

## PARTE PRIMERA: CIGÜEÑA BLANCA

### 2. SELECCION DE HABITAT EN LA CIGÜEÑA BLANCA

#### 2.1 Introducción

Las preferencias de hábitat de una especie vienen determinadas por la capacidad que el individuo posee para obtener en aquél alimento y protección frente a los depredadores, ya que son estas dos las principales presiones selectivas que determinan la adaptación evolutiva o fitness (véanse revisiones en Hildén 1965, Cody 1985).

Los estudios de selección de hábitat en Aves se han centrado tradicionalmente en el análisis de la estructura del hábitat y sus relaciones con índices de presencia o ausencia de individuos en el mismo. El estudio del comportamiento facilita la interpretación de la importancia funcional de las características del hábitat para las especies animales (Morsa 1980, Wiens 1973, 1985, 1989). Así, si los territorios son utilizados para alimentarse, el estudio del comportamiento alimentarlo de los individuos y de sus relaciones con la distribución y abundancia del alimento en los primeros, debería explicar los patrones de distribución y abundancia relativa de individuos en el medio. Esta aproximación etológica al estudio de la selección del hábitat ha mostrado que existen importantes diferencias interindividuales, espaciales y temporales en el uso del medio, contrastando con la idea que se tenía en principio de una selección de hábitat específica y uniforme para cada especie (por ej. Noon *et al.* 1980).

Por otra parte, la consideración de la reciente teoría de la búsqueda del alimento ("foraging theory") (Pyke 1984, Stephens & Krebs 1986) al analizar la selección del hábitat en Aves, permite establecer predicciones comprobables mediante tests o análisis.

Mediante esa visión comportamental, la selección del hábitat puede contemplarse como un fenómeno complejo resultante de la interacción entre costos y beneficios derivados del uso del medio (tiempo que se puede dedicar a la alimentación, distancia que ha de recorrerse hasta los lugares de alimentación, tasa de ingestión de energía de que es capaz el individuo, etc.).

En esta parte del trabajo nos hemos propuesto estudiar la selección del hábitat de alimentación de la Cigüeña Común durante su reproducción. Aunque se han realizado algunos estudios de selección de hábitat en esta especie en Europa Central (Pinowska & Pinowski 1989), las condiciones de uniformidad del medio en dichas latitudes hacen difícilmente aplicables los resultados a nuestro país, en el que se dan grandes contrastes geográficos y fisiográficos, además de ser el mismo el que ofrece la mayor densidad de individuos reproductores de esta especie en Europa (Lázaro *et al.* 1986). En muchas zonas del centro de España se pueden distinguir numerosos hábitats cerca de las colonias de nidificación de las Cigüeñas, teniendo por tanto que elegir éstas entre aquellos a la hora de buscar alimento, así como decidir a qué distancia acudir desde el nido para alimentarse y cuánto tiempo permanecer en cada lugar de alimentación. Nuestros objetivos fueron la descripción de los patrones de selección del hábitat de alimentación en dos áreas ecológicamente bien diferenciadas y representativas de la variedad de ambientes que incluye el área de distribución de la especie en la Península Ibérica.

#### 2.2. Selección del hábitat de alimentación en la Cigüeña Blanca durante la reproducción

##### Introducción

La selección del hábitat está condicionada tanto en las aves como en otras especies animales, fundamentalmente por las presiones selectivas de inanición y depredación, que son las que determinan la supervivencia o no del individuo, como ya se ha dicho. Los individuos de una especie seleccionarán sólo aquellos hábitats que les ofrezcan alimento y protección contra los depredadores y las inclemencias climáticas (véanse revisiones en Hildén 1965, Cody 1985). En numerosos estudios se ha comprobado que los animales tienden a alimentarse en áreas con elevada disponibilidad de alimento (revisiones en Nilsson 1972, Newton 1980, Herrera 1981, Goss-Custard 1983, 1984, Birkhead & Furness 1985, Wiens 1989a) y bajo riesgo de depredación (p. ej., Barnard 1980, Grubb & Greenwald 1982, Lima *et al.* 1987, Ekman 1987, Hogstad 1988).

El enfoque eco-etológico de los estudios recientes sobre selección del hábitat ha mostrado importantes diferencias

interindividuales, espaciales y temporales, que contradicen la antigua idea de patrones específicos de selección en cada especie animal (p. ej. Noon *et al.* 1980). Por otra parte, la consideración del problema de la selección a la luz de la reciente teoría de la búsqueda del alimento ("foraging theory", Pyke 1984, Stephens & Krebs 1986) permite la definición de hipótesis verificables experimentalmente o mediante estudios observacionales o pseudoexperimentales. Mediante dicha perspectiva de comportamiento individual, la selección del hábitat se puede entender como el resultado de complejas interacciones entre los costos y las ventajas derivados del uso de un determinado medio físico (tiempo disponible para la alimentación, desplazamiento necesario para la obtención del alimento, tasa de obtención del mismo, etc.)

El objetivo de este capítulo es el estudio de la selección del hábitat de la Cigüeña Blanca en España mediante el mencionado enfoque eco-etológico. Aunque existen algunos estudios sobre selección del hábitat de dicha especie en Europa Central (p. ej., Pinowska & Pinowski 1989), éstos han sido realizados en los ambientes homogéneos propios de dichas latitudes, existiendo poca información sobre el tema en la Península Ibérica, precisamente donde la especie alcanza sus máximas densidades de población (Lázaro *et al.* 1986).

En muchas zonas de Iberia existe una gran diversidad de medios utilizables por las Cigüeñas en las cercanías de las colonias de nidificación. Las aves tienen que decidir, por tanto, cuáles de ellos utilizar, durante cuánto tiempo permanecer en ellos y a qué distancia desplazarse desde sus nidos para buscar alimento. Nuestro objetivo, por ello, fue el de describir los patrones de selección de hábitat en relación con la abundancia de presas en dos áreas que contrastasen entre sí suficientemente desde un punto de vista fisiográfico y de vegetación, para dar una idea de la variedad de respuestas de la especie ante la diversidad de situaciones posibles en nuestra población ibérica de Cigüeñas. Los objetivos concretos del estudio fueron los siguientes:

1. ¿Influye la disponibilidad de alimento en los patrones de dispersión y uso del hábitat en las Cigüeñas?
2. ¿Hasta qué punto agotan las Cigüeñas de una colonia los recursos tróficos?
3. ¿Resulta influido el uso del hábitat por la distancia de alejamiento desde la colonia, a través de un equilibrio entre costos y ventajas relativos a la alimentación?

## Áreas de estudio

Se seleccionaron dos áreas de estudio diferentes (Fig. 1) para representar en lo posible, como se ha dicho más arriba, los medios más representativos de entre los utilizados por la especie en la Península Ibérica durante la reproducción (véanse Chozas 1982, Lázaro *et al.* 1986). La primera de dichas áreas se halla en la localidad cacereña de El Gordo (39°52'N, 5°18'W, 300 m s.n.m.) y sus alrededores, incluyendo la zona parte de la provincia colindante de Toledo (Fig. 2). La misma comprende unas 2000 ha de cultivos de cereal (trigo, centeno y avena) y pastizales de secano, estos últimos utilizados para el pastoreo de ganado lanar, alrededor del embalse de Valdecañas.

**Figura 1.** Situación de las dos áreas elegidas para el estudio de selección del hábitat de alimentación en la Cigüeña Blanca: las colonias de El Gordo, en Cáceres, y la de El Escorial, en Madrid.

Irregularmente dispersos por la zona se encuentran algunos bosquetes de encinas (*Quercus rotundifolia*), pinos (*Pinus spp.*) y eucaliptos (*Eucalyptus spp.*) (véase Fig. 4). El clima es mediterráneo, con una temperatura media anual de 15-16°C, siendo los veranos largos, secos y calurosos, y las precipitaciones anuales escasas (400-500 mm). Las 16 parejas de Cigüeña Blanca que nidificaban en la zona durante el estudio lo hacían sobre los tejados de la iglesia (hasta 10 parejas) y de algunos otros edificios del pueblo. Las aves se alimentan casi exclusivamente de Artrópodos, sobre toda Ortópteros (más del 95 del total de presas identificadas durante observaciones propias detalladas de 21 individuos durante su alimentación, en períodos de 5 minutos, fueron Ortópteros). En cuanto a la segunda zona de estudio, se halla en la provincia de Madrid, junto a El Escorial (40°35'N, 4°05'W, 900 m s.n.m., véase Fig. 3). Contiene la mayor colonia de Cigüeña Blanca de España central, con 50-60 nidos habitualmente. Comprende unas 600 ha de prados muy húmedos salpicados de fresnedas más o menos densas (*Fraxinus angustifolia*), y algunos olmos (*Ulmus campestris*), en los que la mayoría de las Cigüeñas instalan sus nidos. En este paisaje abundan los riachuelos y charcas más o menos permanentes, que sólo se secan en julio-agosto. Los suelos más pobres y rocosos están ocupados por encinas (*Quercus rotundifolia*) o roble melojo (*Q. pyrenaica*). Las precipitaciones anuales son de unos 700 mm, y la temperatura media anual, de 9-10°C, con frecuentes heladas hasta finales del mes de mayo (aproximadamente 100 días al año) (Elías & Ruiz 1977). En esta colonia, las Cigüeñas se alimentan fundamentalmente de lombrices de tierra (Carrascal *et al.* 1990).

**Figura 2.** Área de estudio en torno a la colonia de El Gordo, en Cáceres

**Figura 3.** Area de estudio en torno a la colonia de El Escorial, en Madrid

## Métodos

### Selección del hábitat

Ambas áreas se prospectaron con vehículo entre principios de abril y finales de junio, utilizando para ello itinerarios fijados con anterioridad (a finales de marzo), de acuerdo con nuestras observaciones de dispersión de las aves desde la colonia. La longitud total de dichos itinerarios fue de 29 km en el Gordo y de 12 km en El Escorial. Los recorridos en coche a lo largo de dichos transectos duraron 1.5-2 horas y fueron realizados 3 veces al día en cada día de muestreo, con el fin de detectar posibles variaciones horarias en la selección del hábitat: una por la mañana (06.00-08.00 h GMT), otra a mediodía (11.00-13.00 h), y la tercera por la tarde (16.00-19.00 h). Las Cigüeñas vistas durante tales recorridos se localizaban en mapas a escala 1:25000, anotando el tipo de terreno sobre el que se hallaban. Las aves empleaban la mayor parte del tiempo en que permanecían fuera del nido buscando alimento (Carrascal *et al.* 1990). Las localizaciones de aves en los tres transectos diarios se consideraron independientes en los análisis, ya que el tiempo transcurrido entre dos transectos consecutivos fue de más de 3 horas, mientras que los períodos de permanencia fuera del nido alimentándose sólo duraron entre 15 minutos y 2 horas (mediciones realizadas mediante individuos marcados con radioemisoras).

La disponibilidad de los distintos tipos de hábitat fue estimada a lo largo de los mismos transectos, registrando el tipo de terreno a cada lado del itinerario a intervalos fijos de 200 m. En El Gordo consideramos los siguientes tipos de hábitat:

- (a) bosques (de pinos, eucaliptos o encinas);
- (b) pastizales, que dividimos en tres categorías, de acuerdo con la altura de la vegetación herbácea: <10cm, 10-30cm y >30 cm;
- (c) labrados recientes (campos de cultivo en barbecho que estaban siendo labrados en ese momento o lo habían sido hacia pocas (2-3) horas);
- (d) labrados no recientes (campos de cultivo en barbecho que habían sido labrados como mínimo el día anterior al de observación);
- (e) cultivos de cereal;
- (f) márgenes del embalse (franja de terreno más o menos ancha, prácticamente desprovista de vegetación o con vegetación herbácea muy rala, siempre que las aves se mostrasen ligadas al agua).

En El Escorial consideramos los siguientes hábitats:

- (a) arroyos y charcas temporales;
- (b) bosques de encinas o robles;
- (c) fresnedas.

El recorrido en coche por las áreas de estudio se realizó 13 veces en El Escorial y 12 veces en El Gordo. En El Escorial, dada la homogeneidad del paisaje en las áreas de alimentación, se realizó además un estudio más detallado de las fresnedas. A lo largo de itinerarios a pie elegidos al azar se anotó cada 50 pasos si el suelo estaba encharcado o no y la altura de la hierba en cm, y cada 100 pasos se contó el número de árboles de más de 2.5 m de altura en un radio de 25m. Este estudio se realizó en el mes de mayo, y tanto en fresnedas utilizadas como en las no utilizadas por las Cigüeñas.

### Comportamiento alimentario

Para estudiar el comportamiento alimentario de las Cigüeñas durante la reproducción se capturaron y marcaron con emisores de radio y anillas de color 5 individuos en la colonia de El Escorial. Tres de ellos eran hembras (dos criaron con éxito esa temporada, siendo la tercera hembra inmadura), y los dos restantes, machos (uno inmaduro y

el otro reproductor ese año). Los tres individuos reproductores fueron seguidos a pie o con vehículo durante sus desplazamientos para buscar alimento, a lo largo del período de incubación. Se estudió su comportamiento alimentario: dispersión desde el nido, tiempo de permanencia en el lugar de alimentación, selección del hábitat, tasa de ingestión y tiempo dedicado a la vigilancia. Cada salida de 1 nido se consideró como un dato independiente, ya que no se encontró autocorrelación en las muestras de distancia de alejamiento, tiempo de permanencia en el lugar de alimentación, tasa de ingestión y frecuencia de vigilancias en los diferentes individuos. Dos periodos de alimentación consecutivos estuvieron separados por un periodo de incubación o bien por un cambio de zona de alimentación que implicase un vuelo de más de 500 m de longitud. Los escasos períodos fuera del nido durante los cuales el individuo observado no se alimentaba no fueron considerados en los análisis. Para los análisis combinamos los datos de los tres individuos, al no existir diferencias significativas en su comportamiento alimentario (tasa de ingestión, tiempo dedicado a vigilar, uso del hábitat, duración media del periodo de alimentación, distancia entre nido y lugar de alimentación).

### **Disponibilidad de alimento y agotamiento de recursos**

Para estimar la disponibilidad de presas epigeas, contamos los artrópodos de más de 1 cm de longitud (en su mayoría Ortópteros y Coleópteros) encontrados a lo largo de transectos de 25 m de longitud y 2 m de anchura en cada una de las dos áreas de estudio (véanse Folse 1982, Blancher & Robertson 1987 para metodologías similares). En cuanto a las presas hipogeas (lombrices de tierra y larvas de insectos fundamentalmente), se extrajeron con pala y disgregaron a mano completamente muestras de suelo de 20x20x5 cm. Cada una de las lombrices o larvas encontradas fue medida (longitud y anchura), con el fin de estimar su biomasa, asumiendo una forma cilíndrica para las lombrices, y elipsoidal o semielipsoidal para las larvas de insectos. Para estimar la disponibilidad de presas junto a las márgenes del embalse de Valdecañas en El Gordo, se realizaron 24 transectos de 50 m de longitud y 2 m de anchura a lo largo de las playas más frecuentemente utilizadas por las Cigüeñas, contando los peces (carpas), ranas o renacuajos y macroinvertebrados acuáticos. Si bien este método no permitió una estimación precisa de la disponibilidad real de alimento, si fue posible obtener un índice fiable de abundancia de presas para comparación con los otros hábitats.

El agotamiento de los recursos tróficos por las Cigüeñas se estimó midiendo la abundancia de presas en determinados lugares de alimentación unos días antes y 15 días después (en El Gordo, 10 días después en El Escorial) de haberse alimentado las Cigüeñas en ellos.

### **Tratamiento estadístico**

Para la comparación entre medias y proporciones se utilizó el test de la t de Student. Para comparar series de proporciones se utilizó el  $X^2$ . Otros análisis utilizados fueron los de regresión simple y parcial. Todas las series de datos se analizaron después de haber realizado transformaciones logarítmicas. La selección del hábitat se evaluó mediante el índice de Ivlev (1961):  $(U_i - A_i) / (U_i + A_i)$ , donde  $U_i$  y  $A_i$  son las proporciones de uso y disponibilidad, respectivamente, de los distintos hábitats. Este índice oscila entre -1 (máxima selección negativa) y +1 (ocupación exclusiva). El valor 0 representa indiferencia en la selección.

## **Resultados**

### **Disponibilidad de alimento**

Las lombrices de tierra abundaron más en El Escorial ( $x=2.11$  desv. estándar=2.74,  $n=43$ ) que en El Gordo ( $x=0.11$ , d.e.=0.31;  $n=50$ ) (test t,  $p<0.001$ ). Sin embargo, los Artrópodos fueron menos abundantes en la primera zona ( $x=0.2$ , d.e.=0.2,  $n=26$ ) que en la segunda ( $x=17.7$ , d.e.=17.9,  $n=40$ ) (test t,  $p<0.001$ ). En El Escorial, la densidad de lombrices y otros invertebrados hipogeos fue mucho mayor en las fresnedas que en encinares o robledales (test t,  $p<0.001$ , ver Tab7a l). En El Gordo hubo más cantidad de Artrópodos en pastizales con hierba alta que en otros pastizales, cultivos o bosques (tests t,  $p<0.05$ , ver Tabla l). Sin embargo, en los labrados recientes el tamaño medio de los Artrópodos fue mayor (peso medio de 0.69) que en los otros hábitats (pesos medios de 0.15 a 0.39), si bien su densidad no difirió de la de éstos últimos.

### **Selección del hábitat**

Las distribuciones de frecuencia de hábitats disponibles y utilizados por las Cigüeñas difirieron significativamente entre sí, tanto en El Gordo (test de  $X^2$ ,  $p<0.001$ , Fig. 4), como en El Escorial (test de  $X^2$ ,  $p<0.001$ , Fig. 5). Ello significa que las Cigüeñas seleccionaron claramente determinados tipos de hábitat en ambas áreas de estudio.

Concretamente en El Gordo, evitaron los cultivos de cereal y las áreas de bosque, visitando los labrados tan solo esporádicamente, con la excepción de los labrados recientes, que fueron seleccionados positivamente. Asimismo, seleccionaron positivamente pastizales con hierba alta, resultando con índices de selección indiferentes los pastizales con hierba baja y las márgenes del embalse (Fig. 4).

El índice de selección estuvo correlacionado en El Gordo con la densidad media y con el peso medio de las presas en cada uno de los siete tipos de hábitat considerados (coeficientes de correlación parcial;  $r=0.96$ ,  $p<0.01$  para densidad y  $r=0.94$ ,  $p<0.01$  para peso). Ambas variables explicaron el 93% de la varianza en la selección ( $p<0.01$  en el análisis de regresión múltiple).

En El Escorial las Cigüeñas seleccionaron las fresnedas pero evitaron los bosques de encina y roble, utilizando los arroyos y charcas en menor proporción a la de su disponibilidad (Fig. 5). Las fresnedas utilizadas por las Cigüeñas tenían menor densidad de arbolado ( $p<0.01$ ) y hierba más corta ( $p<0.001$ ), estando más encharcadas ( $p<0.001$ , tests de la t) que aquellas no utilizadas (Tabla 2). Por otra parte, la densidad y la biomasa total de lombrices fueron mayores en las fresnedas utilizadas que en las fresnedas no utilizadas por las Cigüeñas (tests de la t,  $P<0.001$ ).

**Tabla 1. Disponibilidad de alimento en las dos áreas de estudio. Se indican valores medios (x) y desviaciones estándar (DE) de cantidad y de peso de las presas por muestra. Entre paréntesis, los tamaños de muestra para los diferentes tipos de hábitat considerados.**

	cantidad de presas por muestra		peso de presas por muestra	
	x	DE	x	DE
<b>AREA DE EL GORDO</b>				
<b>(ARTROPODOS)</b>				
Bosques (22)	4.0	3.7	1.0	1.8
Pastizales:				
hierba <10cm (10)	17.0	16.5	2.9	2.8
hierba 10-30 cm (32)	115.6	93.6	15.3	12.2
hierba >30 cm (8)	173.9	179.6	27.1	31.6
Cultivos cereal (25)	9.7	14.9	2.0	3.8
Labrados recientes (9)	6.3	4.6	3.5	3.7
Otros labrados (14)	2.6	2.6	0.9	1.4
<b>EL ESCORIAL</b>				
<b>(INVERTEBRADOS HIPOGEOS)</b>				
Bosques (50)	0.1	0.3	0.1	0.3
Fresnedas no utilizadas por las cigüeñas	1.8	2.9	0.6	1.2
Fresnedas utilizadas por las cigüeñas (43)	3.1	2.9	2.1	2.7

**Figura 4.** Disponibilidad de hábitat y utilización del mismo por las Cigüeñas Blancas en El Gordo, Cáceres. W bosques; PL pastizales (altura de la hierba < 10, entre 10 y 30 ó > 30 cm de altura). . CF cultivos; RT labrados recientes; PF siembras; WM márgenes del embalse. Sobre las barras del histograma se indican los resultados del test t de proporciones, comparando porcentajes emparejados: ns, no significativo; \*\*\*,  $p<0.001$ . El valor de p indica la significación del test de  $\chi^2$  comparando las distribuciones de disponibilidad y uso. N es el número de aves.

**Figura 5.** Disponibilidad y uso del hábitat por las Cigüeñas Blancas en El Escorial. Véase Fig. 1 para más detalles.

### Comportamiento alimentario

Las Cigüeñas marcadas individualmente se alejaban a mayores distancias y sus períodos dedicados a la

alimentación eran en promedio más prolongados cuando iban a comer a fresnedas abiertas que cuando lo hacían a fresnedas más densas (Tabla 3). La tasa media de ingestión de alimento y el tamaño medio de bando o agregación de individuos durante la alimentación fueron mayores en las fresnedas abiertas que en las densas. Para excluir de esta última tendencia el efecto del tamaño de bando (tamaños de bando elevados están asociados a tiempos de vigilancia menores), consideramos la tasa neta de ingestión (sólo cuando el individuo estaba cabeza abajo, comiendo), variable que refleja mejor la calidad del terreno que la tasa absoluta de ingestión (ver Carrascal *et al.* 1990). La tasa neta de ingestión también fue más elevada en fresnedas abiertas que en las densas.

### Agotamiento de recursos y dispersión desde la colonia

La abundancia de Artrópodos en pastizales aumentó en El Gordo en un lugar visitado regularmente por las Cigüeñas durante 15 días del mes de mayo, probablemente como consecuencia de la elevada tasa de reproducción de dichos invertebrados (fundamentalmente Ortópteros) durante la primavera (Fig. 6). Por el contrario, en El Escorial la densidad de lombrices de tierra descendió a lo largo de 10 días de utilización en la zona muestreada en dicho área (Fig. 6). Dado que no existen en El Escorial otros depredadores que ejerzan una acción de agotamiento significativa sobre tales presas, concluimos que las Cigüeñas no agotaron los recursos en El Gordo, mientras que en El Escorial sí produjeron una disminución significativa de la cantidad de lombrices, su principal presa.

**Tabla 2. Características de las fresnedas utilizadas y no utilizadas por las Cigüeñas para alimentarse en El Escorial**

	NO UTILIZADAS	UTILIZADAS
<b>Grado de encharcamiento</b>		
% de lugares con agua	14	71
n	251	216
<b>Altura de la hierba</b>		
Media (cm)	32.1	13.5
Desviación estándar	12.6	9.9
n	36	30
<b>Densidad de arbolado</b>		
Cantidad media de árboles/0.2 ha	12	6
Desviación estándar	10.0	5.8
n	36	30

**Tabla 3. Parámetros del comportamiento alimentario de Cigüeñas Blancas marcadas con emisores de radio en El Escorial. Se indican los valores medios (x), las desviaciones estándar (DS) y los tamaños de muestra (n).**

	Fresnedas abiertas			Fresnedas densas			Significación de la diferencia
	x	DS	n	x	DS	n	
Tiempo de permanencia en el lugar de alimentación (min)	69.3	11.8	45	31.2	7.9	21	***
Distancia de alojamiento (m)	457.2	84.0	41	206.5	38.6	21	**
Tamaño de bando	6.2	0.8	46	1.9	0.4	19	***
Tiempo de vigilancia (seg/min)	19.8	2.6	29	34.3	11.5	9	*
Tasa absoluta de ingestión (n° de ingestiones/min)	3.2	0.4	27	1.3	0.4	9	**
Tasa neta de ingestión (n° de ingest./ min comiendo)	4.0	0.4	27	1.8	0.5	9	**

\*= $p < 0.05$ ; \*\*= $p < 0.01$ ; \*\*\*= $p < 0.001$  (ANOVA)

**Figura, 6.** Cambios en la disponibilidad de presas (media + intervalo de confianza del 95%) en un punto visitado regularmente por las Cigüeñas Blancas durante 15 días en El Gordo y otro visitado durante 10 días en El Escorial. Los números entre paréntesis indican el tamaño de muestra. Se indica, también, la significación del test de la t.

La distancia media de alejamiento de las Cigüeñas desde la colonia durante sus períodos de alimentación aumentó de forma significativa entre abril y mayo en El Escorial, mientras que no sufrió variación significativa (incluso parece que la tendencia fue más bien a la disminución de dicha distancia) en El Gordo (Fig. 7).

## Discusión

### Selección del hábitat de alimentación

Los resultados del presente estudio muestran que la disponibilidad de alimento es un factor causal importante en los procesos de selección del hábitat de alimentación y de dispersión desde la colonia para buscar alimento en la Cigüeña Blanca. En otros estudios con diferentes especies de aves se ha llegado a la misma conclusión (p. ej., Newton 1979, 1986, para las Rapaces, Grzybowski 1982, Boag & Grant 1984, Grant & Grant 1987 para aves granívoras, Goss-Custard 1983, 1985 para Limícolas, Bailey & Titman 1984 para Anátidas, Ford & Paton 1985 para aves nectarívoras, Terrill & Ohmart 1984, Brush & Stiles para aves insectívoras). Nuestros resultados concuerdan con una de las predicciones de la teoría de la búsqueda de alimento: la de que las zonas o parcelas con mayor disponibilidad de alimento serán más utilizadas, debido al mayor beneficio que el individuo obtiene en ellas (Schoener 1971, Krebs *et al.* 1983, Pyke 1984 Stephens & Krebs 1986). De hecho, la tasa absoluta de ingestión de alimento de Cigüeñas marcadas en El Escorial fue mayor en las fresnedas más abiertas, que fueron las más seleccionadas por las aves para alimentarse. Dicha mayor tasa de ingestión pudo haber sido consecuencia de: (a) un menor tiempo dedicado a la vigilancia antidepredadora, y/o (b) una mayor disponibilidad de alimento. En algunas especies de aves se ha demostrado un aumento en el tiempo dedicado a vigilar a medida que desciende la visibilidad en el hábitat (Metcalf 1984, Hogstad 1988), hecho que ha sido atribuido a la mayor vulnerabilidad de que son objeto las aves alimentándose en determinados medios cerrados, tales como bosques o playas rocosas. Sin embargo, en nuestro caso, la mayor vigilancia observada en las fresnedas densas fue más bien debida al menor tamaño medio de las agregaciones o bandos en dicho medio. Es dudoso que la diferencia en densidad de arbolado entre fresnedas densas y abiertas en El Escorial pudiese haber sido causa suficiente para haber detectado una variación significativa en el tiempo dedicado a vigilar en la Cigüeña, que hubiese sido achacable a defensa antidepredadora. Más bien pensamos que la mayor tasa de ingestión observada en fresnedas abiertas fue debida a la mayor disponibilidad de alimento en ellas, ya que también fue mayor en las mismas fresnedas la tasa neta de ingestión, que sí excluye el efecto de la diferente proporción de tiempo vigilando en uno y otro tipo de fresneda (véase también Carrascal *et al.* 1990). También en otras especies se ha observado mayor tasa de ingestión en medios con mayor disponibilidad de alimento (p. ej., Krebs *et al.* 1972, Barnard 1980, Goss-Custard 1984, Blancher & Robertson 1987, Draulans 1987).

**Figura,7.** Cambios mensuales en la distancia de dispersión desde la colonia a las áreas de comedero en la Cigüeña Blanca (media  $\pm$  intervalo de confianza del 95%). Se indica la significación del test de la t.

No sólo fueron más visitadas las fresnedas abiertas, sino que, además, la duración media de los períodos de alimentación en ellas y la distancia media cubierta hasta llegar a las mismas fueron igualmente mayores que en el caso de las fresnedas más densas. Estos resultados están en concordancia con dos predicciones del modelo de selección de parcela de alimentación en especies que se alimentan desde un lugar central: que el tiempo de permanencia en parcelas mejores debe ser más largo, y que el tiempo de permanencia también debe ser más largo en parcelas más distantes (véase Stephens & Krebs 1986). Cuando las Cigüeñas volaron a mayores distancias de sus nidos para alimentarse, no sólo permanecieron durante más tiempo en las zonas de alimentación, sino que seleccionaron con mayor frecuencia las fresnedas más abiertas, con más alimento. El porcentaje de fresnedas abiertas visitadas a distancias de más de 250 m de la colonia fue de un 81% ( $n=26$ ), frente a un 62% ( $n=42$ ) a menores distancias. Distancia de alejamiento desde el nido hasta el lugar de alimentación y duración del periodo de alimentación estuvieron correlacionados positivamente ( $r=0.30$ ,  $n=66$ ,  $p=0.016$ ).

Hay tres hechos que sugieren que hubo otros factores, además de la abundancia de alimento, que influyeron en la selección del hábitat de alimentación por las Cigüeñas. En primer lugar, la selección por las fresnedas con menor altura de la hierba sugiere que la accesibilidad a las presas o su detectabilidad tuvo igualmente su influencia en la elección de la parcela de alimentación (p. ej., la presencia de montoncitos de tierra dejados por las lombrices es signo de su presencia, y dichos montoncitos son más fácilmente detestables si la hierba no es demasiado alta). A las

mismas conclusiones llegaron Pinowska & Pinowski (1989) durante un estudio de Cigüeña Blanca en Europa central, y Brownsmith (1977) con Estorninos (*Sturnus vulgaris*) alimentándose en pastizales.

En segundo lugar, la selección del hábitat en El Gordo se correlacionó independientemente con densidad y con tamaño de las presas. De hecho, el índice de selección más elevado lo presentaron los labrados recientes, que son precisamente los terrenos que ofrecían a las Cigüeñas las presas de mayor tamaño: grandes Invertebrados hipogeos y pequeños Vertebrados, tales como Lacértidos, topos o ratones, que eran dejados al descubierto por el arado de los tractores. Este resultado de selección alta de labrados no es, por tanto, sorprendente, dada la mayor proporción de tiempo libre que les queda a los individuos que se alimentaban en dichos terrenos (véase Pyke 1984, Stephens & Krebs 1986). Los bajos índices de selección por las márgenes del embalse, que también presentaban presas de gran tamaño y en abundancia (hasta 200 carpas de 20-50 cm de longitud cada 100 m<sup>2</sup> de superficie de agua somera, es decir, presas más abundantes y que son incluso mayores que las presas de los labrados recientes), se explican quizá por los elevados tiempos necesarios para capturar, tragar y digerir dichas presas (observaciones propias).

En tercer lugar, la presencia de Cigüeñas ya alimentándose en un determinado lugar es, probablemente, una de los factores desencadenantes de la selección de un lugar por parte de otras Cigüeñas que sobrevuelan la zona. Uniéndose a otras aves al comer, los individuos obtienen la doble ventaja, alimentaría y antidepredadora (Carrascal *et al.* 1990). Esta tendencia al agrupamiento local ha sido también observada en otras especies de aves (Krebs *et al.* 1972, Baker *et al.* 1981, Andersson *et al.* 1981, Clark & Mangel 1984, Ekman & Hake 1988).

Parece ser que las Cigüeñas Blancas comprobaron los cambios en la disponibilidad a lo largo de la estación y modificaron la distancia y la dirección de alejamiento de acuerdo con dicha experiencia. Esta conclusión viene apoyada por las diferencias cualitativas y cuantitativas encontradas en este estudio entre los patrones de dispersión desde la colonia en dos zonas distintas, El Gordo y El Escorial. En la primera de estas áreas la disponibilidad de Ortópteros, presa principal de las Cigüeñas allí, experimentó un incremento notable a lo largo de la primavera, por lo que, probablemente, las Cigüeñas no tuvieron necesidad de incrementar las distancias de alejamiento desde sus nidos para alimentarse. Por el contrario, en El Escorial, las aves sí agotaron las lombrices en las zonas de alimentación más cercanas a los nidos, y tuvieron que volar a mayores distancias de los mismos según avanzaba la estación. Estos resultados muestran la importancia de conocer los patrones de agotamiento de recursos a la hora de comprender las razones de la distribución de diferentes especies en relación con la disponibilidad de alimento (en relación con estos aspectos, véanse, entre otros, los trabajos de Folse 1982, Goss-Custard 1983, Jordano 1987, Pulliam & Dunning 1987).

### **Influencia de la selección del hábitat de alimentación en la abundancia y distribución de la Cigüeña Blanca en España**

La mayor parte de las 6.800 parejas reproductoras españolas de Cigüeña Blanca (6.753 según Lázaro *et al.* 1986, con un 90% de cobertura del área de distribución de la especie) crían repartidas por 30 provincias incluidas en once Comunidades Autónomas distintas (Fig. 8 y Tabla 4): Galicia, Cantabria, Castilla y León, La Rioja, Navarra, Aragón, Cataluña, Madrid, Extremadura, Castilla-La Mancha y Andalucía. De todos esos nidos, casi la mitad (44.8%) se encuentran entre Cáceres y Badajoz, alcanzándose también en esas mismas provincias las mayores densidades de nidos por unidad de superficie (respectivamente, 9.47 y 6.16 nidos por cada 100 km<sup>2</sup>).

En total se dispone en la actualidad de cinco censos de la población de Cigüeña Blanca, realizados en 1948, 1957, 1974, 1979-81 y 1984 (Bernis 1981, Chozas 1983, Lázaro *et al.* 1986). Ello ha permitido constatar una regresión de la población que entre los años 50 y 70 ha sido dramática, especialmente en ciertas zonas. La regresión es, quizá, más evidente aún cuando se consideran las zonas limítrofes de su área de distribución ibérica: tanto el límite septentrional (Burgos y Soria), como el oriental (Guadalajara, Ciudad Real, Cuenca), y el meridional (Córdoba, Sevilla y Cádiz) muestran una tendencia a la reducción de las cantidades de nidos ocupados. Las pérdidas más notables se localizan en la meseta sur, Ciudad Real, y en el curso medio del Guadalquivir, campiñas cordobesa y sevillana. En todos esos estudios se señalan dos como causas principales de la regresión de la especie en España: por una parte la destrucción de su hábitat y, por otra, los cambios en los usos agrícolas (Chozas *et al.*, 1989), sin que se detallen en ningún caso cuáles son las preferencias de hábitat de la Cigüeña, ni para nidificar ni para alimentarse durante la cría.

**Figura 8** A, Distribución de los nidos de Cigüeña Blanca en España. B, Densidades de nidos (núm. de nidos/100 km<sup>2</sup>), según el censo nacional de 1984 (de Lázaro *et al.*, 1986).

**Tabla 4. Distribución por provincias de los 6.753 de nidos ocupados conocidos en 1984 (modificado de Lázaro *et al.*, 1986).**



Provincia	Número de parejas	Provincia	Número de parejas
Alava	1	Logroño	46
Avila	188	Madrid	215
Badajoz	1333	Navarra	41
Burgos	58	Orense	4
Cáceres	1689	Palencia	110
Cádiz	204	Salamanca	591
Ciudad Real	266	Santander .	26
Córdoba	162	Segovia	246
Cuenca	1	Sevilla	148
Guadalajara	27	Soria	61
Huelva	146	Teruel	1
Huesca	87	Toledo	231
Jaén	6	Valladolid	113
León	397	Zamora	260
Lérida	19	Zaragoza	57

Todas las Cigüeñas Blancas españolas crían por debajo de los 1200 m s.n.m., con la excepción de algunos nidos de la vertiente meridional de Gredos, que pueden llegar a rondar los 1500m de altitud. En algunas regiones, como el sur de Andalucía, Cádiz y Huelva, las aves llegan a criar casi al nivel del mar, como sucede también en el sur de Portugal. La mayoría de los nidos extremeños y castellano manchegos se encuentran entre los 180 y 500m de altitud, mientras que los castellano leoneses se encuentran entre 650 y 1100m (véase Carrascal *et al.* 1993).

En un reciente estudio (Carrascal *et al.*, 1993) se pone de manifiesto cuantitativamente el hecho de que la Cigüeña Blanca evita las zonas arboladas o cubiertas de matorral para nidificar, seleccionando positivamente, en cambio, las áreas de pastizal. Este hecho, constatado también en otros estudios (véase, p. ej. Alonso *et al.* 1991), y conocido de sobra, al menos empíricamente, por anilladores y ornitólogos aficionados, muestra la relación directa existente entre la densidad de nidos de Cigüeña y la proporción de pastizales de cualquier tipo en las zonas de cría. Este rasgo destaca en los análisis, apareciendo como segundo factor responsable de la presencia o ausencia de la especie, tras la ausencia de zonas forestales o de matorral, que es el factor determinante principal.

Así pues, existe una relación directa entre la densidad de nidos de Cigüeña y la estructura del paisaje, con la presencia de prados más o menos encharcables como clave de la adecuación del hábitat para la especie. Y el mismo patrón se repite tanto a escala global en el área europea de distribución (Randik 1989, Dallinga y Schoenmakers 1989), como a nivel de su distribución nacional. (Carrascal *et al.* 1993), o a escala regional y local (Alonso *et al.*, 1991). La constancia en la selección de hábitat mencionada se debe, sobre todo, a las especiales necesidades de ésta, como de la mayoría de las especies, en cuanto a su alimentación durante la época de reproducción (Hildén 1965). Los drenajes masivos de grandes extensiones cenagosas, y la sustitución de los prados y pastizales por monocultivos, se han demostrado como causa principal del declive de la especie a nivel europeo (Kuzniak 1985, Randik 1989), y seguramente las mismas causas han venido actuando en España desde los años 1950 en adelante (Bernis 1981).

Por otra parte, en un estudio realizado a lo largo de varios años en una colonia de cría de España central se demuestra la influencia de los factores climáticos en la productividad de la especie. Existe, pues, por otra parte, otra relación inversa entre la productividad anual, expresada en pollos volados por nido ocupado, y el nivel de precipitaciones en el mes de mayo (Muñoz-Pulido *et al.* 1989), cuando los pollos están recién nacidos o son muy pequeños. Observaciones propias continuadas a lo largo del crecimiento, y las realizadas con motivo del anillamiento de pollos de Cigüeña en Cádiz durante más de diez años, nos permiten precisar que la elevada mortalidad constatada en el análisis anterior no se debe sólo a la incapacidad termorreguladora de los pollos recién

nacidos, como se ha supuesto (véase Carrascal *et al.*, 1993). Los pollos de Cigüeña nacen casi desnudos, protegidos sólo por un plumón neoptilo, corto y ralo, que luego es reemplazado por el plumón teleoptilo y el plumaje definitivo (Bernis 1981). Durante esa fase, que dura unas tres semanas y en la que pueden alcanzar un tamaño de unos 1100 a 1500g, es decir, aproximadamente el de una gallina pequeña, p. ej., las lluvias o el frío nocturno no suponen problema alguno para los pollos, puesto que en tales circunstancias son prácticamente siempre cubiertos por los adultos. Sin embargo hay un momento, que coincide aproximadamente con el tamaño IV del pollo (véase Bernis 1981), en que éste va perdiendo el aspecto algodonoso, pero no está todavía protegido por su propio plumaje, aún en un estado muy retrasado del crecimiento. El pollo ronda entonces los 2 kg y ya es lo bastante grande como para que los adultos no traten de cubrir a los dos, tres o hasta cinco pollos que puede haber en ese momento en el nido. Es en este período cuando las lluvias primero, y el frío nocturno después, pueden causar una caída dramática en la producción anual de pollos que hasta ese momento podía ser excelente. La mayoría de los pollos muertos encontrados en los nidos con motivo del anillamiento, pertenecen a esa edad IV, y no a la de pollos recién nacidos (obs. propias).

Como conclusión, se puede afirmar que el rasgo más importante desde el punto de vista de la nidificación es la presencia de prados y pastizales en los que las aves puedan dedicarse a la alimentación sin tener que dedicar una cantidad excesiva de su tiempo a la vigilancia antidepredadora (Alonso *et al.* 1991, Carrascal *et al.* 1993). Y dada la existencia del hábitat necesario, en cantidad y disposición adecuados, el carácter más o menos seco y suave de las primaveras será el rasgo que determine la mayor o menor productividad de cada zona.

### **Gregarismo y comportamiento alimentario en la Cigüeña Blanca durante la reproducción**

#### **Introducción**

Para explicar el carácter adaptativo de la alimentación en bandos se han propuesto dos grupos de hipótesis, que no son mutuamente excluyentes: la mayor facilidad para evitar a los depredadores y el aumento de la eficiencia alimentarla (revisión en Bertram 1978, Morsa 1980, Barnard 1983, Krebs y Davies 1987). Las primeras predicen que la agregación en bandos permite un aumento general de la vigilancia que facilita el que los individuos dediquen más tiempo a otras actividades y consigan una mayor tasa alimentaria. La hipótesis alternativa del aumento en la eficiencia alimentaria, predice que los individuos aumentan su tasa media de ingestión y reducen su varianza, a través de la concentración local en bandos cada vez mayores en las zonas de alimentación recién encontradas. Para determinar la importancia relativa de cada una de estas hipótesis, se requieren análisis detallados del comportamiento de vigilancia y de la tasa de ingestión alimentaria de los individuos en bandos. Aunque muchos autores han tratado recientemente el tema del comportamiento de vigilancia en aves, hay relativamente pocos trabajos de campo que analicen las tácticas alternativas de los individuos a un bando para disminuir su propio tiempo de vigilancia, es decir, para reducir la tasa de movimientos de cabeza para vigilar o la duración de cada uno de esos movimientos (pero véanse p. ej. McVean y Haddlesley 1980, Studd *et al.* 1983, Glück 1987a). Igualmente, rara vez se han analizado con detalle los patrones de locomoción de las aves mientras se alimentan, a pesar de sus implicaciones sobre la eficiencia y los costos de las diferentes estrategias de búsqueda. Hay también otras predicciones que se pueden probar en relación con la distancia al punto de alimentación para los individuos que tienen que desplazarse a ella desde un lugar fijo central. Por ejemplo, según la hipótesis de la reducción de la vigilancia, se podría predecir un aumento del tamaño de bando a medida que la distancia al punto de alimentación aumenta: unirse a un bando mayor permitiría al individuo dedicar más tiempo a la alimentación, a través de una reducción del tiempo que ha de permanecer vigilando, compensando así el mayor tiempo de desplazamiento hasta el punto de alimentación (véase Alonso *et al.*, 1987). Esta relación no es necesariamente esperable por la hipótesis de concentración local.

La Cigüeña Blanca *Ciconia ciconia* es una especie gregaria durante la estación no reproductiva, formando bandos que pueden incluir miles de individuos. Durante el período reproductivo, las aves inmaduras y no nidificantes se reúnen también en bandos, mientras que los adultos reproductores nidifican aislados o en colonias (Bauer y Glutz 1973, Cramp 1977, Creutz 1985), y se alimentan solos o en grupos. El comportamiento gregario de la Cigüeña puede ser interpretado tanto como una forma de aumentar la eficiencia, como para evitar a los depredadores, no sólo en los cuarteles de invernada (Creutz 1985), sino también en las áreas de cría, donde tienen que evitar, sobre todo, a perros, zorros y personas (obs. pers.). El comportamiento gregario de las Cigüeñas y sus aplicaciones en el éxito alimentarlo individual de las aves reproductoras y, por tanto, en su éxito final en la reproducción, no han sido estudiados hasta el momento. En este trabajo se describe el comportamiento alimentario de las Cigüeñas durante el período reproductor, y se discuten las ventajas del gregarismo en relación con las dos hipótesis anteriormente mencionadas. En particular, estudiamos el comportamiento de vigilancia y los patrones de desplazamiento de las Cigüeñas como individuos, y las aplicaciones del aumento en el tiempo de desplazamiento al punto de alimentación sobre el tamaño del bando allí.

## Area de estudio y métodos

El estudio se llevó a cabo en la mayor colonia de Cigüeñas del centro de España (unas 55 parejas, obs. pers.), cerca de El Escorial (30° 45'N, 04° 05'W). El área incluye unas 600ha de pastizales húmedos para la cría de ganado vacuno, con fresnos *Fraxinus angustifolia* y olmos *Ulmus campestris*, en los que las Cigüeñas construyen los nidos, entremezclados con bosquetes dispersos de encina *Quercus rotundifolia* y roble melojo *Q. pyrenaica*. Cuando sobrevuelan la colonia (en un radio de unos 2km), las Cigüeñas pueden ver toda el área de alimentación y decidir dónde quieren ir a comer o a qué bando unirse. El área de estudio está atravesada por una carretera y varios caminos, y los pastizales son frecuentemente recorridos por ganaderos con perros.

Los datos para este estudio se ciñen al mes de abril y a la primera mitad de mayo, cuando la mayoría de las Cigüeñas están incubando, y sólo unas pocas parejas tienen ya pollos muy pequeños, que no demandan todavía mucha comida de sus padres. El alimento de las Cigüeñas adultas consiste en nuestro área de estudio casi exclusivamente en lombrices de tierra (más del 95% de presas tragadas, obs. pers.), que son muy abundantes en los prados húmedos o encharcados (media=77 lombrices m<sup>-2</sup> según muestreos propios). Esta circunstancia minimiza el efecto de las diferencias en los requerimientos alimentarios individuales, y de otros requisitos derivados de la selección de presa, tales como el tiempo de búsqueda y manipulación (Pyke 1984, Stephens y Krebs 1986).

Los individuos eran elegidos al azar, para su observación, durante recorridos periódicos del área de estudio. Su comportamiento era registrado en cinta magnetofónica durante 3-12 minutos (media 5 minutos). Cada individuo fue observada sólo una vez por día, en un punto cualquiera. El número de periodos independientes registrados fue de 97, con un total de 444 minutos de observación continua. En cada observación se median la distancia al centro de la colonia y el número de Cigüeñas que componían el bando. Se consideraron las siguientes actividades: descansar, atusarse, vigilar, caminar con la cabeza alzada (cuando la cabeza se encontraba más alta que el dorso) o con la cabeza baja (cabeza más baja que el dorso), y tragar. Las tres primeras actividades se expresaron en tiempo dedicado a cada una de ellas por minuto, y el resto como tasas, es decir, como número de pasos y número de presas ingeridas, respectivamente, por unidad de tiempo. Distinguimos entre tasa bruta y tasa neta de ingestión (número de presas ingeridas, respectivamente por unidad de tiempo de observación y por unidad de tiempo dedicado a la alimentación, es decir, con la cabeza baja). Los periodos de observación en que las aves dedicaron a descansar y/o atusarse más de 10 segundos por minuto (n=20) se excluyeron en los análisis de la vigilancia, desplazamiento y alimentación, para evitar el efecto de las aves no dedicadas a alimentarse.

Los bandos de Cigüeñas variaron entre 1 y 45 aves. Aunque el 50.5% de las observaciones lo fueron de aves solitarias el 67% de los individuos dedicados a alimentarse se encontraban en bandos de más de 3 aves. Para estudiar la variación del tamaño de bando con la distancia al centro de la colonia se realizó un recorrido en un vehículo a través de la zona, que fue repetido nueve veces a lo largo del periodo de estudio, durante el cual se registraba la situación exacta y el tamaño de cada bando de Cigüeñas, en mapas a escala 1:25000.

Los análisis estadísticos incluyen correlaciones simples y parciales, análisis de varianza de una cola, y análisis de los residuos. Todas las variables fueron previamente transformadas por medio de la raíz cuadrada, excepto el tamaño de bando, que lo fue logaritmicamente (ver Nie *et al.* 1975, Sokal y Rohlf 1979).

## Resultados

Las Cigüeñas muestran diferencias significativas en los tiempos que dedican a atusarse y descansar, a medida que el tamaño de bando aumenta ( $r=0.201$ ,  $P>=0.048$  y  $r=0.227$ ,  $P=0.025$ ,  $n=97$ , respectivamente). Fuera del nido, las aves pasan la mayor parte del tiempo comiendo y vigilando (Fig. 9).

El tiempo que pasan vigilando los individuos que están alimentándose activamente disminuye a medida que el tamaño del bando aumenta (Tabla 5). Ello fue debido, principalmente, a la menor duración de cada movimiento de vigilancia cuanto mayor es el bando (Fig.10), ya que la frecuencia de dichos movimientos no varía significativamente entre los bandos de diferentes tamaños.

La frecuencia de pasos con la cabeza levantada disminuye al aumentar el tamaño de bando, mientras que la frecuencia de pasos con la cabeza baja no varía significativamente (Tabla 5).

El picoteo y la tasa bruta de ingestión (número de lombrices ingeridas por minuto de observación) aumentan con el tamaño de bando (Tabla 5). Igualmente, la tasa neta de ingestión (número de lombrices ingeridas por minuto dedicado a la alimentación) y el éxito de picoteo (número de lombrices ingeridas dividido por el número de

picoteos) aumenta con el tamaño de bando (Tabla 5).

**Figura 9.** Porcentaje de tiempo dedicado a cada una de las cuatro actividades principales de las Cigüeñas Blancas durante la alimentación en periodo reproductivo. Los tamaños de muestra se expresan entre paréntesis.

**Tabla 5. Correlaciones entre el tamaño de bando y diversos parámetros en las Cigüeñas Blancas durante la alimentación.**

actividad	r	P	n
tiempo de vigilancia (s/min)	-0.314	0.006	74
tasa de vigilancias (núm./min)	-0.153	0.194	74
duración media vigilancias (s)	-0.325	0.009	64
pasos cabeza alta (núm./min)	-0.435	0.0001	74
pasos cabeza baja (núm./min)	-0.052	0.658	74
tasa de picoteo (núm./min)	0.347	0.002	74
tasa bruta de ingestión (núm./min)	0.470	0.00002	74
tasa neta de ingestión (núm./min)	0.297	0.015	67
éxito de picoteo (%)	0.255	0.038	67

**Figura 10.** Relación entre el tamaño de bando y la duración media de la vigilancia en la Cigüeña Blanca.

El tamaño de bando aumenta con la distancia a la colonia ( $F_{2,91}=3.55$ ,  $P=0.033$ ; Fig. 11). Sin embargo, la tasa neta de ingestión y el éxito de picoteo no cambian significativamente con la distancia a la colonia (ANOVA con los residuos de los modelos de regresión de ambas variables sobre el tamaño de bando; tasa neta de ingestión:  $F_{2,64}=1.40$ ,  $P=0.26$ ;  $F_{2,64}=0.57$ ,  $P=0.57$ ).

## Discusión

Los resultados muestran que el gregarismo permite a las Cigüeñas maximizar la ingestión de alimento a través de una reducción al mínimo del tiempo que tienen que pasar vigilando. Esto es, probablemente, de gran valor adaptativo, dado el bajo contenido energético de las lombrices (Cummings y Wuycheck 1971), presa predominante en el área estudiada. Por otra parte, la reducción del tiempo necesario para obtener la ración diaria de alimento es, seguramente, ventajosa para las Cigüeñas, ya que éstas deben dedicar mucho tiempo (aproximadamente el 50% del tiempo diario de luz) a las actividades asociadas a la reproducción. Mayores tasas de ingestión en los bandos más grandes han sido también observadas en otras especies de aves (p.ej. Abramson 1979, Barnard 1980, Barnard y Stephens 1981, 1983, Lendrem 1984, Sullivan 1984, Glück 1986, 1987a, Popp 1986). El único costo del gregarismo durante la alimentación es una pequeña reducción del tiempo dedicado a ella, debida a una muy baja tasa de interacciones agresivas, sólo en bandos de más de 7 aves (7 veces en una muestra de 51 aves y 233 minutos). Sin embargo, este costo es despreciable comparado con el tiempo ganado a través de la reducción de la vigilancia individual (12.7%).

Hay dos formas de reducir el tiempo de vigilancia en bandos grandes, (a) reducir la frecuencia de los movimientos de vigilancia y (b) reducir la duración de cada uno de ellos (véanse McVean y Haddlesley 1980, Lendrem 1984). Las Cigüeñas disminuyen la duración, pero no la frecuencia de estos movimientos. Las aves en bandos grandes probablemente sólo necesitan levantar la cabeza unos segundos, el tiempo justo para ver que las otras aves del bando siguen todavía en la misma zona, mientras que dedican proporcionalmente menos tiempo a la verdadera vigilancia antidepredadora. Estas funciones de la vigilancia pueden invertirse en las aves que se alimentan solas o en bandos pequeños o diseminados (véase Studd *et al.* 1983). Sugerimos que la tasa de vigilancia podría ser evolutivamente más determinada alrededor de unos ciertos valores críticos, necesarios para garantizar la supervivencia, y dependientes sobre todo del tiempo que necesita el depredador para acercarse (véase Pulliam 1973, Lendrem 1983, 1984, Hart y Lendrem 1984), a del comportamiento de los otros miembros del bando (p.ej. Studd *et al.* 1983). Alargando la duración de cada movimiento de vigilancia, las Cigüeñas consiguen un mayor nivel de seguridad con menor frecuencia de cambios entre los estados vigilante y no vigilante, ahorrando así el tiempo y la energía necesarios para levantar y bajar la cabeza (Studd *et al.* 1983), y no interrumpiendo la búsqueda de unas

presas difíciles de capturar por encontrarse escondidas. Idénticas relaciones entre tiempo total de vigilancia, duración media de los movimientos de vigilancia y frecuencia de éstas, han sido descritas en el Gorrión Común *Passer domesticus* alimentándose en bandos (McVean y Haddlesley 1980, Studd *et al.* 1983). Los resultados también concuerdan con el incremento de la duración de la vigilancia observado en los Jilgueros *Carduelis carduelis* inmediatamente antes de la aparición de la maqueta de un depredador, es decir en situaciones de alto riesgo de depredación (Glück 1987b).

**Figura 11.** Variación del tamaño de bando con la distancia a la colonia en la Cigüeña Blanca. Las barras verticales representan errores estándar.

Las Cigüeñas caminan de forma muy diferente cuando se encuentran en bandos pequeños o grandes. En el primer caso, las aves van más con la cabeza levantada, debido a su mayor necesidad de vigilancia, y pierden por ello tiempo de alimentación y gastan energía extra en caminar. Los miembros de bandos grandes, en cambio, pueden concentrar su atención en la búsqueda de presas mientras caminan con la cabeza baja. Los patrones de desplazamiento de las aves mientras se alimentan son un aspecto interesante del comportamiento alimentarlo, que debería recibir más atención en el futuro.

Como la tasa neta de ingestión no varía con la distancia recorrida al punto de alimentación, interpretamos los grandes bandos de Cigüeñas a elevadas distancias de la colonia como un mecanismo para compensar el mayor tiempo requerido para alcanzar esas zonas de alimentación distantes. Uniéndose a un bando grande un individuo es capaz de reducir su tiempo de vigilancia, con el consiguiente aumento de su tasa bruta de ingestión. Ello está de acuerdo con la idea de una mayor actividad alimentaría a mayores distancias del punto central de búsqueda (Orians y Pearson 1979, Lessels y Stephens 1983, ver revisiones en Barnard 1983, Stephens y Krebs 1986).

El descanso y el cuidado del plumaje también son más fáciles en los bandos, ya que la vigilancia es entonces compartida entre más individuos (ver también Redpath 1988). Sin embargo, la importancia relativa de esta ventaja es, probablemente, menor, ya que la Cigüeñas dedican la mayor parte del tiempo que permanecen fuera de la colonia a la alimentación.

Los resultados obtenidos demuestran que las Cigüeñas que se alimentan en grandes bandos se benefician de la mayor tasa bruta de ingestión debida a la reducción del tiempo de vigilancia. La hipótesis alternativa, de concentración local en puntos con elevada disponibilidad de alimento, también es confirmada, dada la correlación existente entre la tasa neta de ingestión y el tamaño de bando. El mismo resultado se ha obtenido con otras especies de aves (p.ej. Barnard 1980, Waite 1981, Goss-Custard 1984, Draulans 1987). Pensamos que ambas hipótesis no son mutuamente excluyentes, dado que las correlaciones parciales de tasa neta de ingestión y tiempo total con la cabeza levantada, con el tamaño de bando son ambas significativas ( $r=0.292$ ,  $P=0.014$ , y  $r=-0.394$ ,  $r=-0.001$ , respectivamente; ambas  $n=67$ ).

Concluimos que la agregación de las Cigüeñas para la alimentación se explica tanto como una respuesta a la presión de depredación, como una adaptación para mejorar la eficiencia alimentarla a través de la concentración local en los puntos de alimentación.

## 2.4. Bibliografía

Abramson, M. 1979. Vigilance as a factor influencing flock formation among Curlews *Numenius arquata*. *Ibis* 121: 213-216.

Alonso, J.C., J.A. Alonso y F.J. Cantos. 1986. On the size of the Common Crane (*Grus grus*) population migrating through Western Europe. *Ornis Fennica* 63: 58-59.

Alonso, J.C., J.A. Alonso y J.P. Veiga. 1987. Flocking in wintering Common Cranes *Grus grus*: influence of population size, food abundance and habitat patchiness. *Ornis Scand.* 18: 53-60.

Alonso, J.A., J.C. Alonso y R. Muñoz-Pulido. 1990a. Areas de invernada de la Grulla Común (*Grus grus*) en España. En *Distribución y demografía de la Grulla Común (Grus grus) en España*. Eds. J.A. Alonso y J.C. Alonso. ICONA Madrid.

Alonso, J.C. y J.A. Alonso. 1990b. Sobre el tamaño de la población de Avutardas de la Península

Ibérica. En Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la Avutarda (*Otis tarda*) en tres regiones españolas. Eds. J.C. Alonso y J.A. Alonso. ICONA Madrid.

Alonso, J.C. , J.A. Alonso, y L.M. Carrascal. 1991. Habitat selection by foraging White Storks, *Ciconia ciconia*, during the breeding season. J. Can. Zool., 69, 1957- 1962.

Anderson, M., F. Götmark, y C. Wíklund. 1981. Food information in the black-headed gull, *Larus ridibundus*. Behav. Ecol. Sociobiol. 9: 199-202.

Bailey, R.O. y R.O. Titman. 1984. Habitat use and feeding ecology of postbreeding redheads. J. Wildl. Manage 48: 1144-1155.

Baker, M.C., C.S. Belcher, L.C. Deutsch, G.Y. Sherman y D.B. Thompson. 1981. Foraging success in junco flocks and the effect of social hierarchy. Anim. Behav. 29: 137-142.

Barnard, C.J. 1980. Flock feeding and time budgets in the House Sparrow (*Passer domesticus*). Anim. Behav. 28: 295-309.

Barnard, C.J. 1983. Animal Behaviour. Wiley-Interscience. New York.

Barnard, C.J. y H. Stephens. 1983. Costs and benefits of single and mixed speciesflocking in fieldfares (*Turdus pilaris*) and redwings (*T. iliacus*). Behaviour 84: 91-123.

Bauer, K.M. y U.N. Glutz. 1973. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Akademische Verlagsgesellschaft. Frankfurt a.M.

Bernis, F. 1973. Migración de Falconiformes y *Ciconia* spp. por Gibraltar, verano otoño 1972-73. Ardeola 19: 151-224.

Bernis, F. 1981. La población de cigüeñas españolas. Estudios y tablas de censos, período 1948-1974. Cátedra de Zoología de Vertebrados, Universidad Complutense, Madrid.

Bertram, S.C.R. 1978. Living in groups: predators and prey. En: Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach. Eds. J.R. Krebs y N.B. Davies. Blackwell Scient. Publ. Oxford.

Birkhead, T.R. y R.W. Furness. 1985. Regulation of seabird populations. En Behavioural Ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour. Eds. R.M. Sibly y R.H. Smith. Blackwell, Oxford.

Blancher, P.J. y R.J. Robertson. 1987. Effects of food supply on the breeding biology of Western kingbirds. Ecology 68: 723-732.

Blanco, J.C. y J.L. González (eds.). 1992. Libro Rojo de los Vertebrados de España. ICONA, Madrid.

Boag, P.T. y P.R. Grant. 1984. Darwin's Finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Mejor, Galápagos: breeding and feeding ecology in a climatically variable environment. Ecol. Monogr. 55: 463-489.

Brownsmith, C.B. 1977. Foraging rates of starlings in two habitats. Condor 79: 386-387.

Brush,, T. y E.W. Stiles. 1986. Using food abundance to predict. habitat use by birds. En Wildlife 2000. Modeling Habitat Relationships of Terrestrial Vertebrates. Eds. J. Verner, M. L. Morrison y C.J. Ralph. The University of Wisconsin Press.

Carrascal , L.M. J.C. Alonso y J.A. Alonso. 1990. Aggregation size and foraging behaviour of White Storks *Ciconia ciconia* during the breeding season. Ardea 78: 399-404.

Carrascal, L.M., L.M. Bautista y E. Lázaro. 1993. Geographical variation in the density of the White Stork *Ciconia ciconia* in Spain: influence of habitat structure and climate. Biol. Conservation: en prensa.

- Chozas, P. 1982. Estudio general sobre la dinámica de la población de la Cigüeña Blanca, *Ciconia c. ciconia* en España. Tesis doctoral. Universidad Complutense, Madrid.
- Clark, C. y M. Mangel. 1984. Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. *Am. Nat.* 123: 626-641.
- Cody, M.L. 1985. Habitat selection in birds. Academic Press, Orlando.
- Cramp, S. y K.E.L. Simmons (eds.). 1977. The Birds of the Western Palearctic, Vol. 1. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Creutz, G. 1985. Der Weisstorch. Die Neue Brehm-Bücherei. A. Ziemsen Verlag. Wittenberg-Lutherstadt.
- Cummings, K.W. y J.C. Wuycheck. 1971. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. Mitteilungen* 18: 1-158.
- Dallinga, J.H. y S. Schoenmakers. 1989. Population changes of the White Stork since the 1950's in relation to food resources. En *Weisstorch - White Stork*. Eds. G. Rheinwald, J. Ogden y H. Schulz. ICBP, Walsrode.
- Draulans, D. 1987. The effect of prey density on foraging behaviour and success of adult and first-year Grey Herons (*Ardea cinerea*). *J. Anim. Eco.* 56: 479- 493.
- Ekman, J. 1987. Exposure and time use in willow tit flocks: the cost of subordination. *Anim. Behav.* 35: 445-452.
- Ekman, J. y M. Hake. 1988. Avian flocking reduces starvation risk: an experimental demonstration. *Behav. Ecol. Sociobiol* 22: 91-94.
- Elías, F. y L. Ruiz. 1977. Agroclimatología de España. I.N.I.A., cuaderno nº 7, Madrid.
- Folse, L.J. 1982. An analysis of avifauna-resource relationships on the Serengeti plains. *Ecol. Monogr.* 52: 111-127.
- Ford, H.A. y D.C. Paton. 1985. Habitat selection in Australian Honeyeaters, with special reference to nectar productivity. En *Habitat Selection in Birds*. Ed. M.L. Cody. Academic Press, Orlando, Florida.
- Glück, E. 1986. Flock size and habitat-dependent food and energy intake of foraging Goldfinches. *Oecologia* 71: 149-155.
- Glück, E. 1987a. Benefits, costs and optimal flock size of social foraging and optimal flock size in Goldfinches (*Carduelis carduelis*). *Ethology* 74: 65-79.
- Glück, E. 1987b. An experimental study of feeding, vigilance and predator avoidance in a single bird. *Oecologia* 71: 268-272.
- González, J.L. 1987. Inventario de la población española de Cigüeña negra. Informe ICONA inédito.
- Goss-Custard, J.D. 1983. Spatial and seasonal variations in the food supply of waders Charadrii wintering in the British Isles. *Proc.*
- Goss-Custard, J.D. 1984. Intake rates and food supply in migrating and wintering shorebirds. En *Shorebirds: migration and foraging behaviour*. Eds. J. Burger y L. Olla. Plenum Publ. Corporation.
- Goss-Custard, J.D. 1985: Foraging behaviour of wading birds and the carrying capacity of estuaries. En *Behavioural Ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour*. Eds. R.M. Sibly y R.H. Smith. Blackwell, Oxford.

- Grant, P.R. y S.R. Grant. 1987. The extraordinary El Niño event of 1982-1983: effects on Darwin's Finches on Isla Genovesa, Galápagos. *Oikos* 49: 55-66.
- Grubb, T.C. y L. Greenwald. 1982. Sparrows and a brushpile: foraging response to different combinations of predation risk and energy cost. *Anim. Behav.* 30: 637-640.
- Grzybowski, J.A. 1982. Population structure in grassland bird communities during winter. *Condor* 52: 137-152.
- Hart, A. y D.W. Lendrem. 1984. Vigilance and scanning patterns in birds. *Anim. Behav.* 32:1216-1224.
- Herrera, C.M. 1981. organización temporal de las comunidades de aves. Doñana, *Acta Vertebrata* 8: 79-101.
- Hildén, O. 1965. Habitat selection in birds. *Ann. Zool. Fenn.* 2: 53-75.
- Hogstad, O. 1988. Rank-related resource access in winter flocks of willow Tit *Parus montanus*. *Ornis Scand.* 19: 169-174.
- Ivlev, V.S. 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale Univ. Press, New Haven.
- Jordano, P. 1987. Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size, and insect damage. *Ecology* 68: 1711-1723.
- Krebs, J.R., M.H. MacRoberts y J.M. Cullen. 1972. Flocking and feeding in the Great Tit *Parus major* - an experimental study. *Ibis* 114: 507-530.
- Krebs, J.R. y N.B. Davies. 1987. An introduction to behavioural ecology. Blackwell Scient. Publ. Oxford.
- Krebs, J.R., D.W. Stephens y W.J. Sutherland. 1983. Perspectivas in optimal foraging. En *Perspectives in Ornithology*. Eds. A.H. Brush y G.A. Clark. Cambridge Univ. Press, New York.
- Kuzniak, S. (1985). Results of an inventor of White Stork nests in the Leszno district in 1974. En *Population of White Stork *Ciconia ciconia* L. in Poland*. Ed. Z. Jacubiec. *Studia Naturae Ser. A*, 28, págs. 104-107.
- Lázaro, E., E. Chozas y M. Fernández. 1986. Demografía de la Cigüeña Blanca (*Ciconia ciconia*) en España. *Censo Nacional de 1984. Ardeola* 33: 131-169.
- Lendrem, D.W. 1983. Predation risk and vigilance in the blue tits (*Parus caeruleus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14: 9-13.
- Lendrem, D.W. 1984. Flocking, feeding and predation risk: absolute and instantaneous feeding rates. *Anim. Behav.* 32: 298-299.
- Lessels, C.M. y D.W. Stephens. 1983. Central place foraging: single prey loaders again. *Anim. Behav.* 31: 238-243.
- Lima, S.L., K.L. Wiebe y L.M. Dill. 1987. Protective cover and the use of space by finches: is closer better? *Oikos* 50: 225-230.
- McVean, A. y P. Haddlesley. 1980. Vigilance schedules among House Sparrows *Passer domesticus*. *Ibis* 122: 533-536.
- Morse, D.H. 1980. Behavioral Mechanisms in Ecology. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Muñoz-Pulido, R., J. Sierra y J. Morales. 1989. Evolución demográfica y productividad de la Cigüeña Blanca *Ciconia ciconia* en el valle del Tiétar. En *Simposio sobre la Cigüeña Blanca en Guadalajara*.



Ed. Diputación provincial de Guadalajara, Guadalajara.

Nie, N.H., C.H. Hull, J.G. Jenkins, K. Steinberger y D.H. Bent. 1975. Statistical Package for the Social Sciences (SPSS). McGraw-Hill. New York.

Newton, I. 1979. Population Ecology of Raptors. T. and A.D. Poyser, Hertfordshire.

Newton, I. 1980. The role of food in limiting bird numbers. *Ardea* 68: 11-30.

Newton, 1986. The Sparrowhawk. T. and A.D. Poyser, Staffordshire.

Nilsson, L. 1972. Habitat selection, food choice, and feeding habits of diving ducks in coastal waters of South Sweden during the non-breeding season. *Ornis Scand.* 3: 55-78.

Noon, S.R., D.K. Dawson, D.B. Inkley, C. Robbins y S.H. Anderson. 1980. Consistency in habitat preference of forest bird species. *Trans. North Am. Wildl. Nat. Resour. Conf.* 45th, pp. 226-244.

Otero, C. 1985. The Spanish Great Bustard census conducted by Recursos Naturales in 1982. *Bustard Studies* 2: 21-30.

Orians, G.H. y N.E. Pearson. 1979. On the theory of central place foraging. En *Analysis of Ecological Systems*. Eds. D.J. Horn, B.R. Stairs y R.D. Mitchell. Ohio State Univ. Press. Columbus.

Pinowska, B. y J. Pinowski. 1989. Feeding ecology and diet of the White Stork *Ciconia ciconia* in Poland. En *Weisstorch White Stork*. Eds. G. Rheinwald, J. Ogden y H. Schulz. ICBP, Walsrode.

Popp, J.W. 1986. Changes in scanning and feeding rates with group size among American Goldfinches. *Bird Behav.* 6: 97-98.

Pulliam, H.R. 1973. On the advantages of flocking. *J. theor. Biol.* 38: 419-422.

Pulliam, H.R. y J.B. Dunning. 1987. The influence of food supply on local density of sparrows. *Ecology* 68: 1009-1014.

Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 523-575.

Randik, A.K. (1989). A summary of habitat changes and their effect on breeding population of the White Stork in the Carpatian Basin, CSSR. En *Weisstorch - White Stork*. Eds. G. Rheinwald, J. Ogden y H. Schulz. ICBP, Walsrode.

Redpath, S. 1988. Vigilance levels in preening Dunlin *Calidris alpina*. *Ibis* 130: 555-557.

Schoener, T.W. 1971. The theory of foraging strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2: 369-404.

Sherry, T.W., y R.T. Holmes. 1985. Dispersion patterns and habitat responses of birds in Northern Hardwood forests. En *Habitat selection in birds*. Ed. M.L. Cody. Academic Press, Orlando.

Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1979. *Biometría*. H. Blume eds. Madrid.

Stephens, D.W. and J.R. Krebs. 1986. *Foraging Theory*. Princeton Univ. Press. New Jersey.

Studd, M., R.D. Montgomerie y R.J. Robertson. 1983. Group size and predator surveillance in foraging house sparrows (*Passer domesticus*). *Can. J. Zool.* 61: 226-231.

Sullivan, K.A. 1984. The advantages of social foraging in downy woodpeckers. *Anim. Behav.* 32: 16-22.

Terrill, S.B. y R.D. Ohmart. 1984. Facultative extension of fall migration by Yellow-rumped Warblers (*Dendroica coronata*). *Auk* 101: 427-438.

Waite, R.K. 1981. Local enhancement for food finding by rooks (*Corvus frugilegus*) foraging on grasslands. *Z. Tierpsychol.* 57 : 1 S- 36 .

Wiens, J.A. 1973. Interterritorial habitat variation in grasshopper and savannah sparrows. *Ecology* 54: 877-884.

Wiens, J.A. 1985. Habitat selection in variable environments: shrub-steppe birds. En *Habitat selection in birds*. Ed. M.L. Cody. Academic Press, Orlando.

Wiens, J.A. 1989a. *The Ecology of Bird Communities. Processes and Patterns.* vol. 2. Cambridge Univ. Press, New York.

Wiens, J.A. 1989b. *The Ecology of Bird Communities. Foundations and Patterns.* vol 1. Cambridge Univ. Press, New York.