*: 1) subió a unas ramas



Fig. 12. Pauta de "inclinación cabeza".

cercanas al sustrato, quedando en posición vertical; 2) inclinó la cabeza hasta formar un ángulo de casi 90° con una de las ramas (fig. 12) y a continuación mordió algunas de las hojas y flores de la misma, masticándolas luego. Desafortunadamente, se desplazó inmediatamente, desapareciendo de la vista del observador.

En el caso de los animales que comieron sobre *Euphorbia*, cuando se descubrió al primero de ellos, inicialmente, ya se hallaba sobre una rama alta de la planta y mordisqueaba hojas de la misma. Casi inmediatamente se desplazó con velocidad hacia la base de la planta desapareciendo.

El segundo y tercer ejemplares que comieron sobre *Euphorbia* se observaron en la zona de Santa María del Mar, pudiendo esta vez visualizarse toda la secuencia de comportamientos. El primero de los ejemplares de esta zona se distinguió en principio situado en la base de la planta, trepando luego por el tronco de la misma y por sus ramas, hasta llegar a las más altas (fig. 13); allí mordisqueó algunas flores.

El segundo lagarto de esta zona comió en la misma *Euphorbia* y el mismo día, pasado un cierto tiempo con respecto al anterior. Trepó igualmente por el

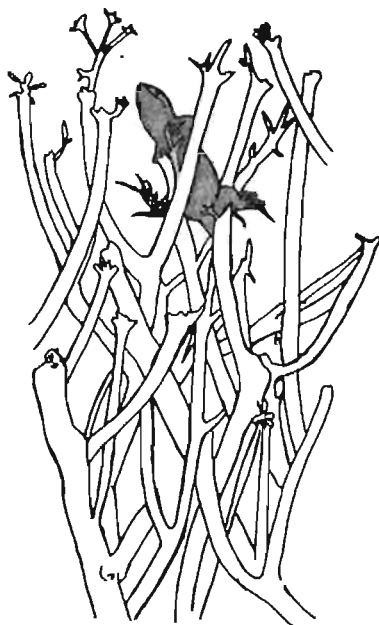


Fig. 13. Pauta de "tregar ramas".

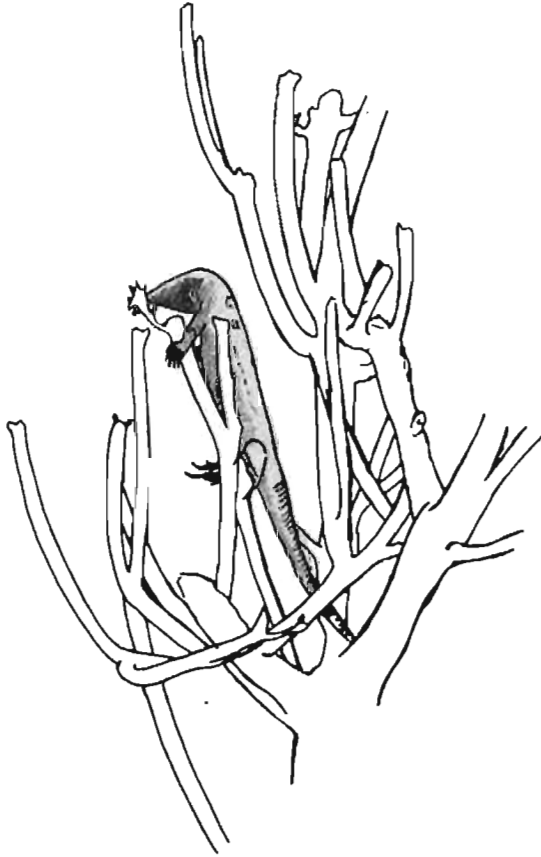


Fig. 14. Pauta de "morder" (alimentación).

tronco de la planta y luego por las ramas laterales de la misma hasta llegar a la terminación de una de ellas, donde, inclinando y girando la cabeza un ángulo de casi 90° (fig. 14), comió los brotes florales. Después de ingerirlos fue visible claramente el desplazamiento continuado de la lengua por los bordes exteriores de las mandíbulas.

En otra ocasión, en la misma zona de Santa María del Mar, pudo verse como un lagarto macho adulto, en uno de sus desplazamientos, se detuvo inesperadamente y realizó cortos movimientos de cabeza hacia adelante; volvió a desplazarse, esta vez más rápidamente, y se detuvo de nuevo dirigiendo la cabeza, y por tanto uno de sus ojos, hacia un lugar determinado (fuera de nuestra visión) entre piedras. Esta secuencia se repitió, dando la impresión de que el lagarto

perseguía algún insecto volador, el cual no se pudo localizar a través de los prismáticos. Después de realizar dos o tres de estas "persecuciones" el animal pareció capturar algo en su boca, ya que a continuación fueron visibles, claramente, movimientos de masticación.

En terrario pudo estudiarse más detenidamente la secuencia de pautas implicada en la alimentación: En el caso, más frecuente, de ofrecerles larvas de *Tenebrio* como alimento, todos los ejemplares observados procedieron de igual manera: al localizar visualmente la larva, debido a los movimientos de ésta que intentaba enterrarse en el sustrato del terrario, el lagarto se desplazaba hacia ella y, una vez cerca, *inclinaba la cabeza* capturándola luego, con un corto movimiento de la misma, entre las dos mandíbulas (en su región más anterior). A continuación *masticaba* la larva y posteriormente a su completa ingestión *desplazaba la lengua* por los bordes externos de ambas mandíbulas. A estas pautas se las ha denominado: "inclinación cabeza", "masticar" y "relamerse", respectivamente (fig. 15).



Fig. 15. Pauta de "masticar".

En el caso de ofrecer tomate o plátano como alimento la secuencia de pautas variaba ligeramente: unas veces el lagarto se desplazaba hacia el cebo y, una vez cerca del mismo, proyectaba su lengua, repetidamente, sobre él (pauta de "lamer"); seguidamente realizaba la pauta que hemos denominado "rela-

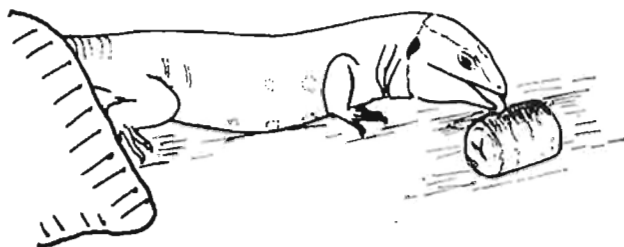


Fig. 16. Pauta de "lamer".

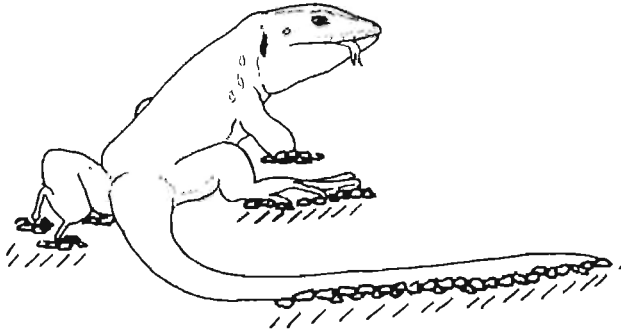


Fig. 17. Pauta de "relamerse".

merse". Otras veces, después de "lamer" el ejemplar mordía un trozo del cebo y lo masticaba, realizando luego la pauta de "relamerse" (figs. 16 y 17).

A pesar de que las observaciones de comportamiento alimenticio, en el campo, no fueron numerosas, parece deducirse que la dieta de *Gallotia galloti galloti* es tanto herbívora como insectívora, habiéndose comprobado esto mediante el análisis cualitativo de excrementos, que se encuentran fácilmente en las "áreas de campeo" de los lagartos. Por este método, ya BARQUIN (1975) descubrió en excrementos de *G. galloti galloti* semillas de *Plocama pendula* (Fam. Rubiaceae), de uvas (*Vitis vinifera*) y de higuera (*Ficus carica*), y en *G. galloti palmae* observó como un ejemplar comía flores de *Tolpis sp.*, así como en sus excrementos semillas de *Myoporum laetum* y de *Ilex canariensis*. Así mismo se ha comprobado esta dieta mixta mediante análisis de contenidos estomacales (AZCÁRATE, en preparación).

Por otro lado, BERRY (1974) cita la ingestión de flores, semillas y hojas de diversos géneros de plantas para *Sauromalus obesus*.

En cuanto a las características de las pautas del comportamiento de alimentación en la especie objeto de estudio, es de resaltar: 1) el giro e inclinación de la cabeza del lagarto, con un ángulo de casi 90° con respecto a la rama de la planta en que come, lo cual parece imprescindible para que el animal pueda morder con los dientes delanteros (región rostral de las mandíbulas); no se observó ningún ejemplar que mordiera con los dientes laterales; 2) fue evidente que, fuera cual fuese el alimento ingerido, la pauta final de la secuencia de comer era siempre la de "relamerse": ésta parecía tener la función evidente de eliminar restos de comida que pudiesen quedar en las mandíbulas en el caso de alimentos vegetales; esto no resultó tan evidente en el caso de haber ingerido insectos.

IV) Pausas de alarma

"Quieto-alerta". El eje corporal del animal se halla formando un ángulo, no mayor de 30° con respecto al sustrato, durante la realización de la pauta. La cabeza se mantiene erguida y las patas delanteras ligeramente extendidas quedando, por tanto, la primera porción del tronco separada del sustrato. La posición del animal se mantiene, pero cambia la postura al realizar, algunas veces, cortos movimientos de cabeza y frecuentes movimientos oculares. No se notó ningún lugar preferente donde los animales realizasen esta pauta (fig. 18).

Este tipo de comportamiento se observó que aparecía generalmente entre dos desplazamientos o a continuación de la pauta "quieto con cabeza y patas delanteras extendidas" (= "exhibición").

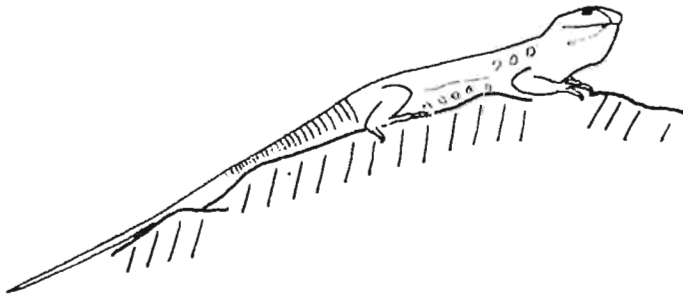


Fig. 18. Pauta de "quieto-alerta".

Su función parece ser la de una obtención de información por parte del animal del medio ambiente inmediato que le rodea. La impresión que daban los lagartos al ejecutar esta pauta era la de "prestar atención" a lo que ocurría en su entorno. Solía preceder a la huida frente a estímulos como ruidos o movimientos bruscos del observador.

La descripción dada para esta pauta así como su posible función coinciden, en lo fundamental, con las notas dadas para *Sceloporus undulatus* por CARPENTER (1962a) y con la dada por CLARKE (1965) para ejemplares de los géneros *Callisaurus*, *Cophosaurus* y *Holbrookia* (Fam. Iguanidae).

Se notaron las mismas características para esta pauta en las observaciones de ejemplares en cautividad.

V) *Pautas de agresión y defensa*1) *Extensión de patas delanteras y de región gular (= "impresionar")*.

El eje corporal del animal se presenta formando un ligero ángulo (entre 20° y 30°) con el sustrato. Las patas delanteras se extienden mucho, quedando como consecuencia la cabeza y la primera porción del cuerpo elevados, aunque aquella inclina el hocico hacia abajo ligeramente. El tegumento de la región gular se extiende formando una especie de bolsa. La primera parte del tronco del animal se comprime, siendo entonces muy aparentes los ocelos azules laterales presentes en esta zona (fig. 19).

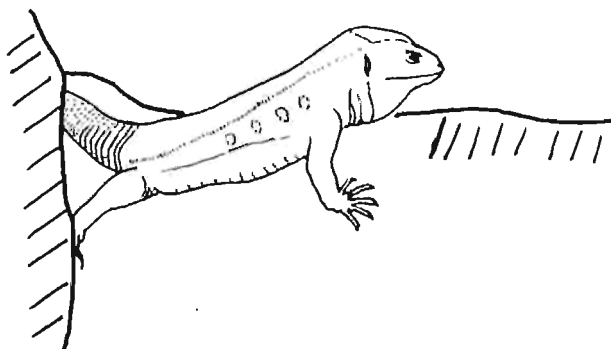


Fig. 19. Pauta de "impresionar".

La posición del animal se mantiene durante unos momentos, si es que no va seguida del desplazamiento hacia el otro animal frente al que realiza esta pauta. La postura, sin embargo, cambia ligeramente al efectuar la cabeza un pequeño movimiento de giro en dirección al otro lagarto.

No se observó lugar preferente de realización de esta pauta, aunque es cierto que bastó a veces la presencia de otro lagarto adulto a una distancia de 3 a 4 metros para que se realizase el "impresionar".

2) *Desplazamiento rápido hacia otro animal (= "perseguir")*.

Después de mantener durante unos segundos la conducta descrita anteriormente, el animal que "impresionaba" se desplazaba, generalmente, hacia el otro macho, persiguiéndole a veces durante un largo trecho (hasta 5 ó 6 metros). El desplazamiento de ambos era rapidísimo, por lo que fue prácticamente imposible descubrir si existía alguna característica diferencial durante el mismo.

Por esta misma causa y porque, generalmente, el animal perseguido se escondía entre las piedras, no se observó si el animal perseguidor alcanzaba al perseguido o si llegaba a morderle.

3) *Chillido*. Durante la persecución fue claramente perceptible un sonido similar a un chillido o quejido, producido con toda probabilidad por el animal perseguido.

El sonido es agudo y de corta duración, pudiéndose repetir varias veces en un corto período de tiempo.

El comportamiento agresivo que se ha descrito fue claramente evidenciado en lagartos machos frente a otros de similares características morfológicas. En varias ocasiones bastó que un macho adulto, que recorría frecuentemente la zona estudiada de un extremo a otro, viese a una distancia de 3 a 4 metros a otro macho de similares características para que ejecutase la primera fase de la agresión ("impresionar") y, de inmediato, se desplazase rápidamente hacia él, persiguiéndole.

Otras veces, al situarse un animal de talla media en las inmediaciones de uno adulto, éste se desplazaba lentamente hacia él ejecutando la pauta de "impresionar" con poca intensidad, sin perseguirle con tanta espectacularidad como la observada para otros machos adultos.

En las últimas observaciones realizadas en marzo de 1978 se pudo notar como esta secuencia era realizada por un macho adulto al acercarse a una hembra, lo que se correspondería con lo observado en *Sceloporus undulatus* (CARPENTER, 1962a) y en *Lacerta viridis*, *Podarcis melisellensis* y *P. sicula* (VERBECK, 1972), donde se describe esta conducta como iniciación al cortejo.

La pauta de "impresionar" fue descrita ya por KRAMER (1937) en las especies *P. melisellensis*, *P. sicula* y *P. muralis*, y por KITZLER (1941) en *Lacerta agilis*, *L. viridis* y *L. strigata*, correspondiéndose las características aquí descritas para esta pauta en *Gallotia galloti galloti* con las realizadas por tales autores. Algo distinto se observa, sin embargo, cuando se la compara con la descrita por JENSSSEN (1975) en *Phenacosaurus heterodermus* (Fam. Iguanidae), ya que en esta especie el macho ejecuta movimientos verticales de la cabeza acompañando a las demás características de "impresionar" ya descritas. Igual ocurre en otros iguánidos, aunque la duración y amplitud de estos movimientos de cabeza parecen variar según las especies.

La audición de un corto quejido o chillido que se producía con toda probabilidad por el lagarto que huía durante la persecución agresiva, se ha asocia-

do con un mecanismo de defensa, por su posible función como inhibidor de la agresión del animal atacante.

Según GANS y MAGESON (1973): "numerosos lagartos expelen aire por la boca cuando están excitados, produciendo así un sonido". Así mismo estos autores citan que los varánidos y algunos lacértidos "chillan".

BISCHOFF (1971) y VOGEL (1975), por otro lado, han citado la producción del sonido en la especie que se ha estudiado, advirtiendo el primero de ellos que tal chillido "parece tener importancia sobre todo en el comportamiento de defensa *de su zona*", lo que no se corresponde con lo observado por nosotros.

VI) Pautas de territorialidad

1) *Quieto con cabeza y patas delanteras extendidas* (= "exhibición").

Durante la realización de esta pauta el eje corporal del animal forma un ángulo no mayor de 30° con respecto al sustrato. La cabeza se mantiene erguida y las patas delanteras extendidas, de tal forma que la primera porción del tronco queda elevada con respecto al sustrato. Las patas traseras y la cola permanecen apoyados (fig. 20).

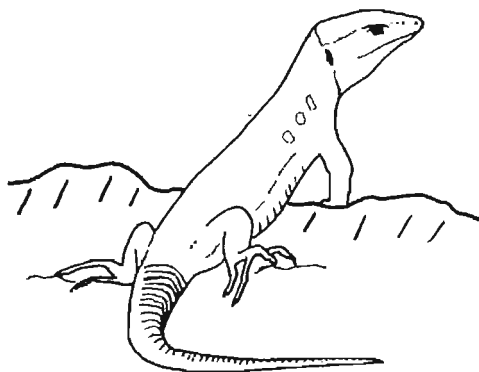


Fig. 20. Pauta de "quieto con cabeza y patas delanteras extendidas".

Esta pauta se realizó, generalmente, por los lagartos sobre piedras o rocas algo o bastante elevadas sobre el nivel medio del terreno colindante. Se presentó, usualmente, entre dos desplazamiento del animal o después de la pauta

“quieto-apoyado” (=“soleamiento”). Ocasionalmente el lagarto cerraba los párpados mientras mantenía esta postura.

En cautividad, y en animales aislados, no se observó la realización de este tipo de comportamiento.

Algunas de sus características coinciden con las citadas para especies de la Familia Iguanidae, por otros autores (CARPENTER, 1961b, 1962b, 1963, 1966, 1967; BERRY, 1974) mientras que difieren en otras. Así, la característica general común en las especies estudiadas es la elevación de la parte delantera del cuerpo, mediante la extensión de las patas delanteras. Pero, por otro lado, en algunos de estos iguánidos se comprime ligeramente la primera porción del tronco y se extiende algo la región gular, como en la primera fase del comportamiento agresivo observado en *Gallotia galloti galloti* y en otras especies. Otra diferencia es que, en esta especie no se observó movimiento alguno de la cabeza durante la realización de esta pauta, mientras que en las especies *Sauromalus obesus* (BERRY, 1974), *Urosaurus*, *Uta* y *Streptosaurus* (CARPENTER, 1962b), *Anolis carolinensis* (CREWS, 1975), *Sceloporus cyanogenys* (GREENBERG, 1976), así como en otros iguánidos, se presentan movimientos verticales de la cabeza, según diferentes secuencias en las distintas especies.

Respecto a su posible función, parece apresurado aquí emitir una hipótesis. La impresión general, sin embargo, es que, en esta postura, el lagarto parece “exhibirse” frente al medio que le rodea. En otras especies, de la Familia Iguanidae, diversos autores han hipotetizado como posible función la de “declaración territorial” o “afirmación” (BERRY, 1974; CARPENTER, 1961a, 1961b, 1962a; CARKE, 1965; JENSSEN, 1970a).

Por último, es interesante anotar que se ha utilizado esta pauta como carácter taxonómico para comparar diversas especies de iguánidos, mediante el análisis estadístico de sus características (JENSSEN, 1971, 1975, 1976, 1977)

2) *Recorridos fijos.*

Se han relacionado también con comportamiento territorial, los desplazamientos observados en un ejemplar macho adulto, de los Abrigos del Porís, el cual recorrió, en varios días de observación, de un lado a otro, la zona elegida (varias veces cada día), cubriendo un área aproximada de 16 metros cuadrados.

Durante estos desplazamientos ocurrió en varias ocasiones que, al observar a otro macho adulto a una distancia de 3-4 metros, se dirigiera rápidamente hacia él, presentándole la pauta de “impresionar” o le persiguiera con gran rapidez.

VII) *Pautas de exploración**Proyección de lengua (= "olfateo").*

Cuando el animal ejecuta esta pauta el eje corporal del mismo se mantiene paralelo al sustrato o formando un ligero ángulo con él. La posición es variable, ya que cuando el lagarto proyecta la lengua fuera de su boca, éste puede estar en "quieto-apoyado" o desplazándose. Al mismo tiempo de proyectarse la lengua, la cabeza sufre un ligero movimiento vertical.

No se ha observado lugar preferente de realización para esta pauta; sin embargo, la lengua podía proyectarse al aire (fig. 21), sobre alguna parte del sustrato o incluso sobre excrementos de la propia especie (véase apartado siguiente).



Fig. 21. Pauta de "proyección de lengua" ("=olfateo").

En terrario esta pauta mantuvo las características citadas.

Según BRATTSTROM (1971), la función de este tipo de comportamiento no está clara. Sin embargo, se ha mostrado experimentalmente en Squamata la importancia de la lengua como agente colector de partículas olorosas que pueden así ser depositadas en la vecindad del órgano de Jacobson (BAUMANN *et al.*, en GUIDE, 1970). Así mismo PRATT (1948) distinguió varios tipos de estos órganos dentro de los reptiles, estableciendo que en los lacértidos la lengua, al ser larga, estrecha y bífida, permite la inserción directa de partículas en el mismo orificio del canal de Jacobson.

VIII) *Pautas de función poco aparente*1) *Movimientos alternados de pata delantera sobre sustrato (= "pataleo").*

El eje corporal del animal se mantiene paralelo al sustrato. El cuerpo se apoya excepto en la primera parte, quedando la cabeza ligeramente erguida, adoptando una postura similar a la de "quieto-cabeza elevada". En esta situa-

ción una de las patas delanteras golpea repetitivamente el sustrato en un movimiento corto y rápido. Vista dicha extremidad lateralmente parece seguir una trayectoria circular, siendo el sustrato una de sus tangentes.

Esta pauta se presentó, en la mayor parte de las veces, inmediatamente después de que el animal se detuviera a continuación de un desplazamiento. La ejecución de la misma no pareció estar relacionada con la presencia de otros ejemplar-es en las cercanías.

Se ha descrito un comportamiento similar a éste en varias especies de *Amphibolurus*, Familia Agamidae (BRATTSTROM, 1971; CARPENTER, 1970), habiéndolo asociado estos autores con ciertas formas de conducta social en animales "dominantes" y "subordinados". Así mismo, se observó un comportamiento similar en *Podarcis sicula*, *P. melisellensis* y *L. vivipara* (VERBEEK, 1972), presentándolo las hembras y animales "subordinados" en algunas situaciones sociales.

En *Gallotia simonyi stehlini* también se ha observado esta pauta de comportamiento con idénticas características a las descritas para *Gallotia galloti galloti*, pero con la única excepción de que el movimiento, en la primera especie, parece ser más lento y ejecutarse un número menor de veces. (MOLINA BORJA, en preparación).

Este tipo de comportamiento no se observó en cautividad por parte de ejemplares aislados, pero sí en ejemplares mantenidos en colonia, aunque en este caso la frecuencia de ejecución pareció ser mucho menor que en el campo.

2) Proyección de lengua sobre excrementos.

GARCÍA CASANOVA (comunicación personal) a partir de observaciones en la zona de Santa María del Mar, nos informó de la existencia de una pauta, en algunos ejemplares machos, consistente en la proyección de la lengua sobre excrementos presentes en su área de campeo y pertenecientes a la propia especie.

IX) Pautas que se observaron en terrario, pero no en el campo

1) *Saltar*. A continuación de presentar la pauta de "quieto-alerta" o de movimientos orientativos de la cabeza, se observó, en bastantes ocasiones, como los lagartos proyectaban su cuerpo hacia arriba, en dirección a la pared del terrario, en un movimiento rápido de salto. Generalmente, éste finalizaba con el animal en posición de "quieto" o "quieto-alerta", pero otras veces el animal

podía quedar apoyado sobre la pared, realizando entonces la pauta de trepar ya descrita.

2) *Quieto-trepar*. Esta pauta solía seguir a las de trepar o saltar y consistía en la permanencia del animal en posición vertical, apoyado sobre sus patas traseras y cola en el sustrato y con sus patas delanteras y resto del cuerpo sobre la pared del terrario (fig. 11).

3) *Escarbar*. A partir de la postura de "quieto-cabeza elevada" o de movimientos orientativos de la cabeza, el lagarto inclinaba la cabeza hacia el sustrato e iniciaba el movimiento de una de las patas delanteras, de adelante hacia atrás sobre aquel, desplazando con ello cierta cantidad de la piedra pómez desmenuzada que formaba el mismo. Este movimiento solía repetirse con la extremidad usada inicialmente en una secuencia continua.

4) *Beber*. Para realizar esta pauta el lagarto inclinaba la cabeza sobre el recipiente que contenía el agua y a continuación ejecutaba movimientos repetitivos de proyección y retracción de la lengua sobre o dentro del líquido.

5) *Quieto-beber*. Después de realizar la pauta anterior, muchas veces, el animal extendía sus patas delanteras al mismo tiempo que elevaba la cabeza, quedando en esta postura durante algún tiempo (fig. 22).

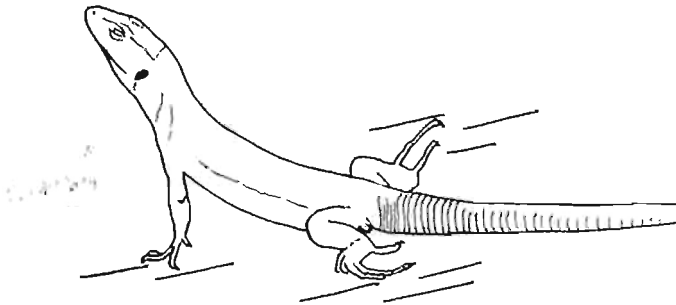


Fig. 22. Pauta de "quieto-beber".

X) Pautas de cortejo y apareamiento

Durante el período total de tiempo dedicado a la observación del comportamiento en el campo, con vistas al establecimiento del etograma de la especie,

no se observaron pautas relacionadas con cortejo y apareamiento, con excepción de lo ya citado en la discusión de la pauta de "impresionar". Es por ello que no se incluyen aquí descripciones precisas de las pautas implicadas.

Ultimamente (junio de 1980), sin embargo, en una observación de una pareja de lagartos, realizada en Llano del Moro (El Rosario, Tenerife), pudo verse como el macho se acercaba a la hembra lentamente y realizaba, al mismo tiempo, unos casi imperceptibles movimientos de cabeceo, lo que se asemeja a lo descrito, por otros autores para iguánidos (JENSSEN, 1975; BERRY, 1974; CARPENTER, 1962b, y GREENBERG, 1976) en las secuencias de exhibición o cortejo.

Por otra parte, y a partir de fotos obtenidas por C. Silva de una pareja de lagartos de la subespecie *Gallotia galloti caesaris*, de la isla de El Hierro, se comprobó la fase final de la cópula, ya citada, por otra parte, por BOHME y BISHOFF (1976) en *G. galloti galloti*, *G. Galloti gomerae* y *G. simonyi steblii* y que me fue descrita personalmente por Carnero en 1979 a partir de observaciones sobre *G. galloti galloti* en la localidad de Valle Guerra.

Tal comportamiento consiste en que el macho, a la vez que con la boca muerde un trozo de piel del cuello de la hembra, coloca su región pélvica bajo la de ésta y acercándola a su cloaca introduce uno de sus hemipenes.

VALORACIÓN Y DISCUSIÓN GENERAL

Globalmente, el etograma de *Gallotia galloti galloti* se nos presenta con una mayor variedad de pautas de comportamiento que la esperada, aunque sin llegar a la diversidad descrita para otras especies (*Sceloporus cyanogenys*, GREENBERG, 1976). En este último caso hay que tener en cuenta que las unidades de comportamiento elegidas fueron más simples.

En cuanto a su grado de especialización nos parece evidente que es menor que el de otras especies estudiadas de la Familia Iguanidae y similar al de otras especies, del mismo género, europeas. Esta diferenciación debe estar relacionada, probablemente, con la mayor antigüedad filogenética de los lacértidos.

Así, por ejemplo, para el comportamiento de exhibición, la pauta específica en *Gallotia g. galloti* es menos compleja en su estructura que la descrita en especies de la Familia Iguanidae (CARPENTER, 1961, 1962, 1963, 1965, 1967; JENSSEN, 1971, 1975, 1977), aún cuando parece existir un patrón común básico. Mientras que en la especie objeto de estudio este patrón consistió en la extensión de las patas delanteras y la elevación de la cabeza, en varias especies

de iguánidos a este patrón se añaden movimientos de cabeceo, e incluso a veces, extensión de la región gular.

Igualmente, en la primera fase de la agresión ("impresionar"), el lagarto de Tenerife parece menos especializado que los iguánidos americanos, ya que éstos, debido probablemente a sus peculiares condiciones ecológicas, han desarrollado una mayor capacidad de extensión y conspicuidad de la región gular (muy importante en esta pauta), gracias a adaptaciones morfológicas y de coloración.

En lacértidos europeos la descripción de dicha pauta se asemeja grandemente a lo observado para *G. g. galloti* (VERBEEK, 1972).

Nos ha resultado de gran interés el descubrimiento hecho por GARCÍA CASANOVA (comunicación personal) en la especie que estudiamos de la pauta mediante la cual un ejemplar macho adulto proyectaba su lengua sobre un excremento de su propia especie. Esta pauta no se ha visto descrita para otras especies y aunque bien pudiera formar parte, simplemente, de la "exploración olfativa" del habitat del animal no se descarta la hipótesis de que implique el "reconocimiento" de estímulos químicos, propios o de otros congéneres.

En observaciones no publicadas sobre ejemplares de *Gallotia simonyi simonyi* se detectó como un ejemplar joven de esta especie cogía con sus mandíbulas un excremento y lo ingería a continuación. Esta pauta, caso de presentarse en otros ejemplares de la población, podría interpretarse en esta ocasión como una adaptación alimenticia a un habitat desfavorable. No se ha detectado en *G. galloti galloti*.

Por otra parte, el comportamiento de *G. g. galloti* aparece muy adaptado a su habitat, de escasa cobertura vegetal, siendo ésta además poco diversa en especies.

En cuanto al uso del espacio, fueron los ejemplares machos adultos los que se desplazaban más frecuentemente ocupando con preferencia zonas específicas dentro del área estudiada. Durante las primeras horas de la mañana sus desplazamientos se efectuaban *sobre* las piedras que formaban el sustrato, pero a medida que avanzaba el día lo hacían *entre* los huecos dejados por aquellas, perdiéndolos de vista el observador con frecuencia. Usualmente tales desplazamientos concluían cuando el animal regresaba a lugares cercanos a la base de los balos (*Plocama pendula*), en la sombra.

Este comportamiento está en concordancia con lo observado en otros muchos lagartos y está relacionado claramente con los fenómenos de territorialidad y regulación conductatorial de la temperatura en estos animales. De todas

formas, se necesitan estudios precisos sobre estos aspectos del comportamiento en esta especie para poder apreciar bien posibles convergencias o divergencias.

En cuanto al comportamiento de alimentación, se mostró claramente relacionado con las especies vegetales presentes, trepando los animales para alcanzar sus flores y hojas en el caso de *Schizogine cericea* y *Euphorbia regis-jubae*. Respecto a *Plocama pendula*, su basicarpia y el que su fruto sea el único presente en ciertas zonas durante el verano, hace que los lagartos lo coman, contribuyendo así a la dispersión de esta especie vegetal ya que las semillas mantienen su capacidad de germinación después de haber pasado por el tracto digestivo de los animales (BARQUIN, 1975).

Finalmente, la capacidad de adaptación del comportamiento al habitat encontrada en *G. g. galloti* nos explica el hecho evidente de su presencia, casi constante, en diferentes ecosistemas de la isla y nos plantea el problema de un futuro esclarecimiento de los mecanismos precisos que permiten tal adaptación.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Fernando Alvarez González, investigador del C.S.I.C. en la Estación Biológica de Doñana, por la revisión del original y por su ayuda.

RESUMEN

Se realiza una descripción de los tipos de comportamiento observados en ejemplares de *Gallotia galloti galloti*, Familia Lacertidae, pertenecientes a una población natural en una superficie de 64 metros cuadrados, de una zona de Los Abrigos del Porís, así como en otros ejemplares observados ocasionalmente en el Cardonal de Güimar y Santa María del Mar (Sur de Tenerife). Se describen también las pautas de comportamiento de ejemplares mantenidos en terrario de laboratorio en el caso de que éstas no se hubiesen observado en el campo.

SUMMARY

The patterns of behaviour observed in some specimens of *Gallotia galloti galloti*, Fam. Lacertidae, studied in an area of 64 square metres from Los Abrigos del Porís and, occasionally, from other specimens in Cardonal de Güimar and Santa María del Mar (South of Tenerife) are described. Also, the patterns of behaviour (when different from field observations) observed in specimens kept in laboratory cages are described.

BIBLIOGRAFÍA

- ALTMANN, S. A. (1962a): A field study of the sociobiology of rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 102: 338-435.
- ANDRADE CUNHA, W. H. de (1976): Alguns princípios de categorização, descrição e análise do comportamento. *Ciencia e Cultura*, 28 (1): 15-24.
- ARNOLD, D. E. N. (1973): Relationship of the Palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammotromus* (Reptilia: Lacertidae). *Bull. Brit. Mus. Natur. Hist.*, 25 (8): 291-366.
- AVERY, R. A. (1976): Thermoregulation, metabolism and social behaviour in Lacertidae. En A.d'A Bellairs and Barry Cox: *Morphology and Biology of Reptiles*. Linnean Society of London by Academic Press.
- BARQUIN, E. (1975): Diseminación de plantas canarias. Datos iniciales. *Vieraea*, 5 (1975) n.º 1-2: 38-60.
- BERRY, K. H. (1974): The ecology and social behavior of the chuckwalla, *Sauromalus obesus obesus*, Baird. *University of California Publications in Zoology*, vol. 101.
- BISCHOFF, W. (1971): *Lacerta galloti galloti*, Duméril et Bibron, 1839, die Eidechse von Teneriffa. *Aquarien und Terrarien*, 18: 308-311.
- , H. K. NETTMANN y S. RYKINA (1979): Ergebnisse einer herpetologischen Exkursion nach Hierro, Kanarische Inseln. *Salamandra*, 15 (3): 158-175.
- BOHME, W. y W. BISCHOFF (1976): Das Paarungsverhalten der kanarischen Eidechsen (Sauria; Lacertidae) als systematisches Merkmal. *Salamandra*, 12 (3): 109-119.
- BOULENGER, G. A. (1920): *Monograph of the Lacertidae*. Vol. I. Trust. Brit. Museum. London.
- BRATTSTROM, B. H. (1971): Social and thermoregulatory behavior of the bearded Dragon, *Amphibolurus barbatus*. *Copeia* 3: 484-497.
- (1974): The evolution of Reptilian Social Behavior. *Americ. Zoologist*, 14 (1): 35-51.
- CARPENTER, C. C. (1961a): Patterns of social behavior of Merriam's Canyon lizard (*Sceloporus m. merriami*-Iguanidae). *The Southw. Nat.*, 6 (3-4): 138-148.
- (1961b): Patterns of social behavior in the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Copeia*, 4: 396-405.
- (1962a): Patterns of behavior in two Oklahoma lizards. *Amer. Mid. Nat.* 67: 132-151.
- (1962b): A comparison of the patterns of display of *Urosaurus*, *Uta* and *Streptosaurus*. *Herpetologica*, 18: 145-152.
- (1963): Patterns of behavior in three forms of the fringe-toed lizards (*Uma*-Iguanidae). *Copeia*, 2: 406-412.
- (1965): The display of the Cocos Island Anole. *Herpetologica*, 21, n.º 4: 256-260.
- (1966): Comparative behavior of the Galapagos lava lizards (*Tropidurus*). *Proc. Galapagos Acad. Sci. Ser. 4*, 34: 269-273.
- (1967): Display patterns of the mexican iguanid lizards of the genus *Uma*. *Herpetologica*, 23, n.º 4: 285-293.
- (1970): Behavior patterns of three species of *Amphibolurus* (Agamidae). *Copeia*, 1970: 497-505.

- CLARKE, R. F. (1965): An ethological study of the iguanid lizard genera *Callisaurus*, *Cophosaurus* and *Holbrookia*. *Emp. State Res. Stud.* 13: 1-66.
- CREWS, D. (1975): Inter and intraindividual variation in display patterns in the lizard *Anolis carolinensis*. *Herpetologica*, 31, n.º 1: 37-47.
- CRUCE, M. (1972): L'influence de la température sur le comportement du lézard *Lacerta taurica taurica* Pall. 1831. *Rev. Roumaine de Biologie*, 17, n.º 5: 361-369.
- DISTEL, H. y VEAZEY, J. (1981): The behavioral inventory of the green iguana: a laboratory study. En *Iguanes of the world: behavior ecology and evolution*. Garland STPM Press, New York.
- EIBL-EIBBSFELDT, I (1953a): Zur Ethologie des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.) *Z. Tierpsychol.*, 10: 204-254.
- (1974): Etología, el estudio comparado del comportamiento. Omega, Barcelona.
- EVANS, L. T. (1948): Social habits of the black iguana, *Ctenosaura pectinata*. *Anat. Rec.*, 101: 57.
- GANS, C. y P. F. A. MADERSON (1973): Sound producing mechanisms in recent Reptiles: review and comment. *Am. Zool.*, 13 (4): 1195.
- GREENBERG, N. (1976): An ethogram of the blue spiny lizard, *Sceloporus cyanogenys* (Sauria, Iguanidae). *J. of Herpetology*, 11 (2): 177-195.
- (1976b): Thermoregulatory aspects of behavior in the blue spiny lizard *Sceloporus cyanogenys* (Sauria, Iguanidae). *Behaviour*, LIX, 1-2: 1-21.
- GUIBE, J. (1970): Les organes de l'olfaction. En: *Traité de Zoologie*, volume XIV, Reptiles, P. P. Grassé, ed., Masson, Paris.
- HEINROTH, O. (1910): Beitrage zur Biologie namentlich Ethologie und Physiologie der Anatiden, 5 *International Ornithologisches Kongress*, Verb. n.º 5, pp. 589-702.
- HINDE, R. A. (1970): Animal Behaviour. A synthesis of Ethology and Comparative Psychology. McGraw and Hill. London.
- HIRTH, H. F. (1963a): The ecology of two lizards on a tropical beach. *Ecol. Monogr.* 33: 83-112.
- HUNSAKER, D. (1962): Ethological isolating mechanisms in the *Sceloporus torquatus* group of lizards. *Evolution*, 16: 62-74.
- JENSSEN, T. (1970): The etho-ecology of *Anolis nebulosus* (Sauria: Iguanidae). *J. Herpetol.*, 4: 1-38.
- (1971): Display analysis of *Anolis nebulosus* (Sauria: Iguanidae). *Copeia*, 2: 197-209.
- (1975): Display repertoire of a male *Phenacosaurus heterodermus* (Sauria: Iguanidae). *Herpetologica*, 31: 48-55.
- y E. L. HOVER (1976): Display analysis of the signature display of *Anolis limifrons* (Sauria: Iguanidae). *Behaviour*, 57: 227-240.
- (1977): Evolution of the anoline lizard display behavior. *Am. Zool.*, 17: 203-215.
- KITZLER, G. (1941): Die Paarungsbiologie einiger Eidechsen. *Z. Tierpsychol.*, 4: 353-402.
- KRAMER, G. (1937): Beobachtungen über Paarungsbiologie und soziales Verhalten von Mauereidechsen. *Z. Morph. Okol. Tiere* 32: 752-783.
- LEYHAUSEN, P. (1965c): The communal organization of solitary mammals. *Symposia of the Zoological Society of London* 14, 249-263.
- LORENZ, K. (1931): Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden. *J. Ornithol.* 79: 67-127.

- (1950): The comparative method in studying innate behaviour patterns. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 4: 221-268.
- PRATT, C. W. M. (1948): The morphology of the ethmoidal region of *Sphenodon* and lizards. *Proc. Zool. Soc. London*, 118: 171-201.
- TINBERGEN, N. (1936): Zur Soziologie des Silbermöwe (*Larus a. argentatus* Pontopp.), *Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie der Vögel* 12: 89-96.
- (1950): El estudio del instinto. Siglo XXI Ed. S. A.
- URBAN, E. K. (1966): Quantitative study of locomotion in Teiid lizards. *Animal Behaviour*, XIII, 4: 513-529.
- VERBEEK, B.: (1972): Ethologische Untersuchungen an einigen europäischen Eidechsen. *Bonner Zoologische Beiträge*, 23: 122-151.
- VOGEL, P. (1975): Lautäußerungen bei Reptilien mit spezieller Berücksichtigung von *Lacerta galloti*. *Verh. Naturforsch. Ges. Basel.*, 85 (1-2): 135-153.
- VON FRISCH, K. (1957): La vida de las abejas (Ed. Labor).
- WHITMAN, O. (1919): The behavior of pigeons. *Carnegie Inst. of Wash. Pub.*, n.º 257, pp. 1-161.
- WEBER, H. (1957): Vergleichende Untersuchung des Verhaltens von Smaragdechsen (*Lacerta viridis*), Mauerechsen (*L. muralis*) und Perledechsen (*L. lepida*). *Z. Tierpsychol.*, 14: 448-472.

(Recibido 27 jul. 80)

MIGUEL MOLINA BORJA
Departamento de Fisiología Animal
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad de La Laguna
TENERIFE (España)

Organización temporal en las comunidades de aves*

CARLOS M. HERRERA

INTRODUCCIÓN

Entre los vertebrados, las aves son quizás el grupo para el cual se ha reunido más información acerca de la ecología de sus comunidades y, en gran medida, el reciente desarrollo en el conocimiento de la estructura de comunidades en vertebrados ha estado ligado al progreso en la comprensión de las comunidades de aves. Sin embargo, una breve inspección de la bibliografía sobre el tema nos revelará que la mayoría de los estudios sobre comunidades de aves han sido llevados a cabo durante la época de nidificación, y las revisiones efectuadas sobre patrones de comunidades se han centrado casi exclusivamente alrededor de este corto período de tiempo (p. ej. MACARTHUR 1971, CODY 1974). La comprensión de las comunidades de aves ha avanzado por medio del estudio intensivo de comunidades locales o gremios en puntos fijos en el tiempo, normalmente la época reproductiva (p. ej. MACARTHUR 1958, MORSE 1967, HOLMES y PITELKA 1968, CROWELL 1968, ORIANI y HORN 1969, JAMES 1971, JOHNSTON 1971, EDINGTON y EDINGTON 1972, CODY 1973, CACCAMISE 1974, OHLENDORF 1974, BEAVER y BALDWIN 1975, WHITMORE 1975, 1977), y/o mediante comparaciones en las que estuviese implicada la variación de algún parámetro ambiental. Tales estudios han tenido que ver con comparaciones islas-tierra firme (p. ej. CROWELL 1962, MACARTHUR et al. 1972, YEATON y

* Una versión preliminar y abreviada de este artículo fue presentada en el XVII Congreso Ornitológico Internacional, Berlín, junio de 1978, bajo el título «*Seasonal patterns in bird community organization. Local and global approaches*».

Organización temporal en las comunidades de aves*

CARLOS M. HERRERA

INTRODUCCIÓN

Entre los vertebrados, las aves son quizás el grupo para el cual se ha reunido más información acerca de la ecología de sus comunidades y, en gran medida, el reciente desarrollo en el conocimiento de la estructura de comunidades en vertebrados ha estado ligado al progreso en la comprensión de las comunidades de aves. Sin embargo, una breve inspección de la bibliografía sobre el tema nos revelará que la mayoría de los estudios sobre comunidades de aves han sido llevados a cabo durante la época de nidificación, y las revisiones efectuadas sobre patrones de comunidades se han centrado casi exclusivamente alrededor de este corto período de tiempo (p. ej. MACARTHUR 1971, CODY 1974). La comprensión de las comunidades de aves ha avanzado por medio del estudio intensivo de comunidades locales o gremios en puntos fijos en el tiempo, normalmente la época reproductiva (p. ej. MACARTHUR 1958, MORSE 1967, HOLMES y PITELKA 1968, CROWELL 1968, ORIAN y HORN 1969, JAMES 1971, JOHNSTON 1971, EDINGTON y EDINGTON 1972, CODY 1973, CACCAMISE 1974, OHLENDORF 1974, BEAVER y BALDWIN 1975, WHITMORE 1975, 1977), y/o mediante comparaciones en las que estuviese implicada la variación de algún parámetro ambiental. Tales estudios han tenido que ver con comparaciones islas-tierra firme (p. ej. CROWELL 1962, MACARTHUR et al. 1972, YEATON y

* Una versión preliminar y abreviada de este artículo fue presentada en el XVII Congreso Ornitológico Internacional, Berlín, junio de 1978, bajo el título «*Seasonal patterns in bird community organization. Local and global approaches*».

CODY 1974, NILSSON 1977), isla-isla (p. ej. DIAMOND 1970a,b, COX y RICKLEFS 1977, DIAMOND y MARSHALL 1977), intercontinentales (p. ej. CODY 1966, 1968, MACARTHUR et al. 1966, RECHER 1969, LEIN 1972, PIANKA y HUEY 1971), interhábitats (p. ej. MACARTHUR y MACARTHUR 1961, KARR y ROTH 1971, WIENS 1973, 1974a,b, CAROTHERS et al. 1974, ROV 1975, ABLE y NOON 1976) y sucesionales (p. ej. FERRY y FROCHOT 1970, KRICHER 1973, SHUGART y JAMES 1973, GLOWACINSKI y JARVINEN 1975), en las cuales se han considerado aspectos tales como diversidad específica, estructura trófica, reparto de recursos, etc.

Todas estas investigaciones han servido para perfilar los rasgos fundamentales de las comunidades de aves. Sin embargo, los estados previos y subsiguientes a la época reproductiva han sido habitualmente (yo diría incluso que sistemáticamente) ignorados, de manera que nuestro conocimiento actual está virtualmente restringido a comunidades durante el período reproductivo. Este hecho ha sido señalado por varios autores (p. ej. RECHER 1966, FRETWELL 1972a, BAKER y BAKER 1973, MORSE 1971), quienes han pedido, aunque aparentemente con poco éxito, un marco más amplio para los estudios de comunidades de aves. Sólo durante los últimos años se aprecia un aumento en el interés por las comunidades no-nidificantes y dichos estudios serán considerados más adelante en este artículo.

La presente contribución tiene dos objetivos. Por una parte, llamar la atención acerca de la significación que posee el considerar a las comunidades de aves como entidades dinámicas y las implicaciones que ello tiene para nuestro conocimiento de los patrones comunitarios. Por otra parte, presentar los dos posibles enfoques, global y local, que pueden ser usados a la hora de abordar el tema de la organización temporal. Cualquier intento de cubrir en un solo artículo dos temas de esta amplitud está condenado a no aportar más que un tratamiento superficial de cada uno de ellos. Advierto por tanto al lector que no debe esperar en este trabajo una revisión exhaustiva, sino más bien un tratamiento en el cual se apuntan algunos aspectos particulares que han sido frecuentemente ignorados al estudiar las comunidades de aves, dando lugar con ello a tratamientos bastante simplistas e irreales.

ORGANIZACIÓN ESTACIONAL Y HETEROGENEIDAD AMBIENTAL (EL ENFOQUE GLOBAL)

Las comunidades de aves experimentan llamativos cambios estacionales, sobre todo en áreas templadas (p. ej. HOGSTAD 1967, BLONDEL 1969, FROCHOT 1971, ANDERSON 1972, HOLMES y STURGES 1975), pero también incluso en re-

giones tropicales (MOREL y BOURLIERE 1962, BEALS 1970, FOGDEN 1972, GREILING 1972, MOREL y MOREL 1972, THIOLLAY 1975). Estos cambios afectan al número y la identidad de las especies que están presentes en un momento dado, así como a la abundancia total en términos de biomasa y número de individuos. A diferencia de aquellos otros vertebrados que entran en diapausa durante los períodos adversos, las poblaciones de aves que abandonan un área y desaparecen de ella, marchan a otras zonas para vivir allí temporalmente. Para estas especies el medio está constituido por parches disjuntos, un cierto número de los cuales es visitado secuencialmente durante el período completo de vida de un individuo determinado. El parcheo ambiental (parchiness) se revela en la naturaleza en un espectro interminable de escalas espaciales y surgen serios problemas cuando uno intenta obtener una definición útil y operativa de dicho parcheo (WIENS 1976). Sin embargo, me voy a limitar por el momento a considerar las escalas del parcheo sólo en base a la distancia existente entre las áreas geográficas extremas que una población determinada habita a lo largo de un ciclo anual. En este contexto, las aves como grupo han desarrollado evolutivamente la capacidad para explotar sistemas parcheados a escalas espaciales muchos más grandes que otros vertebrados menos móviles, además de aquellos otros patrones de utilización que están relacionados con parcheos a pequeñas escalas y que son compartidos por ambos grupos de vertebrados. Entre las aves, el espectro completo de estrategias espacio-temporales, desde los desplazamientos estacionales en los microhábitats de forrajeo mostrados por especies sedentarias (p. ej. HARTLEY 1953, STALLCUP 1968, JACKSON 1970, WILLSON 1972) hasta las migraciones intercontinentales (MOREAU 1952, 1972), puede ser considerado como un conjunto de respuestas al parcheo espacio-temporal a distintas escalas de tamaño. De hecho, en todos los casos la presencia física de los individuos es desplazada en el espacio y la única diferencia reside en la magnitud de la escala del desplazamiento, la cual es precisamente quien establece el eje del gradiente. Aunque todos los animales parecen responder al parcheo ambiental de alguna manera (WIENS 1976), es quizás entre las aves donde podemos encontrar a la vez un espectro más amplio de respuestas relacionadas con el parcheo (en términos del tamaño de la escala) y ejemplos más llamativos de respuestas adaptativas a la heterogeneidad espacio-temporal.

A pesar de la evidente heterogeneidad de los sistemas naturales, la mayoría de los modelos que constituyen la base teórica de la biología y ecología de poblaciones tratan de poblaciones que existen en puntos únicos del tiempo y el espacio. Hasta años relativamente recientes no han empezado los estudios eco-

lógicos a considerar seriamente la importancia fundamental de la heterogeneidad espacial (ver revisiones por LEVIN 1976a, WIENS 1976), aunque ha habido intentos previos en fechas muy anteriores (p. ej. SKELLAM 1951, HUTCHINSON 1951, HUFFAKER 1958, GADGIL 1971, LEVINS y CULVER 1971, HORN y MACARTHUR 1971). En consecuencia, la prevalecedora consideración de las comunidades de aves en puntos fijos del tiempo que he señalado en la introducción, ha sido en gran medida simultánea con el desarrollo de una teoría ecológica, basada sobre todo en modelos del tipo Lotka-Volterra, en la que no había lugar para incluir los posibles efectos de la textura espacial del medio ambiente. Es posible por tanto interpretar el restringido marco temporal de la mayoría de los estudios sobre comunidades de aves en las dos últimas décadas como la lógica consecuencia de las limitaciones impuestas por la teoría restringida y hasta irreal entonces en uso (ver p. ej. MACARTHUR 1972).

La mayoría de los tratamientos teóricos que consideran los efectos de la heterogeneidad espacio-temporal se han centrado en el análisis de los parámetros que describen el sistema completo dentro del cual está contenido el texturado ambiental, tales como por ejemplo estabilidad y diversidad. Este enfoque puede proporcionarnos una visión del sistema tal como se contempla desde fuera de sus límites y puede denominarse propiamente un enfoque global. Los resultados teóricos y empíricos obtenidos hasta la fecha han demostrado que la consideración de los efectos espaciales puede alterar sustancialmente nuestra concepción de la organización de las comunidades ecológicas. El potencial existente para la coexistencia y las interacciones específicas es alterado por la heterogeneidad espacio-temporal en combinación con la capacidad migratoria y/o dispersiva de los organismos implicados. El aspecto espacial del ambiente, por medio de las oportunidades que proporciona para el movimiento y la diversificación de hábitats, hace posible la coexistencia de especies que de otro modo no podrían sobrevivir juntas (ver p. ej. LEVIN 1974, 1976b, SLATKIN 1974, LUCKINBILL 1974, ARMSTRONG 1976, MURDOCH 1977). LEVIN (1976a,b) ha intentado catalogar algunos de los modos mediante los cuales el espacio sirve para facilitar la coexistencia y, en general, para aumentar la diversidad. Dicho autor los divide en tres grupos; los debidos a la "unicidad local" (local uniqueness), "diferencias de fase" (phase differences) y/o "dispersión" (dispersal).

En el caso de las comunidades de aves, los efectos de la unicidad local (o el mosaico ambiental, un equivalente más informal) sobre la estructura comunitaria, son bastante bien conocidos cuando los otros dos grupos de factores se dejan al margen y se usan enfoques del tipo Tiempo-fijo. Entre las comuni-

dades nidificantes estacionarias, los patrones de diversidad específica intra-hábitat (alpha diversity, WHITTAKER 1972) es ven afectados por la heterogeneidad espacial en forma de complejidad estructural del hábitat (MACARTHUR y MACARTHUR 1961, MACARTHUR 1964, KARR y ROTH 1971, BLONDEL et al. 1973, WILLSON 1974). Aunque rara vez ha sido cuantificada debidamente, la diversidad específica inter-hábitat (beta diversity) es otro efecto de la textura espacial sobre la diversidad de la comunidad (ORIAN 1969, JARVINEN y VAISANEN 1973, 1976, LOVEJOY 1975, KARR 1976b). La existencia de un mosaico ambiental de tipos de hábitat aumenta la diversidad total del sistema completo mediante incrementos en las diversidades respectivas de cada hábitat. Cada uno de estos últimos representa a su vez un nuevo mosaico cuya diversidad intra-hábitat depende del grado de complejidad de este mosaico en pequeña escala.

El análisis de la organización estacional de las comunidades de aves no tiene que ver sin embargo únicamente con la unicidad local, sino que inevitablemente introduce de modo simultáneo los otros dos aspectos fundamentales de la heterogeneidad: las diferencias de fase y las dispersión.

La migración entre áreas y los desplazamientos estacionales en el microhábitat de forrajeo implican ambos la explotación secuencial de dos o más parches ambientales cuyas rentabilidades están desfasadas. Nuevos parches tienden a ser explotados a medida que los precedentes se tornan poco rentables y/o los nuevos aumentan la rentabilidad relativa (HARTLEY 1953, GIBB 1954, 1956, ROOT 1967, ISENMANN 1977, para desplazamientos en microhábitat; MOREL y BOURLIERE 1962, MOREL 1973, CROME 1975, WOLF et al. 1976, FEINSINGER 1976, para distintos grados de comportamiento migratorio). A grandes escalas espaciales, los efectos del desfase entre parches sobre la estructura global del sistema se conocen razonablemente bien en unos pocos casos. Por ejemplo, en el Viejo Mundo, el desfase que existe entre las estaciones favorables en áreas templadas y las sabanas africanas al sur del Sahara, permite que el sahel sea una de las principales áreas de invernada para muchas especies terrestres de aves paleárticas (MOREL y BOURLIERE 1962, MOREL 1973, MOREL y MOREL 1972, 1974, THIOLLAY 1975).

Por otra parte, la explotación sucesiva de varios parches desfasados en productividad implica necesariamente la posesión por parte del organismo de una cierta capacidad para moverse a través del espacio que separa a unos parches de otros. Esta es precisamente la tercera de las componentes propuestas por LEVIN (1976a, b) y mencionadas anteriormente. En la práctica, difícilmente sería posible separar el fenómeno de la explotación de parches disjuntos y desfa-

sados del movimiento a través del espacio, ya que los parches se hallan, por definición, separados (LEVIN 1974).

En consecuencia, el estudio de la organización estacional de las comunidades de aves implica la consideración de los tres factores mediante los cuales la heterogeneidad facilita la coexistencia entre especies. Además, las aves como grupo reconocen y explotan el parcheo ambiental a lo largo de una amplia gama de escalas espaciales y esto produce una coincidencia muy amplia, en tiempo y espacio, de poblaciones y/o especies que han adoptado respuestas relacionadas con la exploración de parcheos a diferente escala espacial. Por estos motivos, las comunidades de aves constituyen un buen sistema de estudio para investigar los efectos de la textura ambiental sobre la estructura de comunidades de vertebrados y para verificar las predicciones generadas por los modelos teóricos que consideran la heterogeneidad ambiental. En la práctica, sin embargo, se necesitaría información extensiva acerca de los parámetros de los subsistemas (tales como tasas de migración entre parches, densidades de población dentro de cada parche, etc.) para verificar adecuadamente las predicciones de los modelos. Este tipo de información es virtualmente inexistente incluso para áreas pequeñas, sobre todo debido a dificultades insuperables a la hora de definir los parches en cuestión. Ello hace que el empleo de un enfoque global en el estudio de la organización temporal de las comunidades de aves sea aún una lejana posibilidad, al menos si ello ha de hacerse de una manera congruente con los modelos teóricos elaborados hasta ahora. La primera y fundamental tarea ha de ser la obtención de un criterio repetible para el reconocimiento de los parches ambientales y de general aplicabilidad (WIENS 1976). Creo que éste es un problema de índole más filosófica que ecológica que continuará preocupando a los investigadores durante muchos años todavía.

ESPACIO FIJO Y TIEMPO VARIABLE (EL ENFOQUE LOCAL)

Otro posible tipo de enfoque en el estudio de la organización estacional, aunque probablemente menos perfecto y conceptualmente más pobre que el global, puede ser el estudiar el sistema desde su interior. Mientras que en la perspectiva global el observador contempla al sistema desde el exterior, en la perspectiva que voy a llamar local atraviesa sus límites conceptuales y se coloca en el interior de un parche, donde podrá seguir los cambios que se produzcan en la estructura de la comunidad local con el transcurso del tiempo. Algunos

autores se han acogido explícitamente a este enfoque (RAITT y PIMM 1976, HERRERA 1977), mientras que otros muchos lo han hecho implícitamente (p. ej. BLONDEL 1969, CROME 1975, FEINSINGER 1976, WOLF et al. 1976, ULFSTRAND 1976, 1977).

La aproximación más sencilla consiste en seguir a lo largo del tiempo los mismos parámetros ecológicos que se han usado normalmente para la determinación de estructura en contextos de tiempo fijo, tales como por ejemplo diversidad específica, patrones de subdivisión de recursos, etc. Muchos autores han analizado cambios estacionales en diversidad específica y abundancia total (p. ej. BLONDEL 1969, BEALS 1970, VERNON 1970, MACLEAN 1970, MOREL y BOURLIERE 1962, ANDERSON 1972, HOLMES y STURGES 1975, RAITT y PIMM 1976, WEINER y GLOWACINSKI 1975), pero sin embargo los cambios en amplitud y solapamiento de nichos y los patrones de uso de recursos, sea para comunidades completas (HERRERA 1977) o gremios particulares (CROME 1975, FEINSINGER 1976, WOLF et al. 1976, ULFSTRAND 1976, 1977, STALLCUP 1968, WILLSON 1970), rara vez han sido abordados en las investigaciones.

En este contexto, resulta interesante considerar el siguiente aspecto: ¿en qué grado los parámetros que describen la estructura de una comunidad local en un momento dado dependen exclusivamente de las condiciones ambientales imperantes en ese momento?, o por el contrario, ¿dependen de sucesos o condiciones anteriores dentro o fuera del hábitat local considerado? Pueden distinguirse dos grupos de parámetros comunitarios, según que "rastreen" o no las condiciones ambientales a lo largo del tiempo.

*Parámetros comunitarios que "rastreen" las condiciones ambientales
a lo largo del tiempo*

La mayoría de los estudios realizados hasta la fecha han establecido sólidamente que en cualquier momento del ciclo anual de una comunidad, algunos de los parámetros que la describen en conjunto, como la diversidad específica o la abundancia total, están estrechamente relacionados con la disponibilidad de recursos en el hábitat en ese momento. Cuando se consideran los valores de solapamiento interespecífico en el uso de los recursos (espacio, alimento) no aparece sin embargo una relación tan nítida ni consistente. Se han registrado correlaciones positivas, negativas o nulas entre disponibilidad de recursos en un momento dado y el valor correspondiente de solapamiento de nichos (CROME 1975,

FEINSINGER 1976, HERRERA 1977, ULFSTRAND 1977). Esto no quiere decir sin embargo que no tengan lugar ciertos ajustes en la comunidad en respuesta a las condiciones de cada momento mediante alteraciones en el patrón de uso de los recursos, ya que cuando se analizan casos particulares en detalle, los cambios observables en patrones de utilización, con las consiguientes alteraciones en amplitud y solapamiento de nichos, son fácilmente relacionables con la disponibilidad de recursos (FEINSINGER 1976, WOLF et al. 1976, HERRERA 1978a). Por consiguiente, en algunos parámetros descriptivos globales, los estados temporales sucesivos de una comunidad local de aves están ajustados a las condiciones ambientales reinantes en cada momento. En cierto modo, por tanto, la estructura de la comunidad parece rastrear las condiciones ambientales locales a lo largo del tiempo. Por otra parte, si esto constituyese un fenómeno ampliamente extendido a lo largo de áreas geográficas suficientemente extensas, sería equivalente a un rastreo espacial del ambiente y, en tal caso, encontramos nuevamente la inseparabilidad de los patrones espaciales y temporales que he señalado en un apartado anterior.

Algunos de los resultados que han sido obtenidos en contextos de espacio fijo y tiempo variable son equivalentes a otros normalmente aparecidos en estudios del tipo tiempo fijo y espacio variable. Diversidad específica, abundancia y solapamiento y amplitud de nicho han sido relacionados con la abundancia y diversidad de recursos, así como con la presencia de competidores (MACARTHUR 1972b, CODY 1974, BROWN 1975, PIANKA 1973, 1975). Esto podría justificar el proponer algún tipo de equivalencia entre tiempo y espacio y, en este caso, el estudio de la organización estacional de las comunidades locales de aves no añadiría ningún elemento sustancialmente nuevo a nuestro conocimiento actual, si bien el uso equivalente del tiempo y el espacio podría sin duda generar una teoría de comunidades muchos más amplia y robusta. No obstante, esto es sólo parcialmente válido ya que, como se muestra a continuación, existen ciertos parámetros comunitarios que no "rastrean" las condiciones ambientales a lo largo del tiempo.

*Parámetros comunitarios que no "rastrean" las condiciones ambientales
a lo largo del tiempo*

Por comodidad, podemos distinguir dos grupos de parámetros, relacionados respectivamente con la comunidad en conjunto y con las especies individuales. Voy a tratar de aquellos en primer lugar.

Los cambios estacionales que se observan en los parámetros comunitarios globales son debidos, en primer lugar, a reemplazamientos en el sector de las especies no residentes, que cambian en identidad y abundancia, y en segundo lugar a cambios en la abundancia y patrón de uso de recursos que tienen lugar entre las especies residentes. Ambos tipos de alteraciones son procesos estacionales que se producen a diferentes escalas espaciales. La comunidad puede por tanto ser dividida en dos grupos de especies funcionalmente bien diferenciados: especies residentes y no residentes. Entendemos por residentes aquellas especies que forman parte de la comunidad de manera permanente, mientras que las no residentes son aquellas que están ausentes durante algún período de tiempo.

Ha sido aceptado generalmente por la mayoría de los autores que las especies no residentes que invaden periódicamente una comunidad explotan un exceso de recursos que los residentes no son capaces de monopolizar completamente (MOREAU 1952, 1966, BOURLIERE 1961, MOREL y BOURLIERE 1962,

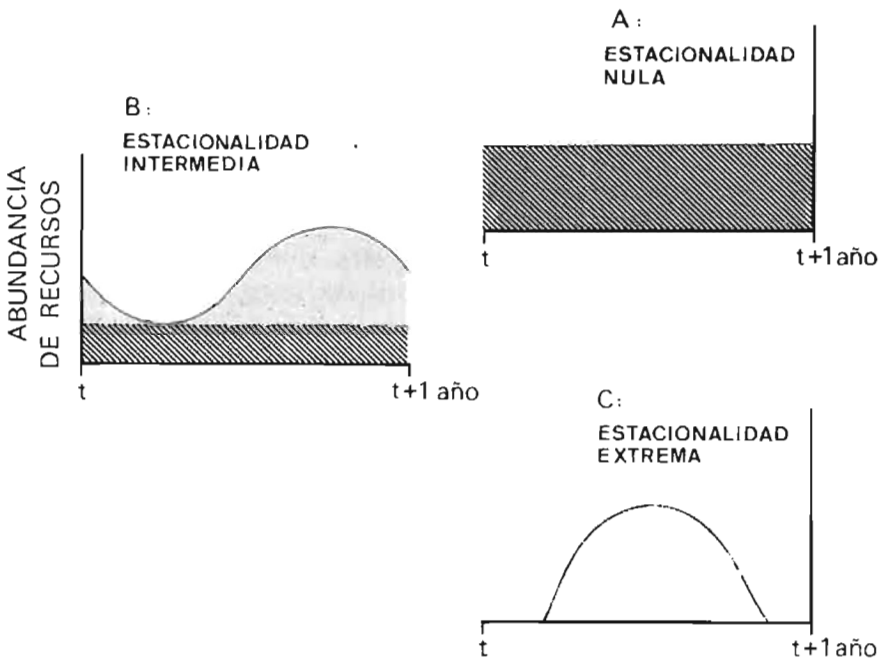


Fig. 1. Efecto de diversos grados de estacionalidad en la abundancia de un recurso determinado sobre su utilización relativa por parte de poblaciones de especies residentes (sector rayado) e invasores temporales (sector sombreado). Ver texto para más detalles.

COX 1968). Voy a usar un sencillo modelo gráfico basado en esta suposición general para ilustrar algunos aspectos relacionados con la organización estacional. Imaginemos un cierto recurso alimenticio, del tipo que generalmente uno piensa que es explotado por un gremio bien diferenciado, (p. ej. artrópodos del suelo, néctar, insectos voladores, etc.), y que se renueva a una tasa aceptablemente alta. Si la disponibilidad experimenta algún tipo de cambio periódico, entonces debe existir necesariamente un máximo y un mínimo (Fig. 1). El mínimo corresponderá a una época de escasez relativa y el máximo a un período de superabundancia relativa. El mínimo anual establece un nivel de disponibilidad del recurso que puede encontrarse de manera fiable en cualquier momento del ciclo anual. Suponiendo para simplificar que las poblaciones residentes no cambian en tamaño a lo largo del tiempo y que tampoco desplazan sus dietas hacia un alimento alternativo, entonces la explotación del recurso en cuestión efectuada por las poblaciones residentes puede representarse por la zona rayada bajo la curva. La utilización correspondiente a los no residentes sería la porción sombreada restante.

Distintos grados de estacionalidad de los recursos pueden dar lugar a las tres situaciones cualitativamente bien diferenciadas que se representan en la figura 1, desde ninguna estacionalidad en absoluto y consiguiente explotación exclusiva por los residentes (A), hasta fuerte estacionalidad con un período a nivel cero y consiguiente explotación exclusiva por especies invasoras no residentes (C). A y C deben ser situaciones más bien extremas en la naturaleza (la tundra ártica y la selva lluviosa tropical sería quizás sus homólogos aproximados), por lo que me centraré en el patrón más general del tipo B. La importancia relativa de los invasores durante los períodos de superabundancia del recurso depende no sólo de la disponibilidad absoluta en esos momentos, sino también del grado en que sea desfavorable la época de escasez para las poblaciones de especies residentes. En otras palabras, los invasores pueden alcanzar mayores tamaños de población mientras mayor sea el exceso temporal del recurso y más estrecho sea el "cuello de botella" representado por la estación adversa. Esta última magnitud determina el grado de saturación permitido a las poblaciones residentes. De este modo, la composición de la comunidad y sus gremios integrantes durante ciertos períodos no sólo depende de las condiciones reinantes en esos momentos, sino también de manera sustancial de circunstancias pasadas en el mismo habitat.

Mediante el análisis del patrón de distribución de los passeriformes europeos que son migrantes de larga distancia, he demostrado en otra ocasión (HE-

RRERA 1978b) que el porcentaje de individuos representado por este grupo en comunidades nidificantes de aves terrestres está negativamente correlacionado con la temperatura media del mes más frío del año. Cuando se consideran todos los invasores primaverales y no sólo los migrantes de larga distancia, sigue cumpliéndose igualmente esta relación (HERRERA, inédito). La temperatura del mes más frío debe estar estrechamente relacionada con la adversidad de la estación desfavorable, que en zonas templadas suele ser normalmente el invierno. CYBULIN (1977) ha demostrado que la abundancia total y la diversidad específica de las comunidades invernales de aves en zonas europeas y asiáticas de la U.R.S.S. guardan una fuerte correlación negativa con la severidad del clima invernal. Por otra parte, existe evidencia que relaciona las características del clima invernal con parámetros comunitarios tales como diversidad específica (TRAMER 1974b, KRICHER 1975), densidad de población (SHIELDS y GRUBB 1974) y comportamiento de forrajeo (GRUBB 1975, 1977). Por ejemplo, TRAMER (1974b) concluye que la severidad climática es el factor primario que determina la forma del gradiente invernal de diversidad específica en las comunidades de aves terrestres en Norteamérica.

En otro contexto, lo desfavorable de la época de sequía en las sabanas africanas para la avifauna residente puede explicar por qué estas áreas son regularmente invadidas por un gran número de migrantes paleárticos durante parte de la productiva estación lluviosa (MOREL y BOURLIERE 1962, MOREL y MOREL 1972, 1974, THIOLLAY 1975). Por el contrario, la selva lluviosa tropical, mucho menos estacional y saturada aparentemente con poblaciones de especies residentes, es apenas visitada por invasores de origen paleártico (BROSSET 1968, KARR 1976a). En estos casos, el sector residente de la comunidad actúa como un vector de información relacionada con sucesos acaecidos en el hábitat en el pasado, y esta información influye sobre los estados futuros de la comunidad.

Se ha supuesto en la figura 1 que el recurso explotado por el gremio es renovable y se produce continuamente a lo largo del ciclo anual. Esto no es una regla general, ya que algunos tipos de recurso se producen únicamente durante un período de tiempo muy corto y sufren una disminución progresiva con el tiempo como resultado de su explotación por los organismos consumidores. Este sería el caso de las semillas en áreas con un régimen de precipitación fuertemente estacional y/o impredecible. En estas situaciones, el agotamiento del recurso, o su disminución por debajo de un umbral crítico, realizado por una o varias especies en un momento dado afectará a la constitución futura del gremio de granívoros, impidiendo el uso del recurso por otras especies con pos-

terioridad hasta la llegada de una nueva fase de producción. Este es otro ejemplo de cómo la estructura comunitaria local puede depender de circunstancias pasadas pero no conozco ningún estudio que haya tratado este tema hasta la fecha.

Dentro de un gremio concreto que explote un recurso de estacionalidad intermedia (tipo B en figura 1), la adquisición de la condición de residente implica la monopolización de una cierta fracción de los recursos totales durante el ciclo anual completo, de la cual hayan sido excluidos los no residentes en tiempo ecológico o evolutivo, o estén siendo todavía excluidos activamente mediante mecanismos de competencia. Esta exclusión puede haberse llevado a cabo a través de oportunidades históricas para la pre-ocupación y/o mediante dominancia explotativa o interferente por parte de los residentes actuales. COX (1968) formuló la hipótesis de que la competencia interespecífica ha jugado un papel central en la evolución de la migración y presentó algunos resultados en apoyo de su teoría. En gremios de aves nectarívoras, la pre-ocupación de los recursos más permanentes por parte de los residentes parece alcanzarse mediante ventajas en eficiencia explorativa e interferente (FEINSINGER y CHAPLIN 1975, FEINSINGER 1976, WOLF et al. 1976). En bosque maduro tropical en Panamá, WILLIS (1966) ha encontrado que los migrantes están comportamentalmente subordinados a los residentes. Por otra parte, se ha demostrado también una escasa abundancia relativa de invernantes paleárticos y neárticos en comunidades de aves tropicales (MOREAU 1966, GRELING 1972, TRAMER 1974a, KARR 1976a, ULFSTRAND 1973, ULFSTRAND y ALERSTAM 1977), donde alcanzan bajas densidades, ocupan hábitats marginales y secundarios, y son aparentemente excluidos de los hábitats primarios escasamente estacionales y saturados con poblaciones residentes (BROSSET 1968, LECK 1972, TRAMER 1974a, CHIPLEY 1976, THIOLLAY 1977).

A la vista de los escasos resultados obtenidos hasta la fecha, uno obtiene la impresión de que las especies residentes tienen o han tenido algún tipo de superioridad sobre las no residentes, y poseen un papel dominante en la organización de gremios y comunidades. En gremios de aves nectarívoras neotropicales, las especies residentes han sido denominadas "especies organizadoras" o "centrales" (FEINSINGER 1976, WOLF et al. 1976). Este aspecto revela nuevamente que la configuración de un gremio o una comunidad observada en un momento determinado no depende totalmente de las condiciones ambientales que prevalecen durante ese período concreto.

Hasta ahora sólo he tratado de aquellos parámetros que no rastrean las

condiciones ambientales a través del tiempo a un nivel de comunidad. Sin embargo, como he señalado anteriormente, hay también algunos parámetros de este tipo que tienen que ver con las especies individuales.

El tamaño poblacional de las especies nidificantes que emigran del área de estudio puede verse seriamente afectado por sucesos que ocurran fuera de los límites puramente locales. El deterioro climático, la destrucción del hábitat y exposición a residuos tóxicos en sus áreas de migración e invernada, pueden tener un efecto sustancial sobre las poblaciones nidificantes de varias especies de passeriformes europeos y norteamericanos, como ha sido mostrado por varios autores (FRETWELL 1972a,b, BERTHOLD 1973, WINSTANLEY et al. 1974, ULFSTRAND y ALERSTAM 1977). Si es probable, como han sugerido algunos investigadores (LACK 1966, FRETWELL 1972a,b, SLAGSVOLD 1975), que las poblaciones de la mayoría de las especies de aves sean reguladas, al menos en parte, durante la época invernal, entonces la estructura de la comunidad y la intensidad de las interacciones interespecíficas pueden guardar sólo una relación parcial con las condiciones primaverales. Es difícil, como ha sugerido Ulfstrand (com. pers.), diseñar un experimento para demostrar que una población de aves migradoras está realmente regulada en invierno y no durante su período de nidificación y, de hecho, la mayoría de la evidencia disponible en favor de la regulación invernal procede de especies sedentarias. Sin embargo, en el presente contexto quizás no sea tan importante estar seguro de la regulación invernal como ser consciente de la poderosa influencia potencial que las condiciones invernales pueden tener sobre comunidades alejadas tanto en el tiempo como en el espacio.

La configuración morfológica de las comunidades nidificantes locales se ha interpretado habitualmente en términos de las presiones competitivas que supuestamente han estado operando durante el período de nidificación. Sin embargo, esto puede no ser así en algunos casos. Los limícolas (Charadriiformes) proporcionan un buen ejemplo a este respecto. El marcado patrón de diferenciación morfológica en estructuras alimenticias y de forrajeo que caracteriza a este grupo sirve para generar una nítida segregación ecológica durante los períodos de migración e invernada (EHLERT 1964, RECHER 1966, VIELLIARD 1973, FUCHS 1975, GOSS-CUSTARD et al. 1977a). Este último período parece ser una fase muy crítica dentro del ciclo anual (EVANS 1976, GOSS-CUSTARD et al. 1977b). Por otra parte, en las comarcas de cría la segregación interespecífica se consigue principalmente a través de diferencias en selección de hábitat y distribución geográfica, y en algunos casos las especies que coexisten localmente muestran una coincidencia extensiva en el uso de los recursos (HOLMES y PITELKA 1968, BA-

KER y BAKER 1973). Una conclusión posible es que, entre los limícolas, las interacciones competitivas experimentadas en los cuarteles de invierno pueden ser, con respecto a la diversificación de las estructuras de forrajeo, tan importantes o más que las condiciones prevalecedoras en sus áreas de nidificación (RECHER 1966, HOLMES y PITELKA 1968, MACLEAN y HOLMES 1971, LACK 1971, p. 316 para el género *Tringa*, BAKER y BAKER 1973).

Aunque haya sido estudiada en mucho menor detalle, puede sugerirse una situación similar en el caso de algunas especies de Pícidios. En este grupo, la utilización diferencial de nichos efectuada por los dos sexos, facilitada por un dimorfismo morfológico (SELANDER 1966), es máxima en invierno, cuando la abundancia relativa de alimento es la más baja del año (AUSTIN 1976, HOGSTAD 1976, 1977). Esto sugiere que las condiciones reinantes durante períodos diferentes al de nidificación han jugado un papel principal en la evolución del dimorfismo morfológico que hoy contemplamos.

Dado que las características morfológicas permanecen virtualmente inalteradas a lo largo del ciclo anual, un corolario inmediato es que la configuración morfológica de una comunidad de aves en un momento dado es, al menos en parte, el resultado de procesos y presiones selectivas que han operado durante otros períodos de tiempo y/o en otras regiones. La posesión por parte de una especie de unos rasgos morfológicos determinados condiciona su eficiencia explorativa y, por tanto, los patrones de uso de recursos (KARR y JAMES 1975, PARTRIDGE 1976a,b). Por consiguiente, los patrones de uso de recursos en el período de nidificación pueden verse afectados en cierta medida por las condiciones dominantes con las que se enfrentan las especies integrantes durante otras fases del ciclo anual referentes a la abundancia de alimento, identidad de los principales competidores e intensidad de competencia.

CONSIDERACIONES FINALES

La existencia de cambios estacionales en los parámetros que describen las comunidades locales puede verse como la manifestación, a una escala puntual, de un cierto número de procesos poblacionales surgidos en respuesta a la textura espacio-temporal del ambiente. De esta manera, podemos contemplar las alteraciones comunitarias estacionales teniendo como trasfondo un armazón teórico constituido por aquellos modelos que han sido diseñados para manejar la heterogeneidad espacial del ambiente y sus efectos sobre los atributos globales

de las comunidades. Por tanto, para estudiar las comunidades de aves podríamos hacer uso del lenguaje y los conceptos emanados de esta nueva generación de modelos "conscientes" de la heterogeneidad ambiental, de un modo que imitara al pasado y fructífero acoplamiento entre los modelos del tipo Lotka-Volterra y las investigaciones convencionales, a "tiempo-fijo", de las comunidades de aves.

Este enfoque global sería sin duda el más académico y perfecto. Sin embargo, en la práctica surgen muchas dificultades cuando los conceptos básicos han de ser transferidos de los modelos a las situaciones reales en el campo. A pesar de la formidable barrera que esto constituye para los esfuerzos investigadores, el enfoque global es potencialmente posible y representa un serio reto que debe ser asumido si pretendemos alcanzar una comprensión integral de las comunidades de aves.

El enfoque local es mucho más viable y en cierto modo proporciona un complemento al global. Mientras que los problemas del enfoque global son principalmente de naturaleza práctica y sus virtudes residen en el armazón teórico disponible, las limitaciones del enfoque local residen en su simplicidad excesiva y restringido marco espacial, y sus virtudes son la factibilidad práctica y la facilitación de la comprensión de los fenómenos intra-parche. Los procesos locales son realmente el origen de los globales, ya que estos últimos resultan simplemente del solapamiento y la combinación multiplicativa de las respuestas adaptativas a las condiciones locales. La distinción entre los tratamientos global y local es por tanto más un asunto de comodidad que de dicotomía real. Por otra parte, los estudios locales pueden tener la deseable cualidad de suscitar, en relación con la coexistencia de las especies, algunos problemas que no serían completamente reconocibles bajo un tratamiento global, tales como por ejemplo las relaciones competitivas entre residentes e invasores temporales, el efecto de sucesos previos ocurridos en el hábitat sobre la estructura de las futuras configuraciones específicas, etc.

Ya que la estructura de una comunidad en un momento dado del ciclo anual no está plenamente determinada por las condiciones reinantes en ese momento, debería por tanto diseñarse un concepto de comunidad mucho más amplio que el habitual, que la contempla como una configuración casi estática. Las sucesivas agregaciones temporales de especies que ocurren en una localidad no son totalmente independientes (ni totalmente dependientes) entre ellas. ¿Tenemos pues muchas formas temporales diferentes de una única comunidad, o por el contrario estamos ante muchas comunidades diferentes que se reemplazan?

zan unas a otras a lo largo del año en la misma localidad formando algún tipo de continuum temporal? Una respuesta adecuada a esta pregunta requiere a la vez una ampliación del concepto de comunidad y un marco más amplio en los estudios de comunidades de aves. Como mínimo, puede concluirse que el considerar la organización estacional de las comunidades de aves es un aspecto capital que debe ser considerado inevitablemente en el futuro y que sin duda merece muchas más atención de la que hasta ahora ha recibido.

AGRADECIMIENTOS

Muchas de las ideas presentadas en este artículo han surgido a partir de investigaciones financiadas por el Consejo Superior de Investigaciones Científicas a través de una beca predoctoral durante el período 1975-77. Staffan Ulfstrand leyó y comentó el manuscrito, aunque las inexactitudes o malas interpretaciones que se contengan en él quedan de mi absoluta responsabilidad. El Dr. D. Diego Jordano aportó una valiosa ayuda con su traducción de algunas partes del artículo de Cybulin. Juan A. Amat y Pedro Jordano me han estimulado con sus comentarios para que finalmente me decidiese a publicar este trabajo. Durante la redacción de la mayor parte del manuscrito, en la primavera de 1978, el apoyo moral y económico de Dori fue decisivo.

RESUMEN

En el presente artículo se intentan poner de manifiesto distintos aspectos de la organización de las comunidades de aves relacionados con su estructuración a lo largo de la sucesión estacional y que no han recibido una justa consideración hasta la fecha. Se destaca la importancia de considerar a las comunidades de aves como entidades dinámicas en cambio casi continuo y de introducir la variable temporal en los estudios de comunidades. Asimismo, se sugieren dos posibles enfoques para el estudio de la organización temporal, local y global, y a través de su análisis se exploran algunas de las implicaciones que presenta la explotación por las aves de mosaicos ambientales a distintas escalas de tamaño.

SUMMARY

This paper represents an attempt to suggesting several aspects of bird community organization, related to seasonal alterations in community structure, which have been not adequately recognized so far. Two different approaches to the study of seasonal or-

ganization, namely local and global ones, are suggested, and their analysis serves to explore some of the implications of birds' exploitation of patchy environments differing in size scale.

BIBLIOGRAFÍA

- ABLE, K. P. y B. R. NOON (1976): Avian community structure along elevational gradients in the Northeastern United States. *Oecologia (Berl.)* 26: 275-294.
- ANDERSON, S. H. (1972): Seasonal variations in forest birds of Western Oregon. *Northwest. Sci.* 46: 194-206.
- ARMSTRONG, R. A. (1976): Fugitive species: experiments with fungi and some theoretical considerations. *Ecology* 57: 953-963.
- AUSTIN, G. T. (1976): Sexual and seasonal differences in foraging of Ladder-backed Woodpeckers. *Condor* 78: 317-323.
- BAKER, M. C. y A. E. M. BAKER (1973): Niche relationships among six species of shorebirds on their wintering and breeding grounds. *Ecol. Monogr.* 43: 193-212.
- BEALS, E. W. (1970): Birds of a *Euphorbia-Acacia* woodland in Ethiopia: habitat and seasonal change. *J. Anim. Ecol.* 39: 277-297.
- BEAVER, D. L. y P. H. BALDWIN (1975): Ecological overlap and the problem of competition and sympatry in the Western and Hammond's flycatchers. *Condor* 77: 1-13.
- BERTHOLD, P. (1973): Über starken Rückgang der Dorngrasmücke *Sylvia communis* und anderer Singvogelarten im westlichen Europa. *J. Ornith.* 114: 348-360.
- BLONDEL, J. (1969): Sedentarité et migration des oiseaux dans une garrigue méditerranéenne. *Terre et Vie* 23: 269-314.
- C. FERRY y B. FROCHOT (1973): Avifaune et végétation. Essai d'analyse de la diversité. *Alauda* 41: 63-84.
- BOURLIERE, F. (1961): Symposium sur les déplacements saisonniers des animaux. Introduction. *Rev. Suisse Zool.* 68: 139-143.
- BROSSET, A. (1968): Localisation écologique des oiseaux migrateurs dans la forêt équatoriale du Gabon. *Biol. Gabonica* 4: 211-226.
- BROWN, J. H. (1975): Geographical ecology of desert rodents, pp. 315-341 in Cody, M. L. y J. M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge.
- CACCOMISE, D. F. (1974): Competitive relationships of the common and lesser nighthawks. *Condor* 76: 1-20.
- CAROTHERS, S. W., R. R. JOHNSON y S. W. AITCHISON (1974): Population structure and social organization of southwestern riparian birds. *Amer. Zool.* 14: 97-108.
- CHIPLEY, R. M. (1976): The impact of wintering migrant Wood warblers on resident insectivorous passerines in a subtropical Colombian oak woods. *Living Bird* 15: 119-141.
- CODY, M. L. (1966): The consistency of intra and inter-continental grassland bird species counts. *Amer. Natur.* 100: 371-376.

- (1968): On the methods of resource division in grassland bird communities. *Amer. Natur.* 102: 107-147.
- (1973): Coexistence, coevolution and convergent evolution in seabird communities. *Ecology* 54: 31-44.
- (1974): *Competition and the structure of bird communities*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- COX, G. W. (1968): The role of competition in the evolution of migration. *Evolution* 22: 180-192.
- y R. E. RICKLEFS (1977): Species diversity and ecological release in Caribbean land bird faunas. *Oikos* 28: 113-122.
- CROME, F. H. J. (1975): The ecology of fruit pigeons in tropical Northern Queensland. *Aust. Wildl. Res.* 2: 155-185.
- CROWELL, K. L. (1962): Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda. *Ecology* 43: 75-88.
- (1968): Competition between two West Indian flycatchers, *Elaenia*. *Auk* 85: 265-286.
- CYBULIN, S. M. (1977): (Geographic variation of birds' population density in the forest landscapes in winter). *Ekologiya* 56: 489-595. En Ruso, resumen en Inglés.
- DIAMOND, J. M. (1970a): Ecological consequences of island colonization by southwest Pacific birds. I. Types of niche shifts. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 67: 529-536.
- (1970b): Ecological consequences of island colonization by southwest Pacific birds. II. The effect of species diversity on total population density. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 67: 1715-1721.
- y A. G. MARSHALL (1977): Niche shifts in New Hebridean birds. *Emu* 77: 61-72.
- EDINGTON, J. M. y M. A. EDINGTON (1972): Spatial patterns and habitat partition in the breeding birds of an upland wood. *J. Anim. Ecol.* 41: 331-357.
- EHLHRT, W. (1964): Zur Ökologie und Biologie der Ernährung einiger Limikolen-Arten. *J. Ornith.* 105: 1-53.
- 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.
- FEINSINGER, P. (1976): Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecol. Monogr.* 46: 257-291.
- y S. B. CHAPLIN (1975): On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. *Amer. Natur.* 109: 217-224.
- FERRY, C. y B. FROCHOT (1970): L'avifaune nidificatrice d'une forêt de Chênes pedunculés en Bourgogne: étude de deux successions écologiques. *Terre et Vie* 24: 153-250.
- FOGDEN, M. P. L. (1972): The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis* 114: 307-343.
- FRETWELL, S. D. (1972a): *Populations in a seasonal environment*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- (1972b): The regulation of bird populations on konza prairie. The effects of events off of the prairie. *Proceed. 3rd Midwest Prairie Conf.*, pp. 1-6.
- FROCHOT, B. (1971): *Ecologie des oiseaux forestiers de Bourgogne et du Jura*. Tesis, Univ. Dijon.

- FUCHS, E. (1975): Observations sur les ressources alimentaires et l'alimentation des Becasseaux Variable, Minute et Cocorli, *Calidris alpina, minuta* et *ferruginea* en Méditerranée, au passage et pendant l'hivernage. *Alauda* 43: 55-69.
- GADGIL, M. (1971): Dispersal: population consequences and evolution. *Ecology* 52: 253-261.
- GIBB, J. (1954): Feeding ecology of tits, with notes on Treecreeper and Goldcrest. *Ibis* 96: 513-543.
- (1956): Food, feeding habits and territory of the Rock Pipit *Anthus spinoletta*. *Ibis* 98: 506-530.
- GLOWACINSKI, Z. y O. JARVINEN (1975): Rate of secondary succession in forest bird communities. *Ornis Scand.* 6: 33-40.
- GOSS-CUSTARD, J. D., R. E. JONES y P. E. NEWBERRY (1977a): The ecology of the Wash. I. Distribution and diet of wading birds. *J. Appl. Ecol.* 14: 681-700.
- , R. A. JENYON, R. E. JONES, P. E. NEWBERRY y R. L. B. WILLIAMS (1977b): The ecology of the Wash. II. Seasonal variation in the feeding conditions of wading birds. *J. Appl. Ecol.* 14: 701-719.
- GRELING, C. (1972): Sur les migrations et mouvements migratoires de l'avifaune éthiopienne, d'après les fluctuations saisonnières des densités de peuplement en savane soudanienne au Nord Cameroun. *L'Oiseau et R.F.O.* 42: 1-27.
- GRUBB, T. C. (1975): Weather-dependent foraging behavior of some birds wintering in a deciduous woodland. *Condor* 77: 175-182.
- (1977): Weather-dependent foraging behavior of some birds wintering in a deciduous woodland: horizontal adjustments. *Condor* 79: 271-274.
- HARTLEY, P. H. T. (1953): An ecological study of the feeding habits of the English titmice. *J. Anim. Ecol.* 22: 261-288.
- HERRERA, C. M. (1977): *Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes en el sur de España*. Tesis Doct., Univ. Sevilla.
- (1978a): Ecological correlates of residence and non-residence in a mediterranean passerine bird community. *J. Anim. Ecol.* 47: 871-890.
- (1978b): On the breeding distribution pattern of European migrant birds: MacArthur's theme reexamined. *Auk* 95: 496-509.
- HOGSTAD, O. (1967): Seasonal fluctuation in bird populations within a forest area near Oslo (southern Norway). *Nytt. Mag. Zool.* 15: 81-96.
- (1976): Sexual dimorphism and divergence in winter foraging behaviour of Three-toed Woodpeckers *Picoides tridactylus*. *Ibis* 118: 41-50.
- (1977): Seasonal change in intersexual niche differentiation of the Tree-toed Woodpecker *Picoides tridactylus*. *Ornis Scand.* 8: 101-111.
- HORN, H. S. y R. H. MACARTHUR (1971): Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology* 53: 749-752.
- HOLMES, R. T. y F. A. PITELKA (1968): Food overlap among coexisting sandpipers on northern Alaskan tundra. *Syst. Zool.* 17: 305-318.
- y F. W. STURGES (1973): Annual energy expenditure by the avifauna of a northern hardwoods ecosystem. *Oikos* 24: 24-29.
- HUFFAKER, C. B. (1958): Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27: 343-383.

- HUTCHINSON, G. E. (1951): Copepodology for the ornithologist. *Ecology* 32: 571-577.
- ISENMANN, P. (1977): Strategie spatio-temporelle d'alimentation de la Mouette Rieuse (*Larus ridibundus*) en Camargue. *Gerfaut* 67: 235-253.
- JACKSON, J. A. (1970): A quantitative study of the foraging ecology of Downy Woodpeckers. *Ecology* 51: 318-323.
- JAMES, F. C. (1971): Ordinations of habitat relationships among breeding birds. *Wilson Bull.* 83: 215-236.
- JARVINEN, O. y R. A. VAISANEN (1973): Species diversity of Finnish birds, I: Zoogeographical zonation based on land birds. *Ornis Fennica* 50: 93-119.
- y — (1976): Species diversity of Finnish birds, II: Biotopes at the transition between taiga and tundra. *Acta Zool. Fennica* 145: 1-35.
- JOHNSTON, D. W. (1971): Niche relationships among some deciduous forest flycatchers. *Auk* 88: 796-804.
- KARR, J. R. (1976a): On the relative abundance of migrants from the North temperate zone in tropical habitats. *Wilson Bull.* 88: 433-458.
- (1976b): Within- and between- habitat avian diversity in African and Neotropical lowland habitats. *Ecol. Monogr.* 46: 457-481.
- y R. R. ROTH (1971): Vegetation structure and avian diversity in several New World areas. *Amer. Natur.* 105: 423-435.
- y F. C. JAMES (1975): Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities, pp. 258-291 in Cody, M. L. y J. M. Diamond (eds.), *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge.
- KRICHER, J. C. (1973): Summer bird species diversity in relation to secondary succession on the New Jersey Piedmont. *Amer. Midl. Natur.* 89: 121-137.
- (1975): Diversity in two wintering bird communities: possible weather effects. *Auk* 92: 766-777.
- LACK, D. (1966): *Population studies of birds*. Oxford Univ. Press, Londres.
- (1971): *Ecological isolation in birds*. Oxford Univ. Press, Londres.
- LECK, C. F. (1972): The impact of some North American migrants at fruiting trees in Panama. *Auk* 89: 842-850.
- LEIN, M. R. (1972): A trophic comparison of avifaunas. *Syst. Zool.* 21: 135-150.
- LEVIN, S. A. (1974): Dispersion and population interactions. *Amer. Natur.* 108: 207-228.
- (1976a): Population dynamics models in heterogeneous environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 287-310.
- (1976b): Spatial patterning and the structure of ecological communities. *Lect. Math. Life Sci.* 8: 1-35.
- LEVINS, R. y D. CULVER (1971): Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proceed. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 68: 1246-1248.
- LOVEJOY, T. E. (1975): Bird diversity and abundance in Amazon forest communities. *Living Bird* 13: 127-191.
- LUCKINBILL, L. S. (1974): The effects of space and enrichment on a predator-prey system. *Ecology* 55: 1142-1147.
- MACARTHUR, R. H. (1958): Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599-619.

- (1964): Environmental factors affecting bird species diversity. *Amer. Natur.* 98: 387-397.
- (1971): Patterns of terrestrial bird communities, pp. 189-221 in Farner, D. S. y J. R. King (eds), *Avian Biology*, Vol. I. Academic Press, Nueva York.
- (1972a): Coexistence of species, pp. 253-259 in J. Behnke (ed.), *Challenging biological problems*. Oxford Univ. Press, Nueva York.
- (1972b): *Geographical ecology*. Harper & Row, Nueva York.
- y J. W. MACARTHUR (1961): On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- , H. RECHER y M. L. CODY (1966): On the relation between habitat selection and species diversity. *Amer. Natur.* 100: 319-332.
- , J. M. DIAMOND y J. R. KARR (1972): Density compensation in island faunas. *Ecology* 53: 330-342.
- MACLEAN, S. F. y R. T. HOLMES (1971): Bill lengths, wintering areas and taxonomy of North American Dunlins, *Calidris alpina*. *Auk* 88: 893-901.
- MOREAU, R. E. (1952): The place of Africa in the palaeartic migration system. *J. Anim. Ecol.* 21: 250-271.
- (1966): *The birds of Africa and its islands*. Academic Press, Londres.
- (1972): *The Palaearctic-African bird migration systems*. Academic Press, Londres.
- MOREL, G. (1973): The sahel zone as an environment for palaeartic migrants. *Ibis* 115: 413-417.
- y F. BOURLIBRE (1962): Relations écologiques des avifaunes sédentaire et migratrice dans une savane sahélienne du bas Sénégal. *Terre et Vie* 16: 371-393.
- y M. Y. MOREL (1972): Recherches écologiques sur une savane du Ferlo septentrional, Sénégal: l'avifaune et son cycle annuel. *Terre et Vie* 26: 410-439.
- y — (1974): Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal: Influence de la sécheresse de l'année 1972-1973 sur l'avifaune. *Terre et Vie* 28: 95-123.
- MORSE, D. H. (1967): Competitive relationships between Parula Warblers and other species during the breeding season. *Auk* 84: 490-502.
- (1971): The insectivorous birds as an adaptive strategy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 177-200.
- MURDOCH, W. W. (1977): Stabilizing effects of spatial heterogeneity in predator-prey systems. *Theoret. Pop. Biol.* 11: 252-273.
- NILSSON, S. G. (1977): Density compensation and competition among birds breeding on small islands in a south Swedish lake. *Oikos* 28: 170-176.
- OHLENDORF, H. M. (1974): Competitive relationships among Kingbirds (*Tyrannus*) in Trans-Pecos Texas. *Wilson Bull.* 86: 357-373.
- ORIAN, G. H. (1969): The number of bird species in some tropical forests. *Ecology* 50: 783-801.
- y H. S. HORN (1969): Overlap in foods and foraging of four species of black-birds in the potholes of central Washington. *Ecology* 50: 930-938.
- PARTRIDGE, L. (1976a): Some aspects of the morphology of Blue Tits (*Parus caeruleus*) and Coal Tits (*Parus ater*) in relation to their behaviour. *J. Zool.* 179: 121-133.

- (1976b): Field and laboratory observations on the foraging and feeding techniques of Blue Tits (*Parus caeruleus*) and Coal Tits (*P. ater*) in relation to their habitats. *Anim. Behav.* 24: 534-544.
- PIANKA, E. R. (1973): The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74.
- (1975): Niche relations of desert lizards, pp. 292-314 in Cody, M. L. y J. M. Diamond (eds.), *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge.
- y R. B. HUEY (1971): Bird species density in the Kalahari and the Australian deserts. *Koedoe* 14: 123-130.
- RAITT, R. J. y S. L. PIMM (1976): Dynamics of bird communities in the Chihuahuan desert, New Mexico. *Condor* 78: 427-442.
- RECHER, H. F. (1966): Some aspects of the ecology of migrant shorebirds. *Ecology* 47: 393-407.
- (1969): Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. *Amer. Natur.* 103: 75-80.
- ROOT, R. B. (1967): The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37: 317-350.
- ROV, N. (1975): Breeding bird community structure and species diversity along an ecological gradient in deciduous forest in western Norway. *Ornis Scand.* 6: 1-14.
- SELANDER, R. K. (1966): Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. *Condor* 68: 113-151.
- SHIELDS, W. M. y T. C. GRUBB (1974): Winter bird densities on north and south slopes. *Wilson Bull.* 86: 125-130.
- SHUGART, H. H. y D. JAMES (1973): Ecological succession of breeding bird populations in northwestern Arkansas. *Auk* 90: 62-77.
- SKELLAM, J. G. (1951): Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38: 196-218.
- SLATKIN, M. (1974): Competition and regional coexistence. *Ecology* 55: 128-134.
- SLAGSVOLD, T. (1975): Critical period for regulation of Great Tit (*Parus major* L.) and Blue Tit (*Parus caeruleus* L.) populations *Norw. J. Zool.* 23: 67-88.
- STALLCUP, P. L. (1968): Spatio-temporal relationships of Nuthatches and woodpeckers in ponderosa pine forests of Colorado. *Ecology* 49: 831-843.
- THIOLLAY, J. M. (1975): Les rapaces d'une zone de contact savane-forêt en Côte-d'Ivoire: densité, dynamique et structure du peuplement. *Alauda* 43: 387-416.
- (1977): Les rapaces d'une zone de contact savane-forêt en Côte-d'Ivoire: modes d'exploitation du milieu. *Alauda* 45: 197-218.
- TRAMER, E. J. (1974a): Proportions of wintering North American birds in disturbed and undisturbed dry tropical habitats. *Condor* 76: 460-464.
- (1974b): On latitudinal gradients in avian diversity. *Condor* 76: 123-130.
- ULFSTRAND, S. (1973): Proportions of Palaearctic birds in some East African habitats. *Vogelwarte* 27: 137-141.
- (1976): Feeding niches of some passerine birds in a south Swedish coniferous plantation in winter and summer. *Ornis Scand.* 7: 21-27.
- (1977): Foraging niche dynamics and overlap in a guild of passerine birds in a south Swedish coniferous woodland. *Oecologia* 27: 23-45.

- y T. ALERSTAM (1977): Bird communities of *Brachystegia* and *Acacia* woodlands in Zambia. *J. Ornith.* 118: 156-174.
- VERNON, C. J. (1970): The application of botanical ordination techniques to the analysis of avian communities. *Ostrich* Suppl. 8: 299-313.
- VIELLIARD, J. (1973): Autoécologie comparée du Bécasseau variable *Calidris alpina* (L.). *Alauda* 41: 1-34.
- WEINER, J. y Z. GLOWACINSKI (1975): Energy flow through a bird community in a deciduous forest in southern Poland. *Condor* 77: 233-242.
- WHITMORE, R. C. (1975): Habitat ordination of passerine birds of the Virgin River Valley, Southwestern Utah. *Wilson Bull.* 87: 65-74.
- (1977): Habitat partitioning in a community of passerine birds. *Wilson Bull.* 89: 253-265.
- WHITTAKER, R. H. (1972): Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- WIENS, J. A. (1973): Pattern and process in grassland bird communities. *Ecol. Monogr.* 43: 237-270.
- (1974a): Climatic instability and the "ecological saturation" of bird communities in North American grasslands. *Condor* 76: 385-400.
- (1974b): Habitat heterogeneity and avian community structure in North American grasslands. *Amer. Midl. Natur.* 91: 195-213.
- (1976): Population responses to patchy environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 81-120.
- WILLIS, E. O. (1966): The role of migrant birds at swarms of army ants. *Living Bird* 5: 187-231.
- WILLSON, M. F. (1970): Foraging behavior of some winter birds of deciduous woods. *Condor* 72: 169-174.
- (1974): Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55: 1017-1029.
- WINSTANLEY, D., R. SPENCER y K. WILLIAMSON (1974): Where have all the White-throats gone? *Bird Study* 21: 1-14.
- WOLF, L. L., F. G. STILBS y F. R. HAINSWORTH (1976): Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 45: 349-379.
- YEATON, R. I. y M. L. CODY (1974): Competitive release in island Song Sparrow populations. *Theoret. Pop. Biol.* 5: 43-58.

(Recibido 13 may. 80)

CARLOS M. HERRERA
Estación Biológica de Doñana
SEVILLA-12 (España)

Alimentación y relaciones tróficas entre los passeriformes en paso otoñal por una localidad de Andalucía central

PEDRO JORDANO

INTRODUCCIÓN

Desde la idea de HUTCHINSON (1958) de que la coexistencia de las especies en un hábitat está estructurada según su nivel de segregación a lo largo de diversas dimensiones del "espacio ecológico" en que se desenvuelven, en particular la relacionada con los recursos tróficos, el estudio de la alimentación de las aves ha sido fuente inagotable de evidencias empíricas relacionadas con las proposiciones teóricas iniciales (ROOT 1967, CODY 1968, HESPENHEIDE 1971, 1975a, b, WIENS y ROTENBERRY 1979, entre otros). Tanto los tipos de presa como su tamaño y la forma y eficiencia en la captura, ambos relacionados con la morfología del predador, son variables fundamentales en el estudio de la dimensión trófica del nicho y de las relaciones tróficas entre especies de un gremio o comunidad (CODY 1974, ECKHARDT 1979). Así, las diferencias morfológicas, resultan en utilizaciones diferenciales de los recursos por las especies coexistentes (HESPENHEIDE 1975a).

La dieta de los passeriformes ibéricos es prácticamente desconocida, a excepción de algunos trabajos recientes sobre la alimentación otoño-invernal de diversas especies como *Erithacus rubecula* (HERRERA 1977, 1981), *Phoenicurus ochruros* (HERRERA 1978a) y *Sylvia atricapilla* (JORDANO y HERRERA 1981). Algunos aspectos de la alimentación de los passeriformes en paso otoñal, en particular su extensivo consumo de frutos de zarza (*Rubus ulmifolius*), ya fueron tratados en un contexto puramente coevolutivo, de relación entre planta

y aves para la dispersión de las semillas (JORDANO 1979, JORDANO 1982). En general, no obstante, la dieta de los passeriformes en este período es conocida sólo en aspectos parciales (BIBBY *et al.*, 1976, KROLL 1972, FERNS 1975, THOMAS 1979), destacándose la importancia del consumo de frutos en relación con la deposición de grasa premigratoria (BLONDEL 1969, FRY *et al.* 1970, SNOW 1971).

El estudio de la alimentación de los migrantes es pues de particular interés para determinar las adaptaciones tróficas de cada especie durante la migración, en particular la generalización del consumo de frutos entre especies típicamente insectívoras en el período de nidificación o durante la migración primaveral (BERTHOLD 1976b, LAURSEN 1978). Por otra parte, las agregaciones de especies durante la migración otoñal proveen una oportunidad para el estudio de las relaciones tróficas competitivas en el seno de estas "comunidades" temporales y su comparación con las situaciones más o menos en equilibrio de las comunidades nidificantes.

Area de estudio y Métodos

El trabajo de campo se realizó durante los meses de agosto y septiembre de 1978 en una localidad de Sierra Monera central (37° 55'N-4° 48'W), ya descrita en detalle (JORDANO 1979, 1982). Se trata de un pequeño valle rodeado de colinas de unos 550 m s.n.m. con las laderas cubiertas de vegetación esclerófila mediterránea (matorral bajo y bosque de *Quercus* spp.), relativamente bien conservada. Las aves se capturaron en redes japonesas colocadas en varios tipos de hábitats a lo largo de un pequeño arroyo en el fondo del valle (ver JORDANO 1982).

Las aves capturadas eran medidas, pesadas y se introducían en talegas individuales a fin de obtener muestras fecales. Además se obtuvieron dichas muestras por medio de un lavado del contenido gastrointestinal con solución salina fisiológica, empleando una fina sonda y una jeringa (MOODY 1970). Las muestras se conservaron en sobres de papel de filtro una vez desecadas y posteriormente se analizaron con una lupa binocular 10 X. En total se obtuvieron 207 muestras de 11 especies en las que se estimó visualmente el porcentaje de volumen ocupado por materia animal o vegetal, con una aproximación del 10%.

Las presas animales eran identificadas y se medía o estimaba su longitud con una precisión de 0,25 mm, así como su número según presencia de restos de exoesqueleto característicos (cabezas, élitros, alas, etc.). Los restos de materia vegetal, en su mayoría frutos, eran identificados según las semillas o bien por medio de preparaciones microscópicas de epicarpo. Los trozos de epicarpo hallados en las muestras se calentaban en un portaobjetos junto con unas gotas de solución de Hertwig (BAUMGARTNER y MARTIN 1939) y posteriormente se examinaban al microscopio para identificarlos por compara-

ción con fotografías de preparaciones "patrón" realizadas con frutos de todas las especies en el área de estudio (ver HERRERA 1981, HERRERA y JORDANO 1981). La importancia relativa global de cada tipo de presa i en cada especie j (IG_{ij}) se calculó a partir de su frecuencia de aparición (FA_{ij}), la proporción de volumen o biomasa (PB_{ij}) y su proporción numérica (PN_{ij}), según:

$$IG_{ij} = (PN_{ij} + PB_{ij}) FA_{ij}$$

(ver MCEACHRAN *et al.* 1976 y HERRERA 1978a). Los valores de PB se calcularon a partir de los volúmenes en el caso de la materia vegetal y según las longitudes, para las presas animales: $B_i = \sum L_i^3$ (ver HERRERA 1978a), y separadamente para las fracciones vegetal y animal de la dieta.

Los valores de IG son válidos para comparaciones entre presas animales, en las que es fácil distinguir las unidades-presa y calcular los valores de PN. Esto es inviable en el caso de los frutos, en particular en el de *Rubus* y *Ficus* ya que las aves sólo a veces ingieren el fruto entero (JORDANO 1979). La importancia global de cada tipo de fruto se ha tratado sólo en función de los valores de FA y PB, aunque se calcularon los valores de PN dividiendo el número de presencias del fruto i entre el número total de presencias de frutos.

El hecho de que diferentes tipos de presa tienen tiempos de digestión diferentes (KOERSVELD 1951, CUSTER y PITELKA 1975, 1978) puede introducir algunos errores en la valoración de la importancia de las presas consumidas. En particular, la importancia de la materia vegetal puede estar subestimada en mis muestras, al tener una mayor digestibilidad y menor tiempo de tránsito por el conducto digestivo que las presas animales (JORDANO y HERRERA, 1981). Por tanto las estimaciones referentes a contenido de materia vegetal en la dieta (Cuadro 1) deben considerarse conservativas.

Merece la pena considerar aquí brevemente el *status* fenológico de las especies estudiadas. La gran mayoría son especies en paso o estivales, que invernan al sur del Sahara (MOREAU 1972) y que alcanzan la mayor abundancia en el área de estudio a mediados de septiembre (HERRERA 1974, TORRES y LEÓN 1979). Estas incluyen a *Sylvia borin*, *S. communis*, *Muscicapa striata*, *Ficedula hypoleuca*, *Luscinia megarhynchos* e *Hippolais pallida*. *E. rubecula* y *S. atricapilla* registran en el área de estudio un paso más tardío (máximo a mediados de octubre, JORDANO 1982) y deben considerarse también invernantes (MURILLO y SANCHO 1969, JORDANO y HERRERA 1981). Por último, *Turdus merula*, *Parus caeruleus* y *P. major* son especies residentes que muestran importantes desplazamientos postreproductores durante los meses de estudio y un pico de abundancia sincrónico con las especies en paso (JORDANO 1982), por lo que he creído oportuno discutir aquí su alimentación durante este período.

RESULTADOS

1. Descripción de la dieta

Tanto el consumo de frutos y/o insectos como la importancia de cada tipo de presa, varía ampliamente entre las especies. Es patente en particular

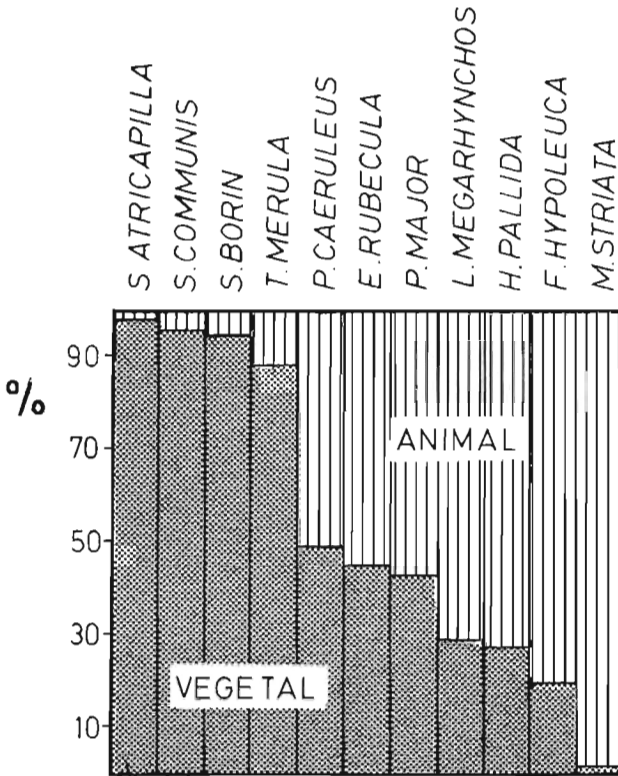


Figura 1. Porcentajes promedio de materia animal (rayado vertical) y materia vegetal (punteado), calculados según volumen (ver Métodos), en la dieta de varias especies de paseriformes estudiadas en Sierra Morena Central (provincia de Córdoba) en agosto-septiembre de 1978.

Mean percent animal (bars) and vegetable (dots) matter content (by volume) in the diets of several passerine birds. Study period: august-september 1978, Central Sierra Morena (Córdoba province, southern Spain).

el marcado gradiente insectivorismo/frugivorismo que ilustran las especies estudiadas (fig. 1). Destaca un grupo de verdaderos frugívoros, formado por las tres *Sylvia* y *T. merula*, con más de un 85% del volumen de la dieta representado por frutos. Un grupo intermedio, en el que frutos e insectos tienen un papel similar en la dieta (entre 40 y 50% del volumen), está formado por los dos *Parus* y por *E. rubecula*, que podrían calificarse de omnívoros. Por último, el grupo de insectívoros (con menos del 30% representado por frutos) está compuesto por *L. megarhynchos*, *H. pallida*, *F. hypoleuca* y *M. striata*.

Cuadro 1

Importancia de la materia vegetal (frutos) en la dieta de varias especies de passeriformes durante los meses de agosto y septiembre, 1978, en Sierra Morena Central. Las cifras indican el porcentaje de muestras de cada especie en cada una de cuatro clases de contenido en materia vegetal.

Vegetable matter content (fruits) in faecal samples from passerine birds in August-September 1978, Central Sierra Morena. Figures are percent samples in four exclusive classes of percent volume made up by fruits remains.

	N	CONTENIDO EN MATERIA VEGETAL				(100)
		<30	30-60	60-90	>90	
<i>Sylvia atricapilla</i>	30	—	—	—	100,0	33,3
<i>Sylvia communis</i>	7	—	—	28,6	71,4	28,6
<i>Sylvia borin</i>	84	—	2,5	13,2	84,3	36,1
<i>Turdus merula</i>	18	—	11,1	22,2	66,7	16,7
<i>Parus caeruleus</i>	8	37,5	12,5	25,0	25,0	25,0
<i>Erethacus rubecula</i>	14	35,7	42,9	14,3	7,1	—
<i>Parus major</i>	7	57,1	—	—	42,9	—
<i>Luscinia megarhynchos</i>	9	66,7	22,2	—	11,1	—
<i>Hippolais pallida</i>	7	71,4	14,3	—	14,3	14,3
<i>Ficedula hypoleuca</i>	17	58,8	35,3	5,9	—	—
<i>Muscicapa striata</i>	6	100,0	—	—	—	—

Todas las especies ingieren frutos, aunque en cantidades muy variables. En el Cuadro 1 se presentan las distribuciones de frecuencia para cada especie a lo largo de este gradiente. De nuevo se observan las tendencias anteriores. Entre los frugívoros, *T. merula* es la especie con un mayor consumo de insectos, con sólo un 16,7% de las muestras conteniendo 100% materia vegetal. En el extremo opuesto se sitúa *S. borin*, con un 36,1% y *S. atricapilla*, en la que la totalidad de las muestras contenía más de 90,0% de materia vegetal. En los dos *Parus* se aprecia una tendencia a la bimodalidad, sugiriendo la existencia de una gran variabilidad interindividual en el consumo de frutos. Esta misma tendencia se observa en *L. megarhynchos* y *H. pallida*, en los que algunas muestras contenían 90,0% de materia vegetal.

La importancia global de cada tipo de presa se ha representado en la fig. 2 por medio de sus tres componentes básicos. Entre los frutos más consumidos destacaron los de *Rubus ulmifolius* y *Ficus carica*. La primera especie apareció en un 65,7% del total de muestras y la segunda en un 31,3%. Globalmente representan el 65,2 y el 31,3% respectivamente, de la materia vegetal consumida por todas las especies. Otros frutos aparecieron siempre en

menos de un 2,0% de las muestras y representando menos del 2,0% de la biomasa, principalmente en las muestras de las 4 especies de frugívoros; se incluyen aquí frutos de *Lonicera implexa*, *Pistacia terebinthus*, *Celtis australis*, *Rosa sp.*, *Daphne gnidium* y *Smilax aspera*, principalmente (Cuadro 2, ver Apéndice).

Entre las presas animales destacan Coleoptera (Carabidae, Chrysomelidae, Curculionidae y Coccinellidae, principalmente) y Formicidae, los primeros tanto en FA (40,1%) como en PB (37,3%) y los segundos en PN (52,2%). En valor de importancia relativa global (IG), los formícidos superan a los coleópteros (30,3 vs. 25,5, respectivamente). El resto de los grupos taxonómicos tiene una importancia mucho menor (IG inferior a 3,9) e incluye a Hymenoptera (excepto Formicidae), Hemiptera (Pentatomidae y Aphidae), Diptera y Arachnida (Araneae, Acari), entre otros. Destacan los himenópteros (Ichneumonidae, Apidae), que son presas comunes de algunas especies (ver Cuadro 2).

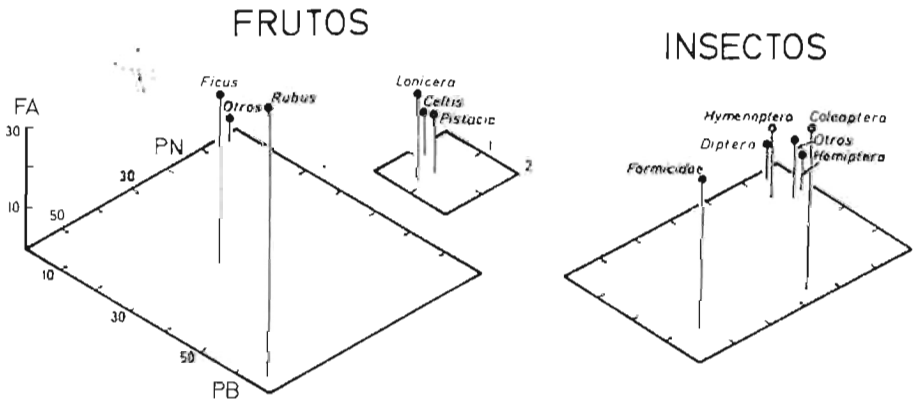


Figura 2. Valores de importancia de diversos tipos de frutos e insectos en la alimentación de las especies estudiadas (ver Cuadro 2), según su frecuencia de aparición (FA), porcentaje de volumen (PB) y porcentaje numérico (PN), según número de presas (insectos) o presencias (frutos).

Importance values for several fruits and insects included in the diet of the species studied (see Cuadro 2). FA, frequency of occurrence; PB, percent biomass (by volume); and PN, percent of total prey items (insects) or total fruit presences (fruits).

2. Relaciones tróficas interespecíficas

Tipos de presa. Creo justificado tratar detalladamente la composición de la dieta, según categorías taxonómicas, para cada una de las especies estudiadas (Cuadro 2).

Frugívoros. La importancia de los distintos frutos varía ampliamente entre los frugívoros; las principales diferencias se dan en el consumo de frutos de *Rubus* y *Ficus*. PB de *Rubus* oscila entre 46% (*S. borin*) y 93% (*S. communis*) y su FA es máxima en *T. merula* (94,4%) y mínima en *S. borin* (64,0%). Por otra parte, *Ficus* tiene cierta importancia sólo en la dieta de *S. borin* (FA y PB entre 50 y 60%) y *S. atricapilla* (FA y PB por encima de 30%).

En relación con las presas animales, sólo *T. merula* es un consumidor regular de hormigas (IG=48,5 vs. IG=39,6 para los coleópteros). *S. atricapilla* y *S. borin* consumen principalmente coleópteros (IG=16,3 y 25,3, respectivamente) e himenópteros (IG=10,7 y 6,5, respectivamente) y, sólo esporádicamente, hormigas (IG inferior a 7,0), mientras que *S. communis* se centra en coleópteros (IG=17,0) y hemípteros (IG=26,2) (Cuadro 2).

Omnívoros. Tanto los frutos de *Rubus* como los de *Ficus* aparecen representados en la dieta de *E. rubecula* y los dos *Parus* (Cuadro 2): PB de *Rubus* es mayor de 50% en las tres especies, mientras que para *Ficus* es inferior al 30% en *E. rubecula* y *P. caeruleus* e igual al 50% en *P. major*. En cuanto a la materia animal, *E. rubecula* consume asiduamente hormigas (IG=89,7) y *P. major* y *P. caeruleus*, coleópteros (IG=56,5 y 91,2, respectivamente).

Insectívoros. La exigua representación de la materia vegetal en la dieta de estas especies está determinada por el consumo esporádico de frutos de *Rubus* (Cuadro 2). Sólo se registró consumo de frutos de *Ficus* en *F. hypoleuca*. El porcentaje de volumen representado por la materia vegetal es siempre menos del 30% (Fig. 1), aunque para algunas especies los valores de PB de *Rubus* excedan el 80%, ya que están calculados sólo sobre la fracción vegetal de la dieta.

Los formícidos son la presa básica de *F. hypoleuca* (IG=160,9) y *L. megarhynchos* (IG=127,0); *H. pallida* toma principalmente coleópteros (IG=53,2) y *M. striata*, himenópteros (IG=53,4).

Tamaño de presa. Las distribuciones de frecuencia de tamaños de presa de las distintas especies se han representado en la fig. 3. Los tamaños de presa medios son muy similares, y su rango de variación es sólo de 3mm (entre 3,59 mm en *H. pallida* y 6,59 mm en *T. merula*). Las especies aparecen muy "empaquetadas" en el intervalo de tamaño de 2-4 mm.

Cuadro 2

Composición de la dieta de algunos passeriformes durante los meses agosto-septiembre 1978 en Sierra Morena Central. FA, frecuencia de aparición (respecto al total de muestras de cada especie, N); PN, porcentaje numérico, respecto al total de presas, n; PB, porcentaje de volumen (biomasa).

Dietary composition of several passerine species in Central Sierra Morena, August-September 1978. FA, frequencies of occurrence (over the total number of samples for each species, N); PN, percent of total prey items (n); PB, percent volume (biomass). Figures for animal and vegetable matter were calculated separately.

	<i>Sylvia borin</i>			<i>Sylvia atricapilla</i>			<i>Sylvia communis</i>			<i>Turdus merula</i>		
	FA	PB	PN	FA	PB	PN	FA	PB	PN	FA	PB	PN
<i>Ficus carica</i>	60,7	50,9	44,0	66,7	38,3	43,2	28,6	7,1	25,0	11,0	0,5	8,7
<i>Rubus ulmifolius</i>	69,0	46,2	50,0	70,0	56,6	47,7	85,7	92,9	75,0	94,4	79,3	73,9
Otros frutos	8,3	2,9	6,8 ^a	10,0	5,1	9,1 ^b	—	—	—	22,2	20,2	17,4 ^c
Coleoptera	32,1	39,9	38,9	23,3	45,6	24,2	42,8	8,1	31,6	50,0	45,4	33,8
Hymenoptera	20,2	13,9	18,2	26,7	12,7	27,3	28,6	11,9	10,5	5,6	0,2	1,3
Formicidae	19,0	13,6	23,0	20,0	11,0	21,2	28,6	5,9	26,3	55,6	33,2	54,0
Hemiptera	7,1	14,3	4,8	10,0	9,0	9,1	42,8	45,5	15,8	11,1	8,0	2,7
Diptera	1,2	0,3	0,8	10,0	18,3	9,1	14,3	28,6	15,8	16,7	3,2	4,1
Neuroptera	1,2	3,3	0,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lepidoptera	1,2	2,3	1,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Orthoptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11,1	10,0	4,1
Arachnida	7,1	7,8	4,8	6,7	2,7	6,1	—	—	—	—	—	—
No identificado	8,3	4,6	7,1	3,3	0,8	0,3	—	—	—	—	—	—
TOTAL MAT. VEGETAL ^d		94,7±11,5		98,3± 1,5			95,8± 4,3			88,1±16,7		
N		84		30			7			18		
n		126		33			19			74		

a: incluye *Lonicera implexa*, *Smilax aspera*, *Daphne gnidium*, *Pistacia terebinthus* y no identificado.

b: incluye *Lonicera implexa*, *Pistacia terebinthus* y *Celtis australis*.

c: incluye *Rosa sp.*, *Celtis australis* y *Arbutus unedo*.

d: media±desv. típica del porcentaje de volumen ocupado por materia vegetal en las muestras individuales, N.

Cuadro 2 (Continuación)

	<i>Parus caeruleus</i>			<i>Erethacus rubecula</i>			<i>Parus major</i>		
	FA	PB	FN	FA	PB	PN	FA	PB	PN
<i>Ficus carica</i>	25,0	26,0	28,6	26,7	28,6	26,7	28,6	50,0	50,0
<i>Rubus ulmifolius</i>	62,5	74,0	71,4	46,7	58,0	46,7	28,6	50,0	50,0
Otros frutos	—	—	—	26,6	13,4	26,6 ^a	—	—	—
Coleoptera	62,5	76,8	69,2	57,1	48,8	29,0	57,1	56,1	42,8
Hymenoptera	12,5	0,8	7,7	—	—	—	14,3	4,7	7,1
Formicidae	—	—	—	78,6	46,3	67,8	—	—	—
Hemiptera	—	—	—	—	—	—	42,8	27,8	21,4
Diptera	—	—	—	—	—	—	14,3	2,3	7,1
Neuroptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lepidoptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Orthoptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Arachnida	25,0	9,4	15,4	—	—	—	—	—	—
No identificado	12,5	12,9	7,7	7,1	4,9	3,2	28,6	9,1	14,3
TOTAL MAT. VEGETAL	49,0±41,2			45,1±36,1			42,8±53,4		
N	8			14			7		
n	13			31			13		

a: incluye *Lonicera implexa* y no identificado.

Cuadro 2 (Conclusión)

	<i>Ficedula hypoleuca</i>			<i>Luscinia megarhynchos</i>			<i>Hippolais pallida</i>			<i>Muscicapa striata</i>		
	FA	PB	FN	FA	PB	PN	FA	PB	PN	FA	PB	PN
<i>Ficus carica</i>	17,6	11,2	21,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rubus ulmifolius</i>	64,7	88,8	78,6	44,4	95,0	80,0	71,4	100,0	100,0	33,3	75,0	66,7
Otros frutos	—	—	—	11,1	3,0	20,0 ^a	—	—	—	16,7	25,0	33,3 ^a
Coleoptera	47,1	10,4	8,3	55,6	40,8	11,4	42,8	74,4	50,0	66,7	10,0	22,7
Hymenoptera	17,6	4,7	3,8	—	—	—	14,3	4,1	6,2	50,0	70,5	36,4
Formicidae	100,0	75,2	85,7	88,9	55,8	87,1	42,8	2,4	37,5	33,3	12,9	18,2
Hemiptera	5,9	1,0	0,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Diptera	5,9	0,3	0,7	—	—	—	—	—	—	16,7	5,0	13,6
Neuroptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lepidoptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Orthoptera	5,9	8,4	0,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Arachnida	—	—	—	11,1	3,4	1,4	—	—	—	—	—	—
No identificado	—	—	—	—	—	—	14,3	19,1	6,2	16,7	1,6	9,1
TOTAL MAT. VEGETAL	19,5±24,5			29,4±37,4			27,7±39,0			1,5± 1,9		
N	17			9			7			6		
n	133			70			16			22		

a: incluye no identificado.

El tamaño medio de presa está correlacionado con el peso corporal ($r_s = 0,773$, $p < 0,01$, $n = 11$) y con el ancho del culmen ($r_s = 0,754$, $p < 0,01$, $n = 11$), al igual que el tamaño medio de presa al considerar sólo los coleópteros ($r_s = 0,673$, $0,618$, $p < 0,05$, $n = 11$, respectivamente). En cambio, el tamaño medio de presa considerando sólo los formícidos únicamente está relacionado con características del culmen (longitud, $r_s = 0,702$, $p < 0,05$; y ancho, $r_s = 0,893$, $p < 0,01$, $n = 8$). En el Cuadro 3 se muestran los tamaños medios para presas de distintas categorías taxonómicas. Una misma especie toma diferentes tamaños de presa para distintos tipos de presa. Promediando entre las 11 especies, las presas de mayor tamaño son los dípteros ($5,5 \pm 1,3$ mm), seguidos de los coleópteros ($5,1 \pm 1,4$ mm), los himenópteros no formícidos ($4,8 \pm 1,3$ mm) y los formícidos ($4,1 \pm 0,7$ mm). Cabe esperar que las especies más generalistas en su alimentación sean las de mayor tamaño, dado que tienen acceso a presas tanto grandes como pequeñas. En el Cuadro 4 se muestran los valores de amplitud de nicho para las 11 especies, calculados según la expresión de Simpson (MACARTHUR 1972):

$B = (\sum p_i^2)^{-1}$, donde B: amplitud de nicho; p_i : frecuencia del tipo de presa i en la dieta. Existe una correlación significativa entre B y el tamaño corporal ($r_s = 0,754$, $p < 0,01$, $n = 11$), que confirma la predicción. Por otra parte, el peso corporal también está relacionado con la desviación típica de los tamaños de presa ($r_s = 0,664$, $p < 0,05$, $n = 11$), lo que sugiere que, permaneciendo otros factores constantes, también una mayor variedad de tamaños de presa es consumida por especies de mayor tamaño corporal.

DISCUSIÓN

Frugivorismo frente a insectivorismo

El consumo de frutos está ampliamente extendido entre las especies migradoras y esto ha sido interpretado tradicionalmente asignando a los frutos un papel central en el proceso de deposición de grasa antes y/o durante la migración (BLONDEL 1969, FRY *et al.* 1970, SNOW 1971, FERNS 1975). Esta idea ha sido rechazada recientemente por BERTHOLD (1976a, b) basándose en resultados, obtenidos con aves en cautividad, que demostraban que la ingestión exclusiva de frutos, cuyo contenido en nutrientes es generalmente deficitario

Cuadro 3

Tamaños de presa medios de diferentes tipos de presas en la dieta de varias especies de passeriformes en el período agosto-septiembre 1978 en Sierra Morena Central. Las cifras indican las longitudes medias (mm) de cada categoría, con la desviación estándar y el tamaño de la muestra entre paréntesis.

Mean prey sizes (mm) of different prey types in the diet of several passerine species, august-september 1978, in Central Sierra Morena. Standard deviations and sample sizes in parentheses.

	Coleoptera	Formicidae	Hymenoptera	Hemiptera	Diptera
<i>Sylvia atricapilla</i>	5,5 (1,4, 8)	3,7 (0,5, 7)	3,3 (1,1, 9)	4,3 (1,5, 3)	5,7 (1,5, 3)
<i>Sylvia communis</i>	3,5 (1,0, 6)	3,4 (1,0, 5)	—	7,74(3,2, 3)	6,0 (3,5, 3)
<i>Sylvia borin</i>	5,5 (2,2, 49)	4,3 (2,0, 29)	4,9 (2,1, 23)	7,3 (4,2, 6)	—
<i>Turdus merula</i>	7,4 (2,5, 25)	5,7 (1,9, 40)	—	—	6,7 (1,5, 3)
<i>Parus caeruleus</i>	3,7 (1,7, 9)	—	—	—	—
<i>Eribacus rubecula</i>	4,8 (1,3, 9)	3,6 (0,9, 21)	—	—	—
<i>Parus major</i>	6,2 (0,9, 6)	—	—	—	—
<i>Luscinia megarhynchos</i>	7,2 (3,4, 8)	4,2 (1,5, 63)	—	—	—
<i>Hippolais pallida</i>	3,6 (1,1, 8)	—	—	—	—
<i>Ficedula hypoleuca</i>	4,5 (1,4, 11)	4,0 (0,9, 114)	4,8 (0,4, 5)	—	—
<i>Muscicapa striata</i>	3,9 (1,1, 5)	4,2 (1,9, 4)	6,4 (1,8, 8)	—	3,7 (1,1, 3)

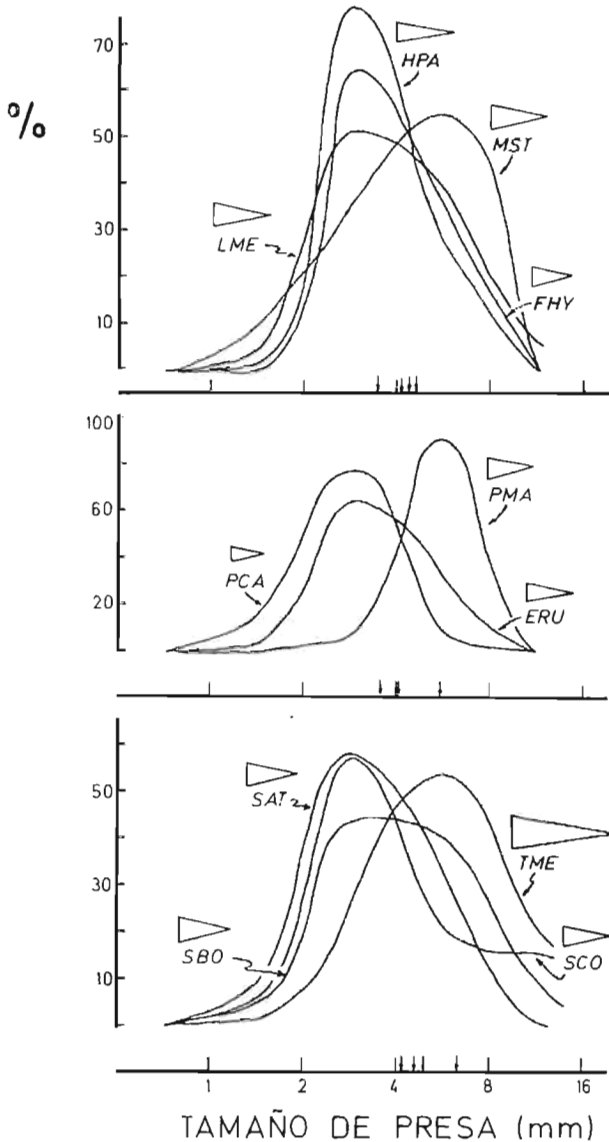


Figura 3. Distribuciones de frecuencia de los tamaños de presa (todos los tipos de presa agrupados), para las especies estudiadas. La abscisa tiene divisiones logarítmicas para obtener curvas cuasi-normales. Las flechas indican las medias para cada distribución y los triángulos representan los contornos de los picos, a escala, para ilustrar las diferencias en longitud y ancho en la base. Las especies se han agrupado según su tipo de alimento (ver texto).

Frequency distributions of prey sizes (all the prey types pooled). Prey sizes have been ordered on a log scale to get quasi-normalized curves. Arrows on the abscise indicate mean prey sizes, and triangles show bill patterns to illustrate differences in length and width at the base. Species are grouped according to food regime (see Cuadro 4).

en algunos compuestos esenciales como proteínas o grasas, resulta en pérdidas de peso irreversibles que se evitan si la dieta incluye cierta cantidad de materia animal.

Efectivamente los frutos que consumen los migrantes de otoño (*Rubus*, *Sambucus*, *Daphne*) y que integran la mayor parte de su dieta (KROLL 1972, FERNS 1975, THOMAS 1979), no contienen más de un 4,0% de grasa (en relación al peso seco de la pulpa) o un 2,5% de proteína, aunque son ricos en carbohidratos (87,6%) y agua (>75%) (SNOW 1971, BERTHOLD 1976a, FERNS 1975). Los insectos en general contienen mucha proteína y grasa (=35% y 14%, respectivamente), aunque tienen menos carbohidratos (4%) y agua (10%) (BERTHOLD 1976a). En valor calórico los insectos no son tan diferentes a los frutos succulentos antes citados (22,0-28,3 kJ/g peso seco *vs.* 17,1-18,4 kJ/g, respectivamente). BERTHOLD (1976b) encontró que supliendo las dietas frugívoras de algunas especies tratadas aquí (*Sylvia*, *T. merula*, *E. rubecula*) con una cantidad de insectos aproximada a un 15% del peso corporal, no se registran pérdidas de peso. Esto sugiere que los frutos constituyen un alimento adecuado para los migrantes cuando es alta su disponibilidad y en tanto que su consumo vaya combinado con la ingestión de cierta cantidad de insectos (BERTHOLD 1976b); su importancia en la dieta será mayor en situaciones de escasez de presas animales.

El período estival (julio-octubre) en la zona mediterránea se caracteriza por una baja disponibilidad de insectos (HERRERA 1976) paralela a unas condiciones extremas de precipitación y temperatura. La maduración de una abundante cosecha de frutos por algunas especies de plantas como *Rubus* o *Ficus* durante este período (JORDANO 1979) crea una situación de alta disponibilidad de alimento alternativo a los insectos, fácilmente accesible para los paseriformes en migración. Los frutos no sólo pueden suplir las demandas energéticas de algunas especies (FERNS 1975, ver más adelante) sino que también son una fuente importante de agua en los secos y cálidos veranos mediterráneos, dado que la deshidratación es un síntoma común que acompaña a los migrantes a la llegada a sitios calurosos (MOREAU 1972, LANGSLOW 1976). Probablemente el consumo esporádico de frutos succulentos por especies típicamente insectívoras (véase BRENSING 1977) está relacionado con estas necesidades hídricas.

Durante la migración otoñal, un individuo "promedio" de *S. borin* necesita una ganancia bruta de 3,0 g de grasa/día (=28,5 Kcal/día), que le permite una ganancia neta de 1,0 g/día (ver Langslow 1976). Con una dieta compuesta sólo por frutos de *Rubus*, tendría que ingerir 38 frutos/día, a ra-

zón de 0,5771 Kcal/fruto (según datos de WHITE 1975 y JORDANO 1980), para suplir la demanda metabólica diaria de 21,25 Kcal/día (KING 1974). Para ganar esos 3 g de grasa habría de invertir 43,1 min/día consumiendo fruto directamente en la planta, osea el 6% del tiempo de actividad diario, dado que, en promedio, *S. borin* consume 2,7 frutos/visita a una planta de *Rubus* durante 1,32 min que dura la visita, en los que ingiere 1,564 Kcal (JORDANO 1982 e inédito). Estas cifras de consumo son teóricamente posibles tanto para *S. borin* como para otros frugívoros como *S. atricapilla*, *S. communis* o incluso *T. merula*. Incluyendo en la dieta otros frutos de mayor contenido en grasa (p. ej. *P. terebinthus*) e insectos, como de hecho hacen, parece evidente que puedan mantener un balance positivo de peso con una alimentación casi enteramente frugívora. Todos estos datos sugieren que los frutos succulentos pueden jugar un papel muy importante en la deposición de grasa en los migrantes trans-saharianos que se detienen en el Sur de España, en hábitats similares al área de estudio, antes de llevar a cabo el paso del desierto.

Los resultados expuestos en este trabajo demuestran que aunque el consumo de frutos está ampliamente extendido entre los migrantes, existen importantes diferencias interespecíficas en el grado de frugivorismo. No obstante, las tendencias al consumo de frutos que muestran las especies estudiadas se mantienen en otras localidades durante el paso otoñal (BRENSING 1977) y pueden intensificarse para algunas especies como *S. atricapilla* y *E. rubecula* durante el período invernal (JORDANO y HERRERA, 1981, y referencias allí citadas).

La capacidad de utilizar los frutos como una fuente de energía debe depender de una alta eficiencia en el consumo y de un tiempo corto de digestión y asimilación, que permita al individuo una alta tasa de visita a la planta. Es de esperar que frugívoros y no-frugívoros muestren ciertas diferencias en sus adaptaciones tróficas que hayan hecho posible la utilización diferencial, de una manera eficiente, de frutos y/o insectos.

Implicaciones del consumo diferencial de frutos e insectos

En el Cuadro 4 se muestra una serie de "atributos" relacionados con la alimentación, para las especies estudiadas. Las dietas frugívoras están asociadas a conductas de búsqueda de presas animales directamente sobre las ramas (*gleaning*); así las especies "rebuscadoras" muestran un mayor porcentaje de

materia vegetal en la dieta que las especies que emplean otros tipos de conducta ("caminar", "acecho", etc.) ($U=5$, $p=0,041$, prueba U de Mann-Whitney). Esto probablemente es debido a que los insectívoros rebuscadores, con su mayor movilidad y rapidez en la captura de presas (ECKHARDT 1979) están mejor "equipados" para una utilización eficiente de los frutos (JORDANO 1979). Las especies que capturan insectos con otras técnicas, bien emplean la anterior al consumir frutos (*T. merula*, *P. major*, *L. megarhynchos*) bien utilizan la misma (*E. rubecula*, *F. hypoleuca*, *M. striata*) con una eficiencia en la ingestión mucho menor (JORDANO 1979).

Cuadro 4

Resumen de las principales adaptaciones tróficas de los passeriformes estudiados durante el período agosto-septiembre, 1978, en Sierra Morena Central.

Summary of the main trophic adaptations showed by migrant passerines studied in central Sierra Morena, august-september 1978. Columns from left to right are: body weight (g), main food type (F. frugivore; O. omnivore; I. insectivore), main insect prey, niche width (prey type, see text), and main foraging behaviour for insects and fruits (CAM, ground feeding; REB, gleaning; VUE, flycatching; ACE, sallying to the air or ground).

	Peso corporal ^a	Alimentación ^b	Tipo de presa ^c animal	B ^d	Comportamiento ^e Insectos Frutos	
<i>Turdus merula</i>	68,4	F	FOR	3,00	CAM	REB
<i>Luscinia megarhynchos</i>	23,4	I	FOR	2,09	CAM	REB
<i>Sylvia borin</i>	20,3	F	COL	4,39	REB	REB
<i>Sylvia communis</i>	19,0	F	HEM	3,19	REB	REB
<i>Sylvia atricapilla</i>	17,3	F	COL	3,59	REB	REB
<i>Parus major</i>	16,4	O	COL	2,48	CAM	REB
<i>Muscicapa striata</i>	15,1	I	HYM	1,90	VUE	VUE
<i>Eritbacus rubecula</i>	14,5	O	FOR	2,20	CAM, ACE	ACE
<i>Ficedula hypoleuca</i>	13,8	I	FOR	1,71	VUE	VUE
<i>Hippolais pallida</i>	13,1	I	COL	1,69	REB	REB
<i>Parus caeruleus</i>	9,3	O	COL	1,62	REB	REB

a: valores medios para aves capturadas durante el período de estudio (gramos).

b: F, frugívoro; O, omnívoro; I, insectívoro (ver texto).

c: tipo de presa con mayor valor de IG (ver texto y Cuadro 2).

d: $B = (\sum p^2) - 1$, ver texto.

e: tipo de comportamiento durante la búsqueda y caza de insectos y durante la ingestión de frutos (HERRERA 1978b, JORDANO 1979 e inédito). CAM, búsqueda en el suelo (camínar); REB, "rebuscar" (gleaning) en ramas y follaje; ACE, caza al "acecho" desde un posadero, al suelo o al aire; VUE, caza "al vuelo" desde posadero (un tipo de ACE).

Por otra parte, un mayor consumo de insectos conlleva una disminución en la amplitud de nicho ($r_s = -0,736$, $p < 0,01$, $n = 11$), lo que sugiere, junto con lo anterior, que una mayor dependencia en los insectos está ligada tanto a una mayor especialización en tipos de presa como a la posesión de técnicas de captura y búsqueda eficientes y estereotipadas. Por el contrario, una mayor dependencia en los frutos está relacionada con una dieta animal generalista y con una mayor versatilidad en la conducta de búsqueda de alimento.

El tamaño corporal influye de una manera importante en los tipos y tamaños de presa incluidos en la dieta (SCHOENER 1969), ya que está estrechamente relacionado con las demandas energéticas del predador. Aunque las cuatro especies frugívoras son las de mayor tamaño en mi área de estudio, no existe una relación significativa entre peso corporal y consumo de frutos ($r_s = 0,435$, $p > 0,05$, $n = 11$). En cuanto a las presas animales, aunque especies de diferentes tamaños ingieren insectos de distinta talla, existe en general una gran similitud en los tamaños de presa (fig. 4). Una medida del "empaquetamiento" a lo largo de una dimensión como el tamaño de presa fue sugerida por MACARTHUR (1972) como la razón de la distancia d , entre los valores medios de tamaño de presa, y una medida de la variabilidad específica en la utilización de los diferentes tamaños de presa (p. ej., la desviación típica, w , de las medias anteriores). La razón d/w promedio, calculada sobre los 10 pares de especies adyacentes según tamaños de presa, fue de $0,18 \pm 0,15$, bastante menor de la 1,0 necesaria para una coexistencia estable según la teoría y que los valores obtenidos para comunidades nidificantes (WIENS y ROTENBERRY 1979). Creo que podría imaginarse ahora la dinámica del paso otoñal como una sucesión de agregaciones, locales y temporales, de especies en régimen de baja competencia interespecífica, promovida por un consumo diferencial y oportunista de los recursos del medio (frutos e insectos, principalmente). La eficiencia en la explotación de estos dos tipos de recursos no depende sólo de factores intrínsecos a ellos (abundancia y distribución espacial) sino también de las adaptaciones tróficas específicas de cada especie de ave que los utiliza.

AGRADECIMIENTOS

Estoy especialmente agradecido a Myriam por su ayuda en el campo con los pájaros y las redes. También José A. Torres y Amparo León me acompañaron en numerosas ocasiones. Carlos M. Herrera me ayudó desde el principio con sus consejos y discusiones sobre frutos y pájaros y Ramón C. Soriguer colaboró especialmente, enseñán-

dome cómo hacer las preparaciones de epicarpos. Por último, mi agradecimiento para D. Toribio Torres, que me permitió trabajar en El Bañuelo y me acompañó en muchas ocasiones.

RESUMEN

Se estudia la composición de la dieta de 11 especies de passeriformes durante el período de paso otoñal, Agosto-Septiembre de 1978, en una localidad de Sierra Morena central (provincia de Córdoba).

Las especies estudiadas muestran un gradiente desde una alimentación casi totalmente frugívora, con más de un 90% del volumen de la dieta compuesto por materia vegetal (*S. atricapilla*, *S. communis*, *S. borin* y *T. merula*), hasta una situación de insectivorismo casi completo (*L. megarhynchos*, *H. pallida*, *F. hypoleuca* y *M. striata*), con menos del 30% de materia vegetal (frutos) en la dieta. Para un tercer grupo de especies (*E. rubecula*, *P. major*, *P. caeruleus*) la importancia de la materia animal y vegetal es similar (— 50% del volumen).

Entre los frutos más consumidos destacan los de *Rubus ulmifolius* y *Ficus carica* que, globalmente, representaron el 65,2 y 31,3%, respectivamente, de la materia vegetal consumida, con una frecuencia de aparición de 65,7 y 31,3%, respectivamente, del total de muestras fecales examinadas (n=207). La importancia de los frutos de *Rubus*, referida a biomasa (PB), oscila entre 46% (*S. borin*) y 93% (*S. communis*); los frutos de *Ficus* sólo alcanzan cierta importancia en la dieta de *S. borin* (PB>50%) y de *S. atricapilla* (PB>30%). Frutos de otras especies aparecieron en menos del 2,0% de las muestras y representando menos de un 2,0% de la biomasa, siempre en las especies frugívoras, e incluían *Lonicera implexa*, *Pistacia terebinthus*, *Celtis australis* y *Rosa sp.*, entre otros.

Entre las presas animales destacan los coleópteros y los formícidos, con valores de importancia global (IG) de 25,5 y 30,3, respectivamente. Los formícidos son la presa principal de *T. merula*, *F. hypoleuca*, *L. megarhynchos* y *E. rubecula*, variando su importancia global entre 160,9 (*F. hypoleuca*) y 48,5 (*T. merula*). Los coleópteros son importantes para *S. atricapilla* (16,3) y *S. borin* (25,3), (aunque estas especies toman también otros tipos de presas), *P. major* (5,65), *P. caeruleus* (91,2) y *H. pallida* (53,2) *S. communis* toma principalmente hemípteros (26,2) y *M. striata*, himenópteros (53,4).

El tamaño medio de presa está correlacionado con el peso corporal, aunque una misma especie toma distintos tamaños para diferentes tipos de presa. Los tamaños de presa medios oscilan sólo entre 3,59 mm y 6,59 mm. Por otra parte, las especies de mayor peso corporal toman una mayor variedad de tipos de presa.

Se discuten las adaptaciones tróficas diferenciales que están relacionadas con la utilización de frutos y/o insectos. En las especies estudiadas un mayor consumo de frutos está relacionado con una mayor amplitud de nicho trófico (tipos de presas) y con el empleo de técnicas de búsqueda de alimento versátiles. Así, las especies que buscan el alimento animal "rebuscando" en ramas y hojas, muestran una mayor proporción de

frutos en la dieta que aquellas que lo hacen con técnicas aparentemente más especializadas y eficientes (acechar, caminar, cazar al vuelo), sugiriendo que las primeras están mejor adaptadas a una utilización eficiente de los frutos.

SUMMARY

Diet composition of several passerine species during autumn migration (August-September 1978) was studied in Central Sierra Morena (Córdoba province).

Bird species studied show a gradient in diet composition from an almost exclusive frugivory (*S. atricapilla*, *S. communis*, *S. borin*, *T. merula*) to highly insectivorous diets (*L. megarhynchos*, *H. pallida*, *F. hypoleuca*, *M. striata*) (Fig. 1, Cuadro 1). A third group (*E. rubecula*, *P. major*, *P. caeruleus*) shows similar amounts of animal and vegetable matter in the diet (=50% volume).

The fruits more commonly taken were those of *Rubus ulmifolius* (65,2 and 65,7% for percent biomass, PB, and frequency of occurrence, FA, respectively) and *Ficus carica* (31,3% for both). PB values for *Rubus* fruits varied between 46% (*S. borin*) and 93% (*S. communis*); *Ficus* fruits were important only for *S. borin* (PB>50%) and *S. atricapilla* (PB>30%). Fruits of other plant species appeared with FA and PB values less than 2,0%, always in the frugivorous species, and included *Lonicera implexa*, *Pistacia terebinthus*, *Celtis australis* and *Rosa sp.*, among others (Cuadro 2).

Among the animal prey items, Coleoptera and Formicidae had importance values (IG's, see Methods) of 25,5 and 30,3, respectively. Ants were the main prey of *T. merula*, *F. hypoleuca*, *L. megarhynchos* and *E. rubecula*, with IG values ranging from 160,9 (*F. hypoleuca*) to 48,5 (*T. merula*). *S. atricapilla* and *S. borin* took a variety of animal prey, mainly beetles (IG=163, and 25,3, respectively) (Cuadro 2). *P. major*, *P. caeruleus* and *H. pallida* also took preferently beetles (56,5, 91,2 and 53,2, respectively). *S. communis* included mainly hemipterans (26,2) and *M. striata* hymenoptera (53,4) in their diets.

Mean prey size is correlated with body weight, although the same species took different prey sizes for different prey types (Cuadro 3). Larger species took also a greater variety of prey types (Cuadro 4).

The main trophic adaptations related to differential utilization of fruits and insects are discussed. Among the species studied, a greater dependence on fruits for food is related to a greater 'prey type' niche width and a gleaning foraging behaviour. Species using more stereotyped, and perhaps specialised, foraging behaviours (i. e., ground foraging, sallying, flycatching) were apparently unable to exploit fruits efficiently.

BIBLIOGRAFÍA

BAUMGARTNER, L. L. y A. C. MARTIN (1939): Plant histology as an aid in squirrel food-habit studies. *J. Wildl. Manage.*, 3: 266-268.

- BERTHOLD, P. (1976a): Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. *J. Orn.*, 117: 145-209.
- (1976b): The control and significance of animal and vegetable nutrition in omnivorous songbirds. *Ardea*, 64: 140-154.
- BIBBY, C. J., R. E. GREEN, G. R. M. PEPLER y P. A. PEPLER (1976): Sedge warbler migration and reed aphids. *Brit. Birds*, 69: 384-399.
- BLONDEL, J. (1969): Sédentarité et migration des oiseaux dans une garrigue méditerranéenne. *La Terre et la Vie*, 1969: 269-314.
- BRENSING, D. (1977): Nahrungsökologische Untersuchungen an Zugvögeln in einem südwestdeutschen Durchzugsgebiet während des Wegzuges. *Vogelwarte*, 29: 44-56.
- CODY, M. L. (1968): On the methods of resource division in grassland bird communities. *Am. Nat.*, 102: 107-147.
- (1974): *Competition and the structure of bird communities*. Princeton Univ. Press, Princeton, 318 p.
- CUSTER, T. W. y F. A. PITELKA (1975): Correction factors for digestion rates for prey taken by Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*). *Condor* 77: 210-212.
- y — (1978): Seasonal trends in summer diet of the Lapland Longspur near Barrow, Alaska *Condor* 80: 295-301.
- ECKHARDT, R. C. (1979): The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains. *Ecol. Monogr.*, 49: 129-149.
- FERNS, P. N. (1975): Feeding behaviour of autumn passage migrants in north east Portugal. *Ringing and Migration*, 1: 3-11.
- FRY, C. H., J. S. ASH y I. J. FERGUSON-LIBES (1970): Spring weights of some Palearctic migrants at Lake Chad. *Ibis*, 112: 58-82.
- HERRERA, C. M. (1974): El paso otoñal de *Sylvia borin* y *Sylvia communis* en la Reserva de Doñana. *Doñana-Acta Vert.*, 1: 83-119.
- (1976): *Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes en el Sur de España*. Tesis Doctoral, Univ. Sevilla, 514 pp.
- (1977): Ecología alimenticia del petirrojo (*Erithacus rubecula*) durante su invernada en encinares del Sur de España. *Doñana Acta-Vert.*, 4: 35-39.
- (1978a): Datos sobre la dieta invernal del colirrojo tizón (*Phoenicurus ochruros*) en encinares de Andalucía occidental. *Doñana-Acta Vert.*, 5: 61-71.
- (1978b): Ecological correlates of residence and non-residence in a mediterranean passerine bird community. *J. Anim. Ecol.*, 47: 871-890.
- (1981): Fruit food of Robins wintering in southern spanish mediterranean scrubland. *Bird Study*, 28: 115-122.
- y P. JORDANO (1981): *Prunus mahaleb* and birds: the high efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monogr.*, 51: 203-218.
- HESPENHEIDE, H. A. (1971): Food preference and the extent of overlap in some insectivorous birds, with special reference to the Tyrannidae. *Ibis*, 113: 59-72.
- (1975a): Selective predation by two swifts and a swallow in Central America. *Ibis*, 117: 82-89.

- (1975b): Prey characteristics and predator niche width. En: Cody, M. L. y J. M. Diamond (ed.): *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge, pp. 158-180.
- HUTCHINSON, G. E. (1958): Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22: 415-427.
- JORDANO, P. (1979): *Estrategias reproductivas de las zarzas (Rubus ulmifolius, Rosaceae): coevolución con los pájaros dispersantes de las semillas*. Tesina Lic., Univ. Córdoba, 105 pp.
- (1982): Migrant birds are the main seed dispersers of blackberries in southern Spain. *Oikos* 38: 183-193.
- y C. M. HERRERA (1981): The frugivorous diet of Blackcap populations wintering in southern Spain. *Ibis*, 123: 502-507.
- KING, J. R. (1974): Seasonal allocation of time and energy resources in birds. En: R. A. Paynter (ed.) *Avian energetics*. Nuttall Ornithol. Club, Cambridge, Mass., pp. 4-70.
- KOERSVELD, E. VAN (1951): Difficulties in stomach analysis. *Proceed., Xth Int. Orn. Congress*, 592-594.
- KROLL, H. (1972): Zur Nahrungsökologie der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*) beim Herbstzug 1969 auf Helgoland. *Vogelwarte*, 16: 280-285.
- LANGSLOW, D. R. (1976): Weights of Blackcaps on migration. *Ringing and Migration*, 1: 78-91.
- LAURSEN, K. (1978): Interspecific relationships between some insectivorous passerine species, illustrated by their diet during spring migration. *Ornis Scand.*, 9: 178-192.
- MACARTHUR, R. T. (1972): *Geographical ecology*. Harper & Row, New York, 269 pp.
- MCEACHRAN, J. D., D. F. BOESCH y J. A. MUSICK (1976): Food division within two sympatric species-pairs of skates (Pisces: Rajidae). *Mar. Biol.*, 35: 301-317.
- MCKEY, D. (1975): The ecology of coevolved seed dispersal systems. En: L. E. Gilbert y P. H. Raven (ed.), *Coevolution of animals and plants*. Austin, Texas, pp. 159-191.
- MOODY, D. T. (1970): A method for obtaining food samples from insectivorous birds. *Auk*, 87: 579.
- MOREAU, R. E. (1972): *The Palaearctic-African bird migration systems*. Academic Press, New York.
- MURILLO, F. y F. SANCHO (1969): Migración de *Sylvia atricapilla* y *Eriothacus rubecula* en Doñana según datos de capturas. *Ardeola*, 13: 129-137.
- ROOT, R. B. (1967): The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37: 317-350.
- SCHOENER, T. W. (1969): Models of optimal size for solitary predators. *Am. Nat.*, 103: 277-313.
- SNOW, D. W. (1971): Evolutionary consequences of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113: 194-202.
- THOMAS, D. K. (1979): Figs as a food source for migrating Garden Warblers in southern Portugal. *Bird Study*, 26: 187-191.

- TORRES, J. A. y A. LEÓN (1979): Paso otoñal de Passeriformes por una localidad de Sierra Morena Central (Sur de España). *Doñana-Acta Vert.*, 6: 55-65.
- WHITE, S. C. (1975): Ecological aspects of growth and nutrition in tropical fruit-eating birds. Ph. D. Diss., Univ. Pennsylvania.
- WIENS, J. A. y J. T. ROTENBERRY (1979): Diet niche relationships among North American grassland and shrubsteppe birds. *Oecologia (Berl.)*, 42: 253-292.

(Recibido 14 jul. 80)

PEDRO JORDANO

Unidad de Ecología y Erológica

Estación Biológica de Doñana

C/ Paraguay, 1

SEVILLA-12 (España)

APÉNDICE

Resumen de la aparición de diferentes especies de plantas en la dieta de las 11 especies de aves estudiadas en el área de trabajo. Las cifras (N) son frecuencias de aparición como semillas y/o pulpa (FA) y como semillas (FAS) en un total de 459 muestras analizadas. Se incluyen en este apéndice datos de los meses octubre y noviembre, no analizados en el texto, además de los correspondientes a agosto y septiembre. Los porcentajes PS están calculados sobre el total de 4.110 semillas aparecidas en las muestras y los valores de N indican el número de semillas identificadas de cada especie de planta.

ESPECIE	FA		FAS		FS	
	N	%	N	%	N	%
<i>Rubus ulmifolius</i>	279	60,8	229	49,9	2.646	64,4
<i>Ficus carica</i>	183	39,9	157	34,2	1.345	32,7
<i>Celtis australis</i>	74	16,1	35	7,6	45	1,1
<i>Arbutus unedo</i>	22	4,8	0	0,0	0	0,0
<i>Lonicera implexa</i>	8	1,7	6	1,3	11	0,3
<i>Pistacia terebinthus</i>	5	1,1	6	1,3	15	0,4
<i>Tamus communis</i>	2	0,4	1	0,2	2	0,05
<i>Asparagus acutifolius</i>	6	1,3	4	0,9	17	0,4
<i>Osyris alba</i>	2	0,4	2	0,4	2	0,05
<i>Daphne gnidium</i>	3	0,6	2	0,4	4	0,1
<i>Smilax aspera</i>	2	0,4	2	0,4	2	0,05
<i>Rosa</i> sp.	4	0,9	4	0,9	7	0,2
<i>Pistacia lentiscus</i>	2	0,4	1	0,2	1	0,05
<i>Myrtus communis</i>	2	0,4	2	0,4	2	0,05
<i>Rubia peregrina</i>	1	0,2	0	0,0	0	0,0
<i>Viburnum tinus</i>	12	2,6	2	0,4	3	0,1
Bellota (<i>Quercus</i> sp.)	30	6,5	0	0,0	0	0,0
No identificado*	11	2,4	2	0,4	8	0,2

*: semillas de Gramineae y Leguminosae.

Variación anual de régimen alimenticio y densidad de población de dos estrigiformes: sus causas.

JOSÉ P. VEIGA

INTRODUCCIÓN

La utilización de los residuos alimenticios —egagrópilas— de las estrigiformes en el estudio de diversos aspectos de la biología y ecología de los micromamíferos ha pasado a ser en los últimos años una metodología de amplia difusión entre los investigadores de este grupo zoológico. Uno de estos aspectos, las modificaciones numéricas de sus poblaciones a lo largo del tiempo, ha sido tratado en alguna ocasión por este procedimiento en Centroeuropa (BOVET, 1963; ZELENKA y PRICAM, 1964), donde, por otro lado, las oscilaciones cíclicas de los efectivos de determinadas especies de este grupo taxonómico son bien conocidas.

El hecho de que los cambios en la densidad de las especies-presa influyan en la composición del régimen alimenticio de un predador (EMLEN, 1966; MACARTHUR y PIANKA, 1966; FROCHOT, 1967; EMLEN, 1968; SCHOENER, 1971) hace posible utilizar las modificaciones experimentadas por el mismo como un indicativo de dichos cambios, si bien la interpretación de los resultados no es fácil al no haber una correlación directa entre unos y otras (SAINT-GIRONS y SPITZ, 1966). No es ajena a este hecho la circunstancia de que un predador responde a situaciones de disponibilidad de sus presas, en la que influyen otros factores ecológicos además de su densidad.

En la Península Ibérica, a pesar del interés tanto biológico como económico de las fluctuaciones numéricas de las poblaciones de los micromamíferos, nada

se había publicado hasta el momento a este respecto. En el presente escrito pretendemos, mediante el análisis de egagrópilas de *Tyto alba* y *Asio otus*, una aproximación al conocimiento de la variación anual de los efectivos de los micromamíferos de una determinada región española, a la que nos referimos seguidamente, y averiguar la incidencia de este factor ecológico, es decir, los cambios en la disponibilidad de recursos tróficos, sobre las poblaciones de estos dos predadores.

Al margen de la exposición de los resultados obtenidos, queremos mediante este trabajo llamar la atención sobre un hecho biológico prácticamente desconocido en los ecosistemas mediterráneos, ya que tanto las modificaciones temporales de la densidad de mamíferos como su influencia en las poblaciones de sus predadores han sido registradas en el centro y norte de Europa, donde el fenómeno puede tener características muy diferentes, y apuntar la necesidad de profundizar en su conocimiento en estudios más detallados.

AREA DE ESTUDIO, MATERIAL Y METODOLOGÍA

El área de estudio incluye niveles basales, montanos y oromediterráneos de la sierra de Guadarrama (Fig. 1). La vegetación de esta zona ha sido descrita con detalle en un trabajo anterior (VEIGA, 1980). La situación de las localidades de muestreo, así como el período de tiempo en el que se ha llevado a cabo en cada una de ellas, se representa esquemáticamente en la figura 1. El abandono por ambas estrigiformes de algunas de las cinco localidades fundamentales en las que se ha desarrollado el estudio nos condujo, en 1979, a coleccionar el material en diversos puntos no muestreados inicialmente. En cada uno de los cuatro años que hemos abarcado, se han efectuado visitas periódicas a las diferentes localidades, de forma que la variación del espectro alimentario anual no incluyese, en la medida de lo posible un componente estacional.

Se han determinado un total de 5.078 presas de *Asio otus* y 1.325 de *Tyto alba*. El material analizado se ha agrupado en muestras anuales, con excepción del obtenido en la localidad 3 donde la influencia de la fluctuación estacional de la dieta determinaba un falseamiento de los resultados en lo concerniente a su variación anual. Esto era consecuencia de que la ocupación de esta localidad por los Búhos Chicos no fue regular a lo largo del período de tiempo considerado, como veremos más adelante, ni en lo referente a número de individuos, ni en lo que respecta al momento estacional de esta ocupación, con el consiguiente predominio de material de distintas épocas del año en cada uno de los mismos. En las demás localidades, la ocupación por cada una de ambas estrigiformes, mientras se mantuvo, fue regular en número de individuos y en período estacional (de febrero a agosto, por término medio, en las localidades 4 y 5 y durante todo el año en la 1 y 2).



TYTO ALBA	□	LOCALIDADES MUESTREADAS DE 1976 A 1979
	△	" " " EN 1979
ASIO OTUS	■	" " " DE 1977 A 1979
	▲	" " " EN 1979

Fig. 1. Marco geográfico. El área de estudio se ha delimitado con línea de trazo continuo. Se señalan todas las localidades en las que se han recogido egagrópilas y se indican con números aquellas a las que hace referencia el texto.

Geographical map. Area of study is marked with a line. Localities in which pellets were collected are marked in different ways. Those localities which are numbered, are mentioned in the text.

Paralelamente al estudio de la variación anual de la dieta de ambas especies, que nos permitirá sacar diversas conclusiones acerca de los cambios numéricos en la fauna de micromamíferos, sus presas fundamentales, hemos intentado seguir las posibles modificaciones de sus respectivas densidades de población. Dada la gran extensión del área de estudio y la dificultad que por ello entrañaría una estimación del número total de individuos presentes en la misma, hemos optado por considerar exclusivamente las localidades donde se recogió material desde el inicio del estudio y efectuar en ellas un censo

del número de individuos presentes cada año. No obstante, la desocupación de varias de dichas localidades en el curso de la investigación nos ha llevado, como ya comentábamos, a intentar en 1979 la localización de ambas estrigiformes en otros puntos del área de estudio a fin de, además de coleccionar egagrópilas, averiguar si la tendencia a la reducción de los efectivos poblacionales de las mismas en las localidades de muestreo, era un hecho general en toda ella.

Allí donde era factible, hemos buscado los nidos ocupados, en cuyo caso contabilizábamos una pareja de aves —no se han tenido en cuenta pollos y jóvenes en los censos— por cada uno localizado. Donde esto no era posible, se han efectuado escuchas y observaciones nocturnas, contabilizando una pareja por cada individuo señalizando un territorio. Por último, y sólo por lo que respecta a *Asio otus*, se han llevado a cabo censos de otoño-invierno que han proporcionado un número mínimo de individuos presentes, aunque muy aproximado al real debido a que el acentuado gregarismo de la especie en esta época del año facilita su recuento. De los diversos censos realizados en cada período primavera-verano y otoño-invierno sólo se ha considerado el que proporcionó el mayor número de individuos. En alguna ocasión hemos utilizado como procedimiento de censo —obviamente sólo aproximado— la cantidad de egagrópilas acumulada al pie de los posaderos utilizados por los Búhos Chicos.

El análisis de la fluctuación de la frecuencia de captura de las distintas clases de presas (especies y/o grupos) se ha llevado a cabo correlacionando entre sí los porcentajes con que aparecen en la dieta de ambos predadores en cada uno de los cuatro años en los que se ha desarrollado el estudio. Como índice de correlación se ha utilizado el r_s de Spearman (SIEGEL, 1956). El signo negativo del índice evidencia variaciones inversas en la dieta de las dos clases que se comparan y, por consiguiente, el papel de presa de sustitución desempeñado por aquélla que incrementa sus porcentajes de representación en la dieta del predador. El signo positivo evidencia una variación directa de ambas clases por causas que variarán según cada caso.

El cálculo de la diversidad trófica anual, como método de análisis de las modificaciones experimentadas por el nicho alimentario de ambas rapaces, se ha efectuado mediante la función de información de Shannon (H'), cuya utilización en ecología está ampliamente generalizada (MACARTHUR, 1955; HURTUBIA, 1973; PEET, 1974; etc.). Las categorías base para el cómputo de la fórmula se han establecido siguiendo un criterio taxonómico, incluyendo a las especies depredadas en grupos más inferiores conforme su representación en la dieta era mayor. No obstante, hemos considerado que por debajo de un cierto nivel taxonómico este atributo de la presa —que tiene en cuenta características eto-ecológicas de la misma— influye poco o nada en su selección por los predadores considerados. Estos criterios, sin duda discutibles y no generalizables a otras situaciones, consideramos que son los más adecuados para analizar los cambios de amplitud de sus respectivos nichos en nuestro caso particular.

RESULTADOS

En las figuras 2 a 5 se expresan gráficamente las oscilaciones experimentadas por las especies y grupos-presa que componen las dietas de *Tyto alba* y

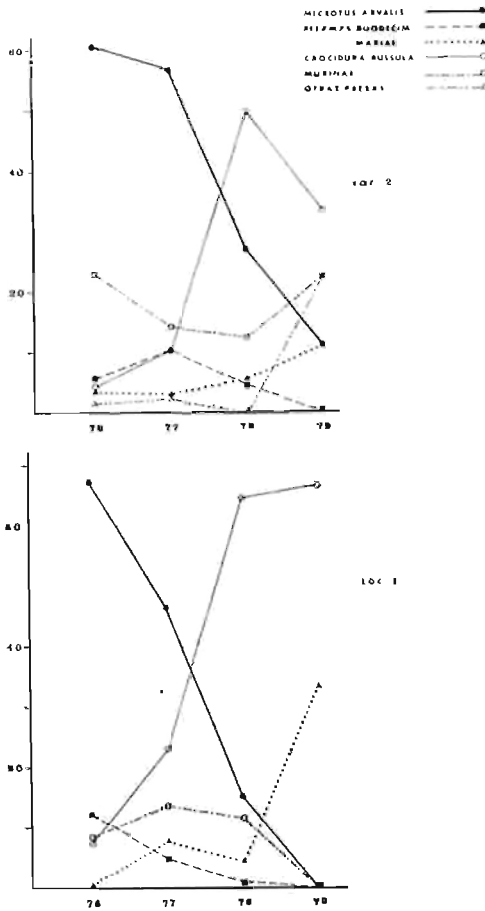


Fig. 2. Variación anual de los porcentajes de representación de las distintas especies y grupos-presa en la dieta de *Tyto alba* en las localidades 1 y 2. No se han representado los grupos con una presencia inferior al 5% en cada uno de los períodos anuales y tampoco los *Pitymys* y *Microtinae* indeterminados (lo mismo se ha hecho en las restantes figuras).

Annual variation in the presence percentages of prey items in the *Tyto alba* diet at localities 1 and 2. Items with a presence below 5% at each year and indeterminated *Pitymys* and *Microtinae* are not represented (the same applies to the remaining figures).

Asio otus en cada una de las localidades muestreadas regularmente a lo largo del período de estudio y en el conjunto de todas aquellas en las que se colectaron egagrópilas. Se observa en ellas que en el transcurso de los cuatro años abarcados se ha producido una patente disminución de la importancia de *Mi-*

crotonus arvalis en los regímenes alimenticios de ambas estrigiformes en todas y cada una de las localidades. Tan sólo en la número 3 se aprecia en la dieta de *Asio otus* un incremento de la representación de esta especie, con respecto a niveles anteriores, durante el otoño-invierno 77-78. Este hecho posiblemente ha venido determinado por una mayor disponibilidad de este roedor en la época del año aludida (SAINT-GIRONS y SPITZ, 1966 y observaciones propias) y, seguramente, por un cambio del comportamiento predador del Bubo Chico durante el período de presencia de agregaciones individuales, de las cuales proceden casi todas las egagrópilas recogidas en dicha época. La misma tendencia en la modificación del grado de representación en los regímenes alimenticios de las dos rapaces, aunque mucho menos acusada, se observa en *Pitymys duodecimcostatus*.

La notable disminución de los porcentajes de las especies-presa inicialmente más importantes para ambas estrigiformes (consideradas en conjunto)

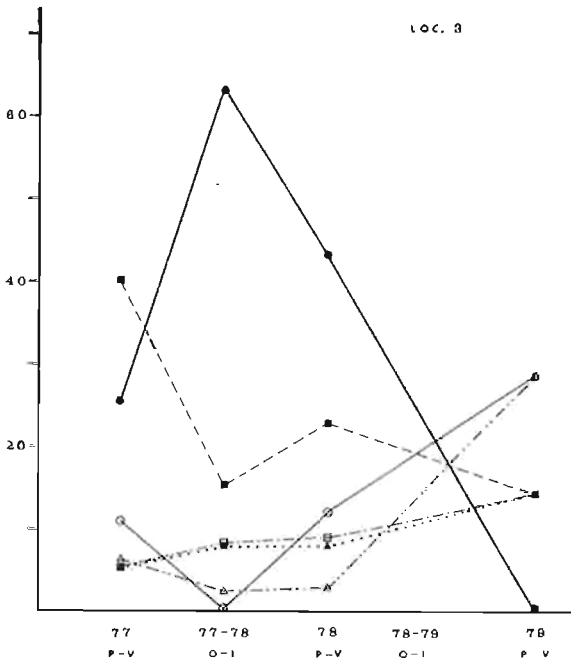


Fig. 3. Variación estacional de los porcentajes de representación de las distintas especies y grupos-presa en la dieta de *Asio otus* en la localidad 3. Símbolos gráficos como en la figura 2.

Seasonal variation in the presence percentages of prey-items in *Asio otus* diet at locality. 3. For graphic symbols see figure 2.

es, obviamente, acompañada por una modificación de los de otras especies y grupos, siendo el patrón seguido por los cambios en la composición anual de la dieta, característico de cada predador. Así, en el caso de *Tyto alba* se aprecia un fuerte aumento de la frecuencia de captura de *Crocidura russula*, especie cuyos porcentajes de representación en la dieta de la titónida desde 1976 a 1979 muestran una correlación significativa con los de los microtinos en conjunto $r_s = -1$; $p < 0,05$; $n=4$). Ninguna otra especie ni grupo-presa exhibe una correlación similar con este grupo de roedores.

El régimen alimenticio de *Asio otus* acusa un progresivo aumento del nivel de representación de *Pitymys mariaae*, significativamente correlacionado con el de *Microtus arvalis* y con el de este topillo y *Pitymys duodecimcostatus*

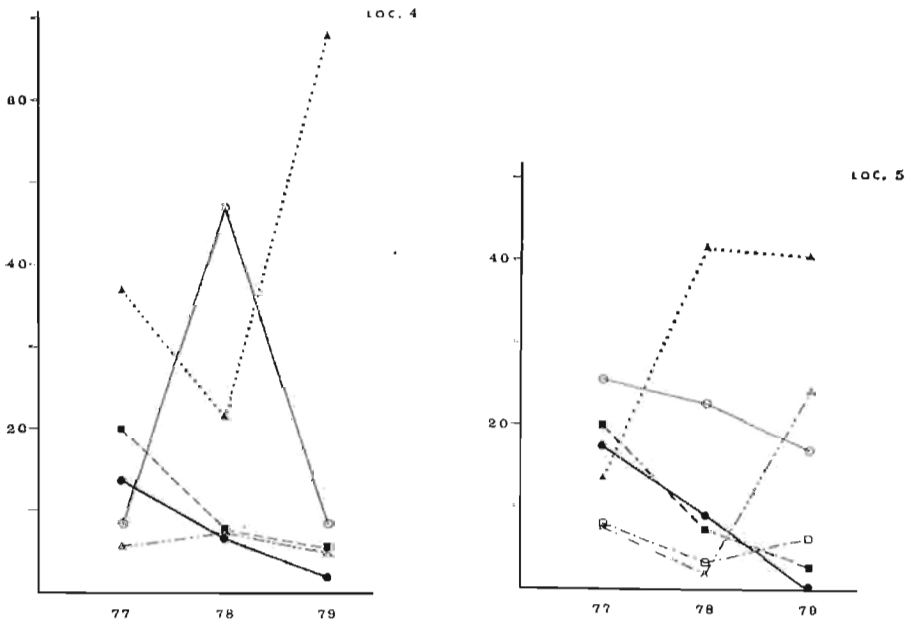


Fig. 4. Variación anual de los porcentajes de representación de las distintas especies y grupos-presa en la dieta de *Asio otus* en las localidades 4 y 5. Símbolos gráficos como en la figura 2.

Annual variation in the presence percentages of prey-items in the diet of *Asio otus* at localities 4 and 5. Graphic symbols as in figure 2.

considerados juntos ($r_s = -1$; $p < 0,05$, $n=4$). Como en la dieta de *Tyto alba*, tampoco en la de *Asio otus* aparece otra especie o grupo de ellas negativa y sig-

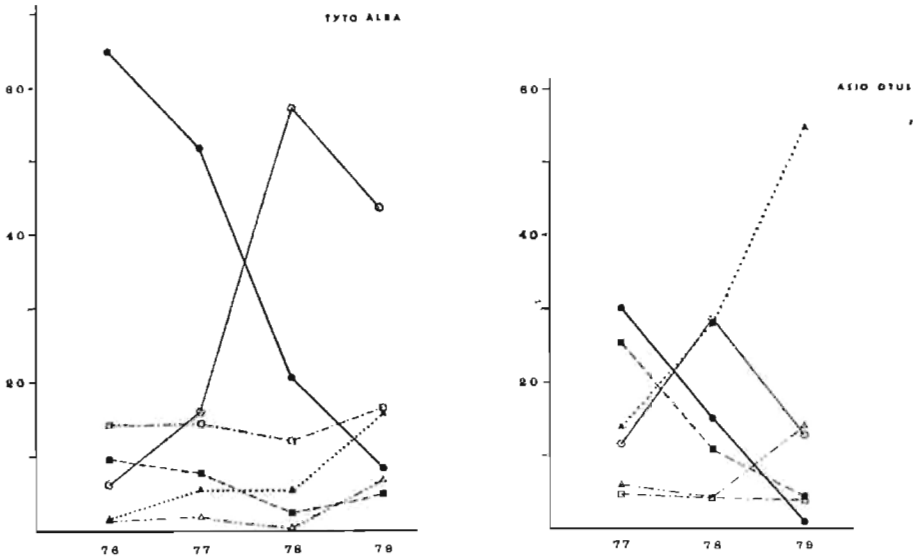


Figura 5. Variación anual global de los porcentajes de representación de las distintas especies y grupos-presa en las dietas de *Tyto alba* y *Asio otus*. Símbolos gráficos como en la figura 2.

Total annual variation of the presence percentages of the different prey-items in the diets of *Tyto alba* and *Asio otus*. Graphic symbols as in figure 2.

nificativamente correlacionada con las que han experimentado un importante descenso de su representación en la misma.

Tanto los murinos —*Apodemus* y *Mus*— como las "otras presas", que incluyen a *Eliomys quercinus*, *Talpa caeca*, *Sorex araneus*, *Neomys anomalus*, Aves, Anfibios e Insectos, son grupos con una importancia secundaria en las dietas de sendos predadores y sólo esporádicamente alcanzan porcentajes de representación importantes en ellas. La correlación positiva entre ambos grupos ($r_s = 1$; $p < 0,05$, $n = 4$) muestra que, pese a la heterogeneidad de las presas incluidas en ellos, forman un bloque homogéneo desde el punto de vista de la respuesta trófica del predador en cuestión. En el régimen alimenticio de *Asio otus*, la correlación entre ambos grupos carece de significación.

Las fluctuaciones del porcentaje de representación de los murinos en la alimentación de *Asio otus* están significativamente correlacionadas con las de *Microtus arvalis* y con las de microtinos en conjunto ($r_s = 1$; $p < 0,05$; $n = 4$); posiblemente, el abandono parcial por el predador de los hábitats más favorables para los roedores, como consecuencia de su necesidad de buscar presas

sustitutivas, sea el origen del paralelismo de las oscilaciones de ambos grupos en la dieta.

En ningún caso, los murinos o las "otras presas" o ambos grupos juntos exhiben una correlación negativa y significativa con las especies o grupos-presas cuyos porcentajes se han reducido a lo largo del período de estudio.

En el cuadro 1 se muestran los valores de la diversidad trófica anual para los dos predadores nocturnos. Tanto en uno como en otro es evidente un paulatino incremento de los mismos, que traduce la generalización de sus respectivos regímenes alimenticios a lo largo del intervalo de tiempo en el que se ha llevado a cabo la investigación.

Cuadro 1

Valores de la diversidad trófica anual, calculados mediante la función de información de Shannon (H').

Values of annual trophic diversity, computed by means of Shannon's information function (H')

	1976	1977	1978	1979
<i>Tyto alba</i>	0,706	0,913	0,933	1,098
<i>Asio otus</i>	—	0,829	0,920	1,002

En el cuadro 2 se expresan los resultados de los censos efectuados en las localidades 1 a 5. Se han agrupado dichas localidades en dos zonas altitudinales, la primera de las cuales incluye a las situadas entre 1.100 y 1.200 metros (localidades 1, 2 y 3) —ocupada por ambas estrigiformes—, en tanto la segunda comprende las emplazadas por encima de los 1.300 metros (localidades 4 y 5) —ocupada sólo por *Asio otus*—. Además en el caso de la estrígida se han separado los recuentos de primavera-verano de los de otoño-invierno. Sin embargo en *Tyto alba* las cifras expresadas son válidas para ambos períodos estacionales, puesto que la ocupación por esta especie de las citadas localidades, mientras se mantuvo, abarcó todos los meses del año. Los datos expuestos muestran que en la zona 1 los efectivos poblacionales de ambas estrigiformes se reducen drásticamente desde 1976 a 1979, pasando *Tyto alba* de dos parejas reproductoras a ninguna, en tanto *Asio otus*, con un elevado número de invernantes en el otoño-invierno 77-78 y con un mínimo de tres parejas reproductoras en la primavera siguiente, vio disminuir sus efectivos a un único individuo que ocupó la zona temporalmente durante la primavera de 1979. En

las temporadas de otoño-invierno 78-79 y 79-80, los Buhos Chicos no ocuparon la zona. Además, hemos registrado en la misma un aparente aumento del erratismo de ambas estrigiformes a medida que progresaba el estudio, ya que, a la vez que eran abandonadas la totalidad de las localidades donde su presencia era habitual, hemos detectado Lechuzas y Buhos Chicos ocupando puntos en los que no habían sido controlados anteriormente y durante cortos intervalos de tiempo, incluso en la temporada reproductora. Contrastan estos datos con los de la zona altitudinal 2, en la cual el número de parejas se ha mantenido constante desde 1977 a 1979, si bien el número de pollos sacados adelante por año se redujo sensiblemente en este lapso de tiempo.

Cuadro 2

Resultados de los censos efectuados en las localidades de muestreo. Los guiones indican censos no realizados. La flecha indica presencia de un elevado número de individuos deducido de la cantidad de egagrópilas acumulada al pie de los posaderos.

"Results of the censuses carried out in the localities of sampling. Hyphens indicate censuses not accomplished. The arrow points out the presence of a great number of individuals as suggested by the amount of pellets gathered beneath the roosting tree".

		1976		1977		1978		1979	
		P-V	O-I	P-V	O-I	P-V	O-I	P-V	O-I
ZONA 1	<i>A. otus</i>	—	—	↑	21	6	0	1	0
	<i>T. alba</i>		4		4		0		0
ZONA 2	<i>A. otus</i>	4	0	4	0	4	0	4	0

DISCUSIÓN

La reducción de las frecuencias de captura de *Microtus arvalis* y *Pitymys duodecimcostatus* por ambos predadores y en todas las localidades muestreadas parece traducir una disminución real de los efectivos poblacionales de ambos microtinos en el área de estudio, más acusada en la primera de las dos especies, que traspasaría el límite de un cambio meramente local ya que las áreas testigo se distribuyen en una zona geográfica relativamente extensa. Una interpretación inversa de los resultados en el sentido de que los cambios experimentados por las dietas de sendas rapaces evidencian no la reducción de los

efectivos poblacionales de los dos microtininos aludidos, sino el incremento de los de *Pitymys mariae* y *Crocidura russula*, cuyas frecuencias de captura por *Asio otus* y *Tyto alba*, respectivamente, se elevan de forma paulatina, es difícilmente sostenible por varios motivos:

Dicha argumentación conlleva la afirmación de un aumento de la cantidad de alimento disponible para ambas estrigiformes, lo cual está en franco desacuerdo con la paulatina generalización de sus respectivos regímenes alimenticios (Cuadro 1), evidencia de una general reducción de la abundancia de los recursos tróficos a los que tienen acceso, según postulan diversos modelos teóricos (EMLEN, 1966; MACARTHUR y PIANKA, 1966; LEVINS y MACARTHUR, 1969; SCHOENER, 1971). En el mismo sentido apunta la disminución constatada del éxito reproductor global de las dos rapaces, con una drástica mengua del número de pollos sacados adelante (datos propios inéditos), según la argumentación de SCHOENER (1971). Además, como varios autores han demostrado empíricamente (DAVIER, 1977; KREBS *et al.*, 1977; GOSS-CUSTARD, 1977), los cambios en el régimen alimenticio de un predador están fundamentalmente determinados por la modificación de la disponibilidad de las presas que explora de forma más rentable (en términos de energía obtenida por unidad de tiempo), en tanto la de aquellas energéticamente inferiores no es determinante de la frecuencia con que son capturadas. En nuestro caso, el hecho de que *Microtus arvalis* y *Pitymys duodecimcostatus* estén más representadas en las dietas de sendas estrigiformes cuando sus respectivas densidades de población, éxito reproductor y especialización alimentaria son más elevadas, sugiere una mayor rentabilidad de dichas presas con respecto a las alternativas en función, seguramente, de la relativamente alta biomasa individual de las primeras. Una fuerte reducción de los efectivos de *Microtus arvalis* y *Pitymys duodecimcostatus*, que implicaría un aumento considerable de la abundancia relativa de las restantes especies y grupos integrantes de las dietas de las dos rapaces nocturnas, explicaría, en la línea postulada por EMLLEN (1966), el cambio experimentado de la orientación predatora de ambas hacia presas menos valiosas.

Admitida, pues, una reducción real de los efectivos poblacionales de sendos microtininos, cabe hacer alguna consideración complementaria sobre el particular:

MACARTHUR y PIANKA (1966) argumentan que un predador especialista es menos sensible a los cambios de la densidad de sus presas que otro que no lo es tanto, lo cual armoniza con nuestros resultados, ya que *Asio otus*, altamente especializado en la captura de microtininos en toda su área de distribución (HE-

RRERA e HIRALDO, 1976; MARTI, 1976), modifica mucho menos el grado de predación sobre dicho grupo de presas, así como el espectro trófico general, que *Tyto alba*, especie de tendencias alimentarias más generalistas en toda Europa occidental (HERRERA, 1974). Resaltaremos además el hecho de que la caída de los porcentajes de *Microtus arvalis* y *Pitymys duodecimcostatus* tenga mayor pendiente en aquellas localidades donde inicialmente su representación en la dieta era mayor, que sugiere un efecto amortiguador de los cambios reales poblacionales de las especies-presa —SAINT-GIRONS y SPITZ (1966) se refieren a esta misma circunstancia al analizar la variación del régimen alimenticio de *Tyto alba*—. Dicho efecto unido a la similar reducción de los porcentajes de ambos roedores (considerados juntos) en las dietas de un especialista y un generalista (utilizamos los términos en sentido relativo) parece constituir una evidencia de que la reducción global de sus respectivos efectivos poblacionales ha sido más acusada de lo que la variación de dichos porcentajes sugiere.

Crocoidura russula y *Pitymys mariaae*, presas de sustitución básicas para *Tyto alba* y *Asio otus* respectivamente, como demuestra su correlación negativa con las que experimentan un marcado declive en sus regímenes alimenticios, muestran una fuerte variación anual de los porcentajes con que están representadas en los mismos. Sin embargo, esta variación exhibida por una presa de sustitución no debe ser atribuible a cambios de su densidad real (SAINT-GIRONS y SPITZ, 1966), sino que más bien sería consecuencia de la modificación de tendencia trófica del predador derivada de alteraciones en la disponibilidad de las presas básicas, como ya hemos discutido. No obstante, la notable elevación de la frecuencia de captura de estas dos especies-presa por las rapaces nocturnas parece ser indicativa, cuando menos, de un mantenimiento de sus respectivas densidades de población. En el caso de *Pitymys mariaae* se puede considerar la posibilidad de una elevación de sus efectivos como consecuencia de la relajación de tensiones competitivas al disminuir fuertemente los de las especies simpátridas del grupo.

En cuanto a los murinos y a las "otras presas", cabe señalar que la ausencia de correlación negativa entre su nivel de representación en las dietas de las dos estrigiformes y el de las que progresivamente lo ven muy disminuido es demostrativo de que no se les puede considerar como presas de sustitución, sino que más bien y generalizando cabría calificarlas de presas de relleno en ambos regímenes alimenticios. De los murinos, grupo mucho más homogéneo que las "otras presas", podría decirse que su relativa baja frecuencia de captura y la débil modificación anual de la misma son indicativas de una no alta, pero estable densidad de población.

La sustitución en el régimen alimenticio de *Tyto alba* de dos especies del orden *Rodentia* por una del orden *Insectivora*, que por su posición en la pirámide ecológica debe poseer efectivos poco fluctuantes pero no abundantes (FROCHOT, 1967), supone un serio problema para el predador, ya que difícilmente podría esta última soportar una predopresión dura y prolongada sin una disminución de sus efectivos, con la consiguiente y progresiva merma de la abundancia de alimento disponible. Esta podría ser la causa fundamental del comportamiento errático de *Tyto alba* en la segunda mitad del intervalo de tiempo abarcado por este estudio. Seguramente en esta circunstancia de claro predominio en la disponibilidad de una especie-presa cuya capacidad de renovación es menor que la de cualquier roedor, la ocupación de una localidad por el predador sólo puede mantenerse durante un corto período de tiempo después del cual la presumible drástica reducción de los recursos tróficos, como consecuencia de una presión de predación superior a la habitual sobre dicha especie, obliga a éste a abandonarla e instalarse en otra, seguramente no lejana, donde los efectivos poblacionales de la misma no se hayan visto disminuidos por una elevada predopresión.

La tendencia a la elevación de la frecuencia de captura de *Pitymys mariae* por *Asio otus*, poco marcada en los niveles basales de la sierra, es muy acusada en altitudes montanas y es atribuible al gradiente altitudinal que parece mostrar la densidad de este topillo en la vertiente norte del Guadarrama (datos propios inéditos). Esta mayor disponibilidad en niveles montanos, sólo accesibles de forma prolongada para *Asio otus*, parece ser el factor fundamental determinante de la permanencia y éxito reproductor de la estrígida en los mismos. En los niveles basales, la drástica reducción del número de parejas reproductoras establecidas —y de invernantes en su caso—, que afecta a ambas estrigiformes, así como el paulatino erratismo registrado, evidencian su incapacidad para encontrar un tipo de presa que sustituya eficaz y prolongadamente a las que han experimentado una fuerte reducción de sus efectivos .

CONCLUSIONES

A lo largo de la exposición de los resultados y de la discusión de los mismos hemos hecho notar una serie de conclusiones que trataremos de resumir y ordenar en este apartado.

1. Los cambios experimentados por los regímenes alimenticios de *Tyto*

alba y *Asio otus* ponen de manifiesto una fuerte disminución de los efectivos poblacionales de *Microtus arvalis* y *Pitymys duodecimcostatus* en el área de estudio durante los cuatro años en los que se ha desarrollado. Esta disminución ha sido posiblemente más acentuada de lo que la variación de sus respectivos porcentajes en ambas dietas sugiere.

2. Las oscilaciones de los demás grupos y especies-presa —especialmente las de los incluidos en la clase Mamíferos— deben reflejar más el obligado cambio de tendencia trófica del predador al escasear las presas básicas, que modificaciones numéricas reales de sus respectivas poblaciones. No existen evidencias para suponer variaciones importantes en los efectivos de otras especies y/o grupos que no sean las mencionadas en el punto 1.

3. El general declive de la abundancia del alimento disponible para los dos predadores incide en ellos determinando una generalización de sus espectros alimentarios y una reducción de la calidad de sus presas (en términos de biomasa individual), que es seguramente la causa de la disminución de la densidad de población y del éxito reproductor de ambas estrigiformes.

4. La capacidad de *Asio otus* de acceder de forma prolongada a los niveles montanos de la sierra, sólo esporádicamente alcanzados por *Tyto alba*, permite a la estrígida, merced a la mayor abundancia de *Pitymys mariaae* en esta zona altitudinal, mantener la ocupación de los mismos y nidificar allí con éxito. Por debajo de estos niveles, una drástica reducción de los efectivos de sendas rapaces y un creciente erratismo de sus respectivas poblaciones han sido las tendencias observadas.

AGRADECIMIENTOS

Quiero desde aquí expresar mi sincera gratitud a Fernando Hiraldo cuyas múltiples sugerencias han contribuido a una mejora sustancial del manuscrito original.

Asimismo agradezco al profesor Bernis la revisión final del trabajo y a Cristina Carro la corrección de los textos en inglés.

RESUMEN

La variación anual del régimen alimenticio de *Asio otus* y *Tyto alba* ha sido estudiada en una región del centro de España (figura 1) entre 1976 y 1979 mediante el análisis de egagrópilas recogidas periódicamente en distintas localidades. Paralelamente se han efectuado censos para evaluar posibles cambios de la densidad de población de sendas estrigiformes.

Se ha observado un progresivo y acusado descenso de los porcentajes de representación de *Microtus arvalis* y *Pitymys duodecimcostatus*, especies-presa fundamentales para ambos predadores en la situación de partida de la investigación, en sus dietas respectivas, que parece traducir una fuerte reducción de los efectivos poblacionales de ambos microtinos en toda el área de estudio. La menor disponibilidad de las que inicialmente eran las presas básicas afecta de forma diferente a los dos predadores: *Tyto alba* incrementa fuertemente la presión de predación sobre *Crocidura russula*, en tanto *Asio otus* lo hace sobre *Pitymys mariae*. Estas dos especies-presa parecen tener un comportamiento tampón, sin que la fluctuación de la frecuencia con que cada una de ellas es capturada esté en relación con variaciones de sus densidades reales.

La diferente tendencia mostrada por las rapaces al elegir una presa de sustitución parece derivarse de la doble circunstancia de un más amplio intervalo de distribución altitudinal de *Asio otus* en relación al de *Tyto alba* y de una mayor disponibilidad de *Pitymys mariae* a medida que aumenta la altitud sobre el nivel del mar. Esta última circunstancia parece, asimismo, haber constituido el factor primordial, si no único, determinante de la estabilidad poblacional de la estrígida en niveles montanos; por debajo de éstos se ha registrado una paulatina reducción de la densidad de población de ambas estrigiformes y un comportamiento progresivamente más errático de los individuos que permanecían en la zona.

SUMMARY

ANNUAL VARIATION OF DIET AND POPULATION DENSITY OF TWO OWLS: THEIR CAUSES.

The annual variation in the diet of *Asio otus* and *Tyto alba* living within a given area in the centre of Spain (figure 1) has been studied from 1976 to 1979. Pellets, periodically collected in different localities within the area, were analyzed and at the same time censuses of the owls were carried out to find out if there were any possible changes in the population density of both owls.

At the beginning of the study, the fundamental prey-species in the respective diets of both predators were *Microtus arvalis* and *Pitymys duodecimcostatus*, but as time went on, a progressive decline in the percentages of both voles in the diets of *Asio otus* and *Tyto alba* was recorded, which decline apparently was due to a great reduction in the population of the said voles within the area under study. The scarcity of initially basic prey-species affected the owls differently; while *Tyto alba* increases its predatory pressure on *Crocidura russula*, *Asio otus* prefers *Pitymys mariae* as substitution prey. The role of these two mammals in this situation is known as tampon-prey, meaning that fluctuations in the frequencies of capture do not necessarily correspond to variations in their real densities (figures 2 to 5).

The different choice of substitution prey shown by the owls may be caused by *Asio otus* rising to a greater height above sea-level than *Tyto alba* and the vole *Pitymys mariae* is more abundant the greater the height above sea level. This last circumstance seems to be the principal cause, if not the only one, in determining the stability of po-

pulation of the Long-eared owl at montane levels, although a reduction in the success of reproduction has been observed. Below these high levels a gradual decrease in the population density of both owls was recorded (table I) and an increase in the erratic behaviour was also noted as the study continued.

BIBLIOGRAFÍA

- BOVET, J. (1963): Etude par l'analyse du contenu de pelotes de Chouette Effraie (*Tyto alba*) des fluctuations dans les populations de Micromammifères. *Revue suisse Zool.*, 70: 244-249.
- DAVIES, N. B. (1977): Prey selection and the search strategy of the Spotted Flycatcher (*Muscicapa triata*): A field study on optimal foraging. *Anim. Behav.*, 25: 1.016-1.033.
- EMLEN, J. M. (1966): The role of time and energy in food preference. *Amer. Natur.*, 100: 611-617.
- (1968): Optimal choice in animals. *Amer. Natur.*, 102: 385-389.
- FROCHOT, B. (1967): Réflexions sur les rapports entre prédateurs et proies chez les Rapaces .II.—Influence des proies sur les Rapaces. *Terre et Vie*, 21: 33-62.
- GOSS-CUSTARD, J. D. (1977): Optimal foraging and the size selection of worms by Redshank, *Tringa totanus*, in the field. *Anim. Behav.*, 25: 10-29.
- HERRERA, C. M. (1974): Trophic diversity of the Barn Owl *Tyto alba* in continental Western Europe. *Ornis Scand.*, 5: 181-191.
- e HIRALDO, F. (1976): Food-niche and trophic relationships among European owls. *Ornis Scand.*, 7: 29-41.
- HURTUBIA, J. (1973): Trophic diversity measurement in sympatric predatory species. *Ecology*, 54: 885-890.
- KREBS, J. R., ERICHSEN, J. T. y WEBBER, M. I. (1977): Optimal prey-selection in the Great 'Tit (*Prus major*). *Anim. Behav.*, 25: 30-38.
- LEVINS, R. y MACARTHUR, R. (1969): An hypothesis to explain the incidence of monophagy. *Ecology*, 50: 910-911.
- MACARTHUR, R. H. (1955): Fluctuation of animals populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36: 533-536.
- y PIANKA, R. (1966): On optimal use of a patchy environment. *Amer. Natur.*, 100: 603-609.
- MARTI, C. D. (1976): A review of prey selection by the Long-eared owl. *Condor*, 78: 331-336.
- PBET, R. K. (1974): The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 285-307.
- SAINT-GIRONS, M. C. y SPITZ, F. (1966): A propos de l'étude des micromammifères par l'analyse des pelotes de Rapaces. Intérêt et limites de la méthode. *Terre et Vie*, 20: 3-18.

- SCHOENER, T. W. (1971): Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2: 369-404.
- SIEGEL, S. (1956): *Nonparametric statistics for the Behavioral Sciences*. McGraw-Hill, New York.
- VEIGA, J. P. (1980): Alimentación y relaciones tróficas entre la Lechuza Común (*Tyto alba*) y el Buho Chico (*Asio otus*) en la sierra de Guadarrama (España). *Ardeola*, 25.
- ZELENKA, G. y PRICAM, R. (1964): Variations d'effectifs des populations de petits mammifères révélées par el régime alimentaire d'un rapace nocturne. *Terre et Vie*, 18: 178-184.

(Recibido 4 jul. 80)

JOSÉ P. VEIGA
Cátedra de Vertebrados
Facultad de Biología
Universidad Complutense de Madrid
MADRID (España)

Las Adeidas en la cuenca del Duero

FRANCISCO CAMPOS SÁNCHEZ-BORDONA

INTRODUCCION

Es bien sabida la querencia que tienen diversas especies de Ardeidas de frecuentar los cursos de agua existentes en el centro y oeste de España. En ellos encuentran abundante alimento y sotos fluviales adecuados para la reproducción. En efecto, todavía se conservan varios de estos sotos prácticamente inalterados, si bien, por desgracia, en la actualidad su número es mucho menor que en épocas relativamente recientes.

El río Duero, junto con sus afluentes (Esla, Tormes, Pisuerga, principalmente), constituye una amplia red fluvial en cuyas orillas pueden verse algunos grandes sotos, muy idóneos para el establecimiento de Ardeidas. Desde hace años se conoce la presencia de estas aves en la cuenca del Duero (BERNIS y VALVERDE, 1954b, por ejemplo). Posteriormente, con el trabajo de FERNÁNDEZ CRUZ (1975), se concretó más exactamente la importancia de las colonias. Sin embargo, de algunas de ellas no se poseían datos concretos y, como dijimos en un trabajo anterior (CAMPOS, 1979), parece que hay colonias de reciente creación, o bien cuya existencia ha pasado desapercibida.

En este trabajo se quiere dar a conocer el resultado de las observaciones realizadas durante varios años, pero más intensamente en 1979 y 1980. Se exponen a continuación cuál es la situación de las colonias existentes, los movimientos de las aves y aquellos lugares en los que creemos pueden reproducirse, pero cuya extensión todavía no nos ha sido posible recorrer detenidamente.

MÉTODOS

La toma de datos se ha hecho recorriendo diversos tramos de los ríos en los que era más probable la presencia de colonias y, por otra parte, preguntando a guardas y encargados de fincas ribereñas. Asimismo, han sido de gran ayuda los datos bibliográficos sobre Ardeidas, los cuales, como veremos más adelante, son completados y/o variados en este trabajo, con el fin de fijar en lo posible la situación exacta de las colonias.

La figura número 1 representa la zona estudiada, que comprende las provincias de Zamora, Salamanca, Valladolid y Palencia. En el texto se citan también algunos datos para la provincia de Burgos, pero dada su escasez hemos creído conveniente no incluirla en dicho mapa. La numeración de los lugares de observación de *A. cinerea* y de las colonias es la que se sigue en el texto.

En cuanto a los nidos, para cada colonia se ha contabilizado el número total de ellos, sin distinguir entre viejos y usados actualmente. Las medidas de los huevos se hicieron con un calibre "pie de rey", si bien fueron tan escasos los medidos que estos datos no se pueden tomar como representativos.



Fig. 1. Zona occidental de la Cuenca del Duero, en la que se han llevado a cabo las observaciones de Ardeidas.

Para cada colonia se ha hecho un esquema a escala convencional —en el caso de no haber sido publicado anteriormente con el fin de dar una idea aproximada de la distribución de las parejas nidificantes.

En primer lugar se citan las observaciones de individuos de *Ardea cinerea* en la zona estudiada, para tratar a continuación cada colonia de cría por separado.

OBSERVACIONES

Las observaciones de individuos de Garza Real son las siguientes:

1.—Pantano de Santa Teresa (Salamanca). Río Tormes.

Todos los años (al menos desde 1971) se ven 5-6 ejemplares desde junio hasta febrero-marzo. Parece tratarse de una pareja con las crías del año, aunque no se ha encontrado ningún nido de esta especie en la zona recorrida, ni ninguna de las personas del lugar a las que hemos preguntado nos ha dado una respuesta afirmativa. Por otra parte, no hay lugares favorables para su reproducción, tanto en el mismo pantano como aguas abajo de la presa, pues se trata de encinares adhesionados que bordean las orillas. En todo caso podría haber una nidificación aislada, habida cuenta del escaso número de ejemplares observados en la época inmediatamente posterior a la cría.

Ultimamente (años 78 y 79) se reúnen durante los meses de invierno grupos relativamente numerosos de Garzas Reales (unos 30, aproximadamente) en la parte alta del embalse, para disgregarse con la llegada del mes de febrero.

2.—Finca "Aldeávila" (Muñoz, Salamanca). Río Huebra. 12-II-76.

Visto un ejemplar aislado volando sobre el río que cruza dicha finca. En él hay una pequeña presa en la que, a juzgar por la cantidad de excrementos existentes, las Garzas Reales deben permanecer establemente. Tampoco se ha encontrado en ella ningún nido de estas aves.

3.—Cerralbo (Salamanca). Río Huebra. 9-XI-75.

En el cruce de la carretera Vitigudino-Lumbrales con el río Huebra un ejemplar estaba posado en la orilla; salió volando al acercarnos. No se volvieron a ver más aves en este día.

4.—Toro (Zamora). Río Duero. 8-I-76.

En la orilla derecha de este río se encontraba un grupo de seis Garzas Reales posadas. Suelen pescar en él todos los años durante gran parte del invierno. Lo más probable es que se trate de individuos procedentes de las colonias próximas.

5.—Finca "Bayona" (Pollos, Valladolid). Río Trabancos. 14-IV-79.

En la margen derecha del río un individuo recorría la orilla en busca de alimento. Por la fecha y proximidad a la colonia de "Torre Duero", es seguro que proceda de ésta, ya que por la zona del Trabancos no hay parejas nidificantes.

6.—Tordesillas (Valladolid). Río Duero. 16-IX-79.

Un grupo de diez Garzas Reales salió volando al llegar nosotros. En esta zona existe un soto fluvial relativamente grande e idóneo para su establecimiento, pero quizá demasiado transitado por la gente de una urbanización cercana.

7.—Simancas (Valladolid). Río Pisuerga.

- a) 31-X-78.—Un ejemplar volando río arriba (dirección Norte). Muy frecuentemente vuelan Garzas reales a última hora de la tarde, en esa misma dirección.
- b) 12-XI-78.—Un grupo de siete ejemplares volando cerca de la unión de los ríos Duero y Pisuerga.

Las orillas de esta zona no son muy aptas para la reproducción de *Ardea cinerea*, ya que están muy transitadas y, sobre todo, no existe un soto fluvial adecuado.

8.—Viana de Cega (Valladolid). Río Duero. 19-X-78.

Dos ejemplares posados en la margen izquierda del río, cercanos al cruce de éste con la línea de ferrocarril. Estaban pescando en una pequeña playa fluvial.

9.—Tudela de Duero (Valladolid). Río Duero. 29-X-78.

Un ejemplar volando en dirección W a última hora de la tarde. El lugar no es idóneo para la estancia de Ardeidas, tanto por la falta de árboles ribereños como por lo transitado de la zona.

10 y 11.—Cabezón de Pisuerga y Corcos de Aguilarejo, respectivamente (Valladolid). Río Pisuerga.

Estas observaciones, que comprenden fechas de diversos meses, son las ya descritas en un trabajo anterior (Campos, 1979), que volvemos a incluir aquí para dar una visión más completa de la Garza Real, así como por la posterior discusión.

- a) Cabezón, 22-X-78.—Cuatro ejemplares (dos por la mañana y dos por la tarde) volando sobre el río Pisuerga, en dirección SW.
- b) Corcos Aguilarejo, 31-XII-78.—Seis Garzas posadas en un rastrojo de cereal, a 1 km aproximadamente del río.
- c) Cubillas de Sta. Marta, 22-IV-79.—Un ejemplar volando en dirección NW, sobre el río.
- d) Cubillas de Sta. Marta, 21-VI-79.—Dos individuos posados en un árbol, a unos 300 m de la colonia de Martinetes presente en este lugar. Después de volar durante unos diez minutos, no se les volvió a ver en todo el día.

Al relatar las colonias de Ardeidas discutiremos más ampliamente las posibilidades de nidificación de estos lugares.

12.—Torquemada (Palencia). Río Pisuerga. 17-II-80.

Un grupo de ocho individuos volando por la mañana sobre el río, y otros tres ejemplares posados en un barbecho por la tarde, estos últimos en la "Dehesa de Mazuelas", orilla con el río Arlanza. Más adelante relatamos la situación de los sotos fluviales en esta zona y su influencia en la posible nidificación de *A. cinerea*.

13.—Quintana del Puente (Palencia). Río Arlanza. 27-I-80.

Un individuo volando en dirección SW, por encima de la colonia de Martinetes existentes en este lugar.

Por lo que respecta a la provincia de Burgos, las observaciones de Garza Real son muy pocas: un ejemplar volaba sobre Bruniel, en el río Arlanzón (23-XII-79), y algunos se ven durante los meses de invierno por Covarrubias, en el valle del Arlanza, todos los años (J. Bustamante, com. pers.).

COLONIAS

A continuación se describen las cinco colonias visitadas. Son las siguientes:

a) Finca "La Guadaña" (Granja de Moreruela, Zamora). Río Esla.

La figura número 2 representa un esquema de la colonia, que ya fue descrita someramente por nosotros (CAMPOS, 1979). Se trata de una serie de prados dedicados a pastoreo de ganado vacuno, rodeados por un amplio encinar adeshado, junto a la orilla del Pantano del Esla. Compuesta de tres núcleos principales, los nidos están situados en *Populus* y *Fraxinus*, la mayor parte de ellos a bastante altura sobre el suelo.

La colonia la forman sólo individuos de *Ardea cinerea*. En 1979 había 40 nidos, y en 1980 su número ascendió a 49, la gran mayoría ocupados. El 16-III-80 muchas aves estaban incubando, pero había también bastantes nidos con pollos de pocos días u horas. Por núcleos (fig. 2), la evolución en estos dos años ha sido la siguiente:

	1979	1980
núcleo 1	13	12
núcleo 2	18	19
núcleo 3	9	18
total	40	49

El número de nidos por árbol varía entre 1 y 6. La media de los huevos medidos es de $59,23 \times 43,82$ (n=11).

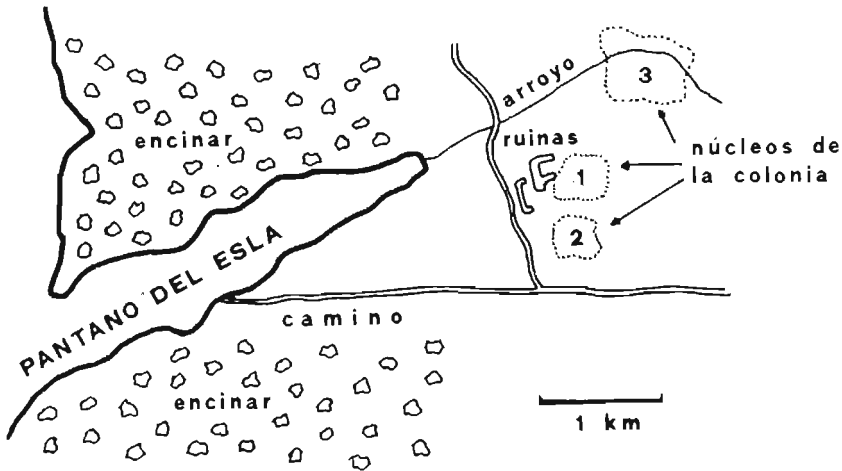


Fig. 2. Esquema de la colonia de "La Guadaña" (Granja de Moreruela, Zamora).

Las Garzas Reales se ven a lo largo del pantano durante todo el año. Abandonan la colonia a partir del mes de junio, y ya en febrero se las vuelve a encontrar en la zona de nido.

b) Finca "Villaguer" (Toro, Zamora). Río Duero.

En esta colonia son dos las especies nidificantes; *Ardea cinerea* y *Nycticorax nycticorax*. El soto fluvial en el que está instalada lo forman grandes *Ulmus*, casi exclusivamente, con zonas en las que *Rubus* y *Urtica* dificultan la penetración. Este hecho, junto con la gran cantidad de árboles existentes, hizo que nuestro anterior recuento de nidos (1979) fuera sólo parcial. En efecto, en 1980 hemos contabilizado un total de 236 nidos de Garza Real y 11 de Martinete, frente a los 80 y 15, respectivamente, que indicábamos antes (CAMPOS, 1979).

Por informes de personas de la finca, esta colonia debe tener una antigüedad no inferior a 20 años. Sorprendentemente no ha sido estudiada hasta ahora en profundidad, y casi ni se cita en trabajos sobre Ardeidas, lo cual no deja de ser llamativo si se tiene en cuenta que es una de las colonias más importantes de España para *A. cinerea*. Los datos bibliográficos para la comparación se han obtenido a partir del trabajo de FERNÁNDEZ CRUZ (1975). Entre estos, los correspondientes a la colonia de Doñana son bastantes antiguos, pero

los hemos utilizado por no disponer actualmente de cifras más recientes. Tal como puede apreciarse en el cuadro I, el volumen de nidos de Garza Real presentes en Villaguer supera al de todas las demás colonias, si bien hay que tener en cuenta que de los 236, aproximadamente unos 30 están sin ocupar en la actualidad. Esto nos da idea de la notable importancia de esta colonia.

Una posible explicación a este fenómeno puede estar en el hecho de que un elevado número de individuos se haya trasladado desde la colonia de "Torre Duero" a la de Villaguer, por talarse en aquélla una considerable superficie de árboles, con lo que la cantidad de nidificantes habría aumentado mucho en poco tiempo y recientemente (ver *infra*).

En cuanto a la colonia en sí, la figura número 3 indica la distribución de los nidos. Puede apreciarse una zona de mayor concentración que coincide, aproximadamente, con la parte central del soto fluvial donde están instalados. Todos los nidos se encuentran en *Ulmus* sp., a gran altura sobre el suelo, de forma que la mayoría de ellos son prácticamente inaccesibles, también por la fragilidad de las ramas que los sujetan.

El número de nidos por árbol es muy variable: desde 12 (máximo) en un árbol, hasta uno.

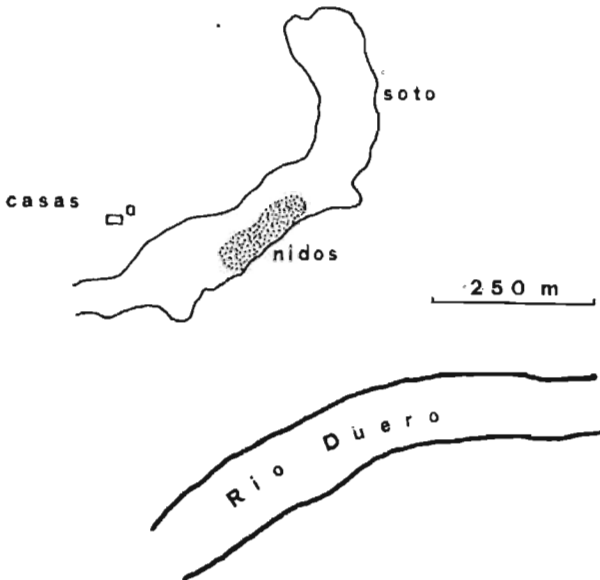


Fig. 3. Situación de la colonia de "Villaguer" (Toro, Zamora). La zona punteada corresponde al sitio de instalación de los nidos.

En 1980 se visitó la colonia el 15-III. Por entonces la mayoría de las aves estaban aún incubando, pero ya se veían algunos pollos de escasos días.

c) Finca "Torre Duero" (Torrecilla de la Abadesa, Valladolid). Río Duero.

Esta colonia es conocida desde hace bastantes años. BERNIS y VALVERDE (1954b) dan una descripción de ella y, posteriormente, FERNÁNDEZ CRUZ (1975) la amplía, aportando datos más concretos sobre las especies de Ardeidas nidificantes allí y el número de nidos de cada una. En estos últimos datos nos basamos para comentar la evolución de la colonia.

Hace pocos años (quizá 3 ó 4) se talaron alrededor de 6 Ha del soto fluvial en el que estaban los nidos, para dedicar esa superficie a cultivos. Como consecuencia de ello, el núcleo 1 descrito por FERNÁNDEZ CRUZ (*op. cit.*) desapareció completamente. Dicho núcleo comprendía 316 nidos, de los cuales 106 eran de *Ardea cinerea*, 175 de *N. nycticorax* y 35 de *E. garzetta*. Como dijimos antes (cf. *supra*), quizá haya sido esta circunstancia la causante de que las Garzas Reales se trasladaran a la colonia de Villaguer, aumentando ampliamente el volumen de parejas nidificantes en ésta.

La otra parte de la colonia (núcleo 2 de FERNÁNDEZ CRUZ) permanece intacta y es en ella donde de nuevo han criado las Garzas restantes— este núcleo no poseía ningún nido de *A. cinerea* en 1975—. Nosotros visitamos la zona el 16-III-80, contabilizando 50 nidos de Garza Real y 76 entre *N. nycticorax* y *E. garzetta*.

De cualquier forma, se puede apreciar claramente la fuerte merma que ha sufrido la colonia a causa del desmonte de la zona. Por informes de la gente que vive en la finca sabemos que el número de Garzas Reales presentes este año es superior al de primaveras anteriores, lo cual hace concebir esperanzas de que pueda volver a alcanzar la importancia que tuvo en otro tiempo.

El 16-III había ya pollos bastante pequeños en varios nidos, si bien eran más frecuentes los que todavía contenían huevos. De todas maneras, se notaba que, a igualdad de fechas, la reproducción iba más adelantada aquí que en las dos colonias anteriores ("La Guadaña" y "Villaguer").

El número de nidos por árbol oscila entre 1 y 5 (dos árboles), estando todos ellos en *Ulmus* sp. y también a gran altura sobre el suelo.

d) Cubillas de Santa Marta (Valladolid). Río Pisuerga.

Esta colonia fue descrita por nosotros (CAMPOS, 1979) anteriormente, discutiendo al mismo tiempo la posibilidad de que se tratara de la misma que

FERNÁNDEZ CRUZ hablaba en su revisión de colonias de Ardeidas (FERNÁNDEZ CRUZ, 1975). Aquí trataremos de aclarar algo más la situación de cada una de ellas. Con este fin se ha elaborado el mapa número 4, en el que figuran los sotos fluviales en distintos tramos del río Pisuerga.

Tanto VALVERDE (1967) como FERNÁNDEZ CRUZ (*op. cit.*), dan como segura la nidificación de Garzas en esta zona, el primero "en Corcos, a orillas del río Duero" (literal), y el segundo en algún lugar cercano a Cabezón de Pisuerga. La cita de VALVERDE debe ser un error, puesto que en Valladolid no existe ningún pueblo —al menos que nosotros conozcamos— a orillas del Duero y cuyo nombre sea Corcos, sino que está próximo al río Pisuerga. Por otra parte, el soto fluvial perteneciente al término municipal de Cabezón de Pisuerga está señalado en el mapa con el número 1, pero actualmente no se reproduce en él ninguna especie de Ardeidas, como hemos podido comprobar recorriéndolo personalmente en 1979 y 1980, y preguntando a los habitantes de la zona, quie-

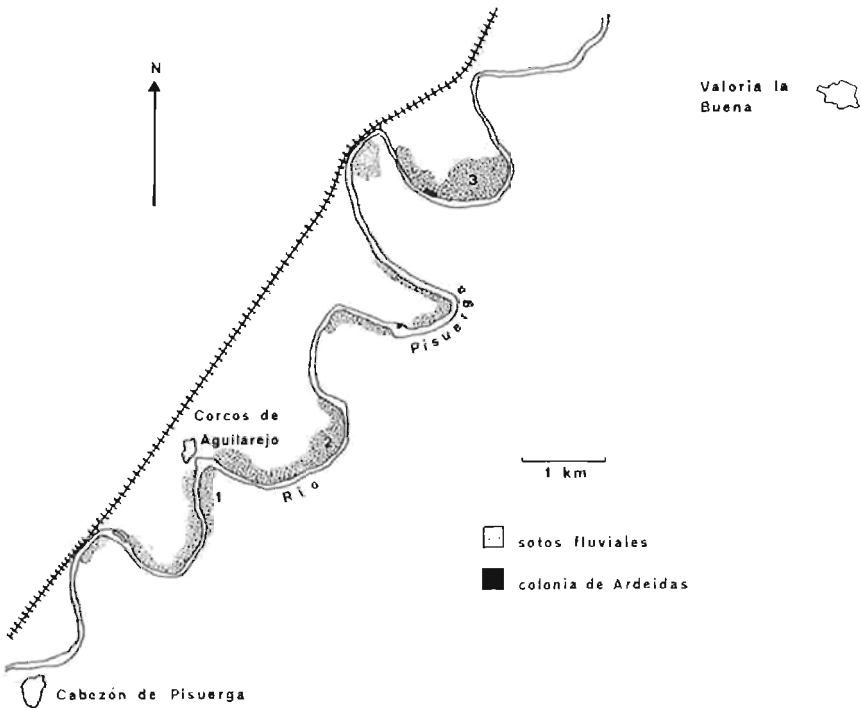


Fig. 4. Sotos fluviales en un tramo del río Pisuerga. Los números 1, 2 y 3 corresponden, respectivamente, a los pueblos Cabezón de Pisuerga, Corcos de Aguilarejo y Cubillas de Santa Marta.

nes aseguran que desde hace unos años no son vistas allí las Garzas Reales en la época de reproducción, sino sólo durante el otoño e invierno. La colonia encontrada por nosotros quizá sea el vestigio de la que hubiera hace años, pero el hecho de que contenga exclusivamente Martinetes nos hace dudar de esta afirmación.

Sólo los sotos 1 y 3 de la figura número 4 ofrecen posibilidades para el establecimiento de una colonia de *A. cinerea* o de reproducciones aisladas, pero al menos por ahora, parece ser que dicha colonia ha desaparecido completamente.

En cuanto a los Martinetes, los nidos en 1979 y 1980 están situados en el mismo sitio, siendo su número sensiblemente igual en ambos años (alrededor de 40). El 5-IV-80 ya había hembras incubando los huevos, si bien eran todavía frecuentes los nidos sin puesta, pero ocupados.

La antigüedad de esta colonia puede cifrarse —a juzgar por los datos de personas de este sitio— en no menos de seis años, siendo bastante más numerosa al principio, para después descender el número de nidos a unos 15-20 y ahora volver a aumentar paulatinamente.

e) Quintana del Puente (Palencia). Río Arlanza.

FERNÁNDEZ CRUZ (1975) cita, según referencias de F. BERNIS y E. DE JUANA, la existencia de una colonia de Martinetes en Torquemada (Palencia), a orillas del río Pisuerga. Durante el mes de enero de 1980 recorrimos esa zona en busca de nidos de años anteriores. El resultado fue el hallazgo de una colonia relativamente importante, pero situada en el término municipal de Quintana del Puente, en la orilla del río Arlanza, aproximadamente 10-12 km aguas arriba de Torquemada. Parece lógico pensar que la antigua colonia citada por FERNÁNDEZ CRUZ se ha trasladado a este nuevo lugar, sobre todo si se tiene en cuenta que su antigüedad es de 3-4 años, como nos informaron los guardas de las fincas ribereñas.

Como se ve en la figura número 5, los nidos se encuentran en ambas orillas del Arlanza, situados en olmos y encinas. Su número es de 279 en la margen izquierda y 52 en la derecha, los cuales se pueden distribuir en tres núcleos principales (ver figura): el 1 será el comprendido exclusivamente por *Ulmus* sp.; el 2 abarcaría los establecidos sólo en encinas, y el tercero, que se subdivide en dos pequeñas partes (números 4 y 5), contendrían *Populus* sp. fundamentalmente, además de los nidos situados en los chopos que rodean el soto fluvial.

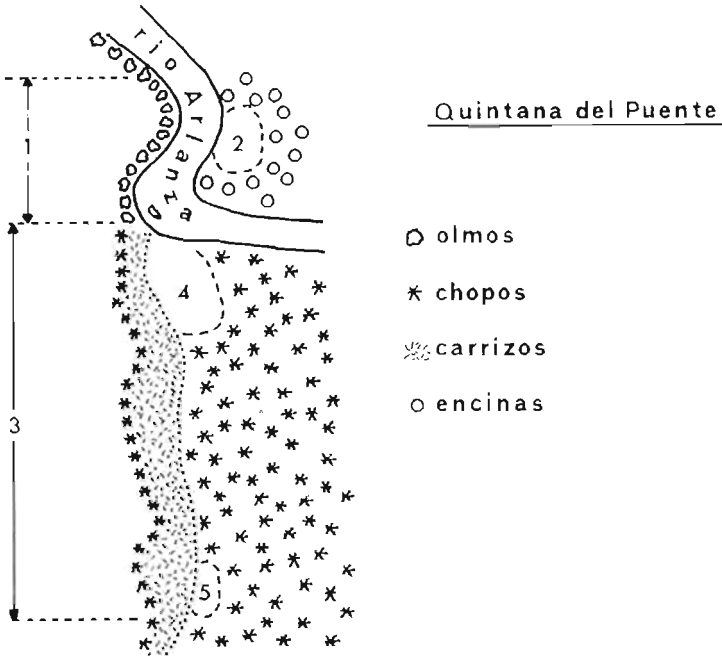


Fig. 5. Esquema de la colonia de Martinetes de Quintana del Puente (Palencia). Los números 1 a 5 corresponden a los núcleos de dicha colonia (ver texto).

Sin embargo, durante 1980 sólo estuvieron ocupados los núcleos 1 y 2, con un total aproximado de unas cien parejas reproductoras, todas ellas de Martinete, *N. nyclicorax*.

El 27-IV-80 todos los nidos ocupados tenían ya huevos, excepto unos pocos con pollos recién nacidos. El 18-V-80 se calculó un 50% de huevos eclosionados, y el 25-V-80 habían nacido ya todos los pollos. La mayor parte de las puestas constaban de 4 huevos, observándose una de 2 y seis de tres. La altura de los nidos varía según el árbol en que estén: si son olmos, oscila entre 4 y 8 m; en el caso de encinas, todos los nidos están situados en las partes altas de las copas, a unos 6 m sobre el suelo. El número de nidos por árbol es de 1 a 12 (un caso) en olmos, y de 4 a 17 en encinas. La media de las medidas de los huevos es de $4,99 \times 3,58$ cm.

Por último, hay que hacer constar la caza a que son sometidas estas aves con cierta frecuencia (sobre todo pollos) por algunas personas que las disparan indiscriminadamente cuando están en los nidos. La mortandad por esta

causa suele ser, según años, muy alta. A pesar de todo, la colonia sigue aumentando con el paso del tiempo.

En cuanto a la provincia de Burgos (ríos Arlanza, Arlanzón, principalmente), las colonias de Ardeidas parecen haber desaparecido. La única información al respecto es la de L. CUESTA (com. pers.), según el cual hace 5-6 años el Martinete criaba, por lo menos, cerca de Pampliega (unos 5-10 nidos) y Villaverde-Mogina (5 nidos, aproximadamente). Al recorrer últimamente los sotos de estos dos pueblos en las orillas del Arlanzón, no se ha encontrado ningún nido de Ardeidas. Toda esta zona ha sufrido la tala de abundantes árboles con motivo de la concentración parcelaria y/o dedicación de la tierra para cultivos varios. Esa debe ser la causa de que los escasos efectivos de Ardeidas en esta provincia se hayan visto obligados a emigrar hacia lugares más tranquilos.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

RYDZEWSKI (1956) divide el "year Heron" en tres períodos principales: nomádico, migratorio y de retorno. El primero de ellos abarcaría desde junio a mediados de septiembre; el segundo, desde mediados de septiembre hasta mediados del invierno, y el tercero desde final del período anterior hasta el comienzo del primero. Si tomamos como base esta distribución del año, encontramos que la mayoría de las observaciones realizadas para la Garza Real en la zona elegida corresponderían al período migratorio; en el de retorno estarían incluidas las número 5 y 11 (está en parte) de la figura 1, y en el nomádico las 1, 6 y 11 (parte). Sin embargo, el hecho de que varios ejemplares de *A. cinerea* se hayan visto durante algunos años consecutivos en el mismo lugar (Pantano de Santa Teresa, observación número 1), y en número similar, induce a pensar que se trata de una dispersión post-reproductora, sobre todo si se tiene en cuenta que, como apunta RYDZEWSKI (*op. cit.*), la distancia recorrida por las aves en el período nomádico no sobrepasa los 150 km para el mes de junio. Ello nos lleva a pensar —creemos que con sólido fundamento— que en dicha localidad debe existir al menos una pareja que se reproduzca, aunque aún no se ha localizado el lugar exacto.

Este mismo razonamiento podría aplicarse a la observación 11, correspondiente al 21-VI-79 en Cubillas de Sta. Marta (Valladolid), pero no parece estar en el mismo caso del anterior, ya que, por un lado, las Garzas vistas ese día no mostraban intención de permanecer de manera más o menos estable en el

lugar y, por otro, la búsqueda de nidos a lo largo del río Pisuerga en esa zona resultó totalmente negativa. Quizá las Garzas Reales hayan desplazado sus nidos a otro sitio no visitado hasta ahora (no olvidemos que anteriormente formaban una colonia en Cabezón de Pisuerga —cf. FERNÁNDEZ CRUZ, 1975—).

Por último, un hecho a tener en cuenta viene a complicar más la interpretación de estas observaciones. Se trata de la distancia recorrida por los individuos adultos de *Ardea cinerea* desde el lugar de cría a la zona de pesca, en los meses de reproducción. Según MARION (1976), las Garzas de la Bretaña francesa llegan a recorrer, como máximo, unos 90 km de longitud en busca del alimento en cada vuelo. Si esto mismo ocurriera en los ejemplares españoles, y, en principio, no hay por qué dudarlo, sobre todo si se tiene en cuenta que los ríos de la cuenca del Duero son abundantes en peces, los individuos vistos en abril deberían proceder de algún lugar dentro de ese radio de acción en el que criarán. También es cierto que las colonias de Torre Duero y Villaguer se encuentran a menos de 90 km, pero no es lógico pensar que se desplacen hasta los sitios de observación cuando el alimento en los alrededores de ellas es más que abundante y fácil de conseguir.

En resumen, hay factores a favor y en contra de la nidificación de *Ardea cinerea* en otras zonas distintas de las ya especificadas que hacen difícil afirmar con suficiente verosimilitud la existencia de posibles nuevos lugares de cría. Lógicamente, la única solución válida a este problema sería la de recorrer detenidamente toda la longitud de los ríos, hasta cerciorarse de ello.

Por otra parte, el resto de las observaciones puede interpretarse de la siguiente manera: al no haberse encontrado colonias en la mayoría de los lugares de observación (o sus alrededores), puede tratarse: a) de individuos procedentes de Europa continental que se hayan establecido en los ríos de la cuenca del Duero durante los meses invernales (BERNIS, 1966), o bien b) de una "migración" corta y errante a lo largo de esos ríos realizada por los ejemplares que crían en las colonias conocidas de la zona. En el caso de esta segunda hipótesis, se podría decir que las Garzas Reales de la cuenca del Duero son prácticamente estacionarias, ya que las distancias recorridas no son suficientes para poder compararlas o considerarlas como verdaderas migraciones, sino, en todo caso, como movimientos nomádicos, hecho que ya era apuntado por RYDZEWSKI (1956) al decir que la migración de *A. cinerea* está en curso de debilitarse para ser sustituida, probablemente, por dicho hábito.

De una manera o de otra, sí es claro que la amplia red fluvial formada por el Duero y sus afluentes es una zona de especial importancia para la Garza

Real, como lo demuestra la elevada dispersión de población reproductora (sólo una provincia —Cáceres— contiene tantas colonias de *A. cinerea* como aquí, pero el número total de parejas es notablemente inferior al encontrado en esta zona; ver Cuadro 1).

Cuadro 1

Comparación del volumen de parejas nidificantes de Garza Real en las distintas colonias conocidas en España.

Colonia	Año	Garza Real	Martinete
Doñana (Huelva)	1964	211 parejas	1 pareja
Membrío (Cáceres)	1975	71 nidos *	—
Arroyo de la Luz (Cáceres)	1975	12 nidos	—
"El Borbollón" (Cáceres)	1975	29 parejas	—
"Torre Duero" (Valladolid)	1980	50 nidos	76 nidos
"La Guadaña" (Zamora)	1980	49 nidos*	—
"Villaguer" (Zamora)	1980	236 nidos	11 nidos

* Colonias compuestas exclusivamente por individuos de *Ardea cinerea*.

Otra nota interesante para esta región es el comienzo tan temprano de la reproducción. Así, como se dijo anteriormente, ya en el mes de abril pueden encontrarse pollos, lo que supone que en el mes de febrero existan nidos con huevos incubándose.

Con respecto al Martinete, su status contrasta con el de la Garza Real. En efecto, el número de individuos que se reproducen en la zona no es elevado (unas 200 parejas, aproximadamente) si se le compara con el resto de las colonias españolas. En general, es una especie mucho menos exigente a la hora de elegir el lugar de instalación de las colonias, como lo demuestran las de Cubillas de Sta. Marta y Quintana del Puente, donde han ubicado los nidos en una pequeña franja de río con escaso arbolado, o incluso unos pocos *Salix* de corta altura. Esto también hace pensar en la posibilidad de existencia en la zona de otras colonias, no vistas hasta ahora, ya que son numerosos los tramos de río que reúnen condiciones similares o mejores para la instalación de garceras. Por ahora no ha sido posible recorrer con detenimiento toda la longitud de la red fluvial, de ahí que ese pensamiento sea válido.

La llegada de los primeros ejemplares a la zona tiene lugar en el mes de marzo, y el comienzo de la reproducción suele hacerse a principios o mediados de abril.

Un aspecto de interés con relación al Martinete es el del desplazamiento de sus colonias. En esta zona —al menos en los dos últimos años— ninguna de ellas ha variado su ubicación. En la de Villaguer hemos sabido que empezó a criar en el año 1977, y allí permanecen las escasas parejas que se reproducen. En la de Cubillas de Sta. Marta, tanto en 1979 como en 1980 el lugar es el mismo, si bien parece ser que tiempo atrás cambiaban anualmente el emplazamiento, según informes de los guardas de ese sitio, corroborados por la existencia de nidos antiguos a 200-300 m del lugar actual (CAMPOS, 1979). Sólo en la de Quintana del Puente (Palencia) se ha producido un cambio real de la colonia, primero de Torquemada a Quintana (cf. *supra*) y después, dentro de esta misma colonia, desde el núcleo 3, ocupado en 1979, al 1 y 2, ocupados en 1980. Este traslado parece haber sido obligado por la abundante tala de árboles que ha habido en los numerosos sotos existentes. Por este motivo, en los términos de Torquemada y Quintana del Puente apenas hay ya lugares en los que se pueda establecer una colonia de Ardeidas con un futuro próspero.

En cuanto a la evolución global de la población de Ardeidas en la cuenca del Duero, sólo disponemos de datos propios para los años 79 y 80, así como de informes proporcionados por propietarios y guardas de fincas que contienen a las colonias. Se puede decir que dicha población ha sufrido una fuerte merma de sus efectivos hace algunos años (sobre todo las colonias de Cubillas y Torre Duero), llegando incluso a la desaparición de alguna colonia importante (Cabezón de Pisuerga, cf. FERNÁNDEZ CRUZ 1975), para estar actualmente en una situación de estabilidad con respecto al año anterior (mayoría de las colonias), o bien recuperando paulatinamente el número de parejas nidificantes (Torre Duero).

Sin embargo, el futuro de las Ardeidas en toda esta zona es bastante incierto, por varios motivos, entre ellos:

- 1) elevada mortandad de pollos, bien por acción del hombre (caza, explotación de nidos, etc.), bien por otras causas (a este respecto recordamos el elevado número de jóvenes muertos bajo los nidos que fue encontrado en Villaguer; CAMPOS 1979).
- 2) Desaparición de los sotos fluviales aptos para la ubicación de colonias. Cada año son menos frecuentes los lugares a orillas de los ríos que permanecen inalterados por el hombre, ya que la tala de árboles y la utilización de vegas para cultivos han hecho que donde antes eran abundantes especies autóctonas de rípsilva, ahora se localicen con dificultad en número elevado.

- 3) Contaminación de las aguas fluviales, sobre todo por vertidos de fábricas, lo que conlleva la desaparición y/o disminución de la fauna piscícola y, como consecuencia, de las especies de Ardeidas que se alimentan fundamentalmente de ella.

Creemos que la principal causa de las aquí reseñadas es la segunda. Por ello sería muy conveniente que en aquellos lugares donde aún existen sotos fluviales idóneos para el establecimiento de estas especies, se tomaran las medidas oportunas para evitar su desaparición. Mención especial merecen las fincas "Villaguer" y "Torre Duero", en las que habría que conservar las colonias de *Ardea cinerea* situadas en ellas por todos los medios posibles, pues son auténticos reductos de gran importancia para esta especie en la zona central española.

RESUMEN

Se estudia en este trabajo la situación actual de la población de Ardeidas en la cuenca del Duero, entendiéndose por tal la zona abarcada por dicho río y sus afluentes principales (Tormes, Esla, Pisuegra), basándose en datos propios, bibliográficos e informes de gentes del lugar.

Dicha población está compuesta por individuos de *Ardea cinerea*, *Nycticorax nycticorax* y *Egretta garzetta*, los cuales forman cinco colonias de reproducción de las que hasta ahora tres no habían sido descritas, una ha cambiado de lugar, y la quinta ("Torre Duero", Valladolid) permanece en el mismo sitio desde que hace casi 30 años fue descubierta. Dichas colonias son descritas con detalle.

Asimismo, se discute la importancia de los individuos procedentes de Europa que invernan en la zona. Basándose en observaciones propias de *A. cinerea*, se hacen consideraciones acerca de la posible existencia de nuevos lugares de cría y también de la migración de dicha especie en la cuenca del Duero. Se piensa que se trata de un ave que realiza una dispersión a través de los ríos de la zona, sin llegar a constituir verdadera migración.

SUMMARY

The present situation of the population of *Ardeidae* in the basin of the river Duero is studied in this work. The basin is the area limited by the river itself and its main tributaries (Tormes, Esla, Pisuegra). The study is based on personal and bibliographic data and on information from local people.

That population is composed of individuals of *Ardea cinerea*, *Nycticorax nycticorax* and *Egretta garzetta*, which constitute five reproduction colonies. Only three

out of these colonies have been described so far; one of them has moved and the fifth one (Torre Duero, Valladolid) remains in the same place since almost thirty years it was discovered. The colonies are described in detail.

Similarly the importance of individuals coming from Europe which winter in the area is discussed. Based upon personal observations of *A. cinerea*, considerations on the possible occurrence of new places for hatching are made as well as on the migration of the mentioned species around the basin of the river Duero. Through these considerations it is believed that the bird scatters over the rivers of the area and that this scattering is not a real migration.

BIBLIOGRAFÍA

- BERNIS, F. (1966): *Aves Migradoras Ibéricas*. Fascículo 1.º. Publ. esp. de la SEO. Madrid.
- y VALVERDE, J. A. (1954b): Sobre la Garza Real (*Ardea c. cinerea*) en España. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 50: 201-213.
- CAMPOS, F. (1979): Notas sobre colonias de Ardeidas en Valladolid y Zamora (en prensa). *Ardeola*.
- FERNÁNDEZ CRUZ, M. (1975): Revisión de las actuales colonias de Ardeidas en España. *Ardeola*, vol. esp. I: 65-126.
- MARION, L. (1976): Contribution à l'écologie des populations de Hérons Cendrés *Ardea cinerea* L. en Bretagne. *D.E.A. Institut des Sc. du Comportement et de l'Environnement*. Université de Rennes, 108 pp.
- RYDZEWSKI, W. (1956): The nomadic movements and migration of the European Common Heron. *Ardea*, 44: 71-188.
- VALVERDE, J. A. (1967): Estructura de una comunidad de Vertebrados terrestres. *Monografía n.º 1 de la E. B. de Doñana*. C.S.I.C. Madrid.

(Recibido 15 sep. 80)

F. CAMPOS SÁNCHEZ-BORDONA
C/ Cardenal Lorenzana, 6, 2.º
LEÓN (España)

Niveles de contaminantes organoclorados y metales pesados en huevos de aves de las Marismas del Guadalquivir, 1975

L. J. ALBERTO y J. C. PENA

INTRODUCCIÓN

Existe un gran número de trabajos dedicados a la investigación de los niveles y efectos de los residuos organoclorados y metales pesados en el medio ambiente. Gran parte de estos estudios han sido realizados sobre tejidos y huevos de aves (OHLENDORF y col., 1974, 1978; KEITH y GRUCHY, 1972; HOLT, 1969, 1973; WHITE y STICKEL, 1975; WHITE, 1979), en las cuales los efectos subletales más destacados son los que afectan al éxito en la reproducción, causando descensos en el espesor de la cáscara y en la tasa de eclosión, así como disminución del peso y número de huevos y retraso en la puesta, (FIMREITE, 1971; LONGCORE y col., 1971; VERMEER, 1971; COOKE, 1973; FABER y HICKEY, 1973; HEINZ, 1974). Por todo ello, existe un interés a nivel internacional dirigido a conocer los niveles de estos contaminantes en la avifauna de zonas de gran importancia ornítica. Entre estas zonas se encuentran las marismas del Guadalquivir, donde la aparición de repetidas mortandades de aves hace aún más necesario dilucidar la implicación que en ellas puedan tener los contaminantes objeto de este trabajo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los huevos pertenecientes a trece especies fueron colectados en 1975 en la finca de Las Nuevas, situada en la zona Sur de las Marismas del Guadalquivir, y enclavada

dentro del Parque Nacional de Doñana. Los huevos se transportaron rápidamente al laboratorio y se conservaron a -18°C en papel de aluminio y bolsas de plástico hasta el momento del análisis. Previamente se halló el volumen de cada huevo, mediante el empuje ejercido al sumergirlo en agua, con objeto de referir la concentración de residuos organoclorados y metales pesados a peso fresco real (STICKEL y WIEMEYER, 1973).

El contenido total del huevo se homogeneizó y se tomó una parte alícuota para desecarla con sulfato sódico anhidro p.a. (aproximadamente 10 g de homogeneizado de huevo en 60 g de sulfato). Una parte de muestra desecada, conteniendo aproximadamente 5 g de huevo, se tomó para análisis de organoclorados y otra conteniendo un gramo de huevo para metales pesados.

La muestra desecada destinada al análisis de organoclorados se extrajo en aparato Soxhlet con *n*-hexano durante tres horas. Una parte del extracto se evaporó a sequedad para determinar el contenido graso. A partir de este momento se siguió con algunas variaciones (ALBERTO, 1981), el método de HOLDEN y MARSDEN (1969); Una parte alícuota del resto del extracto se limpió en columna seca de alúmina y la separación de PCB's posterior se realizó en columna de silica, recogiendo de esta última dos fracciones que se analizaron separadamente en un cromatógrafo de gases Varian Aerograph 2700 con detector de ScH^3 y columna de 4% DC-200+6% QF-1 sobre Chromosorb W-AW-DMCS de 80/100 mesh. Se cuantificó por el método del estándar externo y alturas de picos. Para los PCB's se tomó como patrón el Aroclor 1254 y suma de tres picos principales. La recuperación media de residuos fue del 94% y no se corrigieron los resultados para esta recuperación. El nivel de detección fue de 0,001 ppm peso fresco para insecticidas y de 0,01 ppm peso fresco para PCB's.

En los análisis de plomo, cadmio, zinc y cobre, la muestra desecada se procesó según el método de SKARE (1972), que ha sido utilizado con buenos resultados para la mayoría de los metales pesados incluido el mercurio. La digestión se realizó en tubos pyrex de 40 ml con tapón y junta de teflón, tratando la muestra con una solución de ácido perclórico-nítrico p.a. 5:1 (8 ml), durante 12 horas en baño de agua a 70°C . Una descripción más detallada se encuentra en otro trabajo (PENA, 1981). Para el análisis de mercurio se siguió el método de HOLDEN (1973), con algunas modificaciones de HENDZEL y JAMIESON (1976), consistente en digestión en tubos pyrex iguales a los anteriores con una solución de ácido sulfúrico-nítrico 1:4 (10 ml) en baño de agua a 80°C durante 6 horas. El mercurio se enlizó en un espectrofotómetro de AA Corning-EEL 240, por el método sin llama, añadiendo una solución reductora de cloruro estannoso. Los restantes metales fueron analizados en el mismo aparato por el método de EAA con llama de aire-acetileno. Los límites de detección de los metales analizados fueron: mercurio total, 0,05 ppm; zinc y cobre, 0,2 ppm; y cadmio y plomo 0,05 ppm peso fresco.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Residuos organoclorados

Según los resultados obtenidos (Cuadro 1 y fig. 1), los BHC (alfa y gamma), aunque presentes en todas las especies se encuentran en concentraciones mi-

nimas en todas ellas. Respecto a los insecticidas ciclodiénicos, Heptachlor epóxido y Dieldrin, el primero de ellos no se detectó en seis especies y en el resto los niveles no superaron las 0,01 ppm; el Dieldrin se detectó en todas las especies menos en tres, zampullín chico y cuellinegro y focha, aunque si se exceptúa a la cigüeñuela con 0,6 ppm, los niveles encontrados pueden considerarse bastante bajos.

Cuadro 1

Residuos organoclorados, residuos totales y cociente DDE/PCB, en ppm peso fresco. H.e.=Heptachlor epóxido. El número entre paréntesis indica el número de muestras analizado; ND=no detectado.

ESPECIE	BHC	H.e.	DDE	Diel.	TDE	DDT	PCB's	Total	DDE/PCB
<i>Tachybaptus ruficollis</i> (1) (Zampullín chico)	0,008	0,002	1,474	ND	ND	ND	0,827	2,311	1,78
<i>Podiceps nigricollis</i> (5) (Zampullín cuellinegro)	0,004	ND	1,417	ND	0,0002	ND	0,414	1,835	3,42
<i>Podiceps cristatus</i> (1) (Somormujo lavanco)	0,013	0,011	3,694	0,004	0,001	ND	3,007	6,730	1,23
<i>Ardea purpurea</i> (3) (Garza imperial)	0,011	0,003	2,372	0,093	0,028	ND	1,704	4,211	1,39
<i>Netta rufina</i> (2) (Pato colorado)	0,025	0,001	0,136	0,003	0,003	ND	0,335	0,500	0,41
<i>Aythya ferina</i> (2) (Porrón común)	0,016	ND	2,216	0,002	0,134	0,030	1,148	3,546	1,93
<i>Gallinula chloropus</i> (3) (Polla de agua)	0,010	0,009	2,276	0,025	0,006	0,023	1,727	4,079	1,32
<i>Fulica atra</i> (2) (Focha común)	0,010	ND	0,332	ND	ND	ND	0,305	0,647	1,08
<i>Tringa totanus</i> (1) (Archibebe común)	0,009	ND	0,454	0,004	0,004	0,014	0,505	0,999	0,90
<i>Himantopus himantopus</i> (1) (Cigüeñuela)	0,007	0,003	2,844	0,612	0,032	0,016	0,287	3,801	9,91
<i>Recurvirostra avosetta</i> (1) (Avoceta)	0,008	0,002	0,769	0,016	0,007	ND	0,301	1,103	2,55
<i>Cblidonias hybrida</i> (1) (Fumarel cariblanco)	0,010	ND	0,657	0,002	0,009	0,006	1,928	2,612	0,34
<i>Cblidonias niger</i> (2) (Fumarel común)	0,010	ND	0,869	0,005	ND	0,014	0,775	1,673	1,12

Como es lógico esperar, del grupo del DDT y sus derivados, es el DDE el que se encuentra en todas las especies y en mayor concentración seguido del TDE y DDT; este último sólo se detectó en seis especies y siempre en concentraciones inferiores a 0,05 ppm, lo mismo ocurre con el TDE si se exceptúa las 0,1 ppm

en el porrón común, aunque este compuesto se presentó en todas las especies menos en tres. Los PCB's son comunes a todas las especies aunque la concentración es inferior a la del DDE excepto en el pato colorado, archibebe común y fumarel cariblanco (cociente DDE/PCB's, Cuadro 1). De todas las especies estudiadas, el mayor contenido en organoclorados lo presenta el somormujo (6,7 ppm) y la garza (4,2 ppm), y el menor el pato colorado (0,5 ppm) y la focha (0,6 ppm). No se detectaron en ninguna muestra trazas de Aldrin ni de Heptachlor.

La interpretación de los resultados con respecto a la posición trófica de las especies se hace siempre difícil, entre otros factores por las características específicas de absorción y excrección de los residuos. Por otro lado, la posible biomagnificación de residuos resulta siempre oscura en especies migradoras (BLUS y col., 1977), como es nuestro caso, además de poseer un escaso número de muestra. Como es conocido, los organoclorados se incorporan con rapidez en las aves, pero su eliminación es lenta (PEAKALL y col., 1973; LONGCORE y STENDELL, 1977); esto impide conocer en que medida han contribuido los residuos presentes en la zona de estudio al contenido que poseen las especies, y por tanto que transmiten a los huevos, puesto que parte de ellos los han podido adquirir en otros lugares, como son los de invernada o paso migratorio. No obstante estas consideraciones, nos sorprende que el nivel de residuos encontrados en la polla de agua, sea similar al de la garza, ya que difieren en sus dietas. Los residuos que hemos encontrado en la garza son semejantes a los encontrados por HERNÁNDEZ y col. (1975), en muestras de 1973 de la misma zona; la diferencia de unas nueve veces entre la concentración existente en el somormujo y la focha es coincidente con la encontrada por LUKOWSKI (1978) en Polonia y la encontrada en el delta del Ebro por ALBERTO y NADAL (1981), para las mismas especies, lo que puede deberse a una diferente tasa de absorción y excrección en ellas, que se mantiene en diferentes áreas.

Comparando con datos de VERMEER y REYNOLDS (1970), en Canadá, los residuos de Dieldrin en avoceta son menores en las marismas del Guadalquivir. Respecto a los datos de FABER y HICKEY (1973) en Estados Unidos, especies comparables al fumarel común y a la garza contienen mucha más concentración de Dieldrin que en nuestra zona de estudio, y lo mismo ocurre con los residuos del somormujo cuando se comparan con datos de Gran Bretaña (MOORE y WALKER, 1964; PRESTT y JEFFERIES, 1969). En comparación con otras zonas de España como Villafáfila (ALBERTO, 1981), salinas del golfo de Almería (ALBERTO y CUENCA, 1981), y delta del Ebro (ALBERTO y NADAL, 1981), puede

decirse de forma general que la avifauna estudiada de las marismas del Guadalquivir está menos contaminada que en las citadas zonas.

En especies comunes a las zonas, el somormujo presenta unas siete veces más Dieldrin y la mitad de residuos de DDE en el delta del Ebro que la presentada en las marismas. En cambio, el zampullín chico contiene en el delta seis veces más DDE que en las marismas y lo mismo ocurre con el pato colorado. Los residuos de la focha en las marismas son similares a los del delta y ligeramente inferiores a los de Villafáfila. La avoceta presenta unos residuos de DDE y Dieldrin ligeramente superiores a los encontrados en las salinas de Almería, y la mitad de los que presenta en el delta del Ebro. Por último, comparando nuestros resultados con los obtenidos en el delta del Po (VIVIANI y col., 1974), resultan niveles superiores de organoclorados en las marismas del Guadalquivir.

A la vista del nivel de residuos organoclorados que presentan las especies estudiadas, y teniendo en cuenta los resultados de otros autores, no puede afirmarse que sean responsables de efectos letales sobre las especies, y presumiblemente tampoco estén afectadas a nivel subletal, pues el dintel de las 5 ppm de DDE no lo supera ninguna especie; los PCB's son relativamente bajos y el máximo de Dieldrin, 0,6 ppm en la cigüeñuela, es ínfimo comparado con las 6 y 9 ppm a las que no encontraron efectos adversos FOWLER y col., (1971).

Cuadro 2

Metales pesados en ppm peso fresco. ND=no detectado.

ESPECIE	Cu	Zn	Cd	Hg	Pb
<i>Tachybaptus ruficollis</i> (1)	3,53	15,79	2,23	0,19	5,20
<i>Podiceps nigricollis</i> (5)	0,68	18,80	0,09	0,19	ND
<i>Podiceps cristatus</i> (1)	ND	17,96	ND	0,50	ND
<i>Ardea purpurea</i> (3)	1,40	21,67	ND	0,13	ND
<i>Netta rufina</i> (2)	3,63	32,17	ND	0,12	ND
<i>Aythya ferina</i> (2)	3,46	30,55	ND	0,32	ND
<i>Gallinula chloropus</i> (3)	2,28	23,53	ND	0,18	ND
<i>Fulica atra</i> (2)	1,39	29,24	ND	0,25	ND
<i>Tringa totanus</i> (1)	5,37	27,98	ND	0,27	ND
<i>Himantopus himantopus</i> (1)	0,29	15,24	ND	0,10	ND
<i>Recurvirostra avosetta</i> (1)	1,54	24,95	ND	0,27	ND
<i>Chlidonias hybrida</i> (1)	ND	21,70	ND	0,50	ND
<i>Chlidonias niger</i> (2)	2,71	26,84	0,78	0,14	2,18

decirse de forma general que la avifauna estudiada de las marismas del Guadalquivir está menos contaminada que en las citadas zonas.

En especies comunes a las zonas, el somormujo presenta unas siete veces más Dieldrin y la mitad de residuos de DDE en el delta del Ebro que la presentada en las marismas. En cambio, el zampullín chico contiene en el delta seis veces más DDE que en las marismas y lo mismo ocurre con el pato colorado. Los residuos de la focha en las marismas son similares a los del delta y ligeramente inferiores a los de Villafáfila. La avoceta presenta unos residuos de DDE y Dieldrin ligeramente superiores a los encontrados en las salinas de Almería, y la mitad de los que presenta en el delta del Ebro. Por último, comparando nuestros resultados con los obtenidos en el delta del Po (VIVIANI y col., 1974), resultan niveles superiores de organoclorados en las marismas del Guadalquivir.

A la vista del nivel de residuos organoclorados que presentan las especies estudiadas, y teniendo en cuenta los resultados de otros autores, no puede afirmarse que sean responsables de efectos letales sobre las especies, y presumiblemente tampoco estén afectadas a nivel subletal, pues el dintel de las 5 ppm de DDE no lo supera ninguna especie; los PCB's son relativamente bajos y el máximo de Dieldrin, 0,6 ppm en la cigüeñuela, es ínfimo comparado con las 6 y 9 ppm a las que no encontraron efectos adversos FOWLER y col., (1971).

Cuadro 2

Metales pesados en ppm peso fresco. ND=no detectado.

ESPECIE	Cu	Zn	Cd	Hg	Pb
<i>Tachybaptus ruficollis</i> (1)	3,53	15,79	2,23	0,19	5,20
<i>Podiceps nigricollis</i> (5)	0,68	18,80	0,09	0,19	ND
<i>Podiceps cristatus</i> (1)	ND	17,96	ND	0,50	ND
<i>Ardea purpurea</i> (3)	1,40	21,67	ND	0,13	ND
<i>Netta rufina</i> (2)	3,63	32,17	ND	0,12	ND
<i>Aythya ferina</i> (2)	3,46	30,55	ND	0,32	ND
<i>Gallinula chloropus</i> (3)	2,28	23,53	ND	0,18	ND
<i>Fulica atra</i> (2)	1,39	29,24	ND	0,25	ND
<i>Tringa totanus</i> (1)	5,37	27,98	ND	0,27	ND
<i>Himantopus himantopus</i> (1)	0,29	15,24	ND	0,10	ND
<i>Recurvirostra avosetta</i> (1)	1,54	24,95	ND	0,27	ND
<i>Chlidonias hybrida</i> (1)	ND	21,70	ND	0,50	ND
<i>Chlidonias niger</i> (2)	2,71	26,84	0,78	0,14	2,18

Metales pesados

Los resultados de los análisis de huevos para metales pesados (Cu, Zn, Cd, Hg y Pb) son mostrados en el Cuadro 2, expresados en ppm peso fresco en huevo total y corregido por pérdida de humedad.

De los metales analizados, el cadmio y plomo presentaron niveles detectables en tres y dos especies respectivamente, estando el resto de ellas por debajo del límite de detección del procedimiento utilizado.

Los valores absolutos más elevados fueron encontrados para el zinc, estando entre 15,24 ppm en la cigüeñuela y 32,17 ppm en el pato colorado. Los valores más bajos correspondieron al mercurio que varían de 0,1 ppm en cigüeñuela a 0,5 ppm en huevos de fumarel cariblanco y somormujo.

Los niveles de los metales fisiológicos, cobre y zinc, no parecen muy elevados y sobre todo no peligrosos dado que en una especie semejante, el charrán común, los niveles encontrados por CONNORS (1975), fueron respectivamente 4,89 y 70,5 ppm/peso seco, y no parece que fueran responsables de baja reproducción y mortalidad.

En cambio sí son importantes los niveles encontrados de plomo, 5,2 ppm y 2,18 ppm/peso fresco, en zampullín chico y fumarel común respectivamente, siendo estas mismas especies las que presentaron unos niveles más elevados en la totalidad de los metales, incluyendo cadmio en niveles detectables de 2,23 ppm y 0,78 ppm respectivamente. Se puede concluir que los huevos de dichas especies presentan una contaminación general acusada, y más acentuada en lo que respecta a los dos últimos metales discutidos, teniendo en cuenta que los demás niveles fueron no detectables si exceptuamos 0,09 ppm en el zampullín cuellinegro. La carencia de estudios que se ocupen de niveles de metales pesados, aparte del mercurio, en huevos de aves y particularmente de las especies por nosotros estudiadas, nos impide el poder realizar una comparación de niveles entre áreas y efectos. De todas formas es de indicar que en pelícano y martinete en diversas zonas de Estados Unidos no han sido encontrados niveles tan altos como los registrados por nosotros (BLUS y col., 1975, 1977; OHLENDORF, 1978). Por lo que se refiere al mercurio, es sin duda sobre este elemento sobre el que más estudios han sido realizados, aunque lamentablemente sólo de una especie, el fumarel común (FABER y HICKEY, 1973), hemos encontrado publicaciones que nos permitan una comparación de niveles, siendo preciso recurrir a especies afines y por lo tanto las comparaciones establecidas sólo tendrán un valor relativo.

Las concentraciones más elevadas de mercurio, 0,5 ppm en somormujo y fumarel cariblanco pueden ser consideradas como indicadoras de una seria contaminación, si las comparamos con los niveles encontrados por otros autores en especies similares, como en *Podiceps griseigena* 0,16 ppm (FABER y HICKKEY, 1973) y *Sterna paradisea* 0,11 ppm (HOLT, 1973); sin embargo los niveles encontrados en nuestra zona, son más comparables e incluso menores que los encontrados en nuestra zona, son más comparables e incluso menores que los encontrados en *Sterna hirundo* (DUSTMAN y col. 1972; PEARCE y col., 1973; FIMREITE, 1974; STENDELL y col., 1976), que encuentran valores medios entre 0,73 y 4,68 ppm y por BLUS y col., (1979) en *Sterna maxima* 0,92 ppm en Carolina del Sur.

FIMREITE y col., (1971) encuentran una concentración media de 0,58 ppm en huevos de *Sterna hirundo*, depositados en un área cercana a fuentes de contaminación por mercurio; a esta concentración, que es muy semejante a la encontrada por nosotros en huevos de *Chlidonias hybrida* y *Podiceps cristatus*, no se observaron perturbaciones en la reproducción, si bien esto representaba una cierta contradicción a las conclusiones de un trabajo experimental del mismo autor, (FIMREITE, 1971), administrando dosis de mercurio a faisanes, los cuales presentaban una menor tasa de eclosión a niveles de 0,5 a 1,5 ppm de mercurio en huevos.

Por otra parte VERMEER, (1971) encontró huevos de *Larus argentatus* que contenían niveles de 0,5 a 2 ppm sin presentar ninguna irregularidad en la eclosión de las nidadas; cantidades más elevadas fueron registradas en la misma especie por VERMEER y col., (1973) con reproducción normal.

FIMREITE (1974) detecta en huevos de *Sterna hirundo* un valor medio de 1 ppm (0,87-1,12 ppm) de mercurio total en una colonia en la cual la reproducción fue normal, mientras que en otra colonia próxima de la misma especie que presentaban unos niveles en huevos de 3,65 ppm (1,27-6,49 ppm) la reproducción presentó significativas anomalías; en estas muestras analiza también el metil-mercurio que representa la cantidad de 0,82 ppm para el primer valor medio y 3,59 para el segundo. Esto lleva a un criterio común a VERMEER y col. (1973) y a FIMREITE (1974), y es que los niveles a los cuales los huevos presentan fallos en la reproducción varían con las especies y que por otro lado ese fallo está más relacionado con el nivel de metil-mercurio que con el de mercurio total. Las variaciones interespecíficas se atribuyen a diferencias en los procesos de secreción y metilación llevados a cabo en cada especie.

De aquí, que repetando las posibles diferencias interespecíficas, que puedan

existir, entre las especies referenciadas y nuestras especies más contaminadas, no se juzguen peligrosos los niveles encontrados en nuestras muestras ni causantes de posibles fallos en la eclosión de los huevos.

Para el fumarel común, el nivel encontrado de 0,14 ppm es inferior al registrado por FABER y HICKEY (1973) en el Lago Michigan, 0,49 ppm.

El porrón común presenta la más alta concentración después del somormujo y fumarel cariblanco, pero nivel similar al señalado por VERMEER (1971) en *Aythya affinis*.

Las especies *Tringa totanus* y *Ardea purpurea* presentan niveles semejantes o menores a los encontrados por PARSLow (1973), FABER y HICKEY (1973) y VERMEER (1971). En la primera especie se ha comparado el valor resultante de la relación probable hígado-huevo realizada por VERMEER (1971).

Es también observable la relación existente entre *Tachybaptus ruficollis* y *Chlidonias niger* por una parte, y *Podiceps cristatus* y *Chlidonias hybrida* por otra, presentando niveles muy semejantes en valor y presencia de los diversos metales. La explicación podría estar en una semejanza de sus dietas.

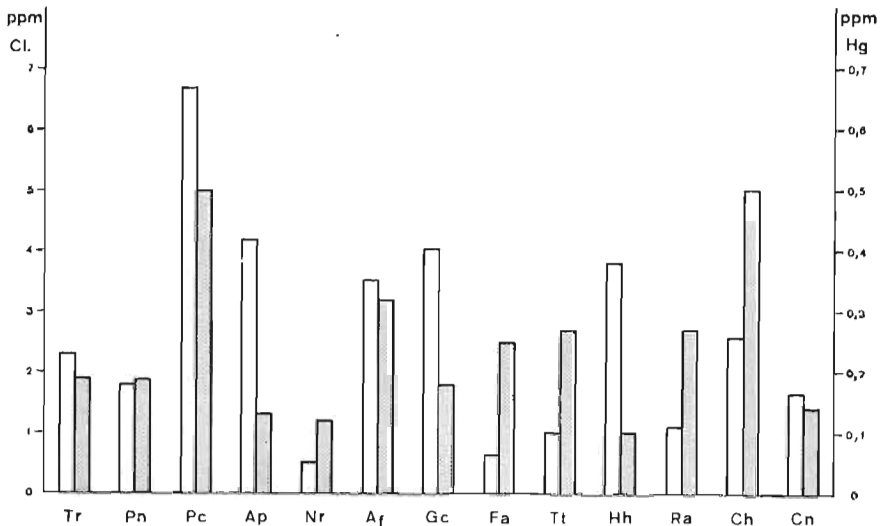


Fig. 1. Total de organoclorados en ppm (izquierda, barras blancas), y mercurio total en ppm (derecha, barras punteadas). Las especies se indican con la inicial del nombre genérico y el específico.

En cuanto al valor de los niveles de metales en huevos como indicadores de una contaminación en el área de puesta, GILBERTSON (1974), concluye que de los resultados encontrados en *Sterna hirundo* sobre cambios estacionales del mercurio, este contaminante es principalmente ingerido en la vecindad de la colonia, y que la concentración en los huevos tiene una relación estrecha con la que posee el alimento ingerido en la zona de nidificación. Para este razonamiento se basa en que el metal, ligado a las proteínas de la sangre del animal, pasa a los huevos y no interviene el acúmulo del metal que se encuentra en el músculo. Según esto, la contaminación encontrada en huevos será indicadora de la del medio. Es preciso comprobar ampliamente este punto, puesto que podrían existir movilizaciones de acúmulos previos en el músculo a través del torrente sanguíneo, y por tanto pasar a los huevos y a las plumas.

RESUMEN

Se colectaron huevos de trece especies de aves en las marismas del Guadalquivir en 1975, y se analizaron para ver el contenido en residuos organoclorados y metales pesados. Sólo cinco especies dieron residuos de DDE superiores a 2 ppm peso fresco, el principal residuo organoclorado. Los niveles de mercurio variaron entre 0,1 ppm y 0,5 ppm peso fresco, y el plomo y cadmio se detectaron solamente en dos y tres especies respectivamente.

Los niveles de organoclorados y metales pesados que se han encontrado parecen no tener un efecto nocivo sobre las especies estudiadas.

SUMMARY

Eggs of thirteen species of birds were collected at Guadalquivir marshes in 1975 and analyzed for organochlorine pollutants and heavy metals. Only five species had DDE residues higher than 2 ppm wet weight, the main organochlorine pollutant. Levels of mercury ranged from 0,1 ppm to 0,5 ppm wet weight, and lead and cadmium were only detected in two and three species respectively.

The levels of organochlorine and heavy metals found, seem have no harmful effect on the species studied.

BIBLIOGRAFÍA

- ALBERTO, L. J. (1981): Contaminantes organoclorados y espesor de cáscara en huevos de aves de Villafáfila (Zamora). *III Jorn. Toxicol. Españolas*, Sevilla, 1979: 215-225.

- y A. M. CUENCA (1981): Insecticidas organoclorados (PCB's y espesor de cáscara en huevos de *Charadriiformes* de las salinas del golfo de Almería. *III Jorn. Toxicol. Españolas*, Sevilla, 1979: 227-234.
- y J. NADAL (1981): Residuos organoclorados en huevos de diez especies de aves del delta del Ebro. *P. Dep. Zool. Barcelona*, 6: 73-83.
- BLUS, L. J., T. JOANEN, A. A. BELISLE y R. M. PROUTY (1975): The Brown Pelican and certain environmental pollutants in Louisiana. *Bull. Environm. Contam. Toxicol.*, 13 (6): 646-655.
- , B. S. NEELY, T. G. LAMONT y B. MULHERU (1977): Residues of organochlorines and heavy metals in tissues and egg of Brown Pelicans, 1969-73. *Pestic. Monit. J.*, 11 (1): 40-53.
- , R. M. PROUTY y B. S. NEELY (1979): Relation of environmental factors to breeding status of Royal and Sandwich Terns in South Carolina, U.S.A. *Biol. Conserv.*: 301-320.
- CONNORS, P. G., V. C. ANDERLINI, R. W. RISEBROUGH, M. GILBERTSON y H. HAYS (1975): Investigations of heavy metals in Common Tern populations. *Can. Field-Natur.*, 89: 157-162.
- COOKE, A. S. (1973): Shell thinning in avian eggs by environmental pollutants. *Environm. Pollut.*, 4: 85-152.
- DUSTMAN, E. H., L. F. STICKEL y J. B. ELDER (1972): Mercury in wild animals, lake St. Clair, 1970. En *Environmental mercury contamination*. Ann Arbor Science Publishers, Michigan: 46-52.
- FABER, R. A. y J. J. HICKEY (1973): Eggshell thinning, chlorinated hydrocarbons and mercury in inland aquatic bird eggs, 1969 and 1970. *Pest. Monit. J.*, 7 (1): 27-36.
- FIMREITE, N. (1971): Effects of dietary methylmercury on Ring-necked pheasants. *Can. Wildl. Serv., Occas. paper n.º 9*: 37 pp.
- (1974): Mercury contamination of aquatic birds in Northwestern Ontario. *J. Wildl. Mgmt.*, 38 (1): 120-131.
- , W. N. HOLSWORTH, J. A. KEITH, P. A. PEARCE y I. M. GRUCHY (1971): Mercury in fish and fish-eating birds near sites of industrial contamination in Canada. *Can. Field-Natur.*, 85: 211-220.
- FOWLER, J. F., L. D. NEWSON, J. B. GRAVES, F. L. BONNER y P. E. SCHILLING (1971): Effect of Dieldrin on egg hatchability, chick survival and eggshell thickness in Purple and Common gallinules. *Bull. Environm. Contam. Toxicol.*, 6 (6): 445-501.
- GILBERTSON, M. (1974): Seasonal changes in organochlorine compounds and mercury in Common Terns of Hamilton Harbour, Ontario. *Bull. Environm. Contam. Toxicol.*, 12 (6): 726-732.
- HEINZ, G. (1974): Effects of low dietary levels of methylmercury on mallard reproduction. *Bull. Environm. Contam. Toxicol.*, 11 (4): 386-392.
- HENDZEL, M. R. y D. M. JAMIESON (1976): Determination of mercury in fish. *Anal. Chemist.*, 148: 926-928.

- HERNÁNDEZ, L. M., M. A. MURADO y G. BALUJA (1975): Distribución de contaminantes organoclorados en tejidos de garza imperial (*Ardea purpurea*) y pato cuchara (*Anas clypeata*) de la Reserva Biológica de Doñana. *Doñana Acta Vert.*, 2 (1): 83-92.
- HOLDEN, A. V. (1973): Mercury and organochlorine residue analysis of fish and aquatic mammals. *Pestic. Sci.*, 4: 399-408.
- y K. MARSDEN (1969): Single-stage clean-up of animal tissue extracts for organochlorine residue analysis. *J.Chromatog.* 44: 481-492.
- HOLT, G. (1969): Mercury residues in wild birds in Norway 1965-1967. *Nord. Vet.-Med.* 21: 105-114.
- (1973): KvikksØlvundersØkelser av vilt 1968-1970. *Fauna*, 26: 38-58.
- KEITH, J. A. y I. M. GRUCHY (1972): Residue levels of chemical pollutants in North America birdlife. *Proc. 15th Intern. Ornithol. Congr.*, 437-454.
- LONGCORE, J. R., F. B. SAMSON y T. W. WHITTENDALE (1971): DDE thins eggshells and lowers reproductive success of captive Black-ducks. *Bull. Environm. Contam. Toxicol.*, 6 (6): 485-490.
- y R. C. STENDELL (1977): Shell thinning and reproductive impairment in Black ducks after cessation of DDE dosage. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 6: 293-304.
- LUKOWSKI, A. B. (1978): The content of organochlorine insecticides in the eggs and tissues of young individuals of the Great Crested grebe (*Podiceps cristatus*) and the Coot (*Fulica atra*) from the Masurian lakes. *Ekol. pol.*, 26 (3): 467-478.
- MOORE, N. W. y C. H. WALKER (1964): Organic chlorine insecticide residues in wild birds. *Nature*, 201: 1072-1073.
- OHLENDORF, H. M., E. E. KLAAS y T. E. KAISER (1974): Environmental pollution in relation to estuarine birds. En *Survival in Toxic Environments*, Academic Press, New York, 53-81.
- , R. W. RISEBROUGH y K. VERMEER (1978): Exposure of marine birds to environmental pollutants. *U.S.D.I., F.W.S., report*, 9, 40 pp.
- PARSLOW, J. L. F. (1973): Mercury in waders from the wash. *Environm. Pollut.*, 5: 295-304.
- PEAKALL, D. B., J. L. LINCER, R. W. RISEBROUGH, J. B. PRITCHARD y W. B. KINTER (1973): DDE-induced egg-shell thinning: structural and physiological effects, *Comp. Gen. Pharmac.* 4: 305-313.
- PEARCE, P. A., I. M. GRUCHY y J. A. KEITH (1973): Toxic chemicals in living things in the Gulf of St. Laurence. *Can. Wildl. Service, Manuscript Reports*, 28 pp.
- PENA, J. C. (1981): Revisión metodológica y análisis de contaminación por metales pesados en el medio abiótico. *III Jorn. Toxicol. Españolas*. Sevilla, 1979: 193-196.
- PRESTT, I. y D. J. JEFFERIES (1969): Winter numbers breeding success, and organochlorine residues in the Great Crested Grebe in Britain. *Bird Study*, 16 (3): 168-185.
- SKARE, I. (1972): Microdetermination of mercury in biological samples. Part III. Automated determination of mercury in urine, fish and blood samples. *Analyst*, 97: 148-155.

- STENDELL, R. C., H. M. OHLENDORF, E. E. KLAAS y J. B. ELDER (1976): Mercury in eggs of aquatic birds, Lake St. Clair 1973. *Pest Monit. J.* 10 (1): 7-9.
- STICKEL, L. F. y S. N. WIEMBYER (1973): Pesticide residues in eggs of wild birds: adjustment for loss of moisture and lipid. *Bull. Environm. Contam. Toxicol.*, 9 (4): 193-196.
- VERMEER, K. (1971): A survey of mercury residues in aquatic bird eggs in the canadian prairie provinces. *Trans. 36th North American Wildl. Nat. Resour. Conf.*, 138-152.
- y L. M. REYNOLDS (1970): Organochlorine residues in aquatic birds in the canadian prairie provinces. *Can. Field. Natur.* 84 (2): 117-130.
- , F. A. J. ARMSTRONG y D. R. M. HATCH (1973): Mercury in aquatic birds at Clay Lake, Western Ontario. *J. Wildl. Mgmt.*, 37 (1): 58-61.
- VIVIANI, R., G. CRISSETIG, P. CORTESI y E. CARPENE (1974): Résidus de polychlorobiphenyls (PCB) et de pesticides chlorés dans les poissons et les oiseaux du delta du Po. *Rev. Intern. Océanogr. Méd.*, 35, 36: 79-90.
- WHITE, D. H. (1979): Nationwide residues of organochlorine compounds in wings of adult Mallards and Black Ducks, 1976-77. *Pestic Monit. J.*, 13 (1): 12-16.
- y L. F. STICKEL (1975): Impacts of chemicals on waterfowl reproduction and survival. *Trans. 1st Intern. Waterfowl Symp.*, 123-142.

(Recibido 25 feb. 81)

L. J. ALBERTO y J. C. PENA
Departamento de Zoología
Facultad de Biología
LEÓN (España)

Alimentación primaveral de la garcilla bueyera

JUAN A. AMAT y RAMÓN C. SORIGUER

INTRODUCCIÓN

La garcilla bueyera (*Bubulcus ibis*) es en la actualidad la Ardeida más abundante en Andalucía (FERNÁNDEZ CRUZ 1975). No obstante, su alimentación en dicha región sólo ha sido estudiada por BERNIS y VALVERDE (1954) y por HERRERA (1974), los cuales la refieren a las colonias de Doñana (Huelva) y de Barbate (Cádiz), respectivamente. Fuera de esta región los únicos trabajos de alimentación efectuados en Europa son el HAFNER (1977) y el de RUÍZ y JOVER (1981), quienes documentaron la dieta de este ave en Camarga (sur de Francia) y en el delta del Ebro (Tarragona), respectivamente. Otros autores presentaron datos sobre el régimen alimenticio de la garcilla bueyera en muchos lugares de su extensa área de reproducción (ver referencias en JENNI 1969, HAFNER 1977).

Los datos que presentamos aquí son, junto con los de RUÍZ y JOVER (1981), los únicos para Europa que no están referidos a una colonia nidificante, y por consiguiente documentan exclusivamente la alimentación de aves adultas.

MATERIAL Y MÉTODOS

El material estudiado fueron unas egagrópilas recogidas en abril y mayo de 1977 en dos reposaderos comunales diurnos situados, respectivamente, en el laboratorio Leo Biaggi y en las proximidades del lucio de Mari López (Parque Nacional de Doñana, Marismas del Guadalquivir).

Los criterios seguidos para identificar y cuantificar las presas fueron similares a los utilizados por AMAT y HERRERA (1977). Para las estimaciones de las longitudes

de las presas seguimos dos procedimientos: A) si se trataba de Coleópteros se estimaba la longitud total a partir de la de los élitros cuando éstos aparecían enteros; B) cuando se trataba de otras presas que por estar muy disgregadas no se pudieron medir directamente (principalmente Odonatos y Ortópteros) utilizamos medidas de otras especies de insectos que fuesen del mismo género. En ningún caso pudimos establecer el tamaño de los vertebrados cuyos restos aparecieron en las egagrópilas. Hemos considerado cinco clases de tamaños de presas.

RESULTADOS

El análisis de las egagrópilas permitió la identificación de 505 presas (Cuadro 1). *Lestes* spp. con el 55% de las presas consumidas y los Carábidos con el 27%, son los dos grupos principales que componen la dieta de la garcilla. El 18% restante está integrado por una amplia variedad de presas entre las que destacan otros Coleópteros diferentes a los Carábidos y los Ortópteros. Entre los vertebrados capturados se encuentran carpas (*Cyprinus carpio*) y aves. Aunque los vertebrados representan una fracción numérica muy pequeña, su importancia no debe subestimarse si se tiene en cuenta la biomasa que aportan en relación a los invertebrados. Nuestros resultados contrastan ampliamente con los de BERNIS y VALVERDE (1954), quienes asimismo para Doñana pusieron de manifiesto un gran consumo de Ortópteros por la garcilla durante el período de nidificación. Entre los vertebrados encontrados por dichos autores se hallan peces, anfibios y un reptil, pero no las aves. En zonas periféricas de las Marismas las garcillas también consumen durante el invierno gran número de Ortópteros (C. Díaz, com. pers.).

Como se muestra en el Cuadro 1, la composición del régimen alimenticio presentó notables diferencias entre abril y mayo, ya que en el primero de estos dos meses *Lestes* spp. fueron capturados con una frecuencia mucho mayor que el resto de las presas, en tanto que en mayo destaca el mayor consumo de Carábidos.

Al considerar el tamaño de las presas (Fig. 1), se observa como las clases más frecuentemente capturadas son las correspondientes a los 20-40 mm y a los 5-10 mm. En la primera de estas dos clases de tamaño se encuentran *Lestes* spp. y en la segunda la mayoría de los Carábidos. Como hemos mostrado anteriormente, éstos son los dos grupos de presas más consumidos. HERRERA (1974) señaló que las presas capturadas por las garcillas en Barbate medían desde menos de 6 mm hasta 26 cm, si bien estas últimas incluían exclusiva-

Cuadro 1

Composición de la dieta de la garcilla bueyera en las Marismas del Guadalquivir durante la primavera.

Diet of the Cattle Egret in the Marismas of the Guadalquivir during spring.

	Abril %	Mayo %	Total presas	% presas
CRUSTACEA				
Isopoda	0,0	3,8	6	1,2
ARACHNIDA				
Araneae	0,0	0,6	1	0,2
INSECTA				
ODONATA				
Lestidae				
<i>Lestes</i> spp.	68,9	24,7	278	55,1
Libellulidae				
<i>Sympetrum</i> sp.	0,9	0,0	3	0,6
ORTHOPTERA				
Gryllidae	1,2	0,6	5	1,0
Tettigoniidae	0,6	0,0	2	0,4
Acrididae	2,9	3,2	15	3,0
DERMAPTERA				
Forficulidae	0,6	0,6	3	0,6
HEMIPTERA				
Corixidae ¹	0,3	1,9	4	0,8
NEUROPTERA				
Myrmeleontidae	0,0	0,6	1	0,2
COLEOPTERA				
Carabidae	17,0	47,5	134	26,5
Dytiscidae	2,3 ²	3,2	12	2,4
Staphylinidae	0,0	0,6	1	0,2
Scarabeoidea	0,9	0,6	4	0,8
Elateridae	0,3	0,0	1	0,2
Lampyridae	0,6	0,0	2	0,4
Chrysomelidae	0,0	0,6	1	0,2
Curculionidae	2,0	3,2	12	2,4
Sin identificar	0,0	2,5	4	0,8
SIN IDENTIFICAR	0,0	0,6	1	0,2
PISCES				
CYPRINODONTIFORMES				
Cyprinidae				
<i>Cyprinus carpio</i>	0,6	1,9	5	1,0
AVES ³				
CHARADRIFORMES	0,9	1,9	6	1,2
SIN IDENTIFICAR	0,3	1,3	3	0,6
TOTAL PRESAS	347	158	505	

1 En todos los casos se trata de larvas.

2 Incluye una larva de *Cybister* sp.

3 En todos los casos se trata de pollos.

mente vertebrados. HAFNER (1977) encontró que las larvas de Coleóptero ingeridas por estas aves en Camarga medían desde menos de 3 cm hasta 8 cm, siendo las presas menores de 3 cm las que eran mayoritariamente consumidas.

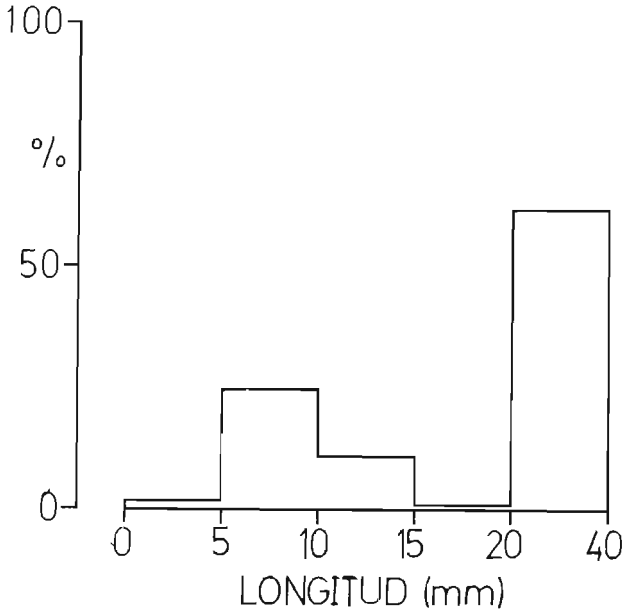


Fig. 1. Distribución de frecuencias de la longitud de las presas ($n=450$) consumidas por la garcilla bueyera. La clase 20-40 mm incluye únicamente *Lestes* spp.

*Frequency distribution of the length of prey items ($n=450$) consumed by the Cattle Egret in the Marismas of the Guadalquivir during spring. The size-class 20-40 mm only includes *Lestes* spp.*

DISCUSIÓN

Al igual que en otras áreas (BERNIS y VALVERDE 1954, SIEGFRIED 1966, VÁZQUEZ y MÁRQUEZ 1972, HERRERA 1974, etc.), en nuestra localidad los insectos constituyen la base del régimen alimenticio de las garcillas. Sin embargo, existen notables diferencias en lo que se refiere a la composición del mismo, ya que la mayoría de los trabajos arriba aludidos coinciden en señalar

la gran importancia de los Ortópteros, en contraste con nuestros resultados que ponen de manifiesto una mayor dominancia de los Odonatos. En algunas regiones los vertebrados contribuyen de forma considerable a la dieta de las garcillas (BATES 1933, JENNI 1973, HAFNER 1977, RUÍZ y JOVER 1981). Las aves han sido raramente citadas con anterioridad formando parte del régimen de esta Ardeida (CUNNINGHAM 1965, SIEGFRIED 1966, VAN EE 1973).

En el área de estudio durante la primavera las garcillas bueyeras se desplazaban en grupos de 10-30 individuos tras el ganado vacuno (obs. pers.). Las garcillas se alimentan en asociación con el ganado capturando las presas que estos animales levantan a su paso (BERNIS y VALVERDE 1954, JENNI 1969). Estas presas se caracterizan por efectuar cortos desplazamientos tras haber sido espantadas, circunstancia que es aprovechada por las garcillas. Tanto *Lestes* spp. como sobre todo los Carábidos cumplen estas condiciones.

Los lugares de caza utilizados fueron zonas de almajo (*Arthrocnemum glaucum*) y con candilejo (*Juncus subulatus*) que permanecieron inundadas en invierno y parte de la primavera, siendo abril y mayo los únicos meses del año en que las garcillas utilizaron este hábitat (obs. pers.). En estos lugares *Lestes* spp. son muy abundantes en abril, en tanto que en mayo, al descender el nivel del agua y permanecer el suelo con un cierto grado de humedad, los Carábidos resultan bastante frecuentes (C. Montes, com. pers.). Por lo tanto, las garcillas explotan en este hábitat un alimento estacionalmente muy abundante, pudiendo atribuirse las variaciones mensuales experimentadas por el régimen alimenticio de estas aves a los cambios en la disponibilidad de los dos principales grupos de presas. SIEGFRIED (1971a in HAFNER 1977) y HAFNER (1977) también encontraron una variación temporal en el régimen alimenticio de las garcillas dependiente de la abundancia de las presas.

La calidad (biomasa/presa) del alimento que estas aves consumen en nuestra área de estudio durante la primavera es menor que en otras zonas en las que los Ortópteros y/o los vertebrados constituyen la base de su dieta. Para compensar esta pérdida en la calidad de sus presas las garcillas necesitarían ingerir un mayor número de éstas, lo cual sería factible dada su abundancia en el área (cf. HUGHES 1979). De cualquier forma, desconocemos si este consumo mayoritario de *Lestes* spp. y Carábidos que aquí hemos puesto de manifiesto se encuentra extendido durante la primavera a una gran parte de la población de garcillas de las Marismas, o si por el contrario este tipo de alimento es consumido únicamente por una pequeña parte de la población que utilizase hábitats sub-óptimos.

AGRADECIMIENTOS

Los comentarios que efectuaron el Dr. C. M. Herrera y una persona anónima que revisó el manuscrito sirvieron para mejorar esta nota. El Dr. C. Montes nos proporcionó información sobre los insectos del área y C. Díaz sobre alimentación invernal de las garcillas en otras zonas de las Marismas. Durante la redacción del manuscrito ambos autores estuvimos subvencionados por sendas becas del Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

SUMMARY

SPRING FOOD OF THE CATTLE EGRET (*Bubulcus ibis*) IN THE MARISMAS
OF THE GUADALQUIVIR (SW SPAIN)

Pellets of Cattle Egret (*Bubulcus ibis*) were collected at two diurnal roosting places in Doñana National Park (Marismas of the Guadalquivir, SW Spain) in April and May 1977. Of the 505 prey items found in them the great majority were damselflies (*Lestes* spp., 55%) and carabid beetles (27%). Temporal analysis of the diet shows that *Lestes* spp. were mainly consumed during April, and carabids during May (Table 1). The length of most prey items falls within the two size-classes 20-40 and 5-10 mm (Fig. 1). Results are compared with those obtained by other authors and discussed in relation to temporal variation in availability of the various kinds of prey and to the quality of prey.

BIBLIOGRAFÍA

- AMAT, J. A. y C. M. HERRERA (1977): Alimentación de la Garza Imperial (*Ardea purpurea*) en las Marismas del Guadalquivir durante el período de nidificación. *Ardeola* 24: 95-104.
- BERNIS, F. y J. A. VALVERDE (1954): La gran colonia de garzas de Doñana en 1953. *Munibe* 6: 1-37.
- CUNNINGHAM, R. L. (1965): Predation on birds by the Cattle Egret. *Auk* 82: 502-503.
- FERNÁNDEZ-CRUZ, M. (1975): Revisión de las actuales colonias de Ardeidas de España. *Ardeola* 21 (Vol. Esp.): 65-131.
- HAFNER, H. (1977): *Contribution a l'étude écologique de quatre espèces de herons Egretta garzetta L., Ardeola ralloides Scop., Ardeola ibis L., Nycticorax nycticorax L.) pendant leur nidification en Camargue*. These, Univ. Paul Sabatier Toulouse.
- HERRERA, C. M. (1974): Observaciones sobre una colonia de Garcillas Bucayeras (*Bubulcus ibis*) en Andalucía. *Ardeola* 20: 287-306.

- HUGHES, R. N. (1979): Optimal diets under the energy maximization premise: the effects of recognition time and learning. *Amer. Natur.* 113: 209-221.
- JENNI, D. A. (1969): A study of the ecology of four species of herons during the breeding season at Lake Alice, Alachua County, Florida. *Ecol. Monogr.* 39: 243-270.
- (1973): Regional variation in the food of nestling Cattle Egrets. *Auk* 90: 821-826.
- RUÍZ, X. y L. JOVER (1981): Sobre la alimentación otoñal de la garcilla bueyera —*Bubulcus ibis* (L.)— en el delta del Ebro, Tarragona (España). *P. Dept. Zool. Barcelona* 6: 65-72.
- SIEGFRIED, W. R. (1966): On the food of nestling Cattle Egrets. *Ostrich* 37: 219-220.
- VAN EB, C. A. (1973): Cattle Egret prey on Queleas. *Ostrich* 44: 136.
- VÁZQUEZ, M. y C. MÁRQUEZ (1972): Algunos aspectos ecológicos y la alimentación de la "garza garrapatera" *Bubulcus ibis* (Linneo) en la región de "La Mancha", Actopan, Veracruz. *An. Inst. Biol. Univ. Nat. Autón. México* 43, Ser. Zoología (1): 89-116.

(Recibido 25 feb. 81)

JUAN A. AMAT y RAMÓN C. SORIGUER
Unidad de Ecología y Etología
Estación Biológica de Doñana
C/ Paraguay, 1
SEVILLA-12 (España)

La reproducción de un ave parásita: el tordo-mirlo (*Molothrus bonariensis*) en los Llanos de Apure (Venezuela).

CRISTINA RAMO y BENJAMÍN BUSTO

INTRODUCCIÓN

El tordo-mirlo, es una especie que está ampliamente distribuida con varias razas en Suramérica. Dentro de Venezuela su distribución abarca casi todo el país.

En este trabajo se estudia su reproducción en el Hato "El Frio" (Apure). La vegetación del área de estudio corresponde a la de una sabana inundable (para una descripción detallada ver CASTROVIEJO y LÓPEZ, 1980). El clima presenta una clara estacionalidad en las precipitaciones, con una época seca (diciembre a marzo) y otra de lluvias (resto del año), siendo esta última la más apropiada para la nidificación de la mayoría de los passeriformes.

Hasta la fecha se habían citado para el tordo-mirlo en Venezuela un total de 23 especies y subespecies parasitadas (AVELEDO HOSTOS, 1947; FRIEDMANN, 1929, 1949, 1963; FRIEDMANN, KIFF y ROTHSTEIN, 1977).

MATERIAL Y MÉTODOS

El período de observación tuvo lugar de mayo a noviembre (época de lluvias).

Para la realización del estudio se efectuaron recorridos fijos a través de la sabana anotando todos los nidos observados. Para su posterior reconocimiento se utilizaron fichas

plásticas numeradas que se colocaron a una distancia prudencial del nido con el fin de no atraer la atención de los predadores sobre ellos.

Se anotaron las características de los nidos, dimensiones y número de huevos, y el estado de desarrollo de los pollos en las sucesivas fechas en que se visitaron los nidos.

RESULTADOS

Se encontró que las especies parasitadas fueron: Sangre de toro (*Leistes militaris*), Viudita (*Fluvicola pica*), Duende (*Arundicola leucocephala*), Tordito (*Quiscalus lugubris*), Cucaco (*Camphylorhynchus griseus*), Cucarachero de agua (*Craniolaeca vulpina*).

Las cuatro primeras especies se citan por vez primera como huéspedes del

Cuadro 1

Especies que se encontraron anidando durante el período de reproducción del tordo-mirlo y no fueron parasitadas en el Hato "El Frío".

Number of nests of non-parasitized species- investigated in Hato "El Frío"

ESPECIE	Número de nidos observados
<i>Pirocephalus rubinus</i>	3
<i>Tyrannus dominicensis</i>	2
<i>Icterus nigrogularis</i>	5
<i>Todirostrum cinereum</i>	18
<i>Coereba flaveola</i>	1
<i>Tangara cayana</i>	2
<i>Pytanguis sulphuratus</i>	6
<i>Thamophilus doliatus</i>	1
<i>Pytanguis lictor</i>	1
<i>Tyrannus melancholicus</i>	1
<i>Cacicus cela</i>	5
<i>Thraupis episcopus</i>	2
<i>Sicalis flaveola</i>	6
<i>Ammodramus aurifrons</i>	6
<i>Sporophila minuta</i>	1
<i>Certhiaxis cinnamomea</i>	3
<i>Sporophila intermedia</i>	3
<i>Anthus lutescens</i>	1
<i>Mimus gilvus</i>	1
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	2
<i>Saltator orenocensis</i>	1
<i>Machetornis rixosa</i>	1
<i>Muscivora tyrannus</i>	1

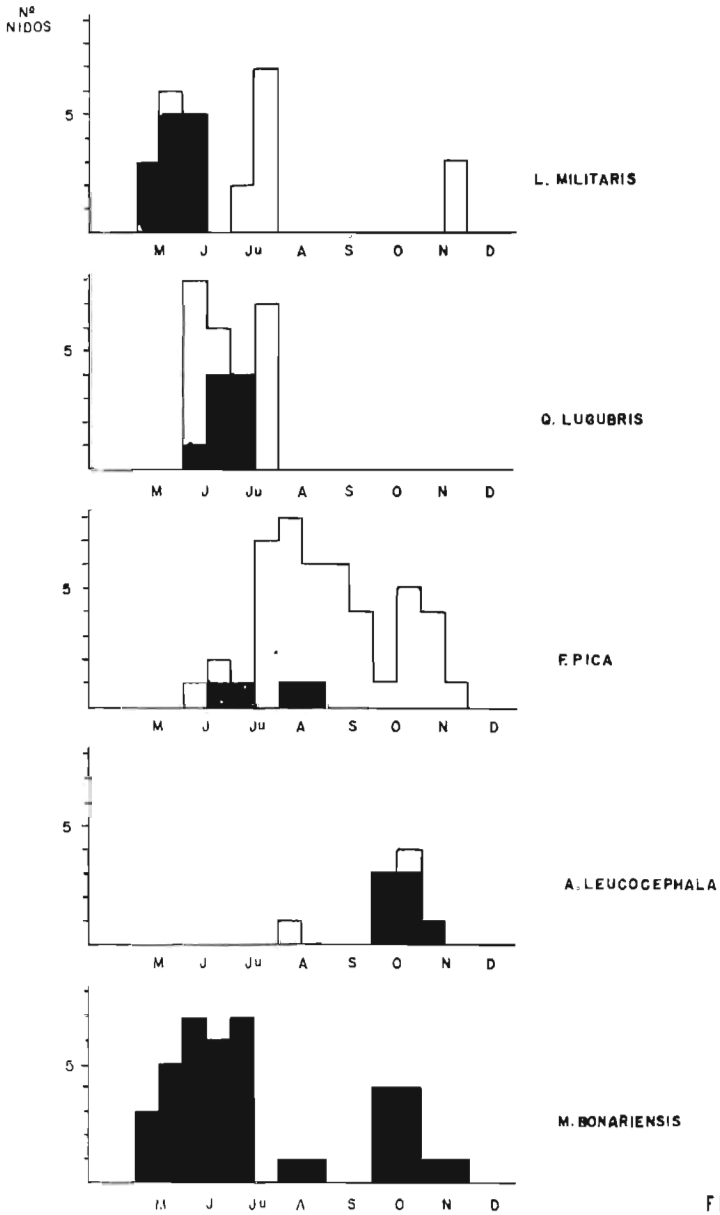


FIG. I

tordo-mirlo en Venezuela, aunque para la raza de Surinam *M.b. minimus*, HAVERSCHMIDT (1965) ya menciona a *F. pica* y *A. leucocephala* y FRIEDMANN (1929, 1963) a *L. militaris*.

En el Cuadro 1 se detalla una lista con las especies que se encontraron nidificando durante este período y no fueron parasitadas.

Leistes militaris (Sangre de toro)

Esta especie tiene 2 períodos de nidificación, uno en entrada de lluvias, que es el más importante, en el mes de mayo y primera quincena de junio, y otro en salida de lluvias durante la segunda quincena de noviembre (figura 1). La existencia de estos dos períodos viene determinada por la inundación, ya que esta ave elige para anidar los bajíos (zonas más bajas de la sabana) y éstos se cubren de agua en los meses más lluviosos (julio a octubre).

El nido es en forma de copa, está construido con paja, y queda perfectamente disimulado entre la vegetación herbácea.

De 14 nidos observados 10 contenían huevos de tordo-mirlo (71,43% de parasitación), todos ellos de la primera época reproductiva, en la segunda no se observó parasitación si bien el tamaño de la muestra (3 nidos) no nos permite sacar muchas conclusiones. (Fig. 1).

Cuadro 2

Dimensiones de los huevos. L=longitud; A=anchura; X=media; DT=desviación típica; n=N.º de huevos medidos.

Dimension of the eggs. L=length; A=breath; X=mean; DT=standard deviation; n=number of mesured eggs.

	\bar{X}		DT		n
	L	A	T	A	
<i>L. militaris</i>	22,9	16,81	1,03	1,29	32
<i>Q. lugubris</i>	24,57	18,21	1,81	0,67	45
<i>F. pica</i>	18,06	13,31	0,58	0,57	26
<i>A. leucocephala</i>	19,4	14,55	0,41	0,11	5
<i>C. griseus</i>	24,4	16,6	0,44	0,17	3
<i>M. bonariensis</i>	21,94	17,14	1,13	0,57	45

Cuadro 3

Número de huevos, % eclosión y éxito reproductivo del tordo-mirlo para las distintas especies parasitadas.

Number of cowbird eggs, percent of hatch and percent of succes of Shiny cowbird.

Especies	N.º huevos	N.º huevos por nido	N.º huevos eclosionados	% Eclosión	N.º pollos volantes	Exito reproductivo
<i>L. militaris</i>	18	1,8	3	16,67	3	16,67
<i>Q. lugubris</i>	17	2,83	3	17,65	0	0
<i>F. pica</i>	5	1,67	1	20	0	0
<i>A. leucocephala</i>	11	2,75	4	36,36	2	18,18
<i>C. griseus</i>	3	3	0	—	—	—
<i>C. vulpina</i>	2	2	1	—	—	—

<i>Species</i>	<i>N.º eggs</i>	<i>eggs per nest</i>	<i>N.º hatchlings</i>	<i>Percent of hatch</i>	<i>N.º Fledgedt</i>	<i>Percent of succes</i>
----------------	-----------------	----------------------	-----------------------	-------------------------	---------------------	--------------------------

Cuadro 4

Número de huevos, % eclosión y éxito reproductivo de las especies parasitadas.

Number of eggs, percent of hatch and percent of succes of parasitized species.

NIDOS SIN PARASITAR <i>Nests non parasitized</i>						
Especie	N.º huevos	N.º huevos por nido	Huevos eclosionados	% Eclosión	Pollos volantes	Exito reproductor
<i>L. militaris</i>	12	3	10	83,33	6	50%
<i>Q. lugubris</i>	46	3,3	24	52,17	15	32,61%
<i>F. pica</i>	71	2,96	34	47,89	34	47,88%
<i>A. leucocephala</i>	1	1	0	0	0	0

	<i>N.º eggs</i>	<i>N.º eggs per nest</i>	<i>N.º hatchlings</i>	<i>Percent of hatch</i>	<i>N.º fledgedt</i>	<i>Percent succes</i>
--	-----------------	--------------------------	-----------------------	-------------------------	---------------------	-----------------------

NIDOS PARASITADOS <i>Nests parasitized</i>						
Especie	N.º huevos	N.º huevos por nido	Huevos eclosionados	% Eclosión	Pollos volantes	Exito reproductor
<i>L. militaris</i>	29	2,9	11	37,93	5	17,24%
<i>Q. lugubris</i>	21	3,5	8	38,09	0	0
<i>F. pica</i>	6	2	2	33,33	0	0
<i>A. leucocephala</i>	7	1,75	2	28,57	0	0

	<i>N.º eggs</i>	<i>N.º eggs per nest</i>	<i>N.º hatchlings</i>	<i>Percent of hatch</i>	<i>N.º fledgedt</i>	<i>Percent succes</i>
--	-----------------	--------------------------	-----------------------	-------------------------	---------------------	-----------------------

Los huevos del sangre de toro son de un color crema con manchas más oscuras muy irregulares, los de tordo-mirlo presentan un color pardo-rojizo que contrasta mucho con los anteriores. En cuanto a las dimensiones son bastante parecidas en las dos especies (Cuadro 2).

El número de huevos puesto por el sangre de toro oscila entre 2 y 4 por nido, encontrándose en los mismos de 1 a 4 huevos del parásito.

Las medias del número de huevos puestos, éxito de eclosión y éxito reproductor (% de pollos volantes), se dan en los Cuadros 3 y 4.

En el Cuadro 5 se exponen las causas de desaparición de los nidos.

Tan sólo 3 huevos de tordo-mirlo eclosionaron llegando los pollos a volar, éstos se encontraban en 3 nidos diferentes que eran compartidos con 3, 2 y 2 pollos de sangre de toro respectivamente que también llegaron a volar. En un nido se pudo observar que el tordo-mirlo salió dos días antes que los pollos de sangre de toro.

Cuadro 5

Causas de la desaparición de los huevos y pollos. (P=nidos parasitados; NP=nidos sin parasitar).

Causes of eggs and nestlings disappearance. (P=parasitized nests; NP=non-parasitized nests).

	Predación		Inundación		Abandono		?		Exito	
	P	NP	P	NP	P	NP	P	NP	P	NP
<i>L. militaris</i>	4	2	1	0	1	0	1	0	3(30%)	2(100%)
<i>Q. lugubris</i>	0	3	5	4	0	0	1	2	0	5(35,71%)
<i>F. pica</i>	1	3	0	1	1	1	1	9	1(25%)	10(41,67%)
<i>A. leucacephala</i>	3	1	0	0	0	0	0	0	1(25%)	0
	<i>Predation</i>		<i>Inundation</i>		<i>Abandoned</i>		<i>?</i>		<i>Success</i>	

Quiscalus lugubris (Tordito)

Se observaron nidos de tordito durante los meses de junio y julio (figura 1). Esta especie tiene la particularidad de nidificar en colonias. Para el estudio se observaron dos colonias; en una, situada en el borde de una laguna se controlaron 13 nidos y en la otra al borde de un caño 7. Ninguno de los nidos de esta segunda colonia estaban parasitados. En la primera, de 13 nidos 6 contenían huevos de tordo-mirlo (30% de parasitación).

Los nidos tienen forma de copa profunda y estaban situados como hemos dicho antes en arbustos o árboles de la orilla de los caños o lagunas, su altura sobre el agua oscilaba desde 20 cm hasta 2 m. El material de construcción era paja, raicillas y alguna planta trepadora.

El mayor número de nidos parasitados se encontró durante la segunda quincena de junio y primera de julio (Fig. 1).

Los huevos de tordito son bastante diferentes a los del parásito, presentan un color verde-azulado con manchas alargadas pardo-oscuro situadas principalmente por el polo más romo, son también un poco mayores. (Cuadro 2).

El número de huevos puestos por el tordito oscila de 2 a 4 y los huevos del parásito de 2 a 7.

Ningún huevo de tordo-mirlo llegó a eclosionar ya que los nidos parasitados se malograron por la inundación (Cuadro 5).

De los huevos de tordito eclosionaron un 52,17% y un 32,6% llegaron a volar. (Cuadro 4).

Fluvicola pica (Viudita)

El período de nidificación de esta especie va desde principios de julio hasta mediados de noviembre, alcanzando un máximo en la primera quincena de agosto (figura 1).

Por lo general esta ave elige para hacer sus nidos los tallos más altos y fuertes que emergen de los esteros, o bien ramas de árbol que estén cercanos al agua (RAMO y BUSTO, 1980). El nido tiene forma redondeada con una pequeña entrada lateral, está construido con paja, capullos de araña, telarañas y forrado por dentro con plumas.

De 27 nidos observados 3 estaban parasitados, lo que supone un 11,11%.

Los huevos de viudita son blancos con algunas manchas rojizas en el polo más romo, y son más pequeños que los del tordo-mirlo (Cuadro 2). Generalmente los nidos contienen de 2 a 3 huevos de viudita, en los tres nidos parasitados se encontraron 1, 1 y 3 huevos de la especie parásita, en éste último nido no había ningún huevo del huésped, y fue abandonado. Tan sólo un huevo del tordo-mirlo eclosionó coexistiendo con 2 pollos de viudita, no sabemos si llegaron a volar.

En los nidos sin parasitar eclosionó un 47,89% de los huevos, con un éxito de pollos volantes también del 47,89%.

Arundicola leucocephala (Duende)

Encontramos cinco nidos de esta especie, uno en agosto y el resto en octubre y primera quincena de noviembre. Los nidos de duende son muy parecidos a los de viudita, al igual que los huevos, con la diferencia de que son totalmente blancos.

Esta especie es la que presenta un mayor grado de parasitación de 5 nidos $\frac{4}{5}$ (80%) estaban parasitados.

El número de huevos puestos por el duende oscila de 1 a 3 y en el tordomirlo es también de 1 a 3.

Cuatro nidos fueron predados, en el que quedó volaron 2 pollos de tordomirlo.

Un aspecto interesante es el hecho de que aunque la viudita y el duende tienen nidos y lugares de nidificación muy similares, el duende presenta en proporción una parasitación mucho mayor. Creemos que es debido a la distinta densidad de nidos, (Efecto de Alle, FRETWEL 1977) mientras que en la viudita la densidad es alta, estando los nidos más o menos próximos, el duende presenta nidos aislados y puede producirse un estado de alerta en la viudita al aparecer las ♀ de tordo-mirlo, teniendo éstas menos oportunidad de depositar sus huevos.

Campylorynchus griseus (Cucaco)

Encontramos un nido el 11-7-79, situado en un árbol a la orilla de un caño a 1,90 metros del suelo. El nido bastante grande estaba hecho con paja y ramitas e incluso tenía plumas de corocora (*Eudocimus ruber*) y garzas. El interior estaba forrado con plumón. Tenía 3 entradas la verdadera en el centro y las otras, situadas arriba y abajo de ésta, no tenían cámara de incubación. En el interior se hallaban 3 huevos de cucaco de color crema con puntos rojizos pequeños y muy distribuidos (las medidas se presentan en el Cuadro 2) y 3 huevos de tordo-mirlo. De este nido no salió ningún pollo.

Cranioleuca vulpina (Cucarachero de agua)

El 19-6-79, localizamos un nido de esta especie en un árbol al borde de una laguna a unos 60 cm del nivel del agua, tenía forma redondeada y estaba

construido con paja y hojas. Contenía 2 huevos de tordo-mirlo y ninguno suyo, salió un pollo que fue abandonado.

CONCLUSIONES

La parasitación como estrategia reproductiva tiene dos aspectos interesantes: el éxito del parásito y el efecto que produce en el huésped.

De los datos que hemos expuesto tenemos que de 56 huevos de *M. bonariensis* depositados en 24 nidos, 12 eclosionaron y 5 pollos llegaron a sobrevivir lo que representa un 10,71% de éxito reproductor, suficiente, por lo que hemos podido observar en el campo, para mantener una población relativamente abundante de tordo-mirlo en el área de estudio.

En cuanto al otro aspecto, PAYNE (1977) observa que la parasitación de nidos por *M. bonariensis*, afecta al huésped disminuyendo su éxito reproductivo. En nuestro estudio, esto no se pudo observar claramente, ya que las pérdidas por inundación o predación, ó el bajo número de nidos controlados nos impiden sacar conclusiones.

Por último, observando la gráfica de la fig. 1, vemos como la ocupación de los nidos de las distintas especies va variando según la fecha, en función de sus preferencias y de la disponibilidad de los nidos, así comienza ocupando los nidos de sangre de toro, siguiendo por orden con los del tordito, viudita y por último el duende.

SUMMARY

The distribution of the Shiny cowbird comprises almost all Venezuela. In this paper we study its reproduction in the Apure Llanos. We investigated nest of 29 species, but only 6 were parasitized: Carib grackle (*Quiscalus lugubris*), Red-breasted Blackbird (*Leistes militaris*), Pied Water-Tyrant (*Fluvicola pica*), White-headed Marsh-Tyrant (*Arundicola leucocephala*), Bicolored wren (*Campphylorhynchus griseus*), Rusty-backed Spinetail (*Cranioleuca vulpina*).

The Shiny cowbirds in Apure breed from early May to middle November. The most active months are June and July.

The percents of parasitation are: *A. Leucocephala* 80%, *L. militaris* 71,43% *Q. lugubris* 30%, and *F. pica* 11%. We found only one nest of the two other species.

The percents of hatchlings of shiny cowbirds were 36,36% in *A. leucocephala*,

20% in *F. pica*, 17,65% in *Q. lugubris* and 16,67% in *L. militaris*, but the number of fledgedt was 3 in *L. militaris* and 2 in *A. leucocephala*.

In summary, from 56 cowbird eggs, 12 hatched but only 5 flew.

BIBLIOGRAFÍA

- AVELEDO HOSTOS, R. (1947): Los nidos de nuestras aves y la importancia de su estudio. *Mem. Soc. de Ciencias Naturales La Salle*, 7 (18): 49-56.
- CASTROVIEJO, S. y G. LOPEZ (1980): Comunidades vegetales de las sabanas del Frio. *Actas de la I Reunión Iberoamericana de Zoólogos de Vertebrados*. 35-354.
- FRETWELL, (1977): Is the Dickcissel a threatened species? *American Birds* 31 (5): 923-932.
- FRIEDMANN, H. (1929): *The cowbirds, a study in the biology of social parasitism*. Charles C. Thomas, 421 pp.
- (1949): Additional data on victims of parasitic cowbirds *Auk* 66 (2): 154-163.
- (1963): Host relations of the parasitic cowbirds. *Bull* 233, U. S. National Museum. *Smithsonian Institution* 267 pp.
- , LL. F. KIFF y S. I. ROTHSTEIN (1977): A Further contribution to knowledge of the host relations of the parasitic cowbird. *Smithsonian Contribution to zoology* 235, 75 pp.
- HAVERSCHMIDT, F. (1965): *Molothrus bonariensis* parasitizing *Fluvicola pica* and *Auriparus leucocephala* in Surinam. *Auk* 82 (3): 508-509.
- PAYNE, R. B. (1977): The ecology of brood parasitism in birds. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 8: 1-28.
- RAMO, C. y BUSTO, B. (1980): Biología reproductiva de la viudita (*Fluvicola pica*) en el Llano venezolano. *Natura* 86: 22-25.

(Rec. 23 abr. 81)

CRISTINA RAMO HERRERO y BENJAMÍN BUSTO BARRENECHEA
 Universidad Nacional Experimental
 de los Llanos Occidentales
 "Ezequiel Zamora".
 GUANARE. PORTUGUESA (Venezuela)

Estructuras de sexos y edades en una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus* L.) de Andalucía Occidental

RAMÓN C. SORIGUER

INTRODUCCIÓN

El estudio de la dinámica de población de una especie pasa por el conocimiento de aspectos tan importantes como su estructura de sexos y edades, migración, natalidad y mortalidad (p. ej. KREBS, 1972; CAUGHLEY, 1978). Su análisis es imprescindible para establecer la biología básica de cualquier población y la historia natural de una especie.

En el caso concreto del conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en la zona mediterránea ibérica, sólo recientemente se han empezado a conocer algunos rasgos de su biología y ecología (ROGERS, 1974; SORIGUER, 1977; 1979; SORIGUER y ROGERS, 1979; DELIBES e HIRALDO, 1979; DELIBES y CALDERÓN, 1979; SORIGUER, 1980a; 1980b; JAKSIC y SORIGUER, 1981). El presente trabajo viene a llenar dos parcelas de la biología del conejo inéditas hasta ahora, la estructura de sexos y edades de sus poblaciones, que sin duda alguna constituyen dos pilares fundamentales en el establecimiento de la estrategia de vida de los conejos en la zona mediterránea ibérica (SORIGUER, 1979).

MATERIAL Y MÉTODOS

El área de estudio se localizó en la Sierra de Caravales, en el término municipal de Higuera de la Sierra, en la provincia de Huelva [37° 54' N, 6° 23' O]. La parcela de estudio, con una superficie de 17,5 Ha y a una altura s.n.m. de unos 350 m, era

básicamente un encinar adhesionado de *Quercus ilex*, si bien por estar recorrido por el río Ribera del Hierro en algunas partes, la vegetación era la típica de las galerías de río de Sierra Morena occidental. Descripciones más detalladas de la zona de estudio se pueden encontrar en HERRERA (1977) y SORIGUER (1979).

Desde enero de 1976 a diciembre de 1977, ambos inclusive, se capturaron mensualmente conejos vivos con la ayuda de redes y un hurón con bozal. Los conejos capturados (533 en total) se marcaron individualmente en las orejas, se pesaron y midieron y se anotó también su sexo y el lugar de su captura. Inmediatamente después se volvieron a soltar en el mismo lugar de su captura.

El peculiar comportamiento de los conejos de nuestra parcela, donde prácticamente la totalidad de los individuos hacen vida subterránea (SORIGUER, 1979), junto con los objetivos del presente trabajo de establecer la estructura de sexos y edades de la población, hacen que el método de captura tome un papel relevante. Los métodos convencionales, como trampas para captura de conejos vivos, además de tener un bajo rendimiento capturan preferentemente individuos jóvenes (cf. ROGERS, 1979) por lo que su empleo en este tipo concreto de estudios hay que desecharlo. Nuestro método se hace especialmente recomendable en este caso por el tipo de muestreo exhaustivo que lleva a cabo ya que como hemos dicho más arriba, la mayoría de los conejos estaban dentro de las conejeras. Una discusión detallada de su validez se puede encontrar en SORIGUER (1979).

En el análisis de los datos en función de la edad, se considerará el peso en lugar de esta, ya que existe entre ambas una estrecha relación (SORIGUER, 1980). Como proporción o razón de sexos (RS) entendemos el cociente resultante de dividir el número de hembras por el número total de conejos muestreados en un período de tiempo determinado. Los datos en que se ha basado el análisis de la evolución mensual de la RS han sido los procedentes de la aplicación del Calendario de Capturas (CC) al estudio de los datos de captura-marcaje-recaptura. Su empleo en este tipo de estudios tiene la ventaja de que se está analizando toda la población de conejos y no sólo los que se capturan en ese período de tiempo concreto (PETRUSEWICZ y ANDRZEJEWSKI, 1962; SORIGUER, 1979).

RESULTADOS

1. Estructura de sexos

1.1. Razón de sexos y edad de los conejos

La población de conejos muestreada se ha dividido en el mayor número posible de clases discretas de peso (edad), con el fin de analizar comparativamente las variaciones de RS en función de la edad.

El cuadro 1 resume los valores de RS en nueve clases de edad y los valores de χ^2 para cada una de ellas. Como se puede observar los individuos muy jóvenes (<300 g) tienen una RS que no difiere significativamente de la

Cuadro 1

Razón de sexos (RS) en una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus*) del sur de España y su variación según las distintas clases de edad.

Sex ration (RS) variations of a wild rabbit population in relation to the age of the rabbits.

Edad (g).	Hembras	Machos	Total	RS	χ^2	P
≤150	25	16	41	0,61	1,98	>0,10
151-300	41	28	69	0,59	2,45	>0,10
301-450	37	12	49	0,76	12,76	<0,001
451-600	13	8	21	0,62	1,19	>0,20
601-750	23	8	31	0,74	7,26	<0,01
751-900	20	16	36	0,56	0,44	>0,50
901-1.050	56	50	106	0,53	0,34	>0,50
1.051-1.200	71	41	112	0,63	8,04	<0,01
>1.200	46	9	55	0,84	24,89	<0,001

esperada (0,5). A medida que vamos incrementando la edad, la probabilidad de que difiera la RS observada de la esperada va cambiando en las distintas clases de edad. Finalmente, en los individuos más viejos (>1.200g), la RS favorece muy significativamente a las hembras. Todo esto sugiere que hay mayor número de hembras que de machos en la población y esta diferencia se hace más marcada en las clases adultas.

1.2. Evolución temporal de RS

Un total de 886 conejos (305 machos y 581 hembras) se emplearon en el análisis. La evolución mensual de la RS para los años 1976 y 1977 se ha representado en la figura 1. En ella se observa que la RS favorece globalmente a las hembras ($\chi^2=95,61$, $gl=21$, $P<0,001$) con un máximo de 0,76 en marzo de 1976 que se vuelve a repetir en abril del año siguiente. El valor mínimo (RS=0,44) tiene lugar en diciembre de 1977; el siguiente valor más bajo (RS=0,50) ocurre en dos ocasiones (agosto y noviembre de 1977). La medida total de la población para ambos años favorece a las hembras ($\overline{RS}=0,63\pm 0,07$).

Un análisis comparativo entre los dos años no reveló ninguna diferencia significativa entre la RS (Test de Kolgomorov-Smirnov, $K=6$, $N=12$, $P<0,05$) pudiendo concluirse por tanto que el patrón seguido por esta magnitud es el mismo en ambos años.

2. Estructura de edades

2.1. Evolución mensual

La figura 2 resume la estructura de edades en el área de estudio durante 22 meses de dos años consecutivos (se han suprimido los meses de septiembre de 1976 y noviembre de 1977 por su bajo número de capturas). Como ya se indicó en el apartado de Métodos, se ha considerado el peso como variable representativa de la edad de los conejos. La estructura de edades estaba constituida en enero de 1976 únicamente por conejos adultos. A medida que se sucedían los meses, las clases juveniles comenzaron a entrar en la población como

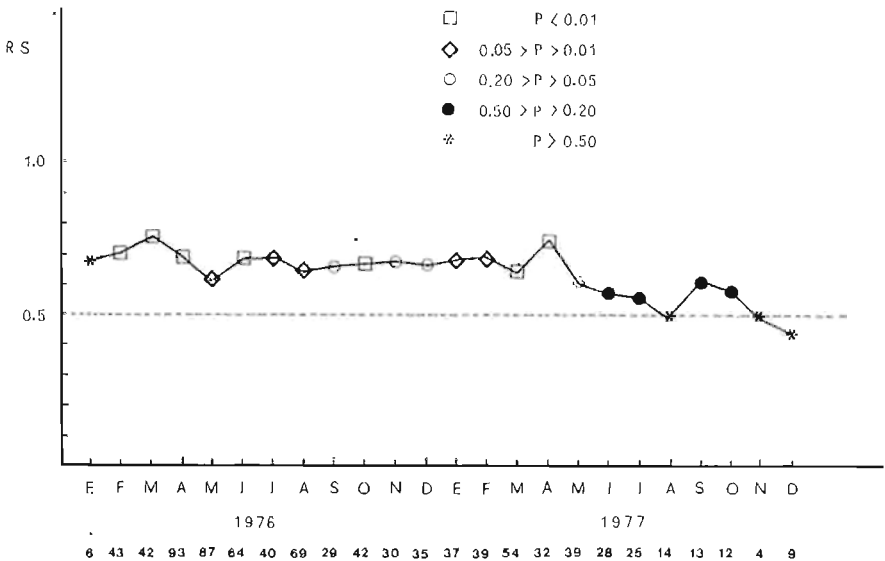


Fig. 1. Evolución mensual de la razón de sexos (RS). Tamaño de la muestra analizada en cada mes y niveles de significación (símbolos) de las diferencias entre frecuencias observadas y esperadas (χ^2 y test de Fisher).

Monthly evolution of the sex ratio (RS) and significance levels of differences between observed and expected frequencies.

consecuencia de la actividad reproductiva, finalizando la presencia de juveniles en el mes de junio y resultando ya muy difícil en los meses de verano diferenciarlos de las otras clases de edad. El producto final anual de esta dinámica men-

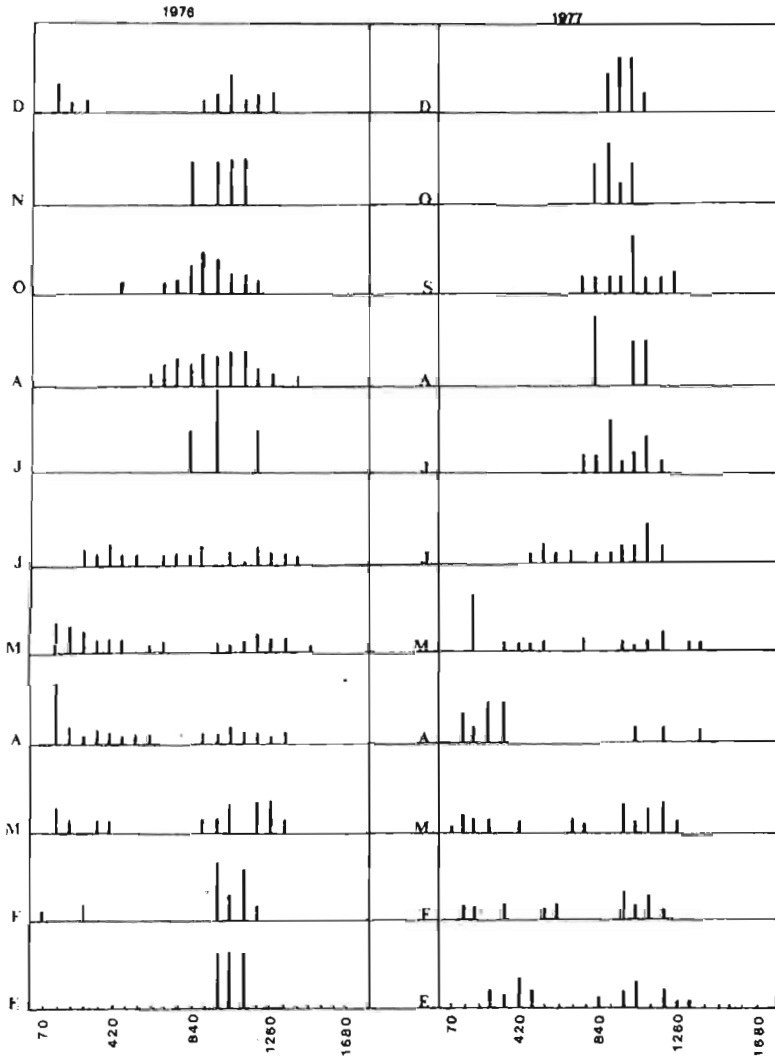


Fig. 2. Evolución mensual de la estructura de edades de los conejos en los años 1976 y 1977.

Monthly evolution of the age structure rabbit population in 1976 and 1977.

sual daba un resultado similar al inicial: predominio de individuos adultos. El año 1977 siguió una tendencia muy parecida, siendo la diferencia más notable la

presencia de clases juveniles en el invierno como consecuencia de la existencia de una fase otoñal de reproducción.

2.2. *Estacionalidad de la estructura de edades*

Con el fin de obtener un modelo simplificado de la estructura de edades de la población de conejos que nos resumiera las diferentes estructuras mensuales en el menor número posible de grupos estacionales homogéneos (es decir que tuvieran información similar), se llevaron a cabo una serie de análisis de varianza. Tras una serie de intentos, el análisis definitivo dio como resultado la unión de ambos años (1976 y 1977) y la agrupación de los doce meses en dos semestres.

El primer semestre (formado por los meses comprendidos entre enero y junio) si bien no es significativamente homogéneo ($F=8,14$, $gl=5$ y 368 , $P<0,001$), la principal fuente de heterogeneidad procede de la variabilidad entre los meses (y no de la contenida en cada mes), como consecuencia de las diferentes proporciones relativas de las clases juveniles en cada uno de los meses. La principal característica de este período es la existencia de clases juveniles por efecto de la actividad reproductiva, si bien es a su vez su principal fuente de variación.

El segundo semestre formado por los meses comprendidos entre julio y diciembre, no presenta diferencias importantes y significativas entre las distribuciones de la edad de los conejos de cada uno de los seis meses que los constituyen ($F=0,736$, $gl=5$ y 140 , $P=0,597$), resultando así un grupo homogéneo.

Así, tenemos que para el primer semestre la estructura de edades es la típica de una población en fase de tímida expansión o próxima a ser estacionaria (Figura 3a). Por el contrario, en el segundo (Figura 3b) su estructura es la característica de una población en regresión.

DISCUSIÓN

1. *Estructura de sexos*

De los resultados arriba expuestos se puede deducir que la RS favorece de una forma clara a las hembras. Esta diferencia entre el número de machos y el de hembras que constituyen la población estudiada puede ser el resultado de

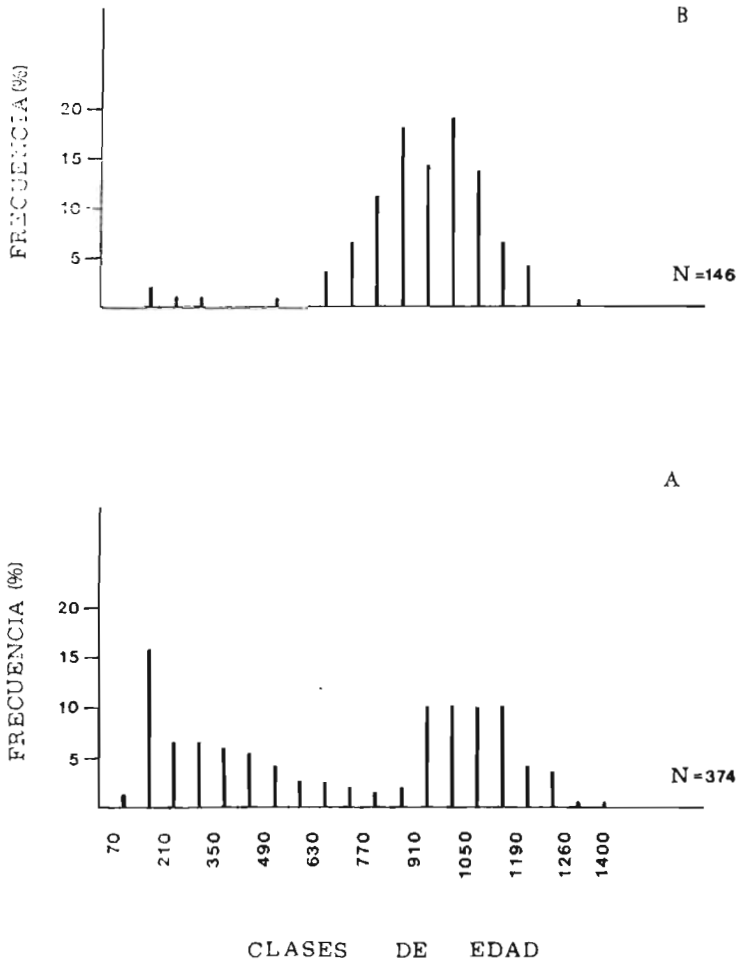


Fig. 3. Estructuras de edad de los dos semestres del ciclo anual. A: estructura de edad de la población en fase de lenta expansión. B: en fase de decrecimiento o extinción. Ver el texto para más detalles.

Age structure of the six-month periods in the annual cycle. A: age structure of the rabbit population in expansion phase. B: in decreasing phase. See text for further details.

1) la expresión diferencial de ciertos caracteres hereditarios o 2) una eliminación de machos producida por factores externos. A continuación discutimos las dos posibles alternativas.

Los individuos muy jóvenes (menores de un mes de edad) presentan una RS que no difiere significativamente de la esperada 0,5 (cf. Cuadro 1), con lo cual la primera alternativa no queda confirmada. No obstante, puede suceder que durante el período de gestación exista una selección de sexos en favor de las hembras y que esta hiciese cambiar la RS antes que los conejos tuvieran edad suficiente para ser capturados. Sin embargo, evidencias teóricas indican que el único factor que puede influir la RS en los estados iniciales del desarrollo es el coste o inversión energética en los embriones y esta sería diferente si y sólo si el tamaño del embrión fuera diferente en ambos sexos (FISHER, 1930; PIANKA, 1978). En los conejos de nuestra área de estudio esta última consideración tiene muy poca probabilidad de que suceda ya que si bien carecemos de datos propios, STEPHENS (1952), MILLS (1955) y WATSON (1957) han encontrado que en los conejos del género *Oryctolagus* de Australia y Nueva Zelanda la RS prenatal de sexos no difería de la esperada. Tampoco se han encontrado diferencias entre sexos en el peso medio de los conejos adultos (≥ 900 g), minimizándose de esta forma la posibilidad de error en la asignación de cada conejo a su respectiva clase de edad-peso; lo que también aporta una evidencia más en favor de la hipótesis que discutimos a continuación.

La segunda alternativa (mortalidad diferencial entre sexos) se ve refrendada por los argumentos que se derivan del análisis del cuadro 1. En efecto, durante su vida los machos van siendo eliminados selectivamente (cf. THOMPSON y WORDEN, 1956; ARTHUR, 1976; ROGERS, 1979). Sin embargo MYERS (en prep.), en Australia, no ha encontrado diferencias entre la RS observadas y las esperadas. Esta diferencia en la RS observada con las de Europa pensamos que pueda ser debida en gran parte a la diferente presión de predación que existe entre ambas zonas geográficas (cf. SORIGUER, 1979; SORIGUER y ROGERS, 1979). El peculiar comportamiento territorial de los machos de conejo, que hace que éstos pasen más tiempo fuera de las conejeras que las hembras (SOUTHERN, 1948; MYKYTOWICZ, 1958; MYERS y POOLE, 1959), incrementa su tiempo de exposición a los predadores, con el consiguiente mayor riesgo de ser eliminados de la población.

Existen unas series de evidencias que tienden a apoyar la hipótesis que acabamos de enunciar. La primera de ellas es que en el momento cumbre de la estación de reproducción (marzo-abril) la RS es la más alta y es también cuando los machos son observados fuera de las conejeras más frecuentemente. La segunda es que mientras en la zona mediterránea europea el número de predadores del conejo es muy elevado (SORIGUER, 1979; DELIBES e HIRALDO,

1979; SORIGUER y ROGERS, 1979; JAKSIC y SORIGUER, 1981); en la zona mediterránea australiana, donde el número de predadores es muy reducido (SORIGUER, 1979; SORIGUER y ROGERS, 1979 y referencias allí citadas) MYERS (en preparación) no ha encontrado diferencias significativas en la RS, ni en relación con la edad de los conejos ni tampoco en la evolución temporal.

2. Estructura de edades

La estructura de edades se describe como la proporción de la población total que constituyen cada uno de los grupos de edad. Si la esperanza de vida de una especie es mayor que la edad a la cual se alcanza la madurez reproductiva, las generaciones solapan. Esto es lo que sucede en el caso concreto del conejo de Sierra de Caravales. Como la estructura de edades está íntimamente ligada a la actividad reproductiva y a la mortalidad y ambos, en el caso de los conejos mediterráneos ibéricos, siguen un modelo estacional (cf. SORIGUER, 1977; 1979; SORIGUER y ROGERS, 1979; DELIBES y CALDERÓN, 1979), la consecuencia directa es la estacionalidad en la estructura de edades (cf. Fig. 2). La nítida separación existente entre los períodos de actividad y reposo reproductivos han hecho posible que el ciclo anual pueda reducirse a sólo dos modelos o patrones de estructura de edades (Fig. 3). Esta simplificación si bien en un principio puede suponer una pérdida de información, en un futuro inmediato nos permitirá conocer de una forma más eficaz (junto con un estudio más exhaustivo de la natalidad, mortalidad y migración) el sentido de la evolución numérica de la población de conejos estudiada.

AGRADECIMIENTOS

C. M. Herrera leyó y criticó el manuscrito, aportando valiosas ideas. El Prof. Ken Myers con su apoyo logístico y económico hizo posible mi viaje a Canadá, donde pude consultar sus numerosos datos inéditos y la bibliografía necesaria; los continuos "contrastes de pareceres" entre ambos sin duda alguna han contribuido a mejorar este trabajo.

El trabajo de campo fue realizado gracias a una beca predoctoral del P.F.P.I. del C.S.I.C. Durante la redacción del presente artículo el autor es becario postdoctoral del P.F.P.I. en el extranjero. Una parte importante de la información recogida en este manuscrito ha sido incluida previamente en la memoria presentada para optar al grado de doctor. A E. Collado por sus sugerencias y correcciones.

RESUMEN

Se ha estudiado durante 24 meses consecutivos una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus*) en un hábitat típicamente mediterráneo del S.O de España. Los conejos, capturados vivos con la ayuda de hurón y de redes se marcaron, pesaron, midieron y se le anotó el sexo. El presente trabajo aporta datos inéditos sobre dos aspectos concretos de la dinámica de población de esta especie: la estructura de sexos y edades.

La razón de sexos ($RS = N.^o \text{ hembras} / N.^o \text{ total de capturas}$) favorece a las hembras ($RS = 0,63$). Se ha observado también que RS es más alto en las clases de edad adultas. Asimismo se ha puesto de manifiesto una evolución estacional en RS, con valores muy altos en los meses de invierno y primavera. Se discuten las posibles estrategias por la que se puede presentar esta diferencia con la RS esperada (0,5) y se sugiere que una diferencia de comportamiento entre ambos sexos (por el que los machos pasan más tiempo de su vida en la superficie) junto con una elevada presión de predación, serían los responsables de los altos valores de RS en las poblaciones de conejos en la zona mediterránea ibérica.

En cuanto a la estructura de edades, se ha observado que sigue un patrón cíclico, estrechamente relacionado con la actividad reproductiva de los conejos. Se sugiere también su simplificación a sólo dos modelos de estructura de edades que se corresponden con los períodos de actividad e inactividad reproductiva. Se discuten las ventajas e inconvenientes de esta simplificación.

SUMMARY

Sex ratio (RS) and age structure of a Mediterranean wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) population have been studied in a northwestern Andalusian (S. Spain) locality from January 1976 to December 1977. Rabbits were caught alive using a ferret and nets, and their sex and body weight determined.

It was observed that RS was significantly biased in favour of females (average $RS = 0,63$). RS was greatest among the adult age classes. The analysis of the monthly evolution of RS showed that the highest values of the RS coincide with the main reproductive season of the rabbit population, suggesting that the peculiar behaviour of the male rabbit (spending more time outside the warren defending its territory) may be the cause of the high RS values. In addition, the high predation pressure faced by rabbits in the Iberian Mediterranean habitat may similarly be related to high RS figures.

Age structure shows a distinct seasonal pattern and it is related to temporal variations in reproductive activity of the population. Two simple models of age structure are proposed for better understanding the population dynamics of the rabbit, and the advantages and disadvantages of each of them are stressed.

BIBLIOGRAFÍA

- ARTHUR, C. Ph. (1976): *Contribution a l'etude du lapin du Garenne, Oryctolagus cuniculus (Linné, 1758) et de son dynamique de population*. Tesis doctoral. Univ. París VI, París.
- CAUGHLEY, G. (1978): *Analysis of vertebrate population*. Wiley&Sons. Nueva York.
- DELIBES, M. ' J. CALDERÓN (1979): Datos sobre la reproducción del conejo *Oryctolagus cuniculus* (L.) en Doñana, S.O. de España, durante un año seco. *Doñana Act. Vert.* 6: 91-99.
- y F. HIRALDO (1979): The rabbit as prey in the Iberian Mediterranean Ecosystem. *Proc. I World Lagomorph Conf. Guelph, Canada* (en prensa).
- FISHER, R. A. (1930): *The genetical theory of natural selection*. Dover. Nueva York.
- HERRERA, C. M. (1977): *Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de rateriformes en el sur de España*. Tesis doctoral. Univ. Sevilla. Sevilla.
- JAKSIC, F. y R. C. SORIGUER (1981): Predation upon the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.) in the Mediterranean Habitats of Chile and Spain: a comparative analysis *J. Anim. Ecol.* 50: 269-281.
- KREBS, Ch. J. (1972): *Ecology*. Harper & Row. Nueva York.
- LINDUSKA, J. P. (1947): The ferret as an aid to winter rabbit studies. *J. Wildl. Manage.* 11: 525.
- MILLS, I. H. (1955): Prenatal sex ratio in wild rabbit. *J. Endocrinol.* 12: 9-21.
- MYERS, K. y W. E. POOLE (1959): A study of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in confined populations. *C.S.I.R.O. Wildl. Res.* 4: 14-26.
- MYKYTOWICZ, R. (1958): Social behaviour of an experimental colony of wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.). *C.S.I.R.O. Wildl. Res.* 3: 7-25.
- PETRUSEWICZ, K. y R. ANDRZEJEWSKI (1962): Natural history of a free-living population of house mice (*Mus musculus* L.), with particular reference of grouping within the population. *Ekol. Pol.* 10: 85-112.
- PIANKA, S. (1978): *Evolutionary Ecology*. Harper & Row. San Francisco.
- ROGERS, P. M. (1974): *Land clasification and pattern of animal distribution in the management of National Parks Coto Doñana, Spain*. Ms. Sc. Univ. Gualph. Microfiche, National Library of Canada. Ottawa.
- (1979): *Ecology of the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus (L.) in the Camargue, Southern France*. Tesis doctoral. Univ. Guelph. Canadá.
- SORIGUER, R. S. (1977): Mixomatosis en una población de conejos en Andalucía occidental. Evolución temporal. Epidemia invernal y resistencia genética. *Actas I Reunión Iberoamericana de Zoólogos de Vertebrados*, La Rábida, Huelva, España: 241-250.
- (1979): *Biología y dinámica de una población de conejos, Oryctolagus cuniculus L., en Andalucía occidental*. Tesis doctoral. Univ. Sevilla.

- (1980a): Ciclo anual de parasitismo por pulgas y garrapatas en el conejo de campo, *Oryctolagus cuniculus* (L.) en Andalucía Occidental. *Rev. Iber. Parasitol.* 40: 539-550.
- (1980b): El conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en Andalucía occidental: parámetros corporales y curva de crecimiento. *Doñana Act. Vert.* 7: 83-90.
- y P. M. ROGERS (1979): The European wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* L. in Mediterranean Spain. *Proc. I World Lagomorph. Conf.*, Guelph, Canada. (en prensa).
- SOUTHERN, H. N. (1948): Sexual and aggressive behaviour in the wild rabbit. *Behaviour* 1: 133-194.
- STEPHEN, N. M. (1952): Seasonal observations on the wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* L. in Western Wales. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 122: 417-434.
- THOMPSON, H. V. y A. N. WORDEN (1956): *The rabbit*. Collins Press. Londres.
- WATSON, J. S. (1957): Reproduction of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in Hawk's Bay, New Zeland. *N. Z. J. Sci. Technol.* 38: 451-482.

(Recibido 23 jun. 80)

RAMÓN C. SORIGUER
Departamento de Zoología
Universidad de Guelph, Guelph
ONTARIO (Canadá)

Dirección actual:
Estación Biológica de Doñana, C.S.I.C.
C/ Paraguay, 1-2
SEVILLA-12 (España)

NOTA: Recientemente he podido comprobar que los conejos machos pasan un 30% más de tiempo fuera de las conejeras que las hembras. Este resultado es una contundente evidencia en favor de la hipótesis propuesta en este trabajo para explicar la alta proporción de hembras en las poblaciones de conejos en Andalucía Occidental.

Parámetros de gregarismo del gamo (*Dama dama*) en el Coto de Doñana

PABLO J. JODRA ARILLA

EL GREGARISMO

Las variables más críticas con que la especie contribuye al *ecosistema* quizás sean la abundancia numérica y la distribución de los individuos. Estas son a su vez producto de factores demográficos, tróficos, climáticos, etc.

Por otra parte, los principales determinantes de la *organización social* dependen de parámetros demográficos, además de las tasas de flujo genético y los coeficientes de interrelación (interacciones de conducta, disposición de los individuos en el espacio). En lo que se refiere a organización social el producto de los parámetros demográficos sería el tamaño de los grupos y su composición.

KING (1973) postula que la conducta agresiva puede afectar de una forma significativa algunas de estas variables y no hacerlo con otras. En el primer caso podríamos incluir p. ej., a las variables demográficas, de forma que la variación en tasas de dispersión por un lado y de natalidad y mortalidad por otro, producirán alteraciones en el tamaño y distribución de los grupos a corto y medio plazo, respectivamente. Ejemplo del segundo caso serían variables tróficas y fluctuaciones climáticas. A su vez, algunas de estas variables, pueden afectar la conducta agresiva. Si esto es cierto, el resultado será que el incremento de la conducta agresiva a la larga influirá en el ecosistema y de una forma inmediata en la estructura social. Podríamos planear un experimento en el que mediante cualquier sistema, se viera alterada la conducta agresiva de los individuos de un grupo social. Si poco después comprobáramos alteraciones en algunos de esos

parámetros, (p. ej. abundancia numérica, tamaño y distribución de los grupos), la conclusión coincidiría con el postulado, y sólo se trataría de establecer correlaciones causa-efecto para ver en qué modo y en qué intensidad se ven afectadas.

Sin necesidad de recurrir a métodos de laboratorio, la naturaleza nos brinda este "experimento", y así, se comprueba que los fotoperíodos incrementan de alguna manera las secreciones gonadales de la mayoría de los mamíferos. Entre ellos las del gamo, produciéndose a su vez un incremento en la conducta agresiva, lo cual entre otros efectos (p. ej. alteración de la fisiología a través del mecanismo fisiológico pituitaria-adrenal-gonadal en los individuos perdedores en conflicto agresivo, que tiene como consecuencia una represión reproductiva) provoca con toda seguridad una alteración en el tamaño, composición y distribución de los grupos sociales, como se aprecia en los resultados.

ALVAREZ et al. (1975) concluyen que en lo que respecta a la variación a lo largo del año del tamaño medio de los grupos de gamos en su estudio existe una clara correspondencia con el régimen de lluvias, con máximo número en verano (sin lluvias) y una disminución gradual en el tamaño de los grupos desde otoño a primavera, correspondiendo con las lluvias en estas estaciones.

Durante la época de celo, esta disminución gradual queda interrumpida, y con el aumento de la conducta agresiva aumenta rápidamente el número de grupos, lo que implicará una disminución del número medio de individuos por grupo.

Como hemos indicado, la composición de los grupos (según clases de edad y sexo) es otra variable que influye de manera definitiva en la organización social y que a su vez se ve afectada por el incremento de la conducta agresiva, como se verá en los resultados y ya denota la siguiente cita:

"El gamo, entre otros cérvidos, presenta un acusado gregarismo y una forma de estructura social típica de la subfamilia Cervinae a la que pertenece, con integración de animales adultos, en grupos unisexuales gran parte del año y reunión de animales de distinto sexo durante el celo, unido a un enorme incremento de las agresiones entre los machos en este período y la consecuente formación de harenes". (ALVAREZ et al., 1975).

En la siguiente tabla (según EISENBERG, en WILSON, 1975) se aprecia una gradación en estos rasgos sociales, a través de todos los ungulados y de paso nos servirá para situar el gamo dentro de este gradiente, según la cita anterior (Posición 6):

- 1) Adultos solitarios, excepto a la hora de formar pareja; territoriales o no.
- 2) Grupos sueltos de adultos. Unidades hembra-cría solitarias.
- 3) Machos solitarios; grupos pequeños hembra-cría.
- 4) Grandes rebaños. Machos mantienen territorios en sitio de aparcamiento tradicional(leks). Cuando no, los rebaños son unisexuales.
- 5) Grandes rebaños. Harenes permanentes por macho territorial. Varias unidades hembra-cría congregadas el resto del año.
- 6) Grandes rebaños. Harenes temporales con macho. Unidades hembra-cría congregadas con otras.

Si consideramos que los seis grados de esta tabla son una representación del curso seguido por la evolución en la composición de los grupos sociales de ungulados, no deja de llamar la atención el que existan ciertas especies con estructura social muy primitiva, no siendo posible considerar entre las restantes especies, organizaciones sociales "más avanzadas" que otras. Hay que destacar que el esquema de gradiente antes indicado no se acomoda a los ungulados considerados como conjunto, aunque sí a cada una de las familias.

La explicación a ello parece residir en el hecho de que según las condiciones del medio, actuarán unas presiones de selección u otras, (o bien las mismas aunque con distinta intensidad) que requerirán distintas adaptaciones "a medida" de dicha presión de selección. Cada adaptación afectará de una manera particular a la vida social de las especies. Como respuesta, el comportamiento social tiende a ser idiosincrático, es decir, es parte de la facies adaptativa que caracteriza y distingue a cada familia de ungulados.

A rasgos muy generales WILSON (1975) piensa que, para antílopes, este gradiente es producto del cambio de hábitat de bosques cerrados a espacios más abiertos. WILSON añade al gradiente señalado la conducta general característica de cada estadio. Se aprecian más correlaciones morfológicas con los comportamientos sociales y de afinidad a hábitats concretos y, así, ESTES (1974) halla que "la mayoría de las especies de ungulados que permanecen en los bosques son pequeñas y solitarias, mientras que los de llanura son, de alguna manera sociales". Asimismo, JARMAN (1974) demuestra la firme correlación positiva entre el incremento del tamaño del grupo, la complejidad social, el incremento del tamaño corporal y la dieta alimenticia. Las especies de pequeño tamaño corporal están forzadas por el tipo de su dieta a estar más ampliamente dispersas, viviendo en solitario o en grupos pequeños. En las especies con gran

tamaño corporal, los individuos podrán salir a "espacios abiertos donde hay hierba y donde se pueden defender de los predadores", razones que considera suficientes para la formación del rebaño. A mayor tamaño corporal, mayor estabilidad en los grupos formados.

En las especies solitarias se hace difícil obtener muestras simultáneas de todas las clases de edad y sexo, teniendo que contentarnos con observarlas por separado en distintos períodos. No es ese el caso de los grupos sociales, pues en ellos sí es posible la observación simultánea. Considerar a la vez las distintas clases de edad y sexo nos ayudará a visualizar el proceso ontogenético de los parámetros sociales.

Hablar de clases de edad y sexo nos sugiere de inmediato el muy aparente dimorfismo sexual presente en la mayoría de ungulados, pero de forma especial en Cérvidos, siendo las cuernas de los machos una de las estructuras anatómicas que más contribuyen a este dimorfismo.

En una cuerna de gamo podemos distinguir dos partes bien diferenciadas: la pala, grande, ancha y con numerosas lobulaciones, en general romas; el candil, en forma de daga, situado en la base de la pala y prolapsado hacia adelante. En las luchas entre machos durante el celo, las palas permanecen entrelazadas por su parte superior, viéndose prácticamente eliminado el posible daño que podrían acarrear las mismas, lo que las hace útiles para esta misión. Parece ser que ésta es la única función que se le concede a las cuernas: armas que evitan la desaparición efectiva de la población perdedora en las luchas intraespecíficas.

¿Qué significado tiene pues el candil? Diversas observaciones realizadas en el Coto Doñana con otras especies incompatibles, muestran que el gamo ataca con la cuerna en posición casi vertical y no horizontal como lo hace en las luchas con otros machos. Este hecho apunta a la utilización del candil como arma de defensa. Se sugiere, según estas observaciones, que la cuerna es un arma con doble uso: la pala, arma de lucha intraespecífica y el candil, de defensa interespecífica.

En cuanto a la explicación del dimorfismo sexual en ungulados, GEIST, JARMAN y ESTES (en WILSON, 1975) han lanzado diversas hipótesis plausibles todas ellas, al parecer.

MATERIAL Y MÉTODOS

En este capítulo dedicado al gregarismo mediremos diversos parámetros *demográficos* (tamaño, composición y número de grupos) y *sociales* (clases de grupos, reordena-

ciones de los mismos, cohesión-dispersión), que permitan hacernos una idea sobre el grado de sociabilidad de los gamos.

El problema reside en hallar un buen "Índice de gregarismo" para la población estudiada (el cual sería el resultado de los parámetros arriba indicados), cosa que no podremos hacer debido a la brevedad de nuestro período de estudio (8 de octubre-7 de noviembre 1977 y 6 de octubre-11 de noviembre 1978), limitándose nuestras conclusiones a dicho período.

Se hizo un censo de la población. Debido al tamaño de los individuos, el hábitar que ocupan (terrenos llanos con ligeras depresiones, pocos árboles, abundantes praderas y zonas de juncales, helechales y jaguarzo) y a los medios de que se disponían, el censo fue realizado a caballo, en recorridos fijos a lo largo de la vera de las marismas, una vez por semana, en 1977.

El gamo es un animal huidizo, que se espanta con intensidad decreciente del hombre a pie, del jinete y del vehículo. Establecer un censo a caballo tiene, pues, este inconveniente, cuyas consecuencias son dobles: a) se puede dar el caso de que individuos ya censados pasen a la zona sin censar. b) a la dificultad que implica censar desde un caballo en movimiento hay que sumarle el movimiento del grupo en progresión, con lo que la precisión desciende a la hora de estimar las distintas clases de edad y sexo. El alejarse lo suficiente como para evitar las espantadas suponía el no poder identificar con exactitud las diversas clases de edad y sexo. Por todo ello considero que el resultado del censo no es todo lo preciso que debiera, aunque sí el óptimo disponible.

En una libreta o dictáfono a cassette Philips se registraba el tamaño de los grupos, su composición, hora del día, posición y actividad predominante del grupo, en los casos en que era posible. Se atendió a cinco categorías de individuos, a la hora de establecer la composición de los grupos (BRAZA, 1975).

- 1) Hembras adultas.
- 2) Machos adultos.
- 3) Machos subadultos.
- 4) Machos varetos de un año.
- 5) Jóvenes y crías: Machos y hembras del año.

La observación de los animales en una zona determinada se llevó a cabo desde lo alto de una torreta de 8 metros de altura. Desde ella se dominaba una amplia zona y cabía la posibilidad de anotar cada cierto período de tiempo del tamaño, composición y situación de los grupos en la zona.

La mejor forma de obtener datos de un grupo concreto es seguir su progresión a pie y observarlas desde la copa de algún árbol, pues los gamos se desplazan muy lentamente mientras pastan.

Se utilizaron primáticos de 7×30 y 8×30 .

Al haberse registrado los datos según los parámetros anteriormente indicados, en períodos de observación continuada, se obtuvieron selecciones aleatorias extrayendo los valores observados al final de cada cinco minutos.

Para facilitar el cálculo y para poder establecer más tarde las comparaciones pertinentes, los diferentes valores de las muestras se agruparon en clases, estableciendo para ello los correspondientes intervalos y marcas de clases, escogiéndose este último estadístico como valor representativo de la clase. Para que las muestras tuvieran un tamaño aceptable, se agruparon por períodos de dos días.

Con los datos así agrupados se obtuvieron los valores de la media aritmética simple. También se obtuvo en una ocasión la media ponderada, la cual concede importancia a la duración de cada calor considerado, pero al no mostrar desviaciones significativas con la media simple, se abandonó su uso.

RESULTADOS

Unidad social primaria

Establecer la naturaleza de la "unidad social primaria" es condición previa a todo análisis que se quiera realizar sobre las agrupaciones formadas por gamos u otros vertebrados.

Es un hecho cierto que los grupos de gamos no son ni mucho menos constantes a lo largo del día en ninguno de los tres factores que mayormente definen la estabilidad de un grupo: localización, tamaño y composición. El supergrupo que se reúne al caer la tarde en la marisma aparece roto en numerosos grupos por la mañana, esparcidos en un área considerable. Por otra parte, estos grupos tampoco son estables, pues sufren constantes reorganizaciones, pudiendo decirse que la única "alianza" estable es la formada por la madre y su cría.

Sin embargo, la "unidad social primaria", entendida como "la más pequeña unidad social en la que los miembros pueden sobrevivir y reproducirse normalmente" (BROWN, 1975), debe tener mayor entidad que la simple alianza hembra-cría, ya que éstas rara vez permanecen aisladas de otros congéneres durante largo tiempo, no mucho más del necesario para ir de un grupo a otro. Los grupos "fluyen" de esta manera una vez pasado el celo, ya que, mientras dura éste, los machos impiden a las hembras alejarse de su presencia, por lo que habrá de definir la correspondiente clase de unidad social primaria durante dicho período.

Basándonos en esta información, podremos definir las siguientes categorías o clases de grupos, teniendo a su presencia en el tiempo (en celo o no), duración (en minutos), área de campeo, distancia intergrupo y comunicación:

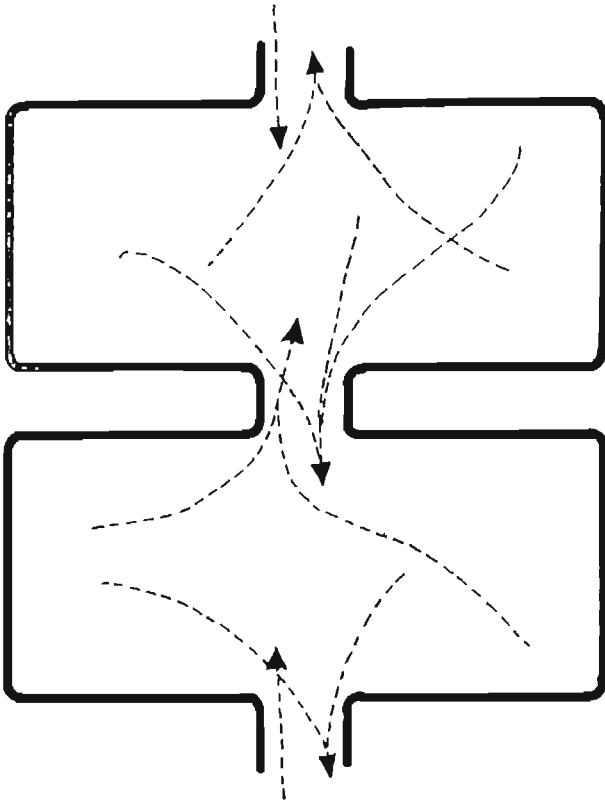


Fig. 1. Representación esquemática de los supergrupos como compartimentos abiertos entre los que se pueden dar intercambios de individuos. Se supone que, a pesar del intercambio, el número de individuos que forman el supergrupo tiende a ser constante.

1) *Grupos estables:*

- a) Los formados por un macho y hembras durante la época de celo (harrén). En ellos el macho acosa a las hembras huidizas, reintegrándolas al grupo (unidad social primaria durante el celo).
- b) Los supergrupos, compuestos por una masa de individuos aproximadamente constante, produciéndose un intercambio con grupos vecinos de individuos aislados o pequeños grupos. El supergrupo ocupa un área de campeo cuyo tamaño, así como el de su área nuclear, puede

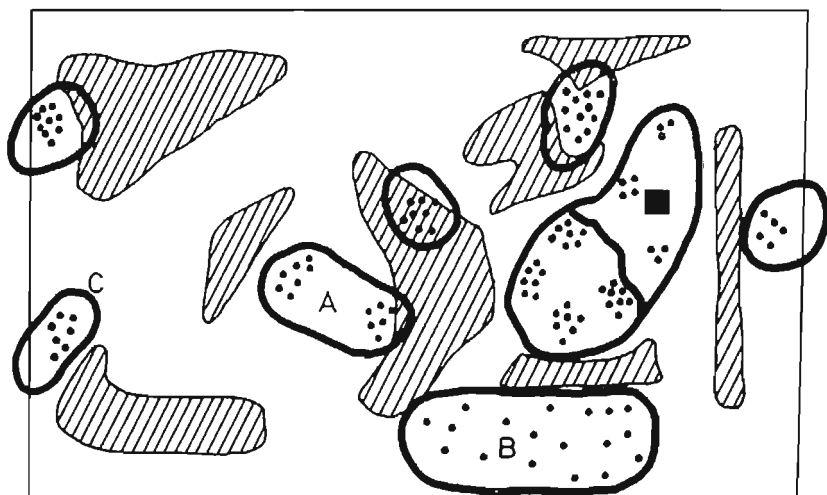


Fig. 2. Representación esquemática del área de campeo de un supergrupo. En ella quedan enmarcados los grupos por trazos más gruesos. Las zonas rayadas corresponden a barreras comunicativas como matorrales, helechales, arboledas. A) Grupo compuesto por dos subgrupos compactos. B) Grupo con un sólo subgrupo disperso. C) Grupo con un sólo subgrupo compacto.

variar con el tiempo. Los individuos que componen el supergrupo están repartidos en grupos, cuyo número es así mismo variable (Fig. 1 y Fig. 2).

2) *Grupos inestables:*

- c) Los *grupos*, de tamaño y composición variables, sufren frecuentemente reordenaciones y están separados a la suficiente distancia, o por obstáculos, como para considerar que los acontecimientos que suceden dentro de cada uno de ellos son independientes de los demás. Pueden estar disgregados en subgrupos (Fig. 2).
- d) Los *subgrupos*, próximos entre sí, de modo que los sucesos producidos en el seno de cualquiera de ellos pueden afectar la conducta de los subgrupos restantes. No sólo sufren frecuentes intercambios de individuos entre ellos, sino que se crean y destruyen con facilidad. El mayor número de miembros corresponde a las unidades hembra-cría.

Consideraremos al subgrupo como la unidad social primaria durante el postcelo.

En el esquema 1 de la Fig 3 se considera que la visibilidad es buena (pradera), pero el subgrupo A está lo suficientemente alejado del E como para dudar que se puedan influir en su comportamiento (que exista comunicación eficaz), máxime teniendo en cuenta que existen grupos intermedios que obstaculizan, o absorben ,comunicación. En suma, se podría objetar que los subgrupos A. y E no están formado parte del mismo grupo. En el esquema 3 no hay individuos interponiéndose, luego "a priori" se facilita la comunicación.

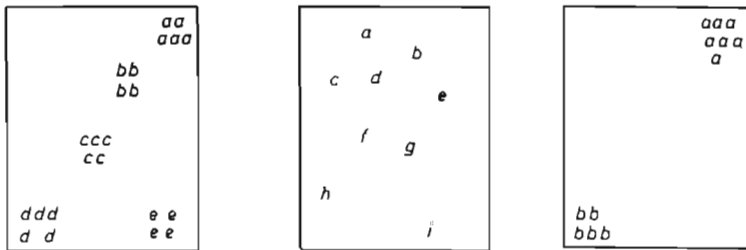


Fig. 3. Representación esquemática de posibles disposiciones de los individuos que forman los grupos. No existen barreras que impidan la comunicación. Explicación en el texto.

(Gracias a la comunicación se suministran una serie de informaciones sobre el estado de ánimo de los componentes de un grupo, sus estatus jerárquicos, etc. a las que podríamos asignar una función de mantenimiento de la cohesión. Otra serie de informaciones, como lo son las que podemos incluir bajo el concepto de comportamiento de alarma, cumplen la función de avisar a los componentes del grupo de la existencia de un peligro).

En caso de duda recurriremos al comportamiento de alarma. Consideraremos que dos subgrupos pertenecen al mismo grupo si son capaces de transmitirse información sobre posible peligro. La experiencia demuestra (no poseo datos cuantificados al respecto), que en las distribuciones 1 y 2, este tipo de comunicación es más frecuente y la velocidad de transmisión de la información es mayor que en la 3, por lo que consideraremos a los subgrupos de distribución 1 y 2 como pertenecientes al mismo grupo y los de la distribución 3 los catalogaremos como pertenecientes a dos grupos distintos.

Demostración del gregarismo

Que el gamo es un animal gregario se puede demostrar por varios caminos. El más inmediato queda evidenciado por la aparición de elementos comunicativos en su etograma, lo que implica un sistema de relaciones sociales, aunque muy simple. Sin embargo, podría ser que la distribución de los grupos de gamos en cuanto a su tamaño se ajustasen a una distribución de Poisson, es decir, siguiese una distribución al azar. Sin embargo, el alto valor de la razón entre la varianza y la media, tanto en celo (3,4) como en postcelo (3,1) demuestra que los grupos de gamos están irregularmente distribuidos por tamaños a lo largo de todo el período de estudio. La probabilidad de que ello no ocurra así es menor del 1% ($p < 0,01$, t de Student).

*Número de grupos**Recorrido fijo*

La determinación de subgrupos en el censo realizado a caballo se hace difícil, ya que los individuos tienden a agruparse para huir. Consideraremos pues, que las agrupaciones presentadas en la siguiente tabla corresponden a la clase denominada como "grupos".

Cuadro 1

Número de grupos observados en el itinerario fijo

<i>Día</i>	<i>N.º de grupos</i>
11-X-77	14
19-X-77	19
25-X-77	20
2-XI-77	24

El valor medio total es de 19,2 grupos a lo largo del período de observación. Se observa un aumento gradual de este número conforme pasa el tiempo.

Area concreta

Desde la torreta de observación se podían distinguir claramente los subgrupos y, en consecuencia, anotar su número, la duración de cada conjunto de subgrupos y la cantidad de cambios producida a lo largo del día.

Según consideremos o no la duración de cada conjunto de grupos registrados, obtendremos dos clases de tablas (Cuadro 2 y 3). A partir de ellas, se puede considerar la variación en el número de subgrupos a lo largo del período de estudio en el año 1978. Esta variación queda representada en la Fig. 4 don-

Cuadro 2

Número medio de subgrupos a lo largo del período de observación (6 Oct.-9 Nov. 78). No queda representada la duración relativa de cada conjunto de grupos.

Días	Mañana		Tarde		Total	
	X	σ	X	σ	X	σ
6-7 Oct.	2,4	0,8	2,4	0,9	2,3	0,9
8-9 Oct.	2,3	1,1	2,8	1,1	2,6	1,1
11-12-13 Oct.	5,2	3,4	4,7	1,4	4,9	2,6
16-17 Oct.	6,6	1,4	8,5	2,3	7,7	2,3
26-27 Oct.	9,2	2,0	8,0	3,7	8,5	3,1
8-9 Nov.	9,0	1,9	9,5	0,5	8,9	1,8

Cuadro 3

Número medio de subgrupos a lo largo del período de estudio. Es una media ponderada, en la cual viene considerada la duración de cada conjunto de subgrupos.

Días	Mañana	Tarde	Total
6-7 Oct.	2,1	1,9	2,0
8-9 Oct.	2,9	3,2	3,1
11-12-13 Oct.	2,9	4,6	4,2
16-17 Oct.	6,9	8,3	8,1
26-27 Oct.	9,0	9,2	8,9
8-9 Nov.	9,7	9,0	9,6

de se observa que las medias (tanto simple como ponderadas) de la primera mitad de ese período, son superiores a las de la segunda (estadísticamente significativo $p < 0,05$, test de Wilcoxon).

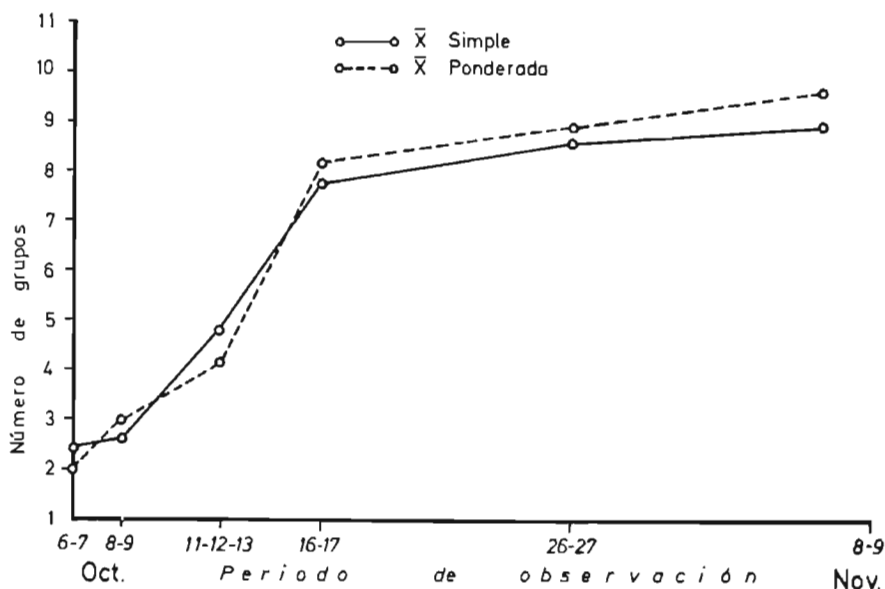


Fig. 4. Representación de la variación en número de grupos desde el día 6 de octubre al 9 de noviembre de 1978 en la zona más estudiada.

Esta diferencia se hace muy patente en la Fig. 5, apreciándose en ella que el período de estudio queda dividido en dos grupos de curvas claramente diferenciables, pudiendo considerarse el primer grupo (período del día 6 al 13 de octubre) como perteneciente a la época de celo, y el segundo (del 16-X a 9-X) como fin del celo (postcelo).

En el primer grupo también se observan diferencias estadísticamente significativas entre los días 6-7 y 11-12-13 de octubre ($p < 0,05$, test de Wilcoxon) en lo que al número de grupos se refiere (media ponderada), dándose el mismo caso en el segundo grupo entre los días 16-17 de octubre y 8-9 de noviembre.

Parece claro pues, que durante el celo propiamente dicho (días 6-7 de octubre) existe un número reducido de subgrupos, correspondiendo éstos a los harenes. Cuando cesa el celo, los subgrupos tienden a disgregarse progresivamente.

Un hecho a destacar es que las medias simples no difieren estadísticamente de las ponderadas (t de Student). Esto indica que los conjuntos de subgrupos observados más frecuentemente son los que duran más, siendo un buen estadístico para representar esa variación la media simple, más sencilla de calcular que la ponderada.

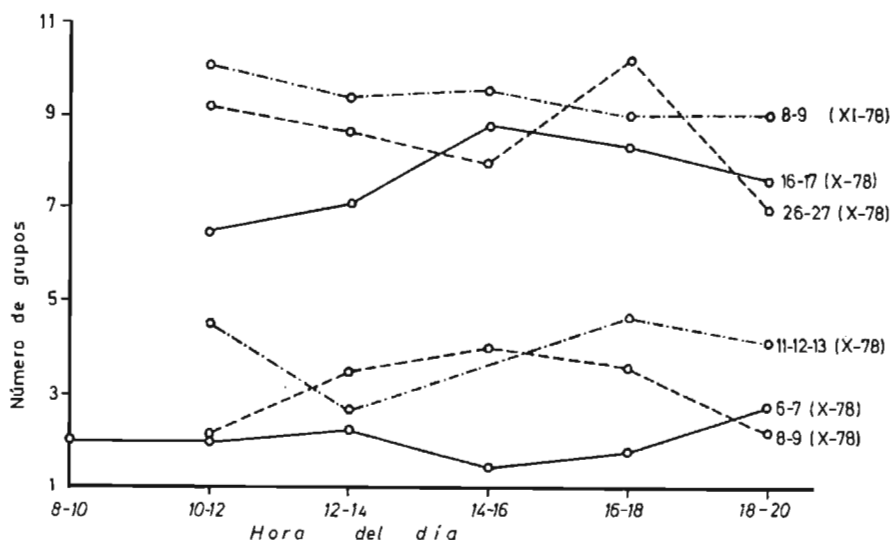


Fig. 5. Representación de la variación en número de grupos a lo largo de las horas del día.

Cuadro 4

Cantidad de cambios en el número de grupos. Sólo se consideran los máximos (Max) y mínimos (Min) de la Fig. 5.

		Horas					
		8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20
Celo	Max.	—	1	1	1	1	1
	Min.	1	1	1	1	0	2
Post-celo	Max.	0	2	0	1	1	0
	Min.	0	1	0	1	0	3

Por lo que respecta a la variación del número de subgrupos a lo largo del día, volvemos a encontrar que no hay diferencias significativas (t de Student) entre mañana y tarde y entre media ponderal y simple (Fig. 6 y 7) a lo largo del período de estudio.

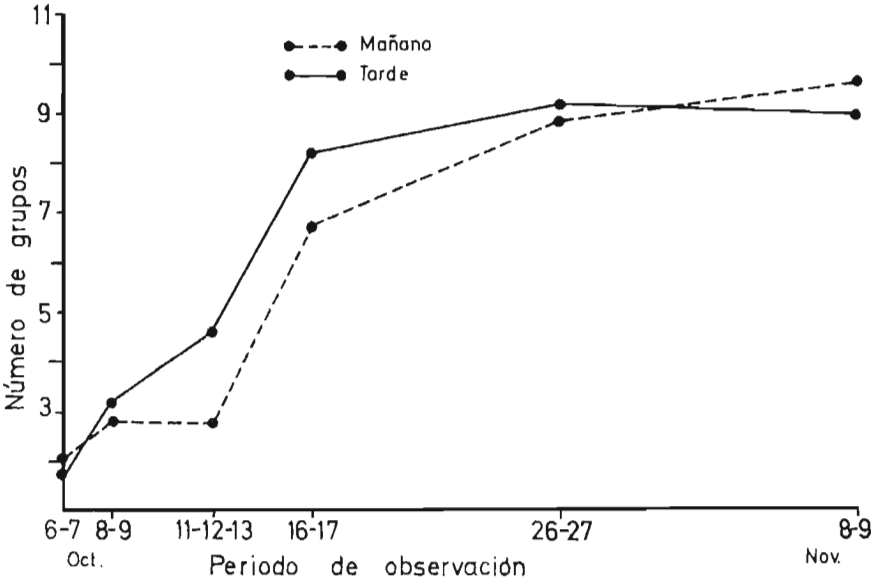


Fig. 6. Media ponderada del número de grupos.

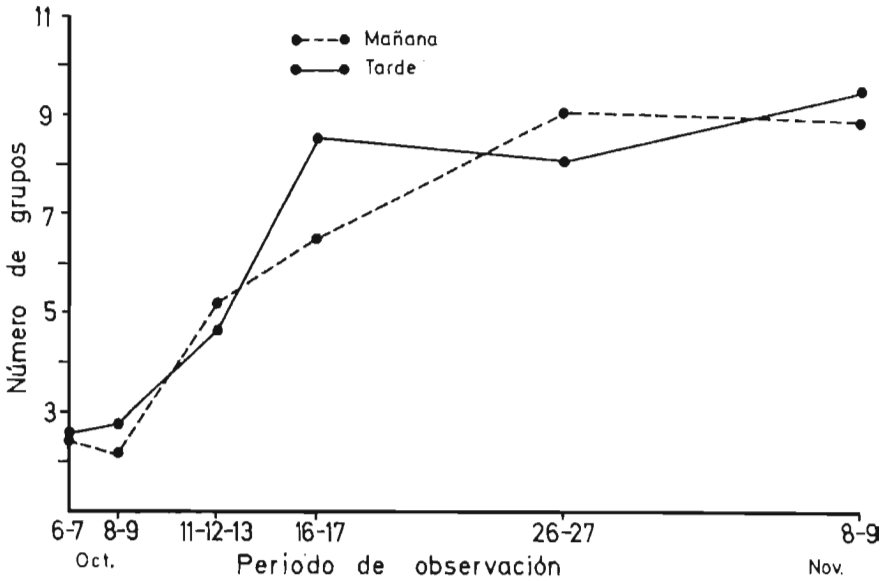


Fig. 7. Media simple del número de grupos.

Sin embargo, considerando los pares de días aislados (Fig. 5), existen casos en los que no se aprecian cambios importantes en el número de grupos, siendo estos cambios de poca intensidad (días 6-7 de octubre y 8-9 de noviembre). Por el contrario, existen días en los que estos cambios se producen y con gran intensidad, coincidiendo los máximos casi a las mismas horas que los mínimos (Cuadro 4).

No parece existir, pues, una correlación entre la hora del día y el número de grupos, lo cual no deja de ser curioso. Una excepción a esta "regla" la observamos pasado el celo: durante esa época, a últimas horas de la tarde, existe menor número de grupos. Este hecho coincide con la experiencia, pues a esa hora los grupos que han estado dispersos durante el día por toda el área de campeo, se reúnen para internarse en la marisma.

Así pues, tanto los datos del recorrido fijo como del área concreta, indican un aumento gradual del número de grupos a lo largo del período de estudio, lo cual parece corresponderse con el comportamiento desarrollado por la sociedad de gamos durante esa época. En efecto, durante el período de celo, la mayoría de los individuos están reunidos en unos pocos harenes alrededor de los cuales se establecen unas cuantas agrupaciones marginales, que apenas tienen incidencia en dicho número. Accidentalmente o no el celo finaliza coincidiendo con la caída de la bellota y, entonces, los harenes se desintegran en mayor número de grupos con menos individuos, los que se disponen en espera de alimento, bajo los alcornocques.

Tamaño de los grupos

Supergrupo

La media del tamaño del supergrupo del área más observada a lo largo del período de estudio ($\bar{X}=31,9$; $\sigma=8,1$) se ha obtenido a partir de la Fig. 3, habiéndose extraído los valores de los días sin observaciones por extrapolación. Durante los días de observación se realizó el equivalente a un total de 304 conteos.

Definíamos un supergrupo como el conjunto de gamos que recorren una determinada área de campeo y, se supuso, que su tamaño no varía sensiblemente. Podemos imaginar al supergrupo como un sistema abierto en el cual el número de entradas de individuos iguala al de salida (Fig. 1).

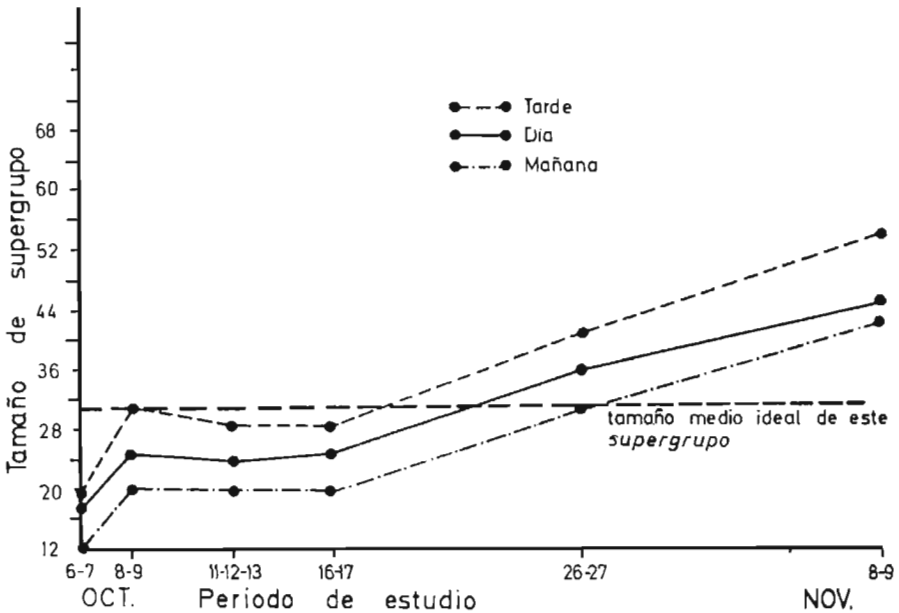


Fig. 8. Variación a lo largo del período de estudio del tamaño medio del supergrupo.

Si esto fuera totalmente cierto, la distribución del tamaño del supergrupo observado debería ajustarse a una única recta (teóricamente no habría diferencias entre mañana y tarde) paralela al eje de las X (tamaño constante). Esta recta sería en la Fig. 8 la representada por la línea de trazos ($y=31,9$).

Cuadro 5

Tamaño medio del supergrupo a lo largo del período de estudio (área de observación continuada).

Día	Mañana			Tarde			Total		
	n	X	σ	n	X	σ	n	X	σ
6-7 Oct. 78	88	13,1	1,8	125	19,1	6,9	213	16,8	6,1
8-9 Oct. 78	39	20,2	2,0	37	31,1	4,6	76	25,5	6,5
11-12-13 Oct. 78	80	21,4	6,0	65	28,2	4,3	145	24,4	6,3
16-17 Oct. 78	40	19,8	3,0	96	28,1	9,7	136	25,7	9,1
26-27 Oct. 78	60	31,2	7,8	54	41,8	8,4	114	36,2	9,6
8-9 Nov. 78	96	42,5	14,0	24	54,0	6,1	120	45,0	13,6

Pero si observamos la variación del tamaño del supergrupo durante el período de estudio (Cuadro 5 y Fig. 9), veremos que el supergrupo tiende a aumentar de tamaño durante esa época, siendo las medias de la segunda mitad superiores a las de la primera (estadísticamente significativo, $p < 0,01$, t de Student).

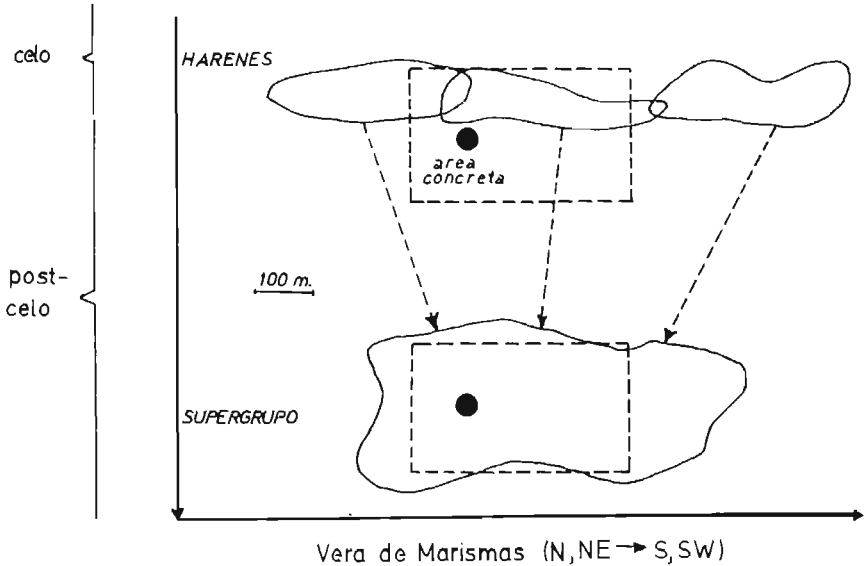


Fig. 9. Área de campeo de tres harenas, dos de los cuales se encontraban en el área concreta dividida desde la torreta de observación (punto negro). Los tres harenas se fusionaron en un sólo supergrupo, pasado el celo.

Tampoco parece haber constancia en el tamaño del supergrupo a lo largo del día, pues parece siempre más numeroso por la tarde (diferencias todas estadísticamente significativas a nivel de confianza del 1%, t de Student).

Como ya dijimos en la introducción, muchos de los resortes que mantienen la estructura social antes del celo, se ven afectados por éste. Lo mismo ocurre cuando la ronca finaliza. El tamaño del supergrupo es otro de los parámetros que se ve afectado: en la Fig. 9 y Fig. 10 se propone un modelo que explicaría el aumento del tamaño del supergrupo a lo largo de la época de estudio. En ella se muestra que a la formación de un supergrupo, pasado el celo, pueden contribuir harenas vecinos, con lo que tendremos mayor número de individuos en el área ocupada por el supergrupo dándose el proceso inverso al que ocurrió cuando éstos se establecieron (Fig. 10).

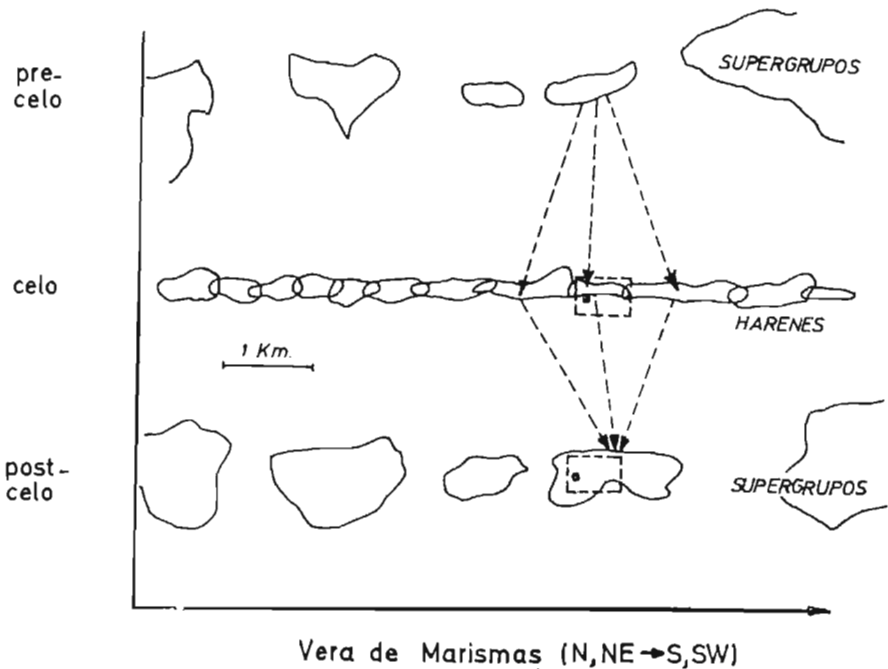


Fig. 10. Modelo del proceso que se sigue en la formación y posterior desintegración de los harenes en la Vera de las Marismas de Doñana. Los rectángulos corresponden al área más observada.

ALVAREZ et al., (1975, a) hacen notar que una "situación especial con respecto a la mayor parte del año tiene lugar durante la época de celo, ya que una continua entrada de machos adultos desde otras zonas del Parque Nacional hasta la Reserva y el comienzo de las actividades de celo (machos acosando hembras y luchando y amenazándose entre sí) repercuten sobre los grupos de hembras, disgregándoles. Pasado el celo los machos regresan a las zonas de donde provenían, sobre todo las llamadas Algaida y El Puntal, y las hembras se reagrupan".

Como se observa en la Fig. 9, el área del campeo de los machos en celo (y de su grupo) es inferior a la de los grupos del postcelo. Por ejemplo, el área divisada desde la torreta fue ocupada por dos machos en celo (y sus harenes) y sólo por un supergrupo una vez pasado el celo. Sin embargo, el área de campeo de los dos machos en celo y del supergrupo era ligeramente superior a la divisada desde la torreta.

Este hecho explicaría en parte las diferencias observadas en el tamaño

del supergrupo entre mañana y tarde, si supusiéramos que, sólo por la mañana, parte de los gamos ocupaban la zona no divisada y por la tarde se concentrarían en zonas más próximas y visibles. De hecho, se ajusta al comportamiento del supergrupo pasado el celo, comportándose el supergrupo durante esa época como si sufriese compresiones y expansiones diarias.

Así, cuando con el alba el supergrupo se dispersa, ocupa la mayor parte del área de campeo, permaneciendo en ella hasta media tarde; entonces se concentra en zonas más abiertas, de mayor visibilidad (pastizales y marismas) lo que favorecería el recuento y de paso explicaría las diferencias observadas entre mañana y tarde.

En resumen, creemos que estas diferencias mañana-tarde en el tamaño del supergrupo pasado el celo, ilustran el ritmo diario de ocupación del área de campeo y no son el resultado de trasvases significativos de, y hacia, supergrupos vecinos.

Sin embargo, durante el celo no fue posible detectar claramente un ritmo diario de ocupación del área de campeo. Sí es cierto que durante el celo los días de intenso calor no son infrecuentes, lo que hace que los gamos sean más activos desde mediada la tarde a primeras horas de la mañana. Durante la mayor parte del día suelen estar tumbados muy esparcidos entre los juncales o bajo la sombra de los árboles, en lugares de reducida visibilidad.

La mayor parte de las peleas, persecuciones, cópulas, etc., tuvieron lugar a últimas horas de la tarde y en sitios despejados, lo que debió favorecer el recuento. Creemos, pues, que esta diferencia mañana-tarde en el tamaño de los harenes durante la época de celo no se debe a posibles aportes o pérdidas significativas de miembros del harén según un ritmo diario y dentro del área de campeo (aunque se daban estos movimientos de individuos a muy baja inten-

Cuadro 6

Número medio de ronquidos por minuto emitidos por el macho dominante

	<i>Hora del día</i>					
	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20
6-7 Oct.	3,0	0,1	0,2	0,0	1,5	5,7
8-9 Oct.	—	0,2	0,1	0,0	2,4	7,9
11-12-13 Oct.	—	0,4	0,0	—	0,1	0,8
16 Oct.-9 Nov.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

sidad y frecuencia), sino que es efecto de la diferencia de actividad provocada por las condiciones ambientales, lo que aparece muy patente en el Cuadro 6.

En él se observa que la máxima actividad de los machos en celo, expresada ésta en número de ronquidos por minuto, se daba a últimas horas de la tarde.

No descartamos la hipótesis, un tanto improbable, de que se produzcan cambios significativos de individuos entre los harenes vecinos, de tal forma que el número que emigre por la mañana sea superior al posible aporte. Esto quedaría demostrado si se invirtiera en los harenes vecinos las cifras de mañana y tarde. Desafortunadamente desde la torreta de observación no se observaban tres harenes, lo que impidió tomar los datos necesarios para las comparaciones.

A pesar de no quedar demostrado si el trasvase de individuos entre harenes es significativo o no, nuestra impresión es que no lo es, ya que la mayor parte de los grupos errantes detectados durante esa época se reducían a individuos solitarios, generalmente machos adultos y subadultos que no habían logrado adueñarse de harenes; esta población de machos es escasa, lo que nos hace pensar que, de no haber otras migraciones (no detectadas), no tendría incidencia significativa en el tamaño del harén.

Podemos considerar al supergrupo como una sociedad demográfica (ver el apartado Entradas y Salidas). Una forma de ver si el tamaño del grupo influye en los parámetros demográficos de una sociedad con estas características es acudir al modelo de COHEN (1971). Este propone que cuando miembros de sociedades demográficas nacen, mueren o emigran de una sociedad a otra, independientemente del tamaño del grupo al que pertenecen, la distribución de frecuencias de sociedades con un número variable de miembros puede esperarse que se aproxime a la distribución binomial negativa, con el término cero truncado. Si las tasas de mortalidad y natalidad son temporalmente cero, o constantes, independientemente del tamaño del grupo, la distribución de frecuencias debe aproximarse a una Poisson con el término cero truncado. Sin embargo, la distribución de frecuencias observadas de las sociedades que se pueden formar en el supergrupo (subgrupos), no se ajustaban ni a una Poisson ni a una binomial negativa (estadísticamente significativo para ambas distribuciones, test de Kolgomorov-Smirnoff, $p < 0,01$), ni en la época de celo ni en la de postcelo, lo cual vendría a demostrar que los parámetros demográficos de esta población son dependientes del tamaño del grupo, pero mediante una función distinta de la dada por COHEN.

Subgrupos

Area concreta: La media del tamaño de los subgrupos del área más estudiada es de 5,6 individuos ($\sigma=1,7$), obtenida en un equivalente a 962 conteos a lo largo de todo el período de estudio. Es de señalar que la media del número de subgrupos ($\bar{X}=7,3$), por la media del tamaño de dichos subgrupos, que representaría la media esperada del tamaño del supergrupo, es igual a $X_e = 41,3$. Recordemos que la media observada es $\bar{X}_o = 31,9$.

Los valores obtenidos durante la mañana difieren poco de los de la tarde, tanto durante el celo como durante el postcelo ($0,05 > p > 0,01$, *t* de Student). Sin embargo, si agrupamos los valores de mañana y tarde, (Cuadro 7 y Fig. 11) sí difieren del celo de los del postcelo ($P < 0,01$, χ^2). La disminución en el tamaño medio de los subgrupos se produce de una manera brusca, pues el máximo (9,8) de todo el período de observación que se alcanza durante los días 6-7 Oct. desciende al mínimo (4,2) en tan sólo 7 días para volver progresivamente a incrementarse, aunque sin alcanzar los valores del celo. Esta situación es similar a la que más tarde estudiaremos con el número de las clase de grupos.

Cuadro 7

Tamaño medio de los subgrupos del área más observada durante el período de estudio.

Día	Mañana			Tarde			Total		
	n	\bar{X}	σ	n	\bar{X}	σ	n	\bar{X}	σ
6-7 Oct. 78	146	8,1	5,1	230	10,5	7,6	376	9,7	6,9
8-9 Oct. 78	117	8,7	5,9	123	12,1	10,4	230	9,9	8,6
11-12-13 Oct. 78	273	6,1	4,0	392	5,9	2,6	665	6,0	3,3
16-17 Oct. 78	314	4,2	3,4	656	4,1	2,9	970	4,2	3,1
26-27 Oct. 78	300	4,3	3,3	372	5,2	4,7	672	4,7	4,0
8-9 Nov. 78	758	5,1	4,0	204	6,4	4,1	962	5,7	4,1

Esta disminución brusca del tamaño de los subgrupos también se corresponde con la disgregación de los harenes y el reparto de éstos en numerosos subgrupos ocupando un área de campeo superior, en subgrupos bien localizados bajo alcornocques. El progresivo aumento en el tamaño medio de los subgrupos que luego se observa, se explica con la gradual disminución del número de árboles con bellotas y la necesidad de agruparse bajo ellos, formando, en conse-

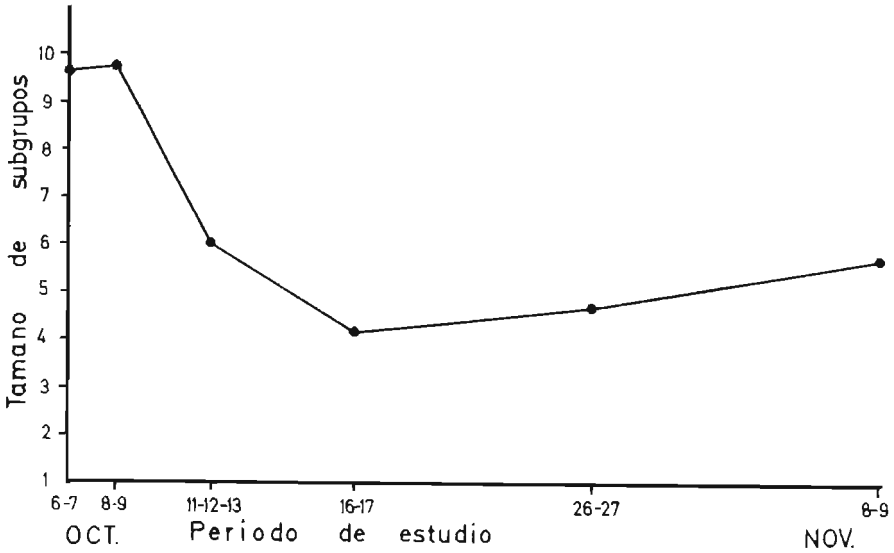


Fig. 11. Variación a lo largo del período de estudio del tamaño medio de los subgrupos.

cuencia, subgrupos cada vez más numerosos, sin llegar al tamaño alcanzado por los subgrupos durante el celo.

Grupos

Recorrido fijo: Como se observa en la tabla 8, la situación en el recorrido fijo, conforme pasa el celo, sigue un proceso inverso al registrado en el Cuadro 7 para el área más concreta, pues en este caso el tamaño medio de los grupos tiende a aumentar (ver también Fig. 12, 13 y 14).

Cuadro 8

Tamaño medio de los grupos del recorrido fijo

Día	\bar{X}	σ
11 Oct. 77	7,5	8,4
19 Oct. 77	7,8	8,3
2 Nov. 77	11,4	15,8

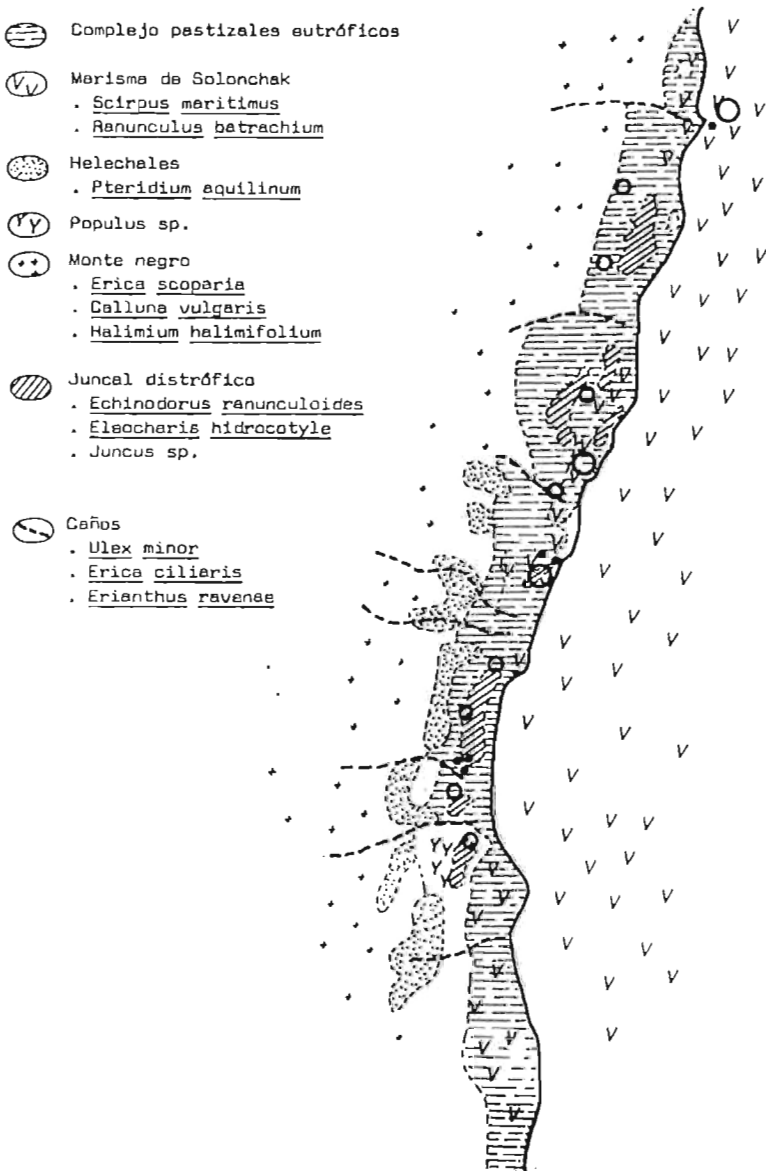


Fig. 12. Distribución de los grupos de gamos (círculos) y machos adultos (puntos negros) a lo largo de la Vera de las Marismas de Doñana en la época de celo (11 Oct. 1977). El radio de los círculos está en relación directa con el tamaño de los grupos.

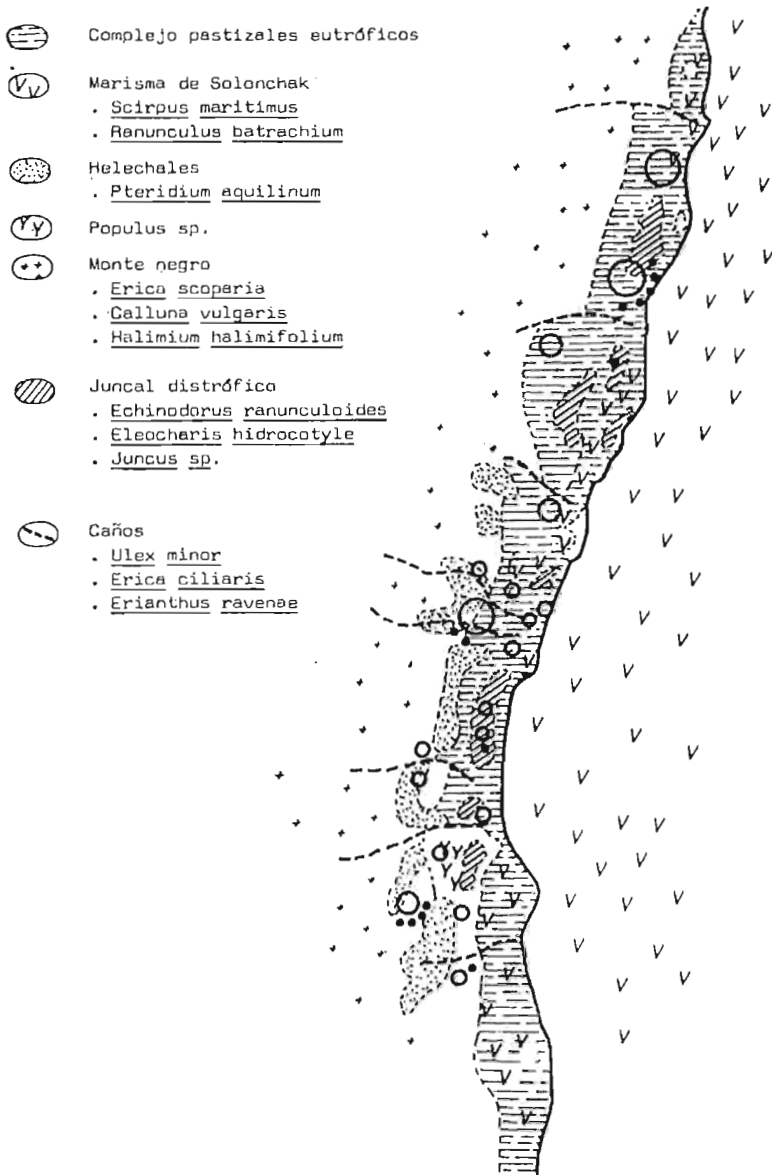


Fig. 13. Distribución de los grupos de gamos (círculos) y machos adultos (puntos negros) a lo largo de la Vera de las Marismas de Doñana en el postcebo (19 Oct. 1977). El radio de los círculos está en relación directa con el tamaño de los grupos.

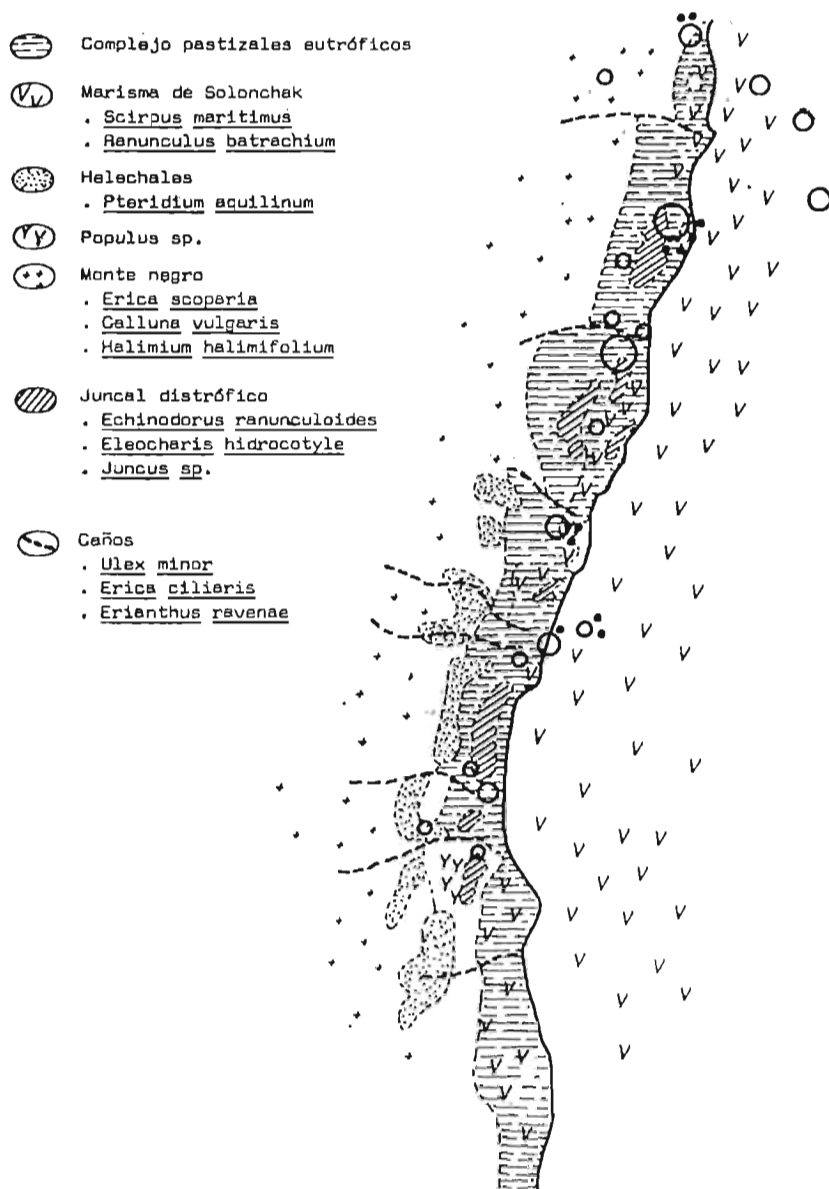


Fig. 14. Distribución de los grupos de gamos (círculos) y machos adultos (puntos negros) a lo largo de la Vera de las Marismas de Doñana en el postcelo tardío (2 Nov. 1977). El radio de los círculos está en relación directa con el tamaño de los grupos.

Tal y como se aprecia en los mapas de las Figs. 12, 13 y 14, los grupos situados más al norte alcanzan un tamaño superior pasado el celo al que tenían durante éste, y son ellos los que más peso tendrán en la media total, desviándola hacia valores más altos.

Estas zonas del norte del borde de la marisma son de amplia visibilidad y favorecen la formación de grandes rebaños, caso opuesto al del área de estudio, en la cual son numerosos los árboles y matorrales que reducen la visibilidad, lo que hace que los individuos se reúnan en esta área en grupos de reducido tamaño, el que tenían antes del celo, lo que facilita la comunicación entre ellos en estas zonas. PEEK et al. (1974) opinan que en llanuras el grupo más grande reemplaza el papel de la cobertura, dando seguridad al individuo.

Otro hecho observable en las Figs. 12, 13 y 14, es la no desaparición inmediata de los machos de los grupos de hembras cuando cesa el celo. Estos quedan formando grupos heterosexuales aunque sin mostrar actividades típicas de celo, pero sí que son los que más agresiones dirigen al resto de los componentes. La conducta antagonista exhibida por los machos en el postcelo es indiscriminada, no siendo sus principales receptores las hembras sino cualquier elemento del rebaño. Ello es comprensible, pues pasado el celo el recurso a conseguir mediante la agresión no consiste en hembras, sino en alimento, especialmente bellotas, las que a su caída de los alcornoques originan no pocas persecuciones en pos de su obtención, dominando respecto a este recurso los machos adultos sobre cualquier otra clase de edad y sexo.

COMPOSICIÓN DE LOS GRUPOS

Clases de grupos

De entre las principales agrupaciones formadas por gamos, hemos definido las que consideramos que cumplen las condiciones de unidad social primaria, dando relativa importancia a la naturaleza (composición) de tales unidades.

Casi nada sabemos acerca de la tendencia de individuos concretos a permanecer dentro del mismo grupo, ya que no fue posible marcar los individuos. Se puede soslayar esta dificultad enfocando el problema desde el punto de vista de las clases de edad y sexo, sin consideración de individuos concretos. En estas condiciones, podremos decir qué clases de subgrupos eran los que se formaron más frecuentemente (Cuadro 9), en el recorrido fijo (1977: censo instantáneo) y,

en el área cuyos datos fueron obtenidos a lo largo de varios días de observación continuada, en 1978 durante los cuales se anotaron la composición de los subgrupos, cada vez que variaban el número de éstos.

La comparación de un censo instantáneo con otro de observación nos indicará, de no diferir significativamente las dos contribuciones, que la probabilidad de presentación de cada clase es independiente de su duración, y la simple estima de frecuencias será representativa del "peso" relativo de cada clase.

Cuadro 9

Frecuencias absolutas de las clases de subgrupos observadas en el "recorrido fijo" (1977) y "área concreta" (1978)

Clases	Recorrido fijo	Área concreta	Total
Hembras-crías	19	70	89
Machos-subadultos-varetos-hembras-crías	12	53	65
Macho-hembras-crías	11	29	40
Subadultos-hembras-crías	9	14	23
Macho-subadulto o vareto-hembras o crías	6	21	27
Machos-vareto-hembras-crías	5	5	10
Machos-hembras-crías	7	24	31
Macho-hembras			
Hembras solitarias	6	41	47
Machos solitarios	5	28	33
Subadultos-varetos-hembras-crías			
Macho-subadulto-hembras-crías-varetos	5	14	19
Macho-subadultos-varetos-hembras-crías			
Subadultos solitarios-varetos solitarios	4	24	28
Otros	0	57	57
TOTAL	90	380	470

Así pues, de cumplirse esta condición, tendríamos un buen método de estimar la naturaleza de la unidad social primaria, atendiendo únicamente a las clases que se presentan más frecuentemente, sin tener en cuenta el tiempo que duren.

Desafortunadamente, la proporción teórica de una clase cualquiera difiere significativamente de una serie (recorrido fijo) a otra (área concreta), con una probabilidad de equivocarnos menor de 0,05, según la prueba de χ^2 . Es como si las dos muestras pertenecieran a distinta población. A pesar de ello, y supo-

Cuadro 10

Agrupaciones de las clases observadas en clases más amplias

Número de grupos observados en:	Recorrido fijo y	Area concreta
<i>Grupos de machos con hembras:</i>		
Machos-subadultos-varetos-hembras-crías	12	53
Machos-hembras-crías	4	13
Machos-subadultos-hembras-crías	2	11
Machos-varetos-hembras-crías	5	5
Machos-hembras	0	4
Machos-subadultos-varetos-hembras	0	3
<i>Grupo de un macho con hembras:</i>		
Macho-hembras-crías	11	29
Macho-subadultos (o varetos)-hembras-crías	6	21
Macho-hembras	3	23
Macho-subadultos-hembras-crías-varetos	2	10
Macho-subadultos-hembras	0	3
Macho-varetos-hembras	0	3
<i>Hembras con o sin jóvenes de ambos sexos:</i>		
Hembras-crías	19	70
Hembras-subadultos-crías	9	14
Hembras-crías-varetos	0	14
Hembras-subadultos	0	7
Hembras-subadultos-varetos-crías	3	3
Hembras-varetos	0	3
Hembras-subadultos-varetos	0	1
Hembras	3	18
<i>Grupos de machos con o sin jóvenes de ambos sexos:</i>		
Macho	5	28
Machos	3	11
Machos-subadultos o varetos o crías	0	5
Macho-subadultos-crías	0	5
<i>Juveniles:</i>		
Subadultos	1	7
Varetos	1	7
Crías	0	4
Subadultos-crías	0	3
Subadultos-varetos	0	1
Varetos-crías	0	1

niendo que los parámetros demográficos y sociales de la población de 1977 no difieren de los de la población de 1978, consideramos que las dos muestras pertenecen a la misma población durante la misma época.

El no haber tenido en cuenta la duración relativa de cada grupo será la causa principal, de tal diferencia. Existe un hecho que refuerza esta afirmación: en el área de observación continuada se detectó la formación de doce clases de grupos (con una frecuencia de 57) que no fueron observadas en el recorrido fijo (casilla "otros" del cuadro 9). El motivo de esta diferencia también puede radicar en que la probabilidad de observar cada clase está en relación directa con el tiempo de su duración y no con su mera presencia o ausencia.

Sin embargo, si prescindimos de una clasificación detallada y agrupamos las clases en categorías más amplias (Cuadro 10), no difieren significativamente, según la prueba de χ^2 .

Se podría aducir que las nuevas clases son demasiado artificiales (sin significado biológico) y por lo tanto carecería de sentido comparar su distribución de frecuencias. Sin embargo, estas clases son producto de la experiencia y tres de ellas ya fueron indicadas por ALVAREZ et al. (1975 a), con diferencias estadísticamente significativas en su importancia relativa coincidentes con las estaciones del año.

La explicación a esta aparente contradicción parece residir en el hecho de que en la nueva agrupación las clases detalladas, de menor frecuencia y que proporcionan gran parte de la diversidad observada, quedan uniformemente repartidas entre las generales de mayor entidad, quedando absorbido en estas condiciones el exceso de diversidad. Esta absorción tiene el efecto de amortiguar las diferencias.

Consideraremos pues, que la unidad social primaria no se compone de una única clase de grupo, sino de varias: las indicadas en el cuadro 11.

Cuadro 11

Proporciones de grupos observados en:	Recorrido fijo y	Área concreta
Grupos de machos con hembras	25,5%	23,4%
Grupos de un macho con hembras	24,4%	23,5%
Grupo de hembras con o sin jóvenes	37,8%	34,2%
Grupos de machos con o sin jóvenes	8,9%	12,9%
Grupos de jóvenes de ambos sexos	2,2%	6,5%

Es de señalar que los porcentajes obtenidos por ALVAREZ et al. (1975, a) sobre la misma población en los años 1971 a 1973 de las clases por ellos consideradas (machos, hembras, machos-hembras) se corresponden con ligeras diferencias con nuestros datos.

En principio, nosotros disgregaremos la clase machos-hembras en las clases macho-hembras y machos-hembras, las cuales difieren significativamente al nivel de confianza del 1% (χ^2). Además, introducimos la clase crías.

Cuadro 12

Porcentaje de las clases de grupos

	1971-1973	1977-1978
Machos	17%	14%
Hembras	38%	32%
Machos-Hembras	45%	46%

Número y proporción de clases de grupos

La relación porcentual entre las clases de subgrupos aquí consideradas sufre una variación a lo largo del período de estudio, (ver Fig. 15 y Cuadro 13), durante el cual y sucesivamente predominan las clases machos-hembras, macho-hembras, hembras, machos y hembras solitarias.

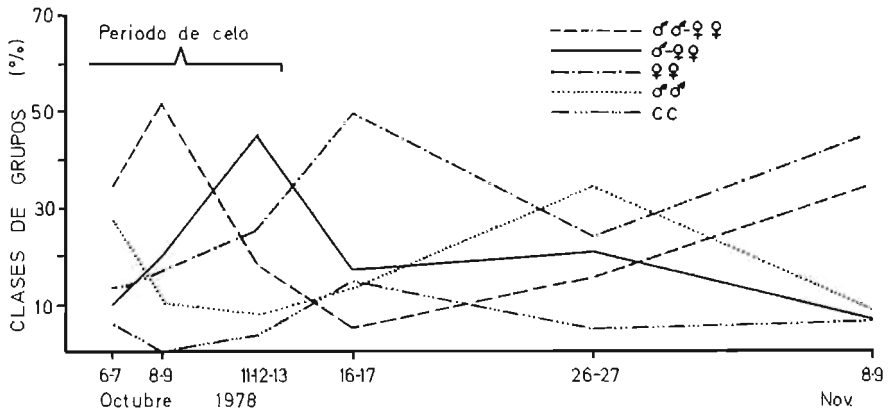


Fig. 15. Variación en el número de clases de grupos.

Cuadro 13

Porcentaje de clases de grupos durante todo el período de observación

Composición

	Machos- Hembras	Macho- Hembra	Hembras	Machos	Juveniles
6-7 Oct.	34,5	10,3	13,8	27,6	6,9
8-9 Oct.	51,4	20,0	17,1	11,4	0,0
11-12-13 Oct.	18,0	45,0	26,0	8,0	3,0
16-17 Oct.	5,3	14,7	49,3	13,3	17,3
26-27 Oct.	15,8	21,1	23,7	34,2	5,3
8-9 Nov.	33,3	8,3	43,1	8,3	6,9
8 Oct.-9 Nov.	23,4	23,4	34,2	12,9	6,3

Podemos considerar que el predominio de cada clase de subgrupo se corresponde con diversos estadios dentro del período de estudio, mientras que los valores para el grupo de días 6-9 de octubre y 26 de octubre-9 de noviembre no difieren significativamente, resultando diferencias significativas por otro lado entre los días 11-12-13 de octubre y 16-17 de octubre.

Es como si la situación que existiría durante el celo se repitiera tiempo después, lo que aparece más consistente si sólo atendemos a las tres clases consideradas por ALVAREZ et al., (1975, a) (ver Fig. 16). Se observa en esta figura que los grupos heterosexuales, considerados como una clase única, son los más frecuentes los días 6-13 Oct., descendiendo sustancialmente en número y proporción los días 16-17 Oct., para volver a aumentar muy gradualmente, hasta que en los días 8-9 Nov. se da una situación relativamente similar a la registrada en los días 6-7 Oct., aunque la relación entre el número de subgrupos heterosexuales y el número de subgrupos de hembras ha aumentado considerablemente, es decir, no se restablecen completamente las condiciones iniciales.

Por otra parte el número de grupos de machos (uno o más machos) está en relación inversa al de los grupos de hembras, disminuyendo éstos cuando aumenta el de hembras y viceversa, lo que cabía esperar, pues el porcentaje menor de ambas clases de subgrupos (Fig. 16) se corresponde con la mayor proporción de subgrupos heterosexuales. El mayor porcentaje de grupos de machos se da pasado el celo, una vez que han cesado las repulsiones entre ellos. En los primeros días de noviembre, el número de subgrupos de machos disminuye de nuevo, pues, como ya se ha indicado, se vuelve a incrementar el número de sus grupos heterosexuales por estas fechas.

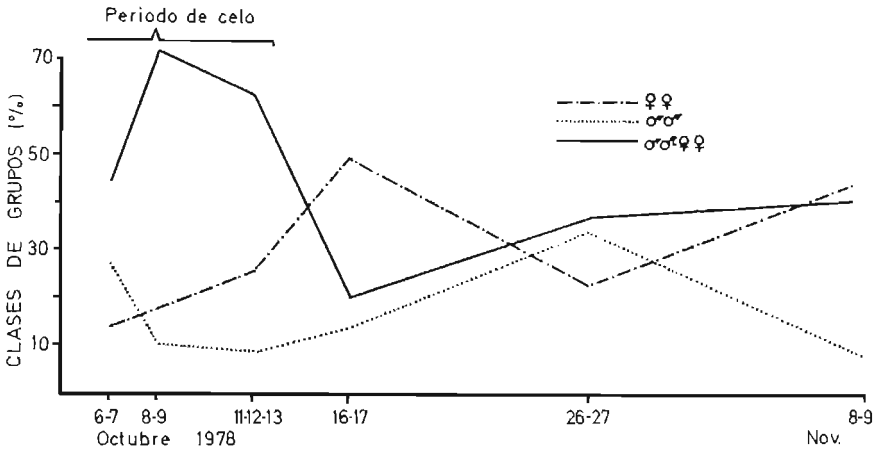


Fig. 16. Variación en el número de clases de grupos. Se comparan en esta representación los valores para grupos heterosexuales (machos-hembras), con uno o más machos adultos y los grupos de un sólo sexo (sin consideración del sexo de las crías).

También parece lógico que sean los subgrupos de hembras los más numerosos en los días inmediatos a la terminación del celo (días 16-17 Oct.), pues los machos ya no las requieren para sus harenes.

Según estos resultados y según el criterio de proporción de clases de grupos, aparecen tres épocas dentro del período de estudio y no dos, como resultaban del análisis de los otros parámetros de gregarismo, excepto en lo que se refiere al número de grupos, cuyos valores sugieren la presencia de tres estadios diferentes. No obstante, este último resultado es una marización sobre la existencia de un período de celo (6-13 Oct.) y de postcelo (16 Oct.-9 Nov.), pues la diferencia entre ambos períodos es también significativa ($p < 0,01$, χ^2). Parece pues, como si dentro del período de postcelo y siendo parte de él, ocurriera un ligero incremento en los parámetros de gregarismo de celo.

Considerando la variación a lo largo del día en el número y proporción de las clases de grupos, se observa que durante el celo existen diferencias significativas entre los grupos que se forman a media mañana (10-12 horas) y los que lo hacen a media tarde (16-18 horas). Durante el postcelo el número de clases de grupos permaneció constante a lo largo del día.

El número de grupos que contienen sólo jóvenes (uno o más) aumenta en los días inmediatos al cese de las actividades de celo (días 16-17 Oct.). Es de suponer que la predopresión por parte del lince se acentúe esos días a su costa.

Composición de los subgrupos heterosexuales

Según se trate de grupos con uno o varios machos, los subgrupos heterosexuales difieren a lo largo del período de estudio tanto en la proporción en que las distintas clases de edad y sexo están representadas como en la frecuencia misma de los animales de cada clase, tal como se aprecia en los Cuadros 14 y 15 y Fig. 17 y 18.

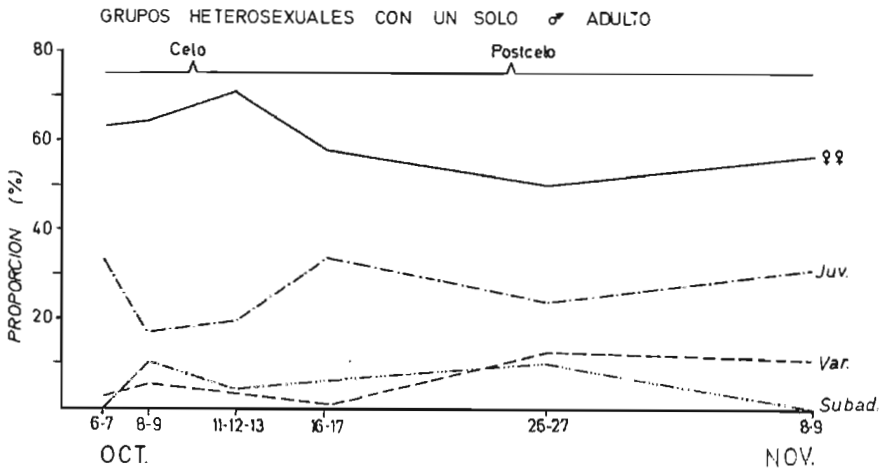


Fig. 17. Variación de la proporción de las distintas clases de edad y sexo en los subgrupos heterosexuales con varios machos.

Si consideramos los subgrupos con varios machos (Fig. 18), vemos que la proporción de hembras con respecto a la de crías sufre importantes variaciones, similares aunque no iguales a las que se observan en grupos con un solo macho (Fig. 17). En ambos casos ocurre una disminución en la relación hembras/crías pasada la época de celo, sin embargo, la evolución paralela de los porcentajes de hembras y crías que observamos en los grupos de un solo macho durante el postcelo no se aprecian en los grupos con varios machos. Ocurre durante el celo un incremento de número de hembras agrupadas sin sus crías, para reintegrarse estas últimas en los grupos de sus madres, pasado el celo. De hecho, en este momento es muy frecuente escuchar los balidos de crías buscando a sus madres.

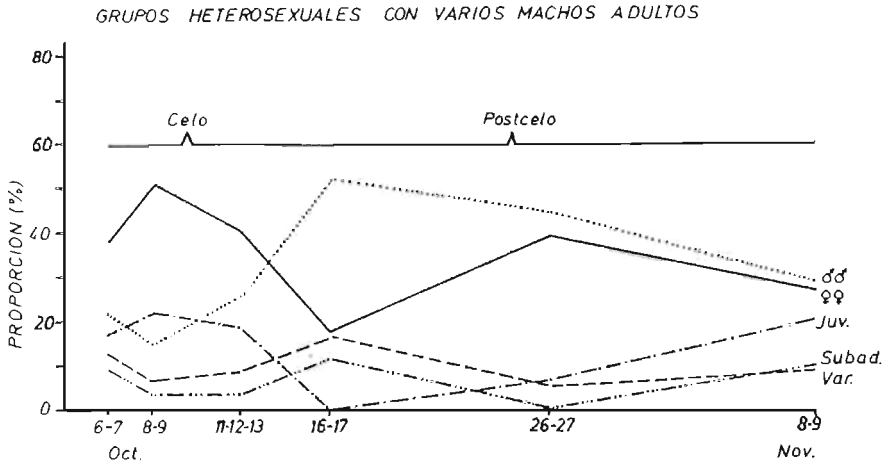


Fig. 18. Proporción de las distintas clases de edad y sexo en los subgrupos heterosexuales con varios machos.

Atendiendo a la composición media de ambas clases de subgrupos heterosexuales consideradas conjuntamente (Cuadro 14), se hace patente una disminución gradual del número medio de hembras que entran en la composición de los grupos a medida que pasa el celo, para volver a aumentar dicho valor en los primeros días de noviembre. Volvemos a encontrar la tendencia a recuperar los parámetros del celo, una vez que se podía considerar que ya había cesado.

Son los días 16-17 de octubre los que marcan esa frontera, dándose en ellos unos cambios dignos de notar: el número de grupos heterosexuales desciende al mínimo (Fig. 16); a su vez, dentro de esos grupos, en la clase con un solo macho el número de hembras con respecto a juveniles aumenta comparativamente respecto a días anteriores, mientras que en los grupos con varios machos esta relación disminuye sustancialmente. También coincide que el número de crías solitarias en los grupos con un solo macho, alcanza su máximo precisamente en estas fechas, así como el número de machos en los grupos que poseen varios de ellos.

Entre las proporciones de subadultos y varetos no existen diferencias significativas en los grupos con un solo macho y sí que las hay en grupos con varios machos (test de Wilcoxon, $p < 0,05$), habiendo en general mayor número de subadultos en estos últimos grupos. A pesar de que esta consistente diferencia

Cuadro 14

Composición media de los subgrupos heterosexuales

Composición

	Grupos con Machos-Hembras					Grupos con Macho-Hembra					Ambos				
	MA	SA	V	HA	Juv.	MA	SA	V	HA	Juv.	MA	SA	V	HA	Juv.
6-7 Oct.	2,8	1,7	1,2	4,9	2,2	1,0	0,0	0,3	8,0	4,3	1,9	1,4	0,7	6,4	3,2
8-9 Oct.	1,8	0,9	0,4	6,1	2,7	1,0	0,5	0,3	3,0	0,8	1,4	0,7	0,4	4,6	1,7
11-12-13 Oct.	2,6	0,9	0,4	4,0	1,9	1,0	0,2	0,2	3,2	0,9	1,8	0,6	0,3	3,6	1,3
16-17 Oct.	3,0	1,0	0,7	1,0	0,0	1,0	0,5	0,1	4,3	2,5	2,0	0,7	0,4	2,7	1,2
26-27 Oct.	2,5	0,3	0,1	2,2	0,4	1,0	0,4	0,5	1,9	0,9	1,7	0,4	0,3	2,0	0,6
8-9 Nov.	2,8	0,9	1,0	2,8	2,0	1,0	0,0	0,6	2,9	1,6	1,9	0,4	0,8	2,8	1,8

MA=Machos Adultos; SA=Machos Subadultos; V=Varetos; HA=Hembras Adultas; Juv.=Crías

Cuadro 15

Proporción de las clases de edad y sexo en los subgrupos heterosexuales

Composición

	Grupos con Machos-Hembras					Grupos con Macho-Hembras					Ambos				
	MA	SA	V	HA	Juv.	MA	SA	V	HA	Juv.	MA	SA	V	H9	Juv.
6-7 Oct.	21,8	13,3	9,1	38,3	17,2	—	0,0	2,4	63,0	33,8	14,0	10,3	5,5	47,0	23,5
8-9 Oct.	15,1	7,6	3,7	51,3	22,7	—	10,9	6,0	65,2	17,4	16,0	8,0	4,5	52,3	19,3
11-12-13 Oct.	26,5	9,2	4,0	40,8	19,4	—	4,4	4,4	71,1	20,0	23,3	7,8	3,9	46,7	18,2
16-17 Oct.	52,6	17,5	12,3	17,5	0,0	—	6,7	1,3	58,1	33,8	28,6	10,0	5,7	38,6	17,1
26-27 Oct.	45,4	5,4	1,8	40,0	7,3	—	10,8	13,5	51,3	24,3	34,0	8,0	6,0	40,0	12,0
8-9 Nov.	29,5	9,5	10,5	29,5	21,0	—	0,0	11,8	56,9	31,4	24,7	5,2	10,4	36,4	23,4
Celo	20,9	10,1	5,8	61,2	19,8	—	3,2	3,7	65,4	27,6	17,0	9,0	4,8	48,6	20,6
Postcelo	40,1	10,7	8,7	29,0	11,6	—	5,5	7,4	56,1	30,9	28,0	7,5	7,5	39,0	18,0

MA=Machos Adultos; SA=Machos Subadultos; V=Varetos; HA=Hembras Adultas; Juv.=Crías

no es nunca grande. Además, la representación conjunta de varetos y subadultos es menor en los días de celo que en los días inmediatos a su terminación en ambas clases de grupos. Ello podría ser debido a la disminución de la capacidad repulsora de macho dominante.

El número de machos aumenta espectacularmente en los grupos con varios de ellos inmediatamente pasado el celo. También se podría considerar que ello es debido a una disminución de las agresiones por parte del jefe del harén hacia el resto de los machos. Sin embargo, durante el celo existe un marcado predominio de la proporción de hembras. Consideradas ambas clases de grupos heterosexuales conjuntamente, la diferencia entre celo y postcelo reside en el aumento de la proporción de machos a medida que pasa el celo.

ENTRADAS Y SALIDAS A LOS GRUPOS SOCIALES

Como se ha visto, el número de grupos, así como su tamaño y composición cambian a lo largo del período de estudio incluso a lo largo del día. Podemos añadir que esos parámetros difícilmente permanecen constantes durante una misma hora, siendo frecuente el caso de que diversos individuos acudan o se vayan cada pocos minutos a determinado lugar ocupado temporalmente por un grupo, en el que los individuos no parecen establecer entre sí relaciones muy duraderas.

Se aprecia en el Cuadro 16, que la situación más estable en cuanto a la duración del número de grupos se da en los días de celo más intenso, siendo reacios los individuos del harén a abandonar éste para formar nuevos grupos.

Cuadro 16

Tasa de cambio en el número de grupos (duración media de cada número de grupos).

Días		Duración en minutos
	6-7 Oct	101,2
	8-9 Oct.	50,0
	11-12-13 Oct.	37,5
	16-17 Oct.	38,9
	26-27 Oct.	32,4
	8-9 Nov.	50,0
Media global	<i>Celo</i>	62,9
	<i>Postcelo</i>	40,3

Observamos que en los días 8-9 de noviembre se da una tendencia a aumentar la estabilidad en el número de grupos. Una vez más se hace patente esa tendencia a recuperar los parámetros del celo en los primeros días de noviembre.

Sin embargo, mientras que el número de grupos permanece constante, tienen lugar numerosos intercambios de individuos entre ellos. Llegados a este punto será bueno definir qué se entiende por sociedad casual y sociedad demográfica. Según WILSON (1975), "el grupo casual se forma y disipa demasiado rápidamente para que sus tasas de mortalidad y natalidad afecten sus propiedades estadísticas; inmigración y emigración resultan insignificantes. La sociedad demográfica es mucho más cerrada que el grupo casual y persiste para períodos de tiempo lo bastante largos para que la natalidad, mortalidad y emigración jueguen papeles directrices".

Nuestro supergrupo se adapta a la definición de grupo demográfico, aunque habría que precisar que se trata de una sociedad semicerrada, y con el conjunto de miembros de grupos casuales cambiando en un breve intervalo de tiempo. Definimos el supergrupo desde este punto de vista como una sociedad demográfica semicerrada, cuyos miembros pueden formar sociedades casuales y cuya unidad nuclear es el harén durante la época de celo y la formada por la hembra y su cría durante el postcelo.

Si consideramos una población cerrada en la que se están formando libremente grupos casuales (grupos de libre agregación) de tamaño y composición variable se puede estimar, según COHEN (1971, en WILSON 1975), la capacidad de dichos grupos para atraer y retener miembros temporales. Para ello COHEN define tres parámetros:

- a) velocidad por unidad de tiempo a la cual un individuo solitario se une solamente al grupo por los atractivos de ser miembro del grupo.
- b) velocidad a la cual el individuo sólo se une al grupo debido a los atractivos de los miembros del grupo, de donde puede esperarse que el grado de atracción del grupo cambie con el número de miembros en él.
- c) tasa por la cual un miembro ya en el grupo se separa de él por una decisión personal propia, que es independiente del tamaño del grupo.

Pues bien, siempre según COHEN, la distribución de frecuencias de tamaño

casual de grupo en una población cerrada debiera ser una distribución de Poisson de cero truncado, cuando el parámetro b es igual a cero, es decir, cuando el tamaño de un grupo no influye a su atractivo y una distribución binomial de cero truncado cuando b es un número positivo.

Habiéndose registrado la distribución de frecuencias de tres sociedades casuales de gamos (grupos) a lo largo de dos horas y media de observación continuada, en una época y un lugar en los que la frecuencia de intercambio de individuos entre grupos era superior a la normal (tiempo de maduración de la bellota), se observa que ésta no se ajusta ni a una distribución de Poisson ni a una binomial, no se ajusta pues, a ninguno de los dos modelos que propone COHEN, por lo que deducimos que la libre agregación de individuos solitarios a grupos casuales no debe estar relacionada con el tamaño del grupo receptor. Durante la época de celo la distribución de frecuencias de los grupos no se pueden ajustar ni a una distribución de Poisson ni a una binomial, ya que no existe libre agregación, pues el macho dominante rige a su antojo esta tendencia.

Durante el registro de distribución de frecuencias citado se anotó la composición del subgrupo y las entradas y salidas de individuos que se iban produciendo en él. Se anotó la distribución de frecuencias de tamaño del subgrupo a la cual se producían las entradas y a la que se producían las salidas de individuos, resultando que las diferencias entre la distribución a la cual ocurrían las entradas y la total (sin consideración de entradas y salidas) no eran estadísticamente significativas ni siquiera a un bajo nivel, es decir, pertenecían a la misma población (test de Kolgomorov-Smirnoff), en otras palabras, los individuos se agregaban libremente al subgrupo, independientemente del tamaño de éste.

Sin embargo, la distribución a la que ocurrían las salidas sí eran ligeramente superior al tamaño de la distribución total, a pesar de que la diferencia no resultó estadísticamente significativa ($p < 0,1$, test de Kolgomorov-Smirnoff). Es decir, los individuos tienden a salir más frecuentemente de los subgrupos más grandes.

El resultado de este análisis indica pues, que los individuos entran en los subgrupos que se forman en los alcornos independientemente de la cantidad de individuos que haya previamente y salen ligeramente más individuos cuando el subgrupo es de tamaño mayor, lo que interpretamos como un mecanismo de ajuste del tamaño del grupo.

La composición de los grupos de viaje es algo digno de notar: durante ese tiempo hubo 21 machos que viajaron en solitario, 9 subadultos, 5 crías, 1 vareto y ninguna hembra, sin embargo, en los subgrupos viajeros con más

de un individuo siempre había alguna hembra que precisamente se desplazaba en cabeza del grupo, tanto a la salida como a la llegada de o hacia el grupo.

En resumidas cuentas, los gamos entran y salen en los subgrupos que se forman bajo los alcornos cuando quieren, y lo único que parece frenarles en su permanencia es la cantidad de bellotas desprendidas del alcornoque en cuestión, pues es un hecho observado que cuanto mayor es el tamaño del alcornoque, mayor número de gamos es capaz de albergar y durante más tiempo.

En la pradera, al estar el alimento regularmente distribuido, las entradas y salidas se producen con menor frecuencia, aunque no poseemos datos tan detallados como en la zona de alcornos.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las causas de la agregación ya fueron discutidas en la introducción a la Socioecología. Se comentaba en ella que el control del ambiente y la organización del espacio por parte de la especie son logros hacia los que tienden los animales cuya supervivencia se funda en el nivel de homeostasis que alcancen con respecto al medio y que un paso primordial para conseguir el control del ambiente es mantener los parámetros demográficos de la población en niveles estables. Para mantener estable la población hay dos caminos: 1.º aumentar la reproducción, que compense la elevada predación y 2.º disminuir la predación y la natalidad. La sociedad consigue sobre todo el segundo objetivo, pues se comprueba que los individuos sociales obtienen mejores niveles de vigilancia contra predadores que los individuos solitarios, con lo que disminuye sobre todo la tasa de mortalidad infantil y juvenil. Los animales territoriales, los que mejor han organizado el espacio, pueden permitirse mantener bajas tasas de natalidad.

Conseguida la estabilidad poblacional, se puede controlar de una forma efectiva el ambiente, a base de aumentar la eficacia en conseguir alimento, lo que provocará un aumento de la capacidad de competencia y de la eficacia de exploración.

Los individuos sociales han logrado establecer un sistema de relaciones complejas que les permiten mantener esa asociación tan beneficiosa para su supervivencia; en estas condiciones, "individuos en posiciones jerárquicas claves pueden además desempeñar trabajos sociales especializados (protección, vigilancia, cría, etc.)". (AZCÁRATE, 1978). Así como el individuo puede especializarse en diversas funciones, el grupo, entendido como una unidad de acción, también lo puede hacer.

En el caso concreto del gamo esas unidades de acción coinciden con las definidas en los resultados de nuestras observaciones como supergrupo, grupo y harén.

Así, al supergrupo compuesto por hembras y crías, le denominaremos *unidad explotadora* y será el encargado de aprovechar eficazmente los recursos que le proporciona su área de campeo. El factor limitante del tamaño del supergrupo será en consecuencia el alimento, en otras palabras, el número de individuos que componen el supergrupo estará en función directa de las disponibilidades alimenticias del área de campeo utilizada.

Pueden apuntarse diversas causas para explicar el hecho de que el supergrupo esté subdividido en grupos. Al parecer, (WILSON, 1975) "las presiones de selección conducen hacia grupos pequeños de alta cohesión cuando al estar el alimento ampliamente distribuido existe peligro de sobreexplotación" y también el alto grado de predación a que están (o han estado) sometidos los animales, selecciona la formación de grupos pequeños, con alto grado de cohesión. Esta última razón nos induce a pensar que el grupo, además de ser un explotador eficaz es una *unidad defensiva*, en la cual se han desarrollado los comportamientos necesarios para todas las funciones de mantenimiento, cohesión y defensa

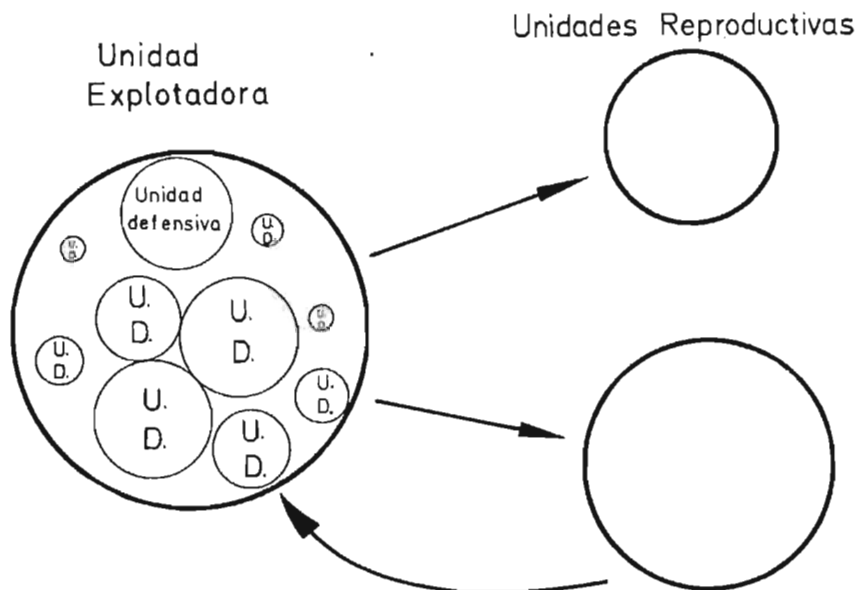


Fig. 19. Esquema de la transformación de la unidad explotadora en la unidad reproductiva.

ante posibles predadores. En las dos últimas facetas de la vida del grupo, cohesión y defensa, se ve implicada de forma muy patente la comunicación interindividual, en la que tiene mucho que ver el escudo anal del diseño del pelaje, tal como lo muestran ALVAREZ et al., (1975 b).

Durante la época de celo, la unidad exploradora y la unidad defensiva se ven sustituidas por un tercer componente: la *unidad reproductiva* o harén (Fig. 19). El supergrupo de hembras que campea libremente se ve obligado, durante unos días a concentrarse allí donde prefiera el macho dominante, el cual asume las funciones defensivas del harén, aunque no contra predadores, sino contra otros machos y de acaparamiento y recolección de hembras. En estas circunstancias, las unidades hembra-cría suelen quedar disgregadas, con lo que aumenta el peligro para las crías, presas fáciles del lince en Doñana. El esperado aumento de la predación sobre las crías en este momento de hecho se corrobora con los datos sobre el régimen alimenticio del lince en Doñana (DELIBES, 1977) representados en Fig. 20 donde se observa que los cérvidos (gamo y venado, ya que no era posible diferenciar los pelos de ambas especies en los excrementos

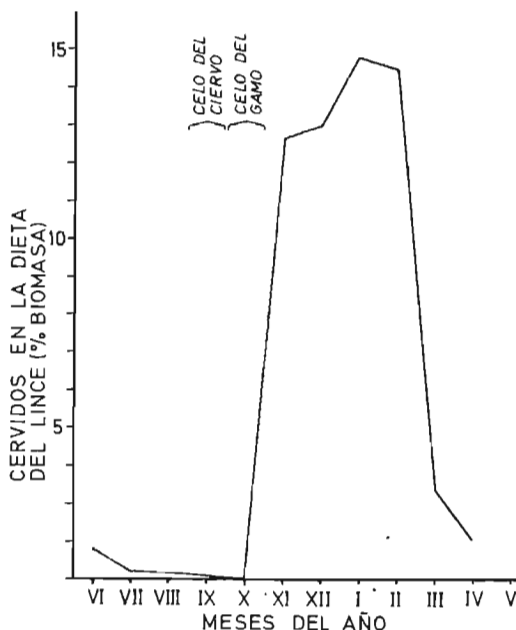


Fig. 20. Porcentaje de biomasa de cérvidos (ciervos y gamos) representada en la dieta alimenticia del lince en Doñana según Delibes (1977).

de lince analizados por DELIBES) aumentan su importancia como presas del lince, a partir precisamente del celo, época que no corresponde con la máxima disponibilidad de cérvidos (de hecho las crías nacen en primavera y verano), sino al parecer con la menor protección de las madres hacia sus crías.

Dos causas se apuntan para explicar este hecho:

- 1.º) LENT (1971), asegura que las relaciones materno-filiales se alteran a partir del comienzo del destete, que según DELIBES (1977) "coincide con el nuevo celo de la madre en *Cervus* y *Dama*".
- 2.º) En la época de celo, los machos se ocupan de recolectar hembras, apartando a éstas de sus crías, que quedan aisladas. Cuando ésto sucede, llaman desesperadamente a la madre emitiendo balidos. Los balidos de cría durante todo el período de estudio, en especial pasado el celo, fueron abundantes.

Según LENT (1971), la función prioritaria de las relaciones madre-cría consiste en la protección contra la predación, con lo que aumenta sustancialmente la probabilidad de que los jóvenes sean predados en esta época.

Así pues, durante el celo la efectividad de las unidades exploradora y defensiva disminuye, para dar paso a la unidad reproductiva. Esta lleva asociada una serie de comportamientos muy elaborados y diversos, por parte, sobre todo, del macho dominante, que pelea, persigue, emite el sonido de ronca, realiza marcajes, efectúa displays, copula, etc.

Diversos son los factores que influyen en la configuración de la estructura social de las unidades de acción. Unos a largo plazo, como la tasa de flujo genético, otros a corto plazo, como los coeficientes de interrelación y los parámetros de gregarismo. Son estos últimos los que se han considerado en este estudio, aplicados a las unidades sociales descritas: supergrupo, harén, grupo y subgrupo. Las hipótesis para explicar las cifras obtenidas ya se emitieron en los resultados de nuestras observaciones.

A partir de nuestros resultados y los de otros autores, llegamos a la conclusión de que el tamaño del grupo depende de factores tanto extrínsecos como intrínsecos. Entre los primeros se encuentran el alimento, predación, cobertura, tamaño del área de campeo, agua, fotoperíodos, hora del día y época del año. Entre los segundos se encuentran aquellos factores que dependen del comportamiento mismo, como lo son la red de interacciones, la posición del macho en el sistema social, las relaciones madre-hijo, etc.

Influencia del alimento en el tamaño del grupo

Una de las causas principales de la agregación es, según CROOK y GARTLAN (1966, en PEEK *et al.*, 1974), el modelo de disponibilidad de alimento en términos de dispersión y de variación estacional en su abundancia.

El límite superior del tamaño del supergrupo se verá afectado sobre todo por la variación estacional de la cantidad de alimento, y si el medio ambiente es fluctuante, "el tamaño de grupo óptimo normalmente será menor que el máximo teórico" (WILSON, 1975).

Si consideramos que las disponibilidades alimenticias para el gamo son fluctuantes en Doñana, como parece ser el caso, concluiremos que el tamaño del supergrupo observado está lejos de ser el máximo posible. En otras palabras, no puede haber más gamos en un área de los que ésta sea capaz de alimentar y si en ella disminuye el alimento estacionalmente, el máximo número de gamos alimentables serán los que permita la mínima cantidad de alimento proporcionada por el área.

Es de suponer que esta situación debe desarrollar una competencia intra-específica por la posesión de recursos. Quizás el resultado de ella haya sido la "adquisición" de un territorio determinado para cada supergrupo. Un trabajo interesante a realizar sería el medir las disponibilidades alimenticias de cada área de campeo de cada supergrupo y tratar de comprobar si hay supergrupos "privilegiados" o no en cuanto a la disponibilidad de alimento. Si ello fuera cierto quedaría probado que la competencia intraespecífica no se realizaría individuo a individuo, sino de una unidad explotadora a otra. Particularmente y a grandes rasgos, pensamos que sucede esto último.

Y decimos a grandes rasgos porque la competencia parece darse de supergrupo a supergrupo en cuanto a la posesión de hierba, pero en cuanto a la posesión de bellotas la competencia es de tipo individual, siendo los machos adultos quienes normalmente ingieren más cantidad de estos frutos. Para ello repelen al resto de los compañeros del grupo cuando cae alguna bellota de los alcornos. Los machos adultos son pues no sólo dominantes respecto al recurso "sexual", sino también respecto al "alimenticio".

La caída de la bellota tiene lugar inmediatamente después de la época de celo, durante la cual los machos dominantes prácticamente no ingieren alimento, por lo que esta fuente alimenticia debe ser muy importante para la reposición

de fuerzas en los depauperados machos dueños de harenes. Coincidente con este momento y no tan bueno para estos machos es la época de cacerías en el Parque Nacional.

La dispersión alimenticia parece influir de una forma más inmediata en el tamaño del grupo y no del supergrupo. De hecho los grupos más grandes se forman en praderas en las que el alimento se dispone uniformemente. Cuando por cualquier razón el alimento se concentra en zonas concretas, caso de la caída de la bellota, los grupos se reparten convenientemente, adoptando menor tamaño.

Al ser la actividad primordial del harén la reproducción, no parece existir relación entre el tamaño del harén y el de los recursos alimenticios, aunque este punto está por analizar en detalle.

Influencia de la predación sobre el tamaño del grupo

Ya se ha sugerido que la predación de las crías de gamo, presas preferidas del lince entre todas las clases de edad y sexo, aumenta a partir de la época de celo.

Esto tiene lugar cuando se relajan las estructuras sociales que mantienen los grupos durante el resto del año, con el consiguiente aumento de las crías independientes de sus madres y por tanto más indefensas respecto al felino.

El tamaño del grupo propiamente dicho no parece influir en este caso como factor inhibitorio de la predación, ya que esta función la cumplen sistemas de comportamiento defensivo con esa función específica, sistemas que forman parte y son causa principal de la estructura social característica del gamo.

La predación no ha desaparecido de Doñana con la extinción del lobo. Aparte de las cacerías periódicas, el lince ejerce hoy un importante control sobre la población de gamos (DELIBES, 1979). Según DELIBES, "la población de gamos está probablemente limitada por la falta de alimento y de biotopos apropiados. La predación por el lince sería entonces compensadora, estando los individuos que mueren a causa de la predación destinados a morir por otras causas si aquella no se diera. Muchos de los jóvenes matados por el lince estaban delgados, enfermos o huérfanos". La predación sí tendría influencia, pues, sobre el tamaño del supergrupo, controlándolo.

Así pues, la estructura social antipredación, seleccionada por los grupos de gamos y consistente en un completo sistema de comunicaciones principalmente visuales, sigue ejerciendo su función con toda vigencia. No encontramos re-

lación entre el tamaño del grupo y el nivel de predación, aunque se sugiere que los individuos solitarios están más expuestos a ella que los animales integrados en el grupo.

Influencia de la cobertura en el tamaño y cohesión del grupo

Como ya se indicó en los resultados, los grupos de mayor tamaño se registraron en zonas abiertas, tales como praderas y marisma. Esto sucedió en el postcelo, ya que durante el celo, como ya sabemos, todos los parámetros del gregarismo resultan trastocados.

Este hecho parece corresponder con una tendencia generalizada en cérvidos, pues aquellas especies adaptadas a hábitats boscosos suelen ser solitarias, o forman pequeños grupos, formando grandes rebaños los que ocupan hábitats abiertos.

Según CROOK (1970, en PEEK 1974) la tendencia a la agregación en grandes grupos puede tener una base fisiológica, en donde los grandes grupos reemplazan el papel de la cobertura vegetal para el individuo.

La cobertura vegetal también parece influir sobre el grado de cohesión de los grupos, habiéndose observado los grupos más compactos en las áreas donde la visibilidad era más escasa, donde los animales no perdían el contacto visual unos con otros. En las praderas el grupo puede adoptar una disposición más laxa, aunque aquí los gamos tampoco descartan la concentración en grupos muy compactos.

Por otra parte, la disposición de los grupos integrados en el supergrupo también varía según la permeabilidad visual. El área del supergrupo más estudiado no permitía la detección de los grupos entre sí por ser la vegetación muy densa en su zona. Los grupos que campeaban este área formaban unidades aisladas que se podían alejar unas de otras distancias considerables. Los grupos observados en zonas más abiertas tendían a estar más cercanos entre sí.

En resumen, nos encontramos con grupos de menor tamaño y más compactos en zonas de escasa visibilidad y rebaños grandes y dispersos en zonas abiertas.

Influencia del agua en el tamaño de los grupos

ALVAREZ et al. (1975 a) hallan que el tamaño de los grupos se corresponde a lo largo del año con el régimen de lluvias. La época de estudio fue de pocas

lluvias, siendo las charcas escasas y distanciadas entre sí. Así pues, los grupos del postcelo debían tener un tamaño superior al que adoptarían de estar el agua uniformemente repartida, situación que ocurre en la época de lluvias.

Influencia de la actividad en el tamaño y cohesión del grupo

El grupo, en general, suele hallarse pastando, desplazándose o descansando.

Los desplazamientos suelen hacerlos también en grupo, rara vez se trasladan individuos solitarios. Estos grupos viajeros suelen ser desgajamientos de otros grupos y van siempre comandados por una hembra guía, tomando en general los machos la parte trasera de la fila de viaje. Es decir, los grupos de viaje son en general de menor tamaño que los grupos de pastoreo.

Cuando pastan, los grupos están continuamente reorganizándose, formándose también subgrupos que varían en tamaño y composición rápidamente, siendo en general las hembras las que primeramente inician un cambio de posición. Estos grupos de pastoreo suelen ser muy compactos, todo lo contrario de lo que sucede cuando descansan, ya que suelen hacerlo muy esparcidos.

Influencia del tamaño del área de campeo en el tamaño del grupo

Dependiendo del tamaño del área que haya que campear en busca de alimento y de la dispersión de éste dentro del área, el supergrupo tendrá que hacer más o menos recorrido. Los individuos del supergrupo no suelen pastar en un sitio concreto todos juntos, sino que se reparten en diferentes grupos. Debido a la dispersión matinal y concentración nocturna de estos grupos, el supergrupo se comporta como si sufriese compresiones y expansiones diarias, en su tendencia de aprovechar al máximo las disponibilidades alimenticias. A mayor área de campeo, mayor dispersión alimenticia y menor tamaño de grupo, para un mismo supergrupo.

Influencia de la época del año y hora del día en el tamaño de los grupos

A medida que el tamaño del supergrupo tiende a aumentar el tamaño de los grupos tiende a disminuir, como se observa en la Figs. 8 y 11.

Ya se indicó que con el celo los parámetros del gregarismo se ven profundamente afectados. En el caso del supergrupo se explica el aumento de su tamaño conforme pasa el celo, con el aporte de individuos que los harenes vecinos. La disminución progresiva del tamaño de los subgrupos se corresponde con la disgregación de los harenes sumada a la dispersión producida por la maduración de la bellota.

En resumen, en la época de celo nos encontramos con harenes de tamaño aproximadamente constante y en el postcelo con grupos de pequeño tamaño y supergrupos que se engruesan progresivamente, alcanzando al fin el tamaño cúbico del precelo, antes de la disgregación en harenes.

*Influencia del sistema social del macho dominante
en el tamaño y cohesión del grupo*

Parece claro que el tamaño del harén, entre otros factores, depende de la habilidad del macho en controlar a las hembras y en repeler a otros machos. Así, el tamaño de un harén será el resultado del compromiso entre el número máximo de hembras controlables por un macho y el de hembras disponibles. Si el macho es muy fuerte, el factor limitante del tamaño del harén será solamente el número de hembras que éste pueda controlar.

No parece haber una diferencia grande en lo que a cohesión se refiere entre los grupos del celo y los del postcelo. Ambas clases de grupos suelen estar muy compactos. Sin embargo, mientras que los grupos del celo necesitan un macho pastor (macho dominante) para que no se disgreguen, los del postcelo mantienen la cohesión por sí mismos, mediante los comportamientos comunicativos con esta función concreta.

Hemos visto de qué depende el tamaño del grupo y cómo se ve afectado este parámetro por el aumento de la conducta agresiva por parte de los machos. Pasemos a hacer ahora consideraciones similares con el resto de los parámetros del gregarismo.

Así, por ejemplo, la variación en el número de grupos está en relación inversa a la del tamaño de los subgrupos, o bien, el número de grupos es un efecto del tamaño del grupo. Conforme los grupos se van haciendo más pequeños los individuos sobrantes tienden a unirse formando nuevos grupos. Si la correlación inversa entre número de grupos y tamaño de los grupos no es perfecta (ver Fig. 4 y 11), sólo se explica este efecto por el aporte de individuos

que recibió el supergrupo al final del período de estudio, individuos procedentes de los harenes vecinos.

Un supergrupo está compuesto por diversos grupos, pudiendo pertenecer cada uno de ellos a cualquiera de las cinco clases definidas en los resultados. Pues bien, la proporción de estas clases varió dentro del supergrupo a lo largo del período de estudio. Esa variación indica que durante el celo la mayoría de los grupos son heterosexuales, tendencia que cesa repentinamente con la desaparición del celo, para volver a incrementarse días después. Este hecho nos hace pensar que la curva de la Fig. 11 que representa la variación del tamaño de los subgrupos y la que representa la variación en incidencia de grupos heterosexuales (Fig. 15) son una muestra representativa de los acontecimientos fundamentales que tuvieron lugar durante la época de estudio y que permiten la extrapolación en el tiempo. Resultando de todo ello es la existencia de un período de celo muy corto, su cese repentino y la adopción de parámetros típicos de celo días después de este cese, aunque no de los comportamientos de celo. Es decir, si vuelve a dar un aumento del tamaño medio de los grupos y del número de subgrupos heterosexuales, pero los machos dominantes han cesado de repeler a los otros machos y de acosar y reagrupar a las hembras.

Notemos que las cinco clases de grupos definidas son un resumen de las que en realidad se forman. Las distintas clases de edad y sexo se pueden reunir de casi todas las maneras posibles, aunque su frecuencia es muy diferente, tal y como se observa en los Cuadro 10 y 11. De hecho la mejor manera de definir la época de estudio sería diciendo que es el período donde se forman con gran frecuencia subgrupos heterosexuales, en detrimento de los unisexuales.

Respecto a las entradas y salidas de individuos, podemos asegurar que, con respecto al supergrupo, éstas no alteran significativamente su tamaño. Con respecto a los grupos y durante la época de celo, las fugas de los harenes son muy restringidas, y las entradas no son frecuentes. Todo depende de la habilidad del macho en controlar sus hembras. Durante el postcelo, las entradas de individuos o de grupos a otros grupos se producen independientemente del tamaño del grupo receptor. Las salidas se producen cuando el grupo es más numeroso. Puede tratarse de un mecanismo de ajuste del tamaño del grupo.

Como ya se indicó en los resultados, el supergrupo puede ser considerado como una sociedad demográfica semicerrada, en la cual los parámetros poblacionales son dependientes del tamaño del grupo.

Otro tipo de agregación es la sociedad casual y a ésta se acomodaba las definidas como grupos y subgrupos. A su vez, las agregaciones casuales, según

sus funciones, se dividen en dos clases diferentes: "las pasivas, con unidades nucleares que relajan temporalmente su agresión mutua, para poder utilizar un recurso común, y las activas, en las cuales los miembros cooperan para alcanzar un objetivo común" (WILSON, 1975).

Corresponde con la definición de *sociedad casual pasiva* la que adoptan los subgrupos de gamos en el postcelo, pues una de las funciones de tal agrupación es la explotación de la fuente de alimento, la cual puede estar distribuida uniformemente o no. En las praderas del borde de las marismas de Doñana el alimento está regularmente distribuido, adoptando en ellas los subgrupos de gamos una distribución más regular, observándose también una disminución de los intercambios de individuos entre los subgrupos. Cuando el forraje está disperso, las entradas y salidas de individuos a los grupos se producen con mucha mayor frecuencia y el grupo cambia caleidoscópicamente en su tamaño y composición en período reducido de tiempo.

Un tipo de *sociedad casual activa* la adopta el gamo durante la época de celo, durante la cual la sociedad temporal tiene una clara función: la reproducción. En este tipo de asociación la frecuencia de entradas y salidas es menor, ya que el macho dominante se ocupa de que no se produzcan fugas de hembras que son las que contribuyen en mayor medida a la composición de los subgrupos heterosexuales (ver Figs. 17 y 18). Los únicos individuos "viajeros" por esas fechas son los machos desposeídos, que vagan continuamente, y el propio macho dominante que recorría frecuentemente su área de campeo.

A estas alturas ya resulta más fácil comprender el significado de un grupo de gamos. Como se desprende de lo hasta aquí dicho, las causas de la agregación han sido atribuidas a defensa contra predadores y al modelo de disponibilidad de alimento en término de dispersión (que efectuará un control inmediato o primario sobre el tamaño del grupo) y variación estacional en su abundancia, que será el que efectúe el control último sobre el tamaño del grupo.

Durante la época de celo, las necesidades de agrupación serán de otro tipo, centrándose únicamente en la reproducción.

Predación y explotación eficaz de los recursos no dejan de ser dos factores externos que han impulsado a desarrollar un sistema comunicativo para "entenderse", especialmente bien elaborado en las facetas que les resultan más útiles: los comportamientos antipredación y reproductivo. Para ello los gamos presentan una "amistad" cuyo eje primordial se centra en la estabilidad de las relaciones madre-cría, y en menor grado, de las relaciones entre grupos de hembras, agrupadas con sus respectivas crías (esta sería la unidad defensiva).

Los machos, por su parte, están agregados a los grupos de hembras, aunque mostrando tendencia a la independencia, al igual que los subadultos, no permaneciendo nunca durante el postcelo mucho tiempo en el mismo grupo de hembras. La tendencia de los machos a agruparse entre sí aparecerá más tarde durante el invierno, ya que durante todo el período de estudio los machos permanecieron integrados en grupos de hembras, excepto en los días en que acabó el celo (16-17 de octubre), momento en que son frecuentes los machos solitarios.

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer en primer lugar al Dr. Fernando Alvarez su dirección y apoyo moral para la realización de este trabajo. Al Dr. Javier Castroviejo, que en todo momento puso a mi disposición los medios de la Estación Biológica de Doñana. A Enrique Collado por sus innumerables sugerencias a lo largo de todo el trabajo además de realizar varias figuras.

A todos los compañeros y amigos de la Estación Biológica, que son muchos. A Montemayor Mora y Marta González, sin las que este trabajo no hubiera podido ser realizado.

A Enrique Jiménez por la realización del resto de las figuras. A Ilse Blümm por pasar a máquina el original.

RESUMEN

Lo indefinido del concepto de grupo social nos ha llevado en el presente trabajo a aplicar para el gamo los conceptos más concretos de supergrupo, grupo, subgrupo y harén. A partir de ellos se han elaborado los principales parámetros de gregarismo: número de asociaciones, su tamaño, composición y clases, entradas y salidas de individuos a ellas y grado de cohesión-dispersión. Para ello se efectuaron recorridos de itinerario fijo y observaciones en un área concreta. Las mediciones se realizaron durante la época de celo y en días inmediatos a su terminación.

De nuestros resultados se deduce que la función del supergrupo es aprovechar eficazmente los recursos ambientales, de ahí que la hayamos denominado unidad explotadora. La función del grupo parece ser de defensa contra la predación (unidad defensiva) y la del harén la función reproductora (unidad reproductiva).

Se ha comprobado que los parámetros demográficos de esta población son dependientes del tamaño del grupo. Por otra parte, el tamaño y cohesión del grupo aparecen relacionados con la abundancia de alimento, la predación, cobertura, presencia de agua, actividad, tamaño del área de campeo, época del año, hora del día y sistema social del macho dominante. Los grupos de mayor tamaño correspondieron con los harenes de la

época de celo. Los supergrupos fueron aumentando de tamaño en el postcelo con la llegada de individuos procedentes de los recién desintegrados harenes vecinos. Los supergrupos y harenes son de tamaño constante y el grupo de tamaño muy inestable.

Las clases de grupos que más abundaron durante todo el período de estudio (celo y postcelo) fueron las definidas como macho-hembras y machos-hembras, es decir, grupos heterosexuales. Según ello, los machos no se separan de las hembras inmediatamente terminado el celo.

Las hembras son los individuos más abundantes dentro de los grupos heterosexuales, aunque después del celo hay un gran incremento del número de machos, coincidente este aumento con el fin de las repulsiones que éstos ejercen entre sí.

Los machos son dominantes no sólo respecto al recurso "sexual" (hembras receptoras), sino también respecto al "alimenticio", como se pudo observar durante la época de caída de la bellota.

Respecto a las entradas de individuos a los grupos sociales, apuntaremos que éstas se producen independientemente del tamaño del grupo. Las salidas de individuos de los grupos tienen lugar sobre todo cuando los grupos son numerosos, por lo que podría tratarse de un mecanismo de ajuste del tamaño del grupo.

Decimos que una sociedad es casual cuando se forma y disipa tan rápidamente que sus parámetros demográficos no afectan a sus propiedades estadísticas; una sociedad es demográfica cuando sus propiedades estadísticas sí se ven afectadas por sus tasas de natalidad y mortalidad. Según ello, el supergrupo se ajusta a la definición de sociedad demográfica, el harén lo asociaríamos a sociedad casual activa y el grupo a una sociedad casual pasiva.

RESUMÉ

Le concept de groupe social étant très indéfini, nous avons appliqué pour ce travail sur le daim, les concepts plus précis de super-groupe, groupe, sous-groupe et harem. A partir de là, nous avons élaboré les principaux paramètres du grégarisme: nombre d'associations, taille, composition et classes, entrées et sorties des individus et degré de cohésion-dispersion. A cet effet, nous avons parcouru un itinéraire fixe et relevé les observations dans un endroit concret. Les mesures furent prises lors de la période de reproduction et les premiers jours qui la suivirent.

De nos résultats nous déduisons que le rôle du super-groupe est de profiter efficacement des ressources de l'environnement: nous l'avons donc appelé unité exploitatrice. Le rôle du groupe semble être celui de la défense contre les prédateurs (unité défensive) et celui du harem la reproduction (unité reproductive).

Nous avons vérifié que les paramètres démographiques de cette population dépendent de la taille du groupe. D'autre part, la taille et la cohésion du groupe ont une étroite relation avec l'abondance de l'alimentation la prédation, l'abri, la présence d'eau,

l'activité, la surface de Domaine vital, l'époque de l'année, l'heure du jour et le système social du mâle dominant. Les groupes les plus importants ont correspondu aux harems de la période de reproduction. Les super-groupes ont augmenté juste après la période de reproduction, grâce à l'arrivée d'individus venant des harems voisins récemment désintégrés. Les super-groupe et harems ont une taille constante et le groupe une taille très variable.

Les classes de groupes les plus abondantes pendant toute la période d'étude (reproduction et post-reproduction), furent celles de mâle-femelles et mâles-femelles, c'est-à-dire groupes hétérosexuels. Les mâles donc, ne se séparent pas immédiatement des femelles après la reproduction.

Les femelles sont les individus les plus nombreux à l'intérieur des groupes hétérosexuels, bien qu'après la reproduction il y ait une augmentation certaine du nombre des mâles qui coïncide avec la fin de l'aversion qu'ils ressentaient entre eux.

Les mâles sont dominants non seulement dans le domaine de la sexualité mais aussi dans celui de l'alimentation, nous avons pu l'observer à l'époque de la chute des glands.

Quant aux entrées des individus dans les groupes sociaux, elles sont indépendantes de la taille du groupe. Les départs d'individus ont lieu surtout quand les groupes sont nombreux, il pourrait donc s'agir d'un mécanisme de réajustement de la taille du groupe.

Nous disons qu'une société est fortuite quand elle se forme et se dissout avec tant de rapidité que ses paramètres démographiques n'affectent pas ces propriétés statistiques; une société est démographique quand ses propriétés statistiques sont affectées par ses taux de natalité et de mortalité. Le super-groupe rejoint donc la définition de société démographique, le harem celle de société fortuite active et le groupe celle de société fortuite passive.

BIBLIOGRAFÍA

- ALVAREZ, F., F. BRAZA y A. NORZAGARAY (1975-a): Estructura Social del gamo (*Dama dama*, Mammalia, Cervidae), en Doñana. *Ardeola*, 21 (Especial): 1.129-1.142.
- , — y — (1975-b): The use of the Rump Patch in the Fallow Deer (*D. dama*) *Behaviour*, 56 (3/4): 298-308.
- AZCÁRATE, T. (1980): Sociobiología del capibara. *Doñana Act. Vert.* 7 (6).
- BRAZA, F. (1975): Censo del gamo (*D. dama*) en Doñana. *Naturalia Hispánica*, núm. 3. ICONA.
- BROWN, J. L. (1975): *The evolution of behaviour*. W. W. Norton & Co. Inc. New York.
- DELIBES, M. (1980): El lince ibérico: Ecología y Comportamiento Alimenticios en el Coto de Doñana. *Doñana Act. Vert.* 7 (3).
- (1979): Colloque Lynx, octobre 1978 Strasbourg, France. (en prensa).

- EIBL-EIBESFELDT, I. (1974): *Etología*. Ediciones Omega, S. A. Barcelona.
- KING, J. A. (1973): The ecology of aggressive behaviour. *Ann. Review of Ecol. and System.* (4): 117-137.
- LENT, P. C. (1971): Mother-Infant Relationships in Ungulates. Reprinted from: *The papers of an International Symposium on the Behaviour of Ungulates and its relation to management*. The University of Calgary, Alberta, Canadá.
- PBEK, J. M., R. E. LERESBHE y D. R. STEVENS (1974): Dynamics of Moose Aggregations in Alaska, Minnesota, and Montana. *J. Mammal*, 55 (1): 126-137.
- WILSON, E. O. (1975): *Sociobiology. The New Synthesis*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusets, and London, England.

(Recibido 16 jun. 79)

PABLO J. JODRA ARILLA
Estación Biológica de Doñana
C/ Paraguay, 1-2
SEVILLA-12 (España)

NOTAS

PRIMEROS DATOS SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DE *Cobitis calderoni* BACESCU, 1961 (PISCES, COBITIDAE) EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

Después de la revisión del género *Cobitis* L. llevada a cabo por BACESCU (1961), las especies que se admiten de dicho género en España son *C. paludicola* DE BUEN, 1930; *C. baasi* KLA.SEWITZ, 1957 y *C. Calderoni* BACESCU, 1961. Sobre esta última es-



Fig. 1. Distribución geográfica de *C. calderoni* Bac. en la Península Ibérica. Los círculos negros muestran las localidades nuevas dadas en esta nota. El círculo blanco indica la localidad típica dada por BACESCU en 1961. Los triángulos negros son las localidades que L. LOZANO REY da para *Acanthopsis taenia*, y que después de estudiar nosotros los ejemplares consideramos que deben ser adjudicadas a *C. calderoni*.

pecie se han realizado algunos trabajos referentes a la electroforesis de sus proteínas séricas y sarcoplasmáticas (GROSSU et al. 1971) y a su morfología interna (BACESCU-MESTER, 1965 y MESTER, 1973); encaminados todos ellos a resolver su posición taxonómica, no aclarada todavía pues los estudios bioquímicos la aproximan más al género *Sabanejewia* Vld. que al género *Cobitis* L.

Por otra parte no se habían capturado ejemplares de *C. calderoni* fuera de su localidad típica (río Arlanzón, Burgos) desconociéndose por tanto el área que ocupaba en la Península Ibérica.

En este trabajo se dan los primeros datos sobre la distribución de esta especie, que hemos encontrado muy abundante en las cuencas de los ríos Ebro y Duero (Apéndice 1, Figura 1), mientras que en el río Tajo sólo la hemos hallado en dos de sus afluentes: ríos Lozoya y Jarama. *C. Calderoni* se ha encontrado en estos ríos en sus tramos altos, conviviendo con *C. paludicola* en las zonas más bajas de su distribución: Casas de Uceda, río Jarama. En esta localidad hemos observado que mientras *C. calderoni* ocupa los lugares más pedregosos y con menos materia orgánica en descomposición, *C. paludicola* se halla en sitios arenosos, con abundancia de raíces y restos vegetales.

En la cuenca del río Ebro se ha encontrado también *C. paludicola* pero únicamente en el Delta, zona con unas características ecológicas muy diferentes de las del resto de la cuenca ocupada por *C. calderoni*, y por otra parte muy parecidas a las albuferas y lagunas litorales mediterráneas en las que existe también *C. paludicola*.

Así mismo hemos podido comprobar que los ejemplares citados como *Acanthopsis taenia* L. por L. LOZANO REY (1935) en Zaragoza y en el río Bernesga en León, y que se conservan en el Museo de Ciencias Naturales de Madrid, pertenecen a la especie *C. calderoni*.

BIBLIOGRAFÍA

- BACESCU, M. (1961): Contribution à la systématique du genre *Cobitis* description d'une espèce nouvelle, *Cobitis calderoni*, provenant de l'Espagne. *Rev. Roum. Biologie Bucharest* VI, 4, 435-448.
- BACESCU-MESTER, L. (1965): Contributions à l'étude morphologique comparée des capsules vésicales et de l'appareil de Weber chez quelques groupes d'espèces du genre *Cobitis*. *Trav. du Mus. d'Hist. Nat. "Gr. Antipa"* 5: 247-261.
- GROSSU, A.; MESTER, L. y TESIO, C. (1971): Etude électrophorétique des protéines sériques et sarcoplasmiques, appliquée à la systématique de la famille Cobitidae (Pisces). *Trav. du Mus. d'Hist. Nat. "Gr. Antipa"*, 11: 339-346.
- LOZANO REY, L. (1935): Los peces fluviales de España. *Mem. Real Acad. de Cienc. E.F.N. Madrid. Serie Cienc. Nat.*, 11.

MESTER, L. (1973): La morphologie comparée de la Ceinture scapulaire chez quelques de génes de poissons de la famille Cobitidae. *Trav. du Mus. d'Hist. Nat. "Gr. Antipa"*, 13: 333-344.

(Recibido 5 May. 1980)

IGNACIO DOADRIO
Centro de Zoología Aplicada
Avda. de Portugal s/n
MADRID-11 (España)

Apéndice 1

1.—Río Cinca, Fraga (Huesca) 31-7-1977, 4 ejemplares colectados por G. Vigal e I. Doadrio. 2.—Río Aragón, Caparrosos (Navarra) 9-1979, 2 ejemplares colectados por J. Elosegui y J. Alvarez. 3.—Río Aragón, Milagro (Navarra) 9-1979, 2 ejemplares colectados por J. Elosegui y J. Alvarez. 4.—Río Ebro, San Adrián (Navarra) 9-1979, 2 ejemplares colectados por J. Elosegui y J. Alvarez. 5.—Río Ebro, Mendavia (Navarra) 9-1979, 2 ejemplares colectados por J. Elosegui y J. Alvarez. 6.—Río Najerilla, Somalo (Logroño) 5-10-77, 2 ejemplares colectados por P. Garzón, F. Palacios e I. Doadrio. 7.—Río Oja, Castañares de Rioja (Logroño) 20-8-1979, 9 ejemplares colectados por B. Elvira. 8.—Río Tirón, Fresno del río Tirón (Burgos) 8-10-1977, 72 ejemplares colectados por P. Garzón, B. Ramos, F. Palacios e I. Doadrio. 9.—Río Trueba, Villalazara (Burgos) 24-8-1978, 21 ejemplares colectados por F. Palacios y B. Ramos. 10.—Río Lobos, Ucero (Soria) 3-10-77, 59 ejemplares colectados por M. Aymerich, I. Ballarín e I. Doadrio. 11.—Río Arlanza, Lerma (Burgos) 29-9-1977, 31 ejemplares colectados por P. Garzón, M. Almerich, I. Ballarín e I. Doadrio. 12.—Río Arlanzón, San Millán (Burgos) 19-8-1979, 9 ejemplares colectados por B. Elvira. 13.—Río Valdavia, Bárcena de Campos (Palencia) 10-11-1978, 2 ejemplares colectados por M. Meijide. 14.—Arroyo Valdeporquero, Pedrosa del Rey (León) 10-8-1979, 13 ejemplares colectados por F. Palacios. 15.—Río Cea, Mondreganes (León) 27-8-1979, 7 ejemplares colectados por B. Elvira. 16.—Río Cea, Sahagún (León) 20-8-1978, 8 ejemplares colectados por B. Elvira. 17.—Río Valderaduey, Sahagún (León) 20-8-1978, 11 ejemplares colectados por B. Elvira. 18.—Río Orbigo, Cebrones del Río (León) 14-7-1977, 11 ejemplares colectados por F. Palacios e I. Doadrio. 19.—Río Omañas, Las Omañas (León) 1977, 6 ejemplares colectados por J. Gisbert y J. Melendro. 20.—Río Rianza, Languilla (Segovia) 29-9-1979, 74 ejemplares colectados por P. Garzón, F. Palacios e I. Doadrio. 21.—Río Duratón, Cerezo de Abajo (Segovia) 3-6-1977, 17 ejemplares colectados por M. Aymerich, A. San Miguel e I. Doadrio. 22.—Río Duratón, Duruelo (Segovia) 18-6-78, 3 ejemplares colectados por B. Elvira. 23.—Río Cega, Rebollo (Segovia) 2-6-1977, 3 ejemplares colectados por M. Aymerich, A. San Miguel e I. Doadrio. 24.—Río Voltoya, Urraca Miguel (Ávila) 10-9-1978, 2 ejemplares colectados por B. Elvira. 25.—Río Lozoya, Pinilla (Madrid) 6-10-1978, 25 ejemplares colectados por J. Lobon, F. Palacios e I. Doadrio. 26.—Río Jarama, Casas de Uceda (Guadalajara) 28-4-1980, 6 ejemplares colectados por J. Lobon y F. Palacios. 27.—Zaragoza (Zaragoza), 6 ejemplares colectados por Pérez. 28.—Río Bernesga, León (León) 7-1914, 2 ejemplares colectados por Boscá. 29.—Río Arlanzón, Burgos (Burgos), 210 ejemplares colectados por E. Calderón.

SOBRE LA EXISTENCIA DE *Telestes soufia* RISSO, 1826
Y *Leuciscus leuciscus* (LINNAEUS, 1758) EN ESPAÑA

Algunos autores (GISBERT, 1911; PÉREZ-ARCAS, 1923 y otros) han citado a estas especies *Telestes soufia* Risso, 1826 y *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) en la Península Ibérica, sin embargo, a partir de los trabajos de DE BUEN (1930) y LOZANO REY (1935) se ha considerado que sus áreas de distribución no incluyen ni España ni Portugal.

HILLENIIUS (1965) en base a 16 ejemplares recolectados por él mismo, cita a estas especies en las cuencas de los ríos Ebro, Duero y Guadalquivir.

En este trabajo, hemos estudiado 8 de los ejemplares utilizados por este autor que se encuentran depositados en el Museo de Zoología de Amsterdam, no habiendo podido, desgraciadamente, completar todo el material.

Tal y como se observa en el Cuadro I, sólo los ejemplares del río Adaja (cuenca del Duero) tienen los dientes faríngeos en dos filas (5,2:2,5) por lo que podrían ser incluidos en el género *Telestes*, pero difieren de éste por el color de la cavidad peritoneal (claro en vez de negro); número de escamas bajo (43 en ambos ejemplares) y falta de una banda longitudinal bien marcada. Se trata, por ello, de ejemplares de *Leuciscus cephalus cabeda* (Risso, 1826), especie ampliamente representada en esta cuenca.

En cuanto al resto de los ejemplares no nos explicamos como han podido ser identificados como *T. soufia* y *L. leuciscus* pues se trata de una muestra muy heterogénea que incluye *Rutilus arcasi* (Steindachner), *Rutilus alburnoides* (Steindachner) *Chondrostoma toxostoma* Vallot y *Leuciscus cephalus* (Linnaeus), cuyas características pueden verse en el mismo Cuadro I.

Por todo ello y a pesar de la falta de ocho ejemplares estudiados por HILLENIIUS creemos que es suficiente para considerar que éstos han sido mal determinados y que no hay base para creer que estas especies puedan estar representadas en la fauna ibérica.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. H. Nijssen del Museo de Zoología de Amsterdam que puso a nuestra disposición los ejemplares estudiados, y a P. Garzón y P. Rovira que nos ayudaron en la realización.

BIBLIOGRAFÍA

- DE BUEN, F. (1930): Notas sobre la fauna ictiológica de nuestras dulces. *Inst. Esp. Ocean. Notas y Resúmenes*. Serie II, núm. 46.
- GIBERT, A. (1911): Fauna Ictiológica de Catalunya. *Bull. Inst. Catal. Hist. Nat. Barcelona*.

Cuadro 1

Características de los ejemplares colectados: N.º col.=Número de colección; Esc.=Número de escamas en la línea lateral; RAD=Número de radios en la aleta dorsal; RAA=Número de radios en la aleta anal; LPrC=Longitud precaudal; LC=Longitud cefálica; HM=Altura máxima del cuerpo; LAC=Longitud de la aleta caudal; D.F.=Dientes faríngeos (D, derecho e I izquierdo); Det: Hillenius=Determinación hecha por HILLENIOUS (1965); P=Posición taxonómica de los ejemplares estudiados.

N.º Col	Esc.	RAD	RAA	LPrC	LC	HM	LAC	D.f. D:I	Det: Hillenius	P
ZMA 104495 S. ^a Montroig	53	8	9	54,7	14,4	10,6	12,2	¿:6	<i>L. leuciscus</i>	<i>Ch. toxostoma</i>
ZMA 104500 S. ^a Montroig	45	7	7	57,2	15,0	13,3	10,0	¿:5	<i>L. leuciscus</i>	<i>R. arcasi</i>
ZMA 104500 S. ^a Montroig	44	7	7	73,1	18,8	17,9	12,5	¿:5	<i>L. leuciscus</i>	<i>R. arcasi</i>
ZMA 104498 Río Adaja	43	8	8	62,3	17,8	16,6	?	5,2:2,5	<i>T. soufia</i>	<i>L. cephalus</i>
ZMA 108678 Río Adaja	43	8	8	41,4	11,3	8,2	8,7	5,2:2,5	<i>T. soufia</i>	<i>L. cephalus</i>
ZMA 104499 Córdoba	42	7	8	59,5	15,5	14,4	?	faltan	<i>T. soufia</i>	<i>R. alburnoides</i>
ZMA 104497 Río Aragón	43	7	7	61,2	15,4	16,0	?	faltan	<i>T. soufia</i>	<i>R. arcasi</i>
ZMA 108679 Río Adaja	44	7	7	51,2	12,4	11,6	8,4	¿:4	<i>T. soufia</i>	<i>R. arcasi</i>

Notas

295

- HILLENIUS, D. (1965): Two new fishes for the fauna of Spain: *Leuciscus* (= *Telestes*) *soufia* Risso, 1826 and *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758). *Beaufortia* 149 (13): 1-4.
- LOZANO-REY, L. (1935): Los peces fluviales de España. *Mem. Real Acad. Cienc. Exac. Fis. y Nat.* 5: 1-390.
- PÉREZ-ARCAS, L. (1921): Ictiología Ibérica. *Rev. Real Acad. Cienc. Exac. Fis. y Nat.* t.: 19.

(Recibido 21 oct. 80)

J. LOBÓN-CERVIA e I. DOADRIO
 Centro de Zoología Aplicada (ICONA)
 Recinto Ferial de la Casa de Campo
 Avda. de Portugal s/n
 MADRID-11 (España)

LA DISTRIBUCIÓN DE *Hemidactylus turcicus* EN LA PROVINCIA DE CÓRDOBA

La salamanquesa rosada se distribuye en la península ibérica por toda la zona costera desde Gerona hasta Lisboa (ARNOLD y BURTON, 1978); y con una penetración hacia el interior que llega, como máximo, hasta Jaén, sur de la provincia de Córdoba y Sevilla; existen también colonias en las ciudades de Badajoz y Cáceres? (MARTÍNEZ RICA, 1974); aunque éstas citas, dada la marcada antropofilia de ésta especie, se pueden considerar como producto de colonizaciones más o menos recientes.

En la provincia de Córdoba, prospecciones zoológicas llevadas a cabo durante los últimos cinco años, han arrojado entre otros, datos muy interesantes acerca de la distribución de ésta salamanquesa. Las observaciones que poseemos son las siguientes (fig. 1):

1. En dos cortijos situados a 15 kms al norte de Baena, todas las salamanquesas observadas (n=6) entre el 1-15-IX-79 pertenecían a esta especie. En Baena sólo se ha observado a *Tarentola mauritanica*.
2. En Córdoba capital se realizó un conteo el día 18-IX-79 de salamanquesas en las paredes del barrio judío en aproximadamente 600 metros de recorrido, (las salamanquesas se agrupan para cazar en las paredes aprovechando la luz de las farolas de alumbrado público), contabilizándose más de dos centenares de *Tarentola mauritanica* contra un sólo ejemplar de *Hemidactylus* que fue capturado.
3. El 20-X-79 a 35 kms al W de la capital y en plena Sierra Morena, se encontró un ejemplar de *Hemidactylus turcicus* en el interior de un nido de

Hirundo daurica situado en el techo de un pequeño puente. FRANCO y FERNÁNDEZ PARREÑO, (1978), citan también a *Tarentola mauritanica* en nidos de la misma golondrina y sugieren su utilización como lugares de invernada, opinión que compartimos a la vista de la marcada inactividad del ejemplar capturado. Por otra parte, MELLADO et al., (1975) no citan a esta especie como integrante de la comunidad de Saurios de Sierra Morena, por lo que esta observación amplía considerablemente hacia el interior de la península el área de distribución de la salamanesca rosada.

4. Por último, otro ejemplar fue capturado el 27-IV-80 en los edificios de la Universidad Laboral, donde hasta la fecha sólo se conocía la existencia de *Tarentola mauritanica*.

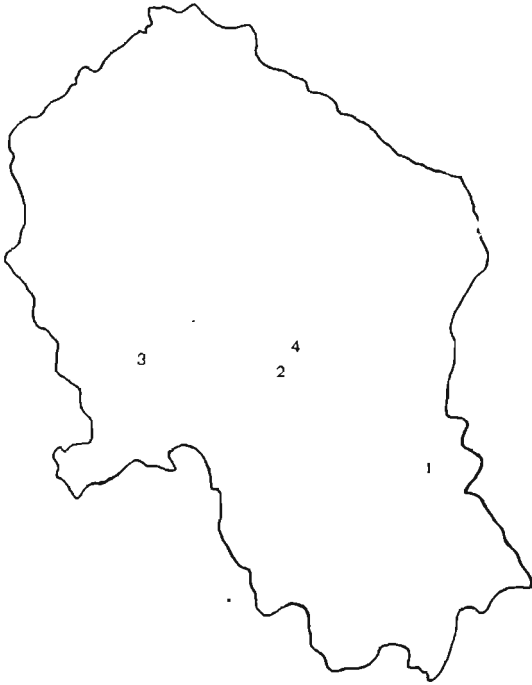


Fig. 1

BIBLIOGRAFÍA

- ARNOLD, E. N. y BURTON, J. A. (1978): *A field guide to the Reptiles and Amphibians of Britain and Europe*. Ed. Collins. London. 272 p.

- FRANCO, A. y FERNÁNDEZ PARREÑO, F. (1978): Observaciones de *Tarentola mauritanica* en nido de *Hirundo daurica*. *Doñana, Acta Vertebrata*, 5: 105.
- MARTÍNEZ RICA, J. P. (1974): Contribución al estudio de la biología de los geconidos ibéricos. *Pub. Cent. Piren. Biol. Exp.*, 5: 1-291.
- MELLADO, J., AMORES, F., PARREÑO, F. e HIRALDO, F. (1975): The structure of a Mediterranean lizard community. *Doñana Acta Vertebrata*, vol. 2, núm. 2: 145-160.

(Recibido 8 may. 1980)

L. F. LÓPEZ JURADO, M. RUIZ CABALLERO,
R. SANTABELLA y J. GALLEGO HUIDOBRO
Laborat. de Etología
Fac. de Ciencias Biológicas
CÓRDOBA (España)

PREDACIÓN DE *Vipera latastei* SOBRE *Mustela nivalis*

Una comadreja fue hallada en el estómago de una víbora de Lataste hembra, de 428 mm de longitud cabeza-cuerpo y 62 mm de cola, capturada en la primera quincena de Mayo de 1979 en Sierra Morena, término de Posadas (Córdoba) a las 8 de la mañana, una media hora después de amanecer (ambas horas locales).

La comadreja estaba recién ingerida cubierta totalmente por una fina película de baba y presentaba la mordedura en el punto medio del dorso. Se trataba de una hembra cuyas medidas corporales eran: longitud cabeza-cuerpo, 188 mm; cola, 45 mm; pie posterior, 20 mm y oreja, 12,4 mm.

Como contenido gastro-intestinal se encontraron exclusivamente escasos pelos de micromamífero indeterminado en el intestino.

El cráneo, cuyas suturas no estaban marcadas presentaba las siguientes dimensiones: longitud total, 34,2 mm; longitud cóndilo-basal, 34,8 mm; estrechamiento postorbitario, 6,4 mm; anchura zigomática, 17,9 mm; serie dental superior, 9,5 mm; serie dental inferior, 10,8 mm y mandíbula 18,3 mm.

La comadreja, por su condición de ser el carnívoro más pequeño, al mismo tiempo que predador es presa de determinadas especies. En España aparece, aunque siempre en escasa cantidad, en los regímenes alimenticios de diversas rapaces diurnas y nocturnas. POWELL (1973, *Jour. of Mammal.*, 54 (1): 259-263) en Estados Unidos y para diversas especies de comadreas, demostró que el control de sus poblaciones se ejerce más a través de la densidad de micromamíferos-presa disponibles que por la predación de las rapaces, aunque bajo ciertas condiciones, ésta puede ser más efectiva que aquella.

Por último deseamos agradecer a D. Juan Baena la captura de la víbora y su posterior donación a los autores, que ha hecho posible la publicación de esta nota.

(Recibido 30 may. 80)

LUIS F. LÓPEZ JURADO y MIGUEL RUIZ CABALLERO
Lab. de Etología
Fac. de Ciencias Biológicas
Avda. Medina Azahara
CÓRDOBA (España)

SOBRE LAS POBLACIONES DE *Podarcis* EN EL MACIZO DE GUADARRAMA

Una de las cuestiones más delicadas que presenta la sistemática de las lagartijas españolas del género *Podarcis*, se refiere a la diferenciación de *taxa* dentro de la especie *P. hispanica*. KLEMMER (1959), establece cinco subespecies que reconocen MERTENS y WERMUTH (1960) en la lista patrón de los anfibios y reptiles europeos. Posteriormente una de dichas subespecies, *Lacerta hispanica bocagei*, ha sido elevada al rango de especie como *Podarcis bocagei*; esta diferenciación a nivel específico ha sido generalmente aceptada (ARNOLD y BURTON, 1978).

Con motivo de un estudio sobre las comunidades de lagartos existentes a lo largo de un gradiente de altitud en el macizo de Guadarrama (Madrid), hemos tenido la oportunidad de analizar diversas poblaciones de "*Lacerta hispanica*".

En las poblaciones situadas por debajo de los 1.470 metros de altitud en vertiente sur, en dominio mediterráneo existe un pequeño *Podarcis* (ver Cuadro 1) que hemos asimilado a *Podarcis hispanica hispanica*. Por el contrario, las laderas de la sierra están

Cuadro 1

Características de dos poblaciones de *Podarcis* en la vertiente sur del Macizo de Guadarrama.

Especie	Altitud	l. c. c.
<i>Podarcis bocagei</i>	1.375-1.850 m	57,3-69,5 (63.539) n=26
<i>Podarcis hispanica hispanica</i>	900-1.470 m	51,1-64,2 (57.391) n=23

l. c. c. indica la longitud de cabeza y cuerpo.

habitadas por poblaciones de mayor tamaño y robustez que son asimilables a *Podarcis bocagei*. Las diferencias en tamaño entre ambas poblaciones es grande y estadísticamente significativa ($t=6.485; P<.001$).

Las diferencias en la distribución geográfica de ambas son acentuadas y sólo hemos encontrado una localidad a 1.470 metros en que las dos especies coexisten aunque no se superponen, estando *P. hispanica* restringida a roquedos muy soleados con presencia de roble y encina, en tanto que *P. bocagei* coloniza roquedos en el bosque de pino silvestre, en umbria.

Se considera a *P. bocagei* como distribuida por el noroeste de la península ibérica (Galicia y norte de Portugal). El hallazgo de la especie en el macizo de Guadarrama, donde se encuentra ampliamente distribuida (laderas sur entre 1.375 y 1.850 metros y por encima de 1.200 en laderas norte) hace suponer que habita todo el sistema central, perteneciendo al grupo de especies procedentes del Núcleo Noroccidental (SALVADOR, 1974) que han colonizado el sistema central.

BIBLIOGRAFÍA

- ARNOFD, E. N. y J. A. BURTON (1978): *A field guide to the reptiles and amphibians of Britain and Europe*. Collins. London.
- KLEMMER, K. (1959): Systematische Stellung und Rassengliederung der Spanischen Mauereidechse, *Lacerta hispanica*. *Senck. biol.*, 40: 245-250.
- MERTENS, R. y H. WERMUTH (1960): *Die Amphibien und Reptilien Europas*. Verlag W. Kramer. Frankfurt a. M.
- SALVADOR, A. (1974): *Guía de los anfibios y reptiles españoles*. Instituto para la conservación de la naturaleza. Madrid.

(Recibido 9 Jul. 1980)

JESÚS MELLADO y GASPAR OLMBDO
Museo Nacional Ciencias Naturales
Castellana, 80
MADRID-6 (España)

DATOS SOBRE LA REPRODUCCIÓN DE *Lacerta vivipara* EN LA CORDILLERA CANTÁBRICA

La lagartija de turbera, *Lacerta vivipara* es considerada generalmente como especie que da a luz crías vivas, de ahí su nombre. Así, SALVADOR (1974) la denomina ovovivípara, indicando que en el sur de su distribución: "la eclosión puede retrasarse varios días después de la puesta". Por su parte, ARNOLD y BURTON (1978) señalan que "a veces pone huevos" en el sur de su área de distribución.

Durante el mes de agosto de 1980 hemos tenido la oportunidad de observar un

total de 16 puestas de esta especie en varias localidades próximas entre sí y situadas en la zona más oriental de la cordillera cantábrica, en el sur de Santander y Norte de Burgos (Cuadro 1).

Cuadro 1

Loc.	Fecha	Altura	N.º Puestas	N.º huevos sanos	N.º huevos hueros	Total
1. Pro. Sía	06-08-80	1.400	5	12	14	26
2. Lunada	22-08-80	1.350	1	4	2	6
3. Lunada	11-08-80	1.100	6	43	7	50
4. Tornos	13-08-80	920	4	16	16	32

Todas las puestas fueron halladas bajo piedras planas, bien soleadas y tendiendo a estar agrupadas; cinco piedras presentaban una puesta cada una de ellas, una piedra presentaba tres puestas y por último dos presentaban cuatro puestas cada una.

En la localidad más alta, un embrión que se analizó estaba poco desarrollado y medía 11,5 mms de longitud total; en las restantes localidades los embriones analizados tenían las siguientes dimensiones: Lunada (Loc. 3), dos embriones medían 37,5 y 38,9 mms en tanto que en los Tornos uno medía 26,5 mms.

Por lo que respecta a las características de la puesta, el número medio de huevos fue de 7,12 (rango 4-13), siendo el porcentaje promedio de huevos sanos del 65,79%. Al comparar las diferentes localidades aparecen diferencias en el número de huevos y en la tasa de supervivencia de huevos sanos (Cuadro 2) dependiendo de la altura y exposición.

Cuadro 2

Loc.	Altura	N.º huevos/puesta	% huevos sanos
1. Pro. Sía	1.400	5,2 (4-7)	46,15%
2. Lunada	1.100	8,3 (4-13)	86,00%
3. Tornos	920	8,0 (6-12)	50,00%

En la localidad 2, situada en ladera sur con buena exposición, se dan el mayor número de huevos y el mayor porcentaje de huevos sanos, en tanto que en las dos localidades situadas en la cresta de la cordillera, con condiciones climáticas más desfavorables, la de menor altura presenta un número alto de huevos aunque menor tasa de supervivencia; la localidad situada a mayor altura en la cresta presenta el menor número de huevos y la tasa menor de éxito en la puesta.

De los anteriores datos se desprende que esta especie se comporta en el área prospectada como típicamente ovípara a lo largo de la mayor parte de su distribución

en altura —se distribuye entre los 900 y los 1.760 merros, altura máxima del área—. Sería de interés analizar la reproducción de la especie en las zonas más altas del Pirineo y cordillera cantábrica occidental.

BIBLIOGRAFÍA

- ARNOLD y BURTON (1978): *Guía de campo de los reptiles y anfibios de España y Europa*. Omega. Madrid.
 SALVADOR, A. (1974): *Guía de los anfibios y reptiles españoles*. ICONA. Madrid.

(Recibido 15 sep. 80)

JESÚS MELLADO, GASPAR OLMEDO
 y CARMEN FERNÁNDEZ QUIRÓS
 Museo Nacional Ciencias Naturales
 Paseo Castellana, 80
 MADRID-6

CASOS DE MELANISMO EN *Natrix natrix* y *Malpolon monspessulanus*

Durante los años 1973-78, J. MANUEL, P. MELERO y el autor de estas breves líneas al coleccionar reptiles en el desfiladero de La Hermida, entre las provincias de Asturias y Santander, capturaron más de 130 ejemplares de *Natrix natrix*, culebra extraordinariamente abundante en la zona, de los que 7 eran completamente melánicos excepción hecha de las primeras placas labiales, que permitió establecer un índice de la relativa abundancia de este tipo de pigmentación (5,38%) para esta especie.

En una pequeña serie de culebras bastardas (*Malpolon monspessulanus*) procedentes de Incio, prov. de Lugo, se observó una progresiva pigmentación hasta llegar a una hembra de 1.760 mm de longitud, de julio-75, casi totalmente melánica, incluidas las placas ventrales, salvo la cabeza y el comienzo del cuello que son de color gris parduzco, fenómeno que no debe ser infrecuente en esta zona.

Para explicar esta anomalía podríamos recurrir quizás a la conocida regla de Gloger para los mamíferos, que indica que los animales que viven en regiones húmedas tienden a tener pelajes negros o rojos mientras que los que habitan en regiones áridas son más grises o amarillos; sin embargo Valverde sugiere, basándose en la población melánica de las Marismillas de Doñana, que se trata del extremo de saturación de color de un clino que se extiende de este a oeste por el Mediterráneo.

Malpolon abunda también en la comarca del Valle de Lemos (Monforte, Vilachá, Dosde, etc.) en donde cohabita con *Elaphe scalaris*, endemita ibérico, en la que se observa también una fuerte pigmentación, sobre todo en las placas ventrales.

BIBLIOGRAFÍA

- ARNOLD, E. N. y J. A. BURTON (1978): *Guía de campo de reptiles y anfibios de España y Europa*. Ed. Omega.
- BOULENGER, G. A. (1894): *Catalogue of the Snakes in the British Museum* (Nat. Hist.) vol. 2, XI London.
- HOPKINS, P. W. (1976): A Melanistic Spanish Smooth Snake (*Coronella a. austriaca*). *Doñana, Acta Vertebrata* 3 (1).
- MERTENS, R. y H. WERMUTH (1965): *Die Amphibien und Reptilien Europas*. Vrel. Wald. Kramer, Frankfurt.
- PÉREZ, M. y E. COLLADO (1975): Hallazgo de *Natrix maura albina*. *Doñana, Acta Vertebrata* 2 (2).
- VALVERDE, J. A. (1967): Estructura de una comunidad mediterránea de Vertebrados terrestres. *Monog. de Doñana*, núm. 1.

(Recibido 26 Abr. 80)

M. W. MEIJIDE
C/ Veleta, 7
Orgiva
GRANADA (España)

MEDIDAS MÁXIMAS PARA *Coluber hippocrepis* L.

La culebra de herradura, *Coluber hippocrepis* L., especie circunscrita al Mediterráneo occidental (Iberia, norte de Africa, Cerdeña y la pequeña isla de Pantellaria), de biología mal conocida (en breve se aportarán nuevos datos), estaba considerada como un Colúbrido de buen tamaño pero que no alcanzaba mucho más de metro y medio de longitud. Recientes capturas (1979-80) en la Alpujarra granadina nos han proporcionado ejemplares que superan ampliamente esta medida. De 22 adultos capturados, 6 sobrepasan esta longitud, con un record de 1.850 mm para una hembra (10-VI-80) y más de 1.660 mm (faltan las últimas vértebras caudales) para un macho (12-V-80) de Orgiva, Granada.

A partir de 8 individuos, considerados adultos y que tienen al menos 1,25 m de longitud, se establece una media de 1.562 mm que coincide con la longitud máxima dada recientemente para esta especie (SALVADOR, 1974; ARNOLD, 1978; ANDRADA, 1980). Los ejemplares mayores de 1.500 mm presentan muy mitigado el diseño típico de la especie, una hembra de 2-V-79 (Orgiva) era de dorso completamente negro, cuyo peso fue de 550 grs. y una longitud total de más de 1.620 mm, cola rota.

Por último y en cuanto a su distribución peninsular se señala que la última localidad conocida es Matarrosa (Toreno, León).

BIBLIOGRAFÍA

- ANDRADA, J. (1980): *Guía de los reptiles y anfibios españoles*. E. Omega. Madrid.
- ARNOLD, E. N. y J. A. BURTON (1978): *A field guide to the Reptiles and Amphibians of Britain and Europe*. Ed. Collins.
- POZUELO, M. (1974): Biogeografía en la evolución de un grupo de formas de *Coluber* en el Paleártico Occidental. *Doñana Acta Vertebrata* 1 (2).
- SALVADOR, A. (1974): *Guía de los anfibios y reptiles españoles*. ICONA. Madrid.

(Recibido 19 Sep. 80)

M. W. MEIJIDE
Veleta, 7
Orgiva
GRANADA (España)

UNA NUEVA POBLACIÓN DE *Lacerta sicula rafinesquae*
PARA EL NORTE DE ESPAÑA

La lagartija italiana es conocida en España de los jardines del puerto de Almería y en Menorca (La población más cercana a la Península es la pequeña isla de If, Marsella).

Por los años 60, J. A. VALVERDE observó una lagartija en Piquío, Santander capital, que por sus características penso se tratase de esta especie. Años más tarde, intentando confirmar esta noticia, recorrí la costa Este de la provincia, y en la primavera de 1973, en los roquedos de Oriñón, en compañía de J. A. MARTÍN-VIVALDI observé un individuo que en principio también atribuí a *L. sicula*. Por las mismas fechas, F. PALACIOS me mostró 3 ejemplares procedentes de Noja y pertenecientes a la citada especie. Finalmente, en mayo de 1975 se consiguió una serie de 5 individuos, 1 hembra y 4 machos de la playa de Ris (Noja) quedando así confirmada definitivamente la presencia de la lagartija italiana en el norte de España, que por otro lado no ha vuelto a ser observada de nuevo ni en la capital de la montaña ni en ninguna otra parte de la provincia a pesar de las múltiples pesquisas efectuadas al respecto.

La población si no numerosa, al menos es estable. De los recuentos efectuados en primavera, verano y principios de otoño en estos últimos años, el máximo de in-

dividuos vistos fue de 64 el 25-IX-75, en un recorrido lineal de 250 m, con un total de 28 individuos colectados en diversas fechas.

El biotopo está constituido por dunas sembradas con una vegetación predominante de *Ononis ramossísima*, *Lagurus ovatus*, *Festuca rubra*, algunas *Euphorbia paralias*, *Scirpus maritimus*, *Viceas* y otras leguminosas. Las lagartijas se encuentran preferentemente en muros de linde de chalets, conviviendo con *L. muralis*, aunque ésta última es muy escasa. Una hembra colectada en agosto de 1978 de esta última especie presenta caracteres de hibridación con *L. sicula*.

Las medidas y otros datos de una hembra de fecha 25-IX-77 son las siguientes:
longitud cabeza+cuerpo=77,5 mm (cola regenerada)

n.º de hileras de escamas ventrales=6

n.º de escamas ventrales por hilera=30

n.º de escamas en el collar=9 (no dentado)

n.º de escamas en anillo alrededor centro del cuerpo=66

n.º de gránulos supraciliares=12 o más

n.º de poros femorales=21

Las escamas de la parte posterior del cuerpo son ligeramente aquilladas.

En cuanto al diseño, la línea vertebral, si presente, es discontinua, con más o menos manchas oscuras; son patentes las líneas claras dorsolaterales en casi todos los ejemplares; los costados son a menudo reticulados. Los jóvenes son parduscos y de diseño prácticamente uniforme.

Esta población de *L. sicula* es claramente asimilable a las del norte de Italia, Elba y Córcega y diferente de las de Menorca y Almería. El asentamiento de este Lacétido en las inmediaciones de la playa de Ris no es fácilmente explicable, sin embargo, al tratarse de una especie antropófila y oportunista no se descarta la posibilidad de que haya sido introducida accidentalmente.

BIBLIOGRAFÍA

- ARNOLD, E. N. y J. A. BURTON (1978): *Guía de campo de los reptiles y anfibios de España y Europa*. Ed. Omega.
- MERTENS, R. y H. WERMUTH (1960): *Die Amphibien und Reptilien Europas*. Verl. Wald. Kramer, Frankfurt.

(Recibido 19 Sep. 80)

M. W. MEIJIDE
Veleta, 7
Orgiva
GRANADA (España)

CAPTURA DE LA BARNACLA CARINEGRA, *Branta bernicla*,
EN LA COSTA MEDITERRÁNEA EUROPEA

La Barnacla carinegra, *Branta bernicla*, es un anseriforme que en la península ibérica inverna en pequeñas cantidades en las costas cantábricas, gallegas y portuguesas (NOVAL, 1975). En los inviernos muy crudos, la especie desciende más al sur. y ha sido observada en las marismas del Guadalquivir (HIRALDO, in litt.). En la costa atlántica de Marruecos existen observaciones confusas y no siempre seguras (NOVAL, in litt.). Por último diremos que las únicas citas que existen en el mediterráneo fueron publicadas por Loche en 1858, tratándose de dos capturas en las costas argelinas (NOVAL, op. cit.); y por DE ALBERT (1977) sobre un individuo cazado el 11-XII-76 en el delta del Ebro.

A la vista de éstos datos, nos parece interesante la publicación de la, hasta la fecha, segunda cita existente acerca de la presencia de esta especie en la costa mediterránea europea y concretamente en la española. Se trataba de un ejemplar en su primer año (a juzgar por la carencia de mancha blanca en el cuello) que fue encontrado muerto de un tiro en fecha 21-I-79, en las salinas de San Pedro del Pinatar, situadas en el extremo norte del mar Menor (Murcia). Debía tratarse de un individuo extraviado de su área normal de invernada. El ejemplar se encuentra naturalizado en poder de los autores.

BIBLIOGRAFÍA

- DE ALBERT, J. A. (1977): Notas ornitológicas breves: *Branta bernicla*. *Ardeola* 24: 255.
NOVAL, A. (1975): *El libro de la fauna ibérica*. E. Naranco. Oviedo.

LUIS F. LÓPEZ-JURADO
y JUAN M. IBÁÑEZ GONZÁLEZ
Asociación de Naturalistas del Sureste
Don Gil, 3
CARTAGENA (España)

DATOS SOBRE LA DIETA FRUGÍVORA DEL MIRLO (*Turdus merula*)
EN DOS LOCALIDADES DEL SUR DE ESPAÑA

Una importante peculiaridad que poseen las formaciones de matorral esclerófilo características de la cuenca del Mar Mediterráneo es la gran diversidad e importancia relativa que en ellas adquieren las plantas leñosas productoras de frutos carnosos adap-

tadas a la dispersión de sus semillas por las aves. En relación muy directa con este hecho, la dieta frugívora, lejos de ser un fenómeno ocasional, posee en estas regiones un profundo significado para la subsistencia de muchas poblaciones de pájaros durante algunas fases críticas de su ciclo anual. No existen a pesar de ello estudios que aborden el tema del frugivorismo entre las poblaciones de aves mediterráneas, habiéndose iniciado sólo muy recientemente en el sur de España tanto el análisis detallado de las interacciones coevolutivas entre plantas y aves frugívoras (p. ej. HERRERA 1981, HERRERA y JORDANO 1981) como el estudio de la dieta de algunas de las especies frugívoras más destacadas (*Erithacus rubecula*, HERRERA 1981a; *Sylvia atricapilla*, JORDANO y HERRERA 1981). Con la presente nota quiero dar a conocer algunos datos sobre la dieta del mirlo (*Turdus merula*), especie a la que anteriores estudios han caracterizado como un asiduo e importante frugívoro en el sur de España (JORDANO 1979, HERRERA y JORDANO 1981).

Los datos presentados se refieren a dos localidades andaluzas, denominadas en lo sucesivo "El Viso" y "Cazorla", que han sido descritas en detalle por HERRERA (1981a). Se trata en ambos casos de zonas cubiertas de matorral esclerófilo mediterráneo bastante bien conservado, ubicadas respectivamente en el bajo valle del Guadalquivir ("El Viso", 125 m sobre el nivel del mar) y en montañas de la Sierra del Pozo, en el macizo de las Sierras de Cazorla y Segura ("Cazorla", 1.150 m s.n.m.). Las especies vegetales difieren entre las dos localidades, pero en ambas predominan ampliamente las productoras de frutos carnosos dispersados por aves, tanto en términos de cobertura como de riqueza específica (Tabla 1 en HERRERA 1981a). En ambas localidades se capturaron mirlos usando redes japonesas desde Octubre de 1978 hasta Agosto de 1980. En El Viso la especie estuvo presente desde finales de mayo hasta marzo, faltando en abril y la mayor parte de mayo. En Cazorla fue más abundante de octubre a diciembre, por lo que mis datos se refieren a estas fechas en las que el número de capturas, aunque siempre bajo, permitió obtener un número aceptable de muestras. Las aves capturadas fueron sometidas a lavado del tracto digestivo con solución salina, administrada mediante una sonda insertada oralmente hasta llegar al estómago. Las muestras fecales así obtenidas se analizaron microscópicamente, determinando las especies de plantas representadas por sus frutos y el porcentaje relativo representado en volumen por restos de origen animal y vegetal. El método se describe en mayor detalle en HERRERA (1981a) y HERRERA y JORDANO (1981).

Debido al pequeño número de muestras disponibles en cada mes, éstas han sido agrupadas por períodos de mayor longitud. No obstante, se ha dispuesto de alguna muestra para cada uno de los meses comprendidos dentro de los períodos considerados. Los resultados se presentan en el Cuadro 1. Virtualmente todas las muestras analizadas (46 de 48) contenían restos de frutos, revelando que el hábito frugívoro está completamente extendido en las dos poblaciones de mirlos estudiadas durante una buena parte del año. Además de esta alta frecuencia de aparición, la importancia en volumen de los frutos en la dieta es también grande si hemos de valorarla por su significación en las muestras fecales. El porcentaje medio representado en volumen por los restos de frutos oscila entre 50 y 80%, según fecha y localidad. Aunque estas cifras pueden diferir de los valores reales de biomasa ingerida, muy probablemente se trata en la mayoría de los casos de estimaciones conservativas del significado real de los frutos en la dieta (JORDANO y HERRERA 1981).

Han sido determinadas en las muestras analizadas un total de 14 especies de plantas pertenecientes a 11 familias diferentes (Cuadro 1). A pesar de esta alta diversidad,

Cuadro 1

Frecuencia de aparición de frutos de distintas especies vegetales en muestras fecales de *Turdus merula* procedentes de dos localidades andaluzas. Las cifras que se ofrecen representan el porcentaje de muestras analizadas que contenían restos de una especie determinada, calculado sobre el número total de muestras (*n*).

Significance of fruit in faecal samples of blackbirds Turdus merula from two southern Spanish, mediterranean scrubland localities. First row, incidence of fruit remains in faeces (percent); second row, mean percentage represented in volume by fruit remains in faecal samples. Main body of the table shows frequencies of occurrence in samples of fruits from the various plant species.

	CAZORLA		EL VISO	
	Octubre-Diciembre (<i>n</i> =13)	Mayo-Septiembre (<i>n</i> =12)	Octubre-Marzo (<i>n</i> =23)	
Porcentaje de muestras con restos de frutos	100	100	91,3	
Porcentaje medio representado en volumen por restos de frutos	68,3	81,5	55,8	
<i>Arbutus unedo</i> (Ericaceae)	76,9			
<i>Ficus carica</i> (Moraceae)		16,7*	21,7*	
<i>Juniperus oxycedrus</i> (Cupressaceae)	23,1			
<i>Lonicera implexa</i> (Caprifoliaceae)	7,7			
<i>Myrtus communis</i> (Myrtaceae)				21,7
<i>Olea europaea</i> (Oleaceae)				17,4
<i>Osyris quadripartita</i> (Santalaceae)		41,7		21,7
<i>Phillyrea angustifolia</i> (Oleaceae)		25,0		8,7
<i>Phillyrea latifolia</i> (Oleaceae)	23,1			
<i>Pistacia lentiscus</i> (Anacardiaceae)				17,4
<i>Rubus ulmifolius</i> (Rosaceae)	7,7	25,0*		
<i>Smilax aspera</i> (Liliaceae)				4,3
<i>Sorbus torminalis</i> (Rosaceae)	7,7			
<i>Solanum nigrum</i> (Solanaceae)		25,0*		17,4*
Indeterminada				4,3
Especies disponibles	13	10	14	
Especies consumidas (%)	6 (46)	5 (50)	9 (64)	

* En El Viso, estas especies se encuentran fuera de la parcela de matorral estudiada, ocupando zonas marginales de cultivos (*Rubus* y *Solanum*) o tratándose ella misma de una especie cultivada (*Ficus*).

las especies representadas en la dieta constituyen tan sólo alrededor de la mitad de las disponibles con frutos maduros en cada período considerado. En Cazorla, la especie consumida con mayor asiduidad es *Arbutus unedo*, restos de cuyos frutos aparecieron en más del 75% de las muestras. Las restantes especies registradas lo fueron en un número mucho menor de ocasiones y entre ellas pueden destacarse *Juniperus oxycedrus* y *Phillyrea latifolia*. En El Viso, los mirlos no parecen mostrar una preferencia tan marcada por ninguna especie en particular, teniendo todas ellas una frecuencia de aparición aproximadamente equivalente. Debe destacarse sin embargo a *Osyris quadripartita*, que muestra elevadas frecuencias de aparición en los dos períodos anuales considerados.

Los presentes resultados revelan que en El Viso, localidad de la llanura, el frugivorismo del mirlo se extiende a lo largo de casi todo el año, faltando sólo en el mes de abril, cuando la especie se halla ausente de la localidad por haber pasado a ocupar sus lugares de nidificación. En Cazorla, por el contrario, el frugivorismo parece limitarse al período octubre-diciembre, cuando además los mirlos son más frecuentes en el lugar. Estas diferencias han de relacionarse con los diferentes patrones que muestran ambas localidades en cuanto a la fenología de la fructificación. Mientras en El Viso existen frutos maduros disponibles de alguna especie durante los doce meses del año, en Cazorla sólo pueden encontrarse frutos maduros de septiembre a enero. Esto último concierne exclusivamente a mi sitio de estudio en matorral mediterráneo al que se refiere la presente nota; en otras formaciones vegetales de la Sierra de Cazorla la disponibilidad de frutos ofrece patrones estacionales muy diferentes. En zonas de mayor altitud de la Sierra, por ejemplo, el mirlo se alimenta casi exclusivamente de los frutos de *Prunus mahaleb* (Rosaceae) durante el mes de julio (HERRERA y JORDANO 1981). En cualquier caso, sin embargo, aun incluyendo distintos tipos de formaciones vegetales, la disponibilidad de frutos para el mirlo en la Sierra de Cazorla se ve limitada sobre todo al período julio-febrero, en contraposición con una disponibilidad continua en la localidad de llanura de El Viso. Esto ha de conducir necesariamente a las diferencias que se observan entre ambas localidades en la extensión temporal del hábito frugívoro.

La tendencia del mirlo al frugivorismo es un hecho bien conocido en el resto de Europa (p. ej. HARTLEY 1954, TURCEK 1961) que ha sido mencionado también en regiones españolas más septentrionales (ALONSO y PURROY 1979, GUITIÁN 1980). En todos estos casos, sin embargo, el hábito frugívoro se ha presentado como una conducta limitada casi exclusivamente al período otoño-invierno, de una manera similar a como se ha expuesto aquí para la localidad de Cazorla. La presente nota viene a señalar que cuando la disponibilidad de frutos se prolonga a lo largo de todo el año el mirlo llega a comportarse como frugívoro durante un período que abarca virtualmente todo el ciclo anual, con la única excepción probable del período de nidificación. El profuso consumo de frutos que tiene lugar en otras localidades de la Sierra de Cazorla desde comienzos del verano tiende también a sugerir que en el sur de España el mirlo consume frutos siempre que estos existen disponibles en el hábitat, con bastante independencia de la fecha de que se trate. Teniendo en cuenta que las semillas ingeridas por el mirlo al comer frutos son invariablemente defecadas en condiciones aptas para su germinación (HERRERA y JORDANO 1981, HERRERA inédito), es evidente que esta especie es un importante agente dispersante en los hábitats que ocupa.

SUMMARY

This note presents some data on the frugivorous diet of Blackbirds (*Turdus merula*) in two southern Spanish, mediterranean scrubland localities, based on the microscopical analysis of 48 faecal samples from mist-netted birds. Results are shown in Table 1, indicating that remains of fruits from 14 species have been identified, in the faeces. Forty-six out of 48 samples contained fruit remains. In the highland locality, frugivory appears to be mainly restricted to autumn-winter, whereas in the lowland site the blackbird behaves as a strongly frugivorous species throughout the year. The different seasonal extent of frugivory is closely related to differences in the phenological patterns of fruiting, with ripe fruits being available in the lowland locality during all the year, but only in autumn-winter in the highland site.

BIBLIOGRAFÍA

- ALONSO, J. A. y F. J. PURROY (1979): Avifauna de los parques de Madrid. *Naturalia Hispanica* 18: 1-96.
- GUITIÁN, J. (1980): Sobre la importancia del acebo (*Ilex aquifolium* L.) en la ecología de la comunidad invernal de paseriformes de la Cordillera Cantábrica occidental. Manuscrito inédito.
- HARTLEY, P. H. T. (1954): Wild fruits in the diet of British thrushes. *Brit. Birds* 47: 97-107.
- HERRERA, C. M. (1981a): Fruit food of Robins wintering in southern Spanish mediterranean scrubland. *Bird Study* 28: 115-122.
- (1981b): Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. *Oikos* 36: 51-58.
- HERRERA, C. M. y P. JORDANO (1981): *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecol. Monogr.* 51: 203-218.
- JORDANO, P. (1979): Estrategias reproductivas de las zarzas (*Rubus ulmifolius*, Rosaceae): coevolución con los pájaros dispersantes de las semillas. Tesina Licenciatura, Univ. Córdoba.
- y C. M. HERRERA (1981): The frugivorous diet of Blackcap populations wintering in southern Spain. *Ibis* 123: 502-507.
- TURCEK, F. J. (1961): *Oekologische Beziehungen der Vögel und Gehölze*. Slovak Acad. Sci., Bratislava. 329 pp.

(Recibido 20 ago. 80)

CARLOS M. HERRERA
Estación Biológica de Doñana
SEVILLA-12 (España)

LA OCUPACIÓN DE NIDOS DE *Hirundo daurica*

La formidable estructura que ofrecen los nidos de las golondrinas dáuricas, ofrece una serie de protecciones que otros animales recogen sin dudar. Así en invierno *Tarentola mauritanica* permanece en su interior (FRANCO y FERNÁNDEZ, 1978) como también lo hace *Elaphe scalaris*.

Pero quizás, los inquilinos más frecuentes de estos magníficos nidos son también aves. Desde el año 1976 a 1979 hemos visitado una serie de nidos y anotado las usurpaciones u ocupaciones que pueden albergar. En total hemos comprobado siete especies de aves que utilizan tal nido para su crianza, acomodando el interior según sus hábitos peculiares (figura 1). Estas aves son:

1.^a *Troglodytes troglodytes*.— Empieza la reproducción antes de la llegada de las golondrinas dáuricas, razón por la que no compite por el nido directamente, sino que aprovecha la estructura fabricada con anterioridad por las constructoras. Tapiza con musgo todo el interior del fondo y paredes, quedando almohadillado sin existir ningún roce con el barro. En el centro de la cazoleta una pequeña depresión, también tapizada, será suficiente para los huevos y las pequeñas crías. Se da con cierta frecuencia en sierras o en los puentes de sus faldas.

2.^a *Emberiza calandra*. Un caso, verdaderamente extraordinario, en un nido bajo puente en un llano con encinar adhesado. Ocupa el nido nada más finalizar la construcción o a punto de finalizarla. Remienda el interior solamente con forro de pajas que llega hasta el techo del nido y se esparcen por toda la longitud del túnel, con mayor densidad en el centro de la cazoleta. Debe tratarse de un caso aislado, dada la costumbre de este ave de nidificar en el suelo.

3.^a *Emberiza cia*.— También un sólo caso, en un puente sin salida, muy oscuro, al pie de una sierra con monte bajo (*Phyllereo arbutetum*). Lo ocupa al finalizar la construcción, acomodándola en su interior por toda la cazoleta y parte del túnel sin llegar a la boca.

4.^a y 5.^a *Passer montanus* y *Passer domesticus*.— Son las aves más corrientes en la ocupación de nidos de dáurica. Siempre los vimos en nidos bajo puente. Pueden ocupar finalizada la construcción completa del nido o sin terminarlo, sin túnel. En cualquier descuido de la pareja de *Hirundo daurica* entra el gorrión que se hace fuerte en el nido no permitiendo el acceso a los propietarios. Esparce pajas por todo el interior de la cazoleta llegando hasta el techo. Dejando libre el túnel.

Hemos observado que *Passer montanus* ocupa también nidos de *Delichon urbica*, y el *Passer domesticus* además de los de avión común los de *Riparia riparia*, además de los citados de golondrina dáurica. Es por tanto un huésped frecuente de los Hirundinidos.

En una ocasión, después de criar *Hirundo daurica* penetró en su nido *P. domesti-*

cus realizando su crianza, obligando a los propietarios a fabricar un nido nuevo en el ojo vecino del puente.

6.^a *Apus caffer*.— Sólo se da en el extremo Sur de la Península donde habita la especie. Es un poco diferente a los demás y puede tratarse de comensalismo, debido a que los vencejos vigilan a las dáuricas durante la construcción, recorriendo —de vacío claro está— los itinerarios que hacen la pareja de golondrinas a por el barro y cuando el nido está acabado penetran en él (Alonso com. verb.). El interior lo acomodan muy acolchado principalmente por pequeñas plumas que ocupan todo el interior de la cazoleta hasta el borde superior y el túnel, sobresaliendo por la entrada de éste. El vencejo culiblanco café también debe estar en expansión, ya que ha sido observado en Córdoba y en Badajoz (P. CHISCANO y CARBAJO com. verb.) posiblemente favorecido por la existencia de nidos de *Hirundo daurica*.

7.^a *Petronia petronia*.— Muy escasos. Observados solamente en la Sierra de Grazalema, Cádiz, donde al menos cuatro nidos relativamente próximos de *Hirundo daurica* tienen en su interior crías de gorriones chillones. Destrozan todo el túnel y la entrada de la cazoleta, probablemente para favorecer las maniobras de entrada y salida (ALONSO com. verb.). Esparce pajas por toda la cámara.

Cuadro 1

Relación de especies y proporción que ocupan nidos de *Hirundo daurica*.

Especie que ocupa el nido	Número de observaciones	% del total observados	% de ocupados por otras aves
<i>Troglodytes troglodytes</i>	11	1,9	28,9
<i>Emberiza calandra</i>	1	0,1	2,7
<i>Emberiza cia</i>	1	0,1	2,7
<i>Passer domesticus</i>	14	2,4	36,8
<i>Passer montanus</i>	4	0,7	10,5
<i>Apus caffer</i>	3	0,5	7,9
<i>Petronia petronia</i>	4	0,7	10,5
Total	38	6,4	100,0

Las localidades de los nidos son las siguientes:

- *Troglodytes troglodytes*. Observado en toda Extremadura y Andalucía Occidental, siempre en sierras.
- *Emberiza calandra*. A 25 kms al N.E. de Badajoz.
- *Emberiza cia*. A orillas del Embalse de García de Sola. Badajoz.
- *Passer montanus* y *Passer domesticus*. Toda Extremadura, occidente de la provincia de Toledo, Baja Andalucía y Alentejo Portugués.
- *Apus caffer*. Sur de la provincia de Cádiz. Posiblemente también lo haga a 25 kms al N.E. de Badajoz donde fue observado.

Petronia petronia. Sierra de Grazalema (Cádiz).

A veces, raramente, coinciden *Hirundo rustica* con *Hirundo daurica* en el lugar de nidificación. Ya fue citado por BERNIS (1971) en Castelo de Vide, Portugal, donde halló los nidos de las dos Golondrinas muy próximos bajo un puente. Idéntica circunstancia hemos observado en ocho ocasiones, llegando a estar en una de ellas a 1,20 m de distancia uno de otro. El caso más curioso fue aquel en que *Hirundo rustica* construyó su nido en la parte externa de la cazoleta del nido de *Hirundo daurica*, y estas hicieron uno nuevo a 1,60 m del usado el año pasado. Las dos especies se toleran perfectamente, y en lo observado por nosotros la única competencia que existe es la del alimento, que también se puede diferenciar un poco, ya que *Hirundo daurica* caza un poco más alto que *Hirundo rustica*. La crianza en todos los casos en que coincidieron ambas Golondrinas fue normal.

En total, (Caudro 1) se encontraron 38 nidos (6,4%) de *Hirundo daurica* ocupados por otras aves, de las cuales la proporción mayor corresponde a *Passer domesticus* con el 2,4% de los construidos por las dáuricas y el 36,8% de los ocupados por otras aves. Por el contrario el género *Emberiza* ostenta el más bajo porcentaje al tener un sólo caso cada especie.

BIBLIOGRAFÍA

- BERNIS, F. y C. CARRO (1971): Sobre unos nidos de *Hirundo daurica* e *Hirundo rustica*. *Ardeola* 15:150.
- FRANCO RUIZ, A. y F. FERNÁNDEZ PARREÑO (1978): Observaciones de *Tarentola mauritanica* en nido de *Hirundo daurica*. *Doñana Acta Vertebrata* 5: 205.

(Recibido 12 Jul. 1980)

FLORENTINO DE LOPE
Dpto. de Zoología
Fac. de Ciencias
Univ. Extremadura
BADAJOZ (España)

LA INVASIÓN DE *Hirundo daurica rufula* TEMM. EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

La distribución de *Hirundo daurica rufula* ha planteado numerosos problemas toda vez que la población se encuentra en expansión. En líneas generales nidifica desde Iberia y Berbería hasta Persia y Tian-Chian (BERNIS 1971) o por Iberia y el Magreb y una estrecha franja desde los Balcanes hasta Cachemira (MOREAU 1972).

Realizando un análisis a través de los datos bibliográficos existentes sobre el tema,

en las poblaciones occidentales podemos observar como ha ido progresando en sentido Sur-Norte en los últimos años.

Probablemente a finales del siglo pasado no nidificaba aún en la Península Ibérica ya que ni SAUDERS (1871) ni IRBY (1895) la citan en Andalucía. La primera cita de la que tenemos noticias se debe a STENHOUSE (1921) en la Janda, Cádiz, aunque parece que Verner las vio con anterioridad (JOURDAIN 1936). Más tarde en 1936, MISS HUTCHINSON las observa en la Costa Brava.

ETCHECOPAR (1952) señala Despeñaperros como límite Norte del área de cría. BERNIS (1954) traza el hipotético límite septentrional ya colonizado, que corresponde a la zona del Duero hispano-portugués. Antes el mismo autor en 1952 descubre que nidifica en España Central. A partir de aquí las citas son cada vez más numerosas y norteñas, entre las que entresacamos las más interesantes.

Examinando las notas de H. W. Coverley, HOLLON (1956) observa fechado el 1-V-51 entre Portuel y Almeida, Portugal a 40 km al Oeste de la frontera de España, la descripción y ubicación de un nido. Desde 1953 cría ininterrumpidamente cerca de Remerta de Bullaque, de una a tres parejas (MÁRQUEZ y LALANDA 1958). En Llorer de Mar del 2 al 5-VI-61 se vieron cuatro o cinco en un puente (STEINBACHER 1963). En 1963 se detecta en Cadaqués un nido bajo puente (KÖNIG y SCHWAMMBERGER 1964). En Portugal cría tanto en el Norte como en el Sur, destacando como norteñas las localidades de Quinta de San Pedro, Braganza y Zabreira, Castelo Branco (VICENTE 1965). A dos km de Ponferrada, el 15-V-66 se ven varios ejemplares y el 19-VI de este mismo año una pareja tiene medio nido construido (HERNÁNDEZ GAITZARRO 1965). Otra vez en Cataluña, en el Valle de Monera, Lérida, se ve un ave a 1.800 m.s.n.m. (DEBRU 1967). En el Occidente peninsular se observan por primera vez en San Esteban, Orense, el 26 y el 1-VI-69 (VILLARINO 1969), y en cementerio de Matarrosa del Sil, Orense, en la primavera de 1969 las aves retocan un nido pero no llegan a criar (FERNÁNDEZ y CASTROVIJO 1969). "Las nuevas localidades de León y Orense son prueba de la expansión de la especie, ya que estas zonas eran recorridas a menudo antaño sin verificar su presencia, cosa que ahora detectamos" (BERNIS 1969). El 11-VII-60 se descubre un nido en el Valle de Ridaura, Gerona, y cuatro en Santa Cristina de Aro (FERRY 1961). En San Rafael, Segovia, el 1-IX-70 se observan algunos ejemplares (NAVARRO MEDINA 1971). En Zamora el 24-III-70, sobre el Lago Sanabria, una Daurica vuela entre Golondrinas Comunes (*Hirundo rustica*) y Aviones Comunes (*Delichon urbica*) (FERNÁNDEZ CRUZ y SAEZ ROYUELA 1971). En 1971 nidifica en el Duero cerca de la ciudad de Soria (BARRENA 1975) y ya fueron observadas como posibles nidificantes por los mismos lugares en 1970 (BARRENA 1972). En el Moncayo, Zaragoza, el 21-I-74 se encuentra un nido vacío a 900 m.s.n.m. (DE JUANA 1978).

A parte de nuevas citas de paso y de nidificación en Europa Oriental y sobre todo en islas del Mediterráneo (Elba - TRETTAU 1964, Córcega - ISEMMANN 1965, Cerdeña - MATHIEU 1965, Creta - KLOCKENHOFF y KRAPP 1977 y GÉROUDET 1979 y Sicilia - BRICHERTI 1976, en el Sureste francés también se prueba su nidificación, probablemente como línea de colonización continuada procedente de la Península Ibérica. Así NICOLAU-GUILLAUMET (1966) descubre un nido cerca de Perthus el 20-IV-68, en los Gorges de Calamus otro nido (AFFRE y AFFRE 1969), y en la ribera del Ter se observa otro en el mismo sitio en el que ya lo citó N. GUILLAUMET (COTRON y PRODON 1976).

Como se puede apreciar (figura 1) el área conocida desde 1950 a hoy ha ido progresando de forma ostensible, desde los lugares primitivos de nidificación del Norte africano y algo más al Norte de la cuenca del Guadalquivir, pasando por la cuenca del Duero hispano-portugués, llegando hoy en día hasta casi las cabeceras del Sil y Ebro, homologando la línea de distribución actual a la conocida fitosociológicamente como Región Mediterránea.

Actualmente llega hasta los 43° del Rousillon, y puede que en un futuro llegue hasta Austria (N. GUILLAUMET 1966), y que las dos áreas de nidificación, la occidental y la oriental, hasta ahora separadas puedan unirse con el transcurso del tiempo (WICHT 1978).

Las razones que empujan a esta expansión pueden ser:

- 1.—La construcción en la Península de nuevas carreteras y puentes, lugares idóneos para la nidificación de la especie (FERGUNSON-LEES 1963).
- 2.—Para SIMEONOW (1968) es posible que el cambio de clima hubiese influido en esta expansión. WICHT (1978) establece un estudio con las temperaturas de una serie de localidades, demostrando la subida de 0,5°C, en los últimos 10 años, aduciendo con muchas reservas que esta puede ser la causa del avance. Según este mismo autor hay quien opina que la prolongación del vuelo de inmigración pudiese ser la causa, pero el mismo WICHT lo pone en duda.

Para nosotros el problema es demasiado complejo para dar una sola causa, pensando ya que es debido a un conjunto de factores. Así respecto a construcción de nuevos lugares idóneos para la ubicación de nidos, en la Península no se han construido muchas carreteras con puentes en los últimos años.

SIMEONOW (1968) en Bulgaria censa 139 nidos, 47 bajo puentes (33,8%) y en Ibérica cotejamos 589 de ellos 329 en roca y 260 en puentes (44,1%); en cualquiera de los dos casos el porcentaje de nidificación bajo puentes no es significativo, siendo por otra parte engañoso, ya que son mucho más detectables que los ubicados en rocas. Además, las primeras Dauricas que veíamos a principio de temporada, escogían los lugares agrestes, como si tuvieran preferencia a ellos o en su ancestro fuesen estos sus lugares, que una vez ocupados obligan al resto a buscar nuevos cobijos como puentes, bóvedas o porches de cortijos.

Respecto a la subida de la temperatura, la cifra tampoco creemos que es lo suficientemente alta como para producir un avance en la especie.

El conjunto de factores desde nuestro punto de vista, pudiera ser:

- 1.—La ausencia progresiva de depredadores, sobre todo aves rapaces. Pocos animales depredan sobre *Hirundo daurica*. Nosotros observamos *Arvicola sapidus* y *Elaphe scalaris*, siendo sólo un caso de cada uno. Quizás, antaño, *Falco subbuteo* fuese el depredador más temible como sucede con *Hirundo rustica* y la merma de efectivos en las poblaciones de Alcorán puede incidir de modo positivo en la crianza de *Hirundo daurica*.

- 2.—Los retornos natales, y nidales que hemos controlado (dos y dos respectivamente) en la especie. Estos retornos, sobre todo los natales, obligarían a la pléyade de individuos jóvenes a buscar nuevos emplazamientos, posiblemente rumbo Norte, no ocupados. Pero por otra parte este fenómeno debe haberse dado desde antiguo, genéticamente grabado en ellos.
- 3.—La despoblación en los últimos tiempos de los complejos rurales, donde antes no nidificaba la Golondrina Daurica y ahora sí, ya que entre otros factores requiere lugares tranquilos y solitarios.
- 4.—La ocupación de sus nidos, viejos o nuevos por otras especies.

RESUMEN

Repasamos la distribución del área de cría de *Hirundo daurica* conocida hasta la fecha, ampliando dicha área en su límite septentrional ibérico, quedando marcado por una línea que va desde Orense-Ponferrada-Soria-Moncayo-Pirineos Orientales. Comentamos las razones de expansión que sufre el ave: construcción de lugares idóneos para la nidificación, ligero aumento de temperatura, proponiendo como causas los retornos natales y nidales, la disminución de predadores, la despoblación y la ocupación de sus nidos por otras aves.

SUMMARY

The breeding area of *Hirundo daurica rufula* known until now has been revised, and extended in its septentrional Iberic limit which is now marked by a line Orense-Ponferrada-Soria-Moncayo-Eastern Pirineos. The reason for the expansion of this bird are comented: building of sites convenient for nesting, high temperature increase, proposing returns and nest, diminution of predators, the depopulation and nest occupation by other species.

BIBLIOGRAFÍA

- AFFRE, G. y L. AFFRE (1969): L'Hirondelle rosseline (*Hirundo daurica rufula* Temm.) dans les Albères et le Sud des Corbières. Nouveau cas de nidification. *Alauda*, 37: 158-159.
- BARRENA, J. L. (1972): Primera observación de *Hirundo daurica* en la Provincia de Soria. *Ardeola*, 16: 270.
- (1975): Aves de la ciudad de Soria y de sus alrededores. *Ardeola*, 21: 733-751.
- BERNIS, F. (1952): Nidificación de la Golondrina daurica en España Central. Bol. S.E.H.N., 50: 5-16.

- (1954): Nuevos datos de *Hirundo daurica rufula* en el interior de España, *Ardeola*, 1: 117-118.
- (1969): Otro dato de *Hirundo daurica* en Orense. *Ardeola*, 14: 223.
- (1971): *Aves Migradoras Ibéricas*. Fasc. 7 y 8 S.E.O. Madrid.
- BRICHETTI, P. (1976): *Atlante Ornitologico Italiano*. 2 Bde., Brescia.
- COTRON, G. y R. PRODON (1976): Au nid d'hirondelle rousseline, *Hirundo daurica rufula*. 16e Colloque Interregional. La Creusot 1976. 129-130.
- DEBRU, H. (1967): Observation de l'hirondelle rousseline *Hirundo daurica* L. dans les Pyrénès Centrales espagnoles. *Alauda*, 35: 236.
- ETCHECOPAR, R. D. (1952): Note sur la nidification de l'Hirondelle rousseline en Espagne. *L'oiseau et R.F.O.*, 22: 319-320.
- FERGUNSON-LEBS, I. J. (1963): Studies of lecs familiar bird. 125-Red-rumped Swallow. *Brit. Bird.*, 56 (11): 416-418.
- FERNÁNDEZ, S. y J. CASTROVIEJO (1969): Observación de *Hirundo daurica* en la Provincia de Zamora. *Ardeola*, 15: 151-152.
- FERRY, C. (1961): *Hirundo daurica* nicheuse en Catalogne. *Alauda*, 29: 70.
- GROUDET, P. (1979): Nidification de l'hirondelle rousseline, *Hirundo daurica*, en Crète. *Alauda*, 47 (1): 39.
- HERNÁNDEZ GAIZTARRO, J. A. (1965): *Hirundo daurica* criando en León. *Ardeola*, 11: 156-157.
- HOLLOM, P. A. D. (1956): La Golondrina Daurica criando en Portugal. *Ardeola*, 3: 305.
- HUTCHINSON, M. (1936): Birds of the Costa Brava. *Sci. Nat. Study*, 31: 124-126.
- IRBY, L. H. (1895): *The ornithology of the stais of Gibraltar*. Taylor & Francis. London.
- ISENMANN, P. (1965): Au nid d'Hirondelle rousseline (*Hirundo daurica*) au Cap Corse. *Alauda*, 33: 248-249.
- JOURDAIN, J. C. R. (1936): The birds of Southern Spain. *Ibis*, 725-768.
- JUANA, E. DE (1978): *Ornitología del Alto Valle del Ebro y Sistema Ibérico Septentrional*. Tesis Doctoral. Inédita.
- KLOCKENHOFF, H. y F. KRAPP (1977): Brut-und zugvögel auf Ofstkr-eta im Frühjahr 1976. *Bonn. Zool. Beitr.*, 28: 331-368.
- KONIG, G. y K. SCHNAMMBERGER (1964): Rotelschwalben *Hirundo daurica* brüten nahe der frandödich-spanischen Grenze in den Ostpyrenäen. *Orn. Mitt.* 16: 147.
- MÁRQUEZ, J. y J. LALANDA (1958): Sobre *Hirundo daurica* y *Ciconia nigra* en las estribaciones de los Montes de Toledo. *Ardeola*, 4: 194-195.
- MATIWEU, J. (1965): Un nid. d'Hirondelle rousseline, *Hirundo daurica* en Sardaigne. *Nos Oiseaux*, 28:90.
- MOREAU, R. E. (1972): *The Palearctic African Birds Migration System*. Academic Press. London, New York.
- NAVARRO MEDINA, J. D. (1971): Observación otoñal de *Hirundo daurica* en Segovia. *Ardeola*, 15: 152.

- NICOLAU-GUILLAUMET, P. (1966): L'hicondelle rousseline (*Hirundo daurica* Temm.) à nichée en France Continental. *Vie Milieu*, 16: 1.159-1.174.
- SAUDERS, H. (1871): A list of the birds of Southern Spain. *Ibis*, 54-58: 205-225 y 384-402.
- SIMEONOW, S. D. (1968): Über die Nistweise der Rötelschwalbe, *Hirundo daurica rufula* (Temminck), in Bulgarien. *J. Orn.*, 109: 57-61.
- STEINBACHER, G. (1963): Rotelschwalbe, *Hirundo daurica*, In Katalonien *Orn. Mitt.* 15 (2): 36.
- STENHOUSE, J. H. (1921): Birds notes from Southern Spain. *Ibis*, 573-594.
- TRETTAU, W. (1964): Zur Vogelwelt der Insel Elba. *J. Orn.*, 105 (4): 475-482.
- VICENTE, R. O. (1965): Ocorrença da *Hirundo daurica* en Portugal *Ardeola*, 10: 66-67.
- VILLARINO, A. (1969): Primeras observaciones de *Hirundo daurica* en Orense. *Ardeola*, 14: 223.
- WICHT, U. VON (1978): Zur Arealausweitung der Rötelschwalbe *Hirundo daurica* in Europe. *Anz. Orn. Ges. Bayern*, 17: 79-98.

(Recibido 12 jul. 80)

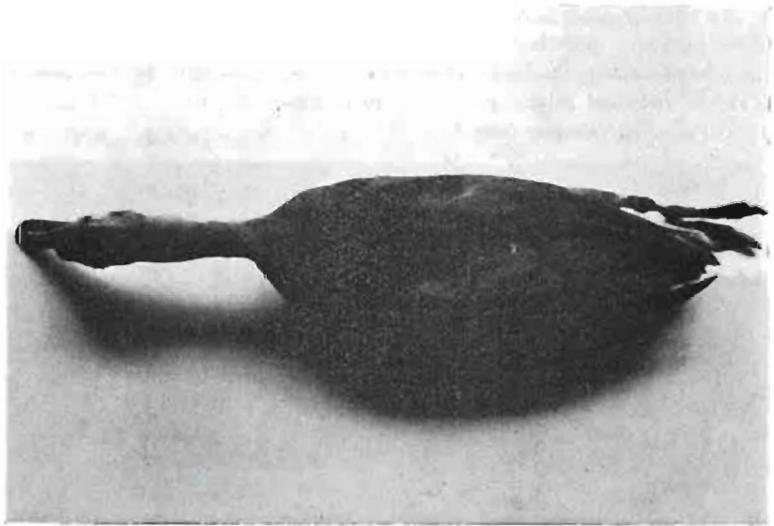
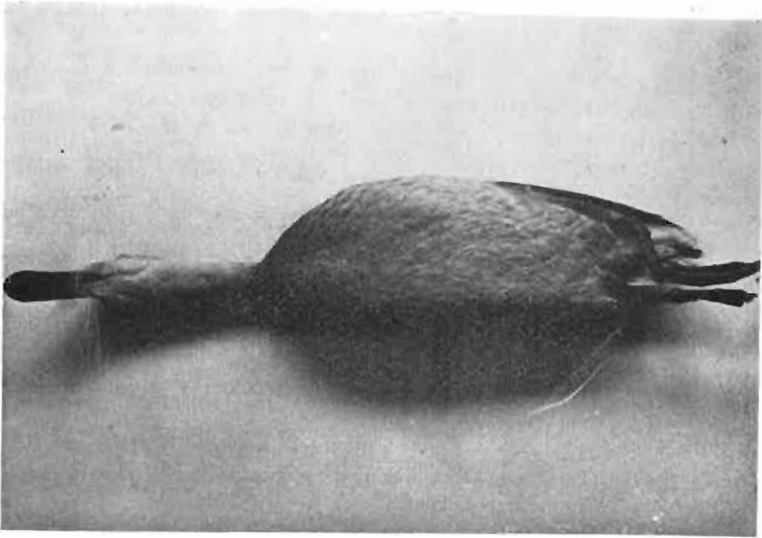
FLORENTINO DE LOPE REBOLLO
Dpro. de Zoología
Facultad de Ciencias
Universidad de Extremadura
BADAJOZ (España)

HÍBRIDOS DE ANÁTIDAS EN LAS MARISMAS DEL GUADALQUIVIR

Hibride ducks in the Marismas del Guadalquivir

En la literatura aparecen descritos algunos ejemplares híbridos dentro del género *Anas* encontrados en la Península Ibérica (F. MARTI, 1969; D. DEL JUNCO, 1969; C. HERRERA y F. HIRALDO, 1973). Comunicamos aquí el hallazgo de dos híbridos de anátidas entre géneros distintos en las Marismas del Guadalquivir.

El día 15-VII-79 en los alrededores del Lucio del Buen Tiro (Finca Las Nuevas. Aznalcázar. Sevilla) encontramos un ánade que agonizaba presumiblemente víctima de una intoxicación por botulismo; a pesar de la rareza del ave, finalmente pudimos identificarlo como un híbrido entre *Anas platyrhynchos* y *Aythya ferina* joven, nacido esa misma primavera, y de sexo hembra.



Fotos 1 y 2. Ejemplar híbrido *A. platyrhynchos* × *A. ferina* que se describe en el texto.

Damos a continuación algunas medidas y la descripción del ave (fotos 1 y 2):

pico 59; tarso 42; ala 232; cola 71; longitud total 500.

Pico: mandíbula superior de color negro lustroso; mandíbula inferior de color pardo oscuro.

Píleo: pardo oscuro que se prolonga por la nuca difuminándose progresivamente. Carrillos, garganta y zona ventral del cuello de color blanquecino.

Pecho: color pardo jaspeado, semejante a una hembra de ánade real.

Vientre e infracoberteras caudales: color blanquecino sucio, jaspeado.

Flancos y escapulares: color pardo rojizo.

Dorso: zona anterior de color pardo oscuro que a medida que se desciende hacia la cola se hace casi negro.

Rectrices pardo grisáceo sucio.

Coberteras alares color gris sucio.

Rémiges grisáceo oscuro; espejuelo presente, con diseño de ánade real pero de color gris claro.

Aspectos relacionables con *A. platyrhynchos*: estructura y tamaño de la cabeza y pico, diseño del espejuelo, coloración del pecho.

Aspectos relacionables con *A. ferina*: aspecto general del ejemplar, distribución de la coloración en el dorso y las patas, que eran prácticamente idénticas a las del pato buceador, muy retrasadas en su posición.

Hay que señalar que, al morir el ave, la coloración descrita es la del primer plumaje.

El día 10-8-79 capturamos en el Lucio del Travieso (Finca Las Nuevas, Aznalcázar, Sevilla) un pato que por no haber completado aún su desarrollo no volaba, aunque estaba perfectamente emplumado. Lo identificamos como un híbrido de *Anas platyrhynchos* y *Netta rufina* joven del primer año y de sexo hembra.

Descripción del ejemplar (foto 3):



Foto 3. Híbrido *A. platyrhynchos* × *N. rufina* al que alude el texto.

Pico: negro excepto el extremo, que es de color pardo anaranjado; la mandíbula inferior de tono más claro.

Péleo: pardo jaspeado que se extiende difuminándose por detrás del cuello.

Carrillos, garganta y zona ventral del cuello de color blanco cremoso.

Pecho: pardo jaspeado, a semejanza del ánade real.

Vientre: blanco cremoso; infracoberteras caudales blanco puro.

Flancos: pardo rojizo.

Dorso: pardo sucio que se hace pardo rojizo en las supracoberteras caudales.

Supracoberteras alares: pardo grisáceo; diseño de espejuelo como en el ánade real pero de tonos cremosos.

Rectrices: externas blanco cremoso, internas pardas.

Las similitudes con *A. platyrhynchos* son el aspecto y constitución de cabeza y pico, el diseño del espejuelo alar y la coloración del pecho.

Claramente relacionable con *N. rufina* son la coloración general del ave, constitución general y las patas, idénticas a las de un pato colorado.

La descripción dada alude al plumaje definitivo, tras la muda que realizó al mantenerse en cautividad.

BIBLIOGRAFÍA

HERRERA, C. y F. HIRALDO (1973): Híbrido *Anas crecca* × *Anas penelope*, *Ardeola* 19: 7.

JUNCO, O. DEL (1969): Un intrigante ánade híbrido (*Anas* sp × *Anas* sp.) en Doñana, *Ardeola* 14 (1): 214-216.

MARTI, F. (1969): *Ardeola* 14 (2), 246.

(Recibido 25 feb. 80)

LUIS COSTA PÉREZ y
PLÁCIDO RODRÍGUEZ PARADA
Facultad de Biología
SEVILLA-12 (España)

DATOS SOBRE LA REPRODUCCIÓN DE *Alouatta seniculus* EN LOS LLANOS DE VENEZUELA

Es muy escasa la información disponible sobre la reproducción de *Alouatta seniculus* y otros representantes del género en estado natural. Resumiendo las conclusiones de CARPENTER (1934), HILL (1962), y DUKELOW (1970), podemos decir que *Alouatta* se reproduce durante todo el año, siendo su período de gestación de 139 días, alcanzando

la madurez sexual a los 3¹/₂-4 años de edad. Las poblaciones naturales no parecen presentar, según estos autores, una época definida de celo y nacimientos.

En cuanto a *A. seniculus*, los datos publicados son también muy escasos. ZUCKER-MANN (1932; en HILL, 1962) observó en Surinam un embarazo muy avanzado a finales de octubre; HERNÁNDEZ-CAMACHO y COOPER (1975) afirman la inexistencia de época de celo en Colombia; NEVILLE (1972) indica una mayor incidencia de nacimientos en estación seca en el Llano de Venezuela y SCHULTZ (1921, en HILL, 1962) registra una observación de gemelos, aunque debe tratarse de un caso excepcional.

Los datos aquí presentados se recogieron desde mayo de 1975 a mayo de 1976 en una población de *A. seniculus* localizada en los Llanos del Estado de Apure (Venezuela), donde los araguaros frecuentaban hábitats de bosque galería y bosque isla, del tipo de Selva Semidecidual Estacional (RICHARDS, 1964). La temperatura media, en los Llanos, se mantiene prácticamente constante a lo largo del año, viniendo marcada la estacionalidad por las precipitaciones: existe una época seca, de noviembre a abril, y una época lluviosa, con el 90% de las precipitaciones, desde mayo a octubre.

En la recogida de datos sobre reproducción se procedió a observar y registrar cualquier comportamiento pertinente al caso, así como la proporción de crías y jóvenes en los grupos observados y número de hembras en embarazo avanzado. Además, en los individuos colectados (22 hembras y 27 machos), se registró presencia de feto en el útero, peso del aparato genital completo de las hembras (disecado a nivel del cuello del útero, incluyendo aproximadamente 1 cm de vagina), medidas (longitud, anchura y peso) de ovarios y testículos, proporción de hembras embarazadas y presencia de leche en las glándulas mamarias.

En la población estudiada existe una concentración de nacimientos en plena época seca, momento en que disminuye drásticamente el número relativo de hembras preñadas pasando el peso del aparato genital femenino completo desde su valor máximo a su valor mínimo (véase cuadro adjunto).

Cuadro 1

Valores medios de pesos de aparatos genitales y proporción de hembras preñadas (medias)

	N.º de ♀ preñadas/ Total ♀ ♀	Peso Testículo / Peso corporal	Peso aparato genital ♀ ♀
De junio a agosto	0,57	0,39	67,5
De septiembre a noviembre	0,40	0,34	127
De diciembre a febrero	0,12	0,18	59
De marzo a abril	0,44	0,31	69

El valor máximo de peso relativo de testículo en plena época de lluvias debe corresponderse a un incremento en actividad sexual, mientras que el valor mínimo, en plena época seca, coincidente con la probable época de nacimientos, debe indicar el momento del año de menor actividad sexual. Es significativo que las únicas dos cópulas observadas a lo largo del año (22 de marzo y 15 de abril de 1976) coincidan con el comienzo del aumento de peso relativo de testículos.

BIBLIOGRAFÍA

- CARPENTER, C. R. (1934): A field study of the behavior and social relations of howling monkeys. *Comp. Psychol. Monogr.* 10: 1-168. Baltimore.
- DUKELOW, W. R. (1970): *Reproductive physiology of primates*. Endocrine Research Unit Michigan State University.
- HERNÁNDEZ CAMACHO, y R. W. COOPER (1975): The nonhuman primates of Colombia. En: *Neotropical Primates: Field Study and conservations*: 35-69. R. W. Thorington y P. G. Heltne, eds. National Academy of Sciences, Washington, D. C.
- HILL, O. W. C. (1962): *Primates. Comparative Anatomy and Taxonomy. Cebidae*. Edimburg. University Press.
- NEVILLE, M. K. (1972): The populations structure of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in Trinidad and Venezuela. *Folia primat.*, 17: 56-86.
- RICHARDS, P. W. (1964): *The tropical rain forest*. Cambridge University Press.

(Recibido oct. 79)

FRANCISCO BRAZA, FERNANDO ALVAREZ y
TOMÁS DE AZCÁRATE
Estación Biológica de Doñana
Paraguay, 1-2
SEVILLA-12 (España)

NORMAS PARA LOS AUTORES DE TRABAJOS A PUBLICAR
EN DOÑANA ACTA VERTEBRATA

1. Doñana Acta Vertebrata está abierta a trabajos que traten cualquier aspecto de la zoología de vertebrados.
2. Los originales deberán presentarse por duplicado; el texto mecanografiado a doble espacio, con amplios márgenes y por un solo lado del papel.
3. Las figuras (dibujos o fotografías) así como los cuadros, se presentarán aparte del texto, indicando al dorso o al margen nombre del autor, título del trabajo y número de referencia en el texto. Cada uno de ellos debe llevar un encabezamiento y/o pie, que se presentará en folio aparte con la correspondiente numeración. Los dibujos, deben realizarse preferentemente con tinta negra sobre papel vegetal; las líneas y símbolos deben ser suficientemente gruesos para permitir la reducción.
4. Al margen del texto se indicará el lugar aproximado que se desea ocupen los cuadros o figuras.
5. Los trabajos originales, con excepción de las notas breves, han de ir acompañados por un resumen en castellano y otro, incluyendo el título, en inglés, francés o alemán. En ellos se indicará de forma escueta lo esencial de los métodos, resultados y conclusiones obtenidas. Igualmente pueden ir en dos idiomas los pies de las figuras y el encabezamiento de los cuadros.
6. Además del título original, el autor debe proporcionar un título resumido y suficientemente explicativo de su trabajo que no debe ocupar más de 35 espacios de mecanografía, destinado a encabezar las páginas.
7. El apartado "Agradecimiento", si lo hubiera, debe figurar tras el texto y antes de la lista de referencias bibliográficas.
8. Cuantas palabras en el texto deseen resaltarse de una forma especial, así como los nombres científicos de géneros y especies, deben figurar subrayados en el original. Los nombres de los autores que aparecen en el texto y figuran asimismo en la lista bibliográfica final deben llevar doble subrayado.
9. La lista de referencias bibliográficas, que deben ser completas, ha de disponerse según el orden alfabético de los autores citados. Varios trabajos de un mismo autor deben disponerse por orden cronológico, sustituyendo a partir del segundo de ellos el nombre del citado autor por un línea recta. Si se recogen varios trabajos de un mismo autor y año se indicarán con las letras a, b, c..., ej.:

CARRIÓN, M. (1975 a)...
— (1975 b)...

El nombre de la revista (con la abreviatura reconocida oficialmente) se indicará subrayado, así como el título de los libros. Tras éstos debe citarse la editorial, el nombre de la ciudad en que se han publicado y el número de páginas. A continuación se ofrecen algunos ejemplos:

Cabrera, A. (1905): Sobre las ginetas españolas. Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. 5: 259-267.

Valverde, J. A. (1967): Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres.

C. S. I. C., Madrid. 217 pp.

Witschi, E. (1961): Sex and secondary sexual characters. pp. 115-168 in Marshall, A. J. (ed). Biology and Comparative Physiology of Birds. Vol. 2. Academic Press, New York and London.

10. Tanto el apartado "Material y Métodos" como los resúmenes, apéndices y cualquier otra porción que los autores consideren oportuno, haciéndolo constar, se publicarán en letra pequeña (cpo. 8).
11. La dirección del autor o autores, así como sus nombres deben figurar al final de la lista de referencias bibliográficas.
12. El número de separatas que se entregarán gratuitamente a los autores de los trabajos publicados en D. A. V. será de 50 (un autor), 80 (dos autores) ó 100 (3 ó más autores). A la aceptación del trabajo por parte de la revista, puede solicitarse por escrito un número adicional de separatas, cuyo importe será abonado a la entrega de las mismas.

DOÑANA-ACTA VERTEBRATA

Volumen VIII

Diciembre, 1981

I N D I C E

CASTELLÓ, V.: Relación longitud-peso y condición del Barbo de Sclater (<i>Barbus barbatus sclateri</i> G.) en el río Guadiato. Córdoba. España. <i>Length-weight relation and Condition in the Barble of Sclater</i> (<i>Barbus barbatus sclateri</i> G.) in the Guadiato river. Córdoba. Spain	5
BRAZA, F., M. DELIBES y J. CASTROVIEJO: Estudio biométrico y biológico de la tortuga mora (<i>Testudo graeca</i>) en la Reserva Biológica de Doñana, Huelva. <i>Biometry and life history of the western Spur-thighed tortoise</i> (<i>Testudo graeca</i>) in the Reserva Biologica de Doñana	15
MOLINA BORJA, M.: Etograma del lagarto de Tenerife <i>Gallotia galloti galloti</i> Saucia Lacertidae). <i>Ethogram of Gallot's lizard</i> <i>Gallotia galloti galloti</i> ...	43
HERRERA, C. M.: Organización temporal en las comunidades de aves. <i>Seasonal organization in bird communities</i>	79
JORDANO, P.: Alimentación y relación tróficas entre los paseriformes en paso otoñal por una localidad de Andalucía Central. <i>Diet and trophic relationships among autumn migrant passerine species in Central Andalusia</i> (Spain)	103
AMAT, J. A.: Descripción de la comunidad de patos del Parque Nacional de Doñana. <i>The duck community of Doñana National Park</i> (<i>Marismas of the Guadalquivir, SW Spain</i>)	125
VEIGA, J. P.: Variación anual de régimen alimenticio y densidad de población de dos estrigiformes: sus causas. <i>Annual variation of diet and population density of two owls: their causes</i>	159
CAMPOS SÁNCHEZ-BORDONA, F.: Las Ardeidas en la cuenca del Duero. <i>Heron populations in the basin of the Duero river. Spain</i>	177
ALBERTO, L. J. y J. C. PENA: Niveles de contaminantes organoclorados y metales pesados en huevos de aves de las Marismas del Guadalquivir, 1975. <i>Levels of organochlorine pollutants and heavy metals in eggs of birds in the Marismas of the Guadalquivir, 1975</i>	195
AMAT, J. A. y R. C. SORIGUER: Alimentación primaveral de la garcilla bueyera (<i>Bubulcus ibis</i>) en las Marismas del Guadalquivir. <i>Spring food of Cattle egret</i> (<i>Bubulcus ibis</i>) in the Marismas of the Guadalquivir (SW Spain).	207
RAMO, C. y B. BUSTO: La reproducción de un ave parásita: el tordo-mirlo (<i>Molothrus bonariensis</i>) en los Llanos de Apure (Venezuela). <i>Reproduction of a parasite bird: the Shiny Cowbird</i> (<i>Molothrus bonariensis</i>) in the Apure Llanos (Venezuela)	215
SORIGUER, R. C.: Estructura de sexos y edades en una población de conejos (<i>Oryctolagus cuniculus</i> L.) en Andalucía Occidental. <i>Sex ratio and age structure of a Mediterranean wild rabbit</i> (<i>Oryctolagus cuniculus</i> L.) population in Western Andalusia (Spain)	225
JODRA ARELLA, P. J.: Parámetros de gregarismo del gamo (<i>Dama dama</i>) en el Coto de Doñana. <i>Paramètres de gregarisme chez le daim</i> (<i>Dama dama</i>) à Doñana. Huelva. Espagne.	237
N O T A S.....	291