

Distribución invernal de posaderos, dormideros y áreas de alimentación del Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo sinensis*) en ríos de Navarra (N España)

J. M. Lekuona & F. Campos

Lekuona, J. M. & Campos, F., 1998. Distribución invernal de posaderos, dormideros y áreas de alimentación del Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo sinensis*) en ríos de Navarra (N España). *Misc. Zool.*, 21.1: 61-74.

Wintering distribution of day roosts, night roosts and feeding areas of Cormorants (Phalacrocorax carbo sinensis) in rivers from Navarra (N Spain).— From 1991 to 1996 the wintering population of cormorants in Navarra (N Spain) increased 843%. Five roosts were censused in the 1991-92 winter and nine in 1996-97. Most cormorants (95.4%) stayed within the 0-20 km radius around the roosts during day-time. The mean distance between roosts and feeding areas was calculated in 13.6 km. The mean distance between nearest roosts was 33 km. The distribution of cormorants around the roosts was asymmetric, because more cormorants returned downstream to the roosts than upstream, and this could minimize the intraspecific competition. Cormorant showed fidelity to day and night roosts and feeding areas. We suggest the distribution of roosts in rivers is conditioned by the distance of daily flight between roosts and foraging areas.

Key words: Cormorant, *Phalacrocorax carbo sinensis*, Feeding areas, Rivers, Roosts, Spain, Wintering season.

(*Rebut: 7 VII 97; Acceptació condicional: 9 X 97; Acc. definitiva: 20 I 98*)

Jesús Mari Lekuona & Francisco Campos, Depto. de Zoología y Ecología, Fac. de Ciencias, Univ. de Navarra, 31080 Pamplona, España (Spain).

E-mail: jlekuona@unav.es

E-mail: fcampos@unav.es

Introducción

La población reproductora de Cormorán Grande, *Phalacrocorax carbo*, ha experimentado un espectacular desarrollo desde su protección oficial en 1965-1980 (MENKE, 1991; BREGNBALLE & GREGERSEN, 1995; LINDELL et al., 1995; VAN EERDEN & GREGERSEN, 1995), probablemente favorecido también por la cercanía de las áreas de alimentación a las colonias de cría, por la abundancia de recursos tróficos en ellas (DEBOUT et al., 1995; PLATTEEUW & VAN EERDEN, 1995; VAN EERDEN & GREGERSEN, 1995; VAN EERDEN & VOSLAMBER, 1995), y por un aprovechamiento más efectivo de esos recursos mediante estrategias de pesca en grupo (VOSLAMBER, 1988; VOSLAMBER & VAN EERDEN, 1991; VAN EERDEN & VOSLAMBER, 1995).

Las rutas migratorias de los cormoranes originarios del norte de Europa son bien conocidas (VAN EERDEN & MUNSTERMAN, 1995; VAN EERDEN & GREGERSEN, 1995), pero no así su comportamiento y ecología en las áreas de invernada.

La invernada de cormoranes en la península ha aumentado en los últimos años (TEIXEIRA, 1984, 1986; BLANCO et al., 1994; CAMPOS & LEKUONA, 1994), distribuyéndose por zonas litorales (TEIXEIRA, 1986; LEKUONA & CAMPOS, 1996a) y del interior, ocupando ríos, embalses y lagunas (CAMPOS & LEKUONA, 1994; LEKUONA & CAMPOS, 1996b; LEKUONA, 1997). La información sobre la distribución de dormideros de estas aves en invierno y los factores que la limitan es muy escasa. El conocimiento de estos aspectos resulta importante para entender la evolución futura de las poblaciones europeas de Cormorán Grande.

En el presente artículo se describe el desarrollo de la población de Cormorán Grande y la distribución de sus dormideros durante varios inviernos consecutivos en una zona del norte de España, intentando explicar qué factores la condicionan.

Material y métodos

El área de estudio abarca la provincia de Navarra, norte de España, recorrida por cuatro ríos principales: Ebro, Aragón, Arga e Irati (fig. 1). En las cercanías de sus cauces existen algunas zonas húmedas de importancia para las aves acuáticas tanto reproductoras como

invernantes: lagunas (Las Cañas, Badina de Escudera y Pitillas), embalses (Alloz, Yesa, La Grajera y El Ferial) y arrozales (Rada y Arguedas). De 1991 a 1996 se inspeccionó el área de estudio intensivamente a fin de localizar los distintos dormideros invernales (octubre-abril). Los dormideros se encontraban en sotos fluviales situados en sus orillas y formados por Sauces *Salix alba* y *S. atrocinerea*, Chopos *Populus nigra*, Alamos *Populus alba*, y Fresnos *Fraxinus excelsior*. Los cuatro ríos pertenecen a la vertiente mediterránea del área de estudio y presentan un período de sequía estival. La población de peces presente en los tramos estudiados está constituida principalmente por la Trucha Común *Salmo trutta*, el Barbo de Graells *Barbus graellsii*, la Madrilla *Chondrostoma toxostoma*, la Carpa *Cyprinus carpio*, el Carpín *Carassius auratus*, el Gubio *Gobio gobio* y la Locha *Noemacheilus barbatulus*.

Cada dormidero fue censado quincenalmente al atardecer. Los censos de noviembre se utilizaron para comparar la evolución del tamaño de la población, ya que en ese mes el número de aves en el área de estudio es máximo (LEKUONA & CAMPOS, 1996b; LEKUONA, 1997).

La distribución de cormoranes alrededor de los dormideros se analizó mediante tres métodos:

a) Se seleccionaron cuatro sectores contiguos (0-10 km, 11-20 km, 21-30 km y 31-40 km) siguiendo el cauce del río, colocando un observador en cada uno de ellos desde tres horas antes del atardecer. Una vez al mes se anotó el número de aves que regresaban a los ocho dormideros principales (Yesa, Traibuenas, Mendigorriá, Tudela, Alfaro, Lodosa, Aós y Mendavia) y la dirección de donde procedían (aguas abajo o aguas arriba). Con este método se calculó en cada dormidero la distancia media a la que se desplazaron durante el día los cormoranes, multiplicando el porcentaje de aves observadas en cada sector por la distancia entre el dormidero y el punto medio de ese sector. También se utilizó para averiguar el área de influencia, definida como la superficie abarcada por las aves de un dormidero en sus desplazamientos diarios a las zonas de alimentación. De la información obtenida en el análisis del número de aves presentes en cada sector y de sus direcciones de regre-

so al dormidero (aguas arriba y aguas abajo) se pudo conocer la distribución de los cormoranes que procedían de dormideros situados entre sí menos de 20 km.

b) Se realizaron recorridos mensuales por los cuatro ríos principales del área de estudio para localizar los posaderos diurnos alrededor de cada dormidero. Durante todo el período de estudio se realizaron 89 censos y recorridos mensuales. Por posadero diurno se entiende aquel lugar (árboles, ramas caídas sobre el cauce y rocas) donde descansan los cormoranes durante el día, cercano a las áreas de alimentación.

c) Seguimiento de los cormoranes invernantes marcados con anillas de PVC ($n = 27$) en las colonias de reproducción de Holanda, Dinamarca y Francia (CAMPOS & LEKUONA, 1994; LEKUONA & CAMPOS, 1996b; LEKUONA, 1997).

Para conocer y delimitar las principales áreas de alimentación se realizaron para cada dormidero y para cada sector dos censos mensuales entre las 7.30 y las 8.30 de la mañana (momento de máxima actividad de pesca en nuestra área de estudio, LEKUONA, 1997), anotándose el número de aves y la actividad que realizaban: pesca o reposo en los posaderos. Posteriormente se realizaba otro conteo en cada uno de los sectores (entre las 10.00 y las 13.00) para censar las aves que descansaban en los posaderos diurnos. Cuando la distancia entre varios dormideros próximos era inferior a 20-25 km se aplicó el mismo método pero realizado simultáneamente por varios grupos de trabajo. El área de alimentación de cada dormidero se obtuvo teniendo en cuenta el área de influencia delimitada para cada dormidero.

Para cada dormidero se ha calculado la abundancia de aves (expresada como número de aves/ha) en noviembre en las áreas de alimentación (ríos, embalses, lagunas) incluidas dentro del radio de 20 km. La distancia entre dos dormideros se refiere a la longitud en línea recta (en km) existente entre ellos. La superficie de las áreas de alimentación situadas alrededor del dormidero se obtuvo midiendo la longitud del cauce dentro del radio de 20 km y calculando cada 2 km aguas arriba y abajo su anchura media. Las medidas de superficie y longitud se obtuvieron sobre mapas 1:50.000 y 1:25.000 del Servicio Geográfico del Ejército.

Una vez que se localizaba en un dormidero

un cormorán con anillas de PVC de lectura a distancia se realizaron censos semanales para conocer su período de estancia en el área de estudio, anotándose también su edad (adulto, subadulto o joven) según los criterios de VAN EERDEN & MUNSTERMAN (1995).

Las frecuencias se han comparado mediante el test χ^2 , con la corrección de Yates cuando fue necesaria. Las medias de distancia entre dormideros se compararon mediante Kruskal-Wallis (H) y las de cormoranes presentes en los sectores mediante el test Z de Mann-Whitney (SOKAL & ROHLF, 1979). En las correlaciones se usó el coeficiente r_s de Spearman. Se ha empleado estadística no paramétrica ya que el tamaño muestral era pequeño y/o las varianzas eran muy elevadas. El análisis de los resultados se realizó mediante el programa informático Statistica 4.5 (1993). La pseudo-replicación de los datos se ha evitado al considerar cada punto de la figura 5 como independiente de los demás, ya que el área de influencia de cada uno de los dormideros estudiados ha ido variando a lo largo del período de estudio, conforme aumentaba también el número de aves que lo utilizaban.

Resultados

Entre 1991 y 1996 los cormoranes ocuparon 11 dormideros: nueve en ríos (Mendavia, Lodosa, Azagra, Granjafría, Alfaro y Tudela en el Río Ebro; Traibuenas en el Río Aragón; Mendigorria en el Río Arga, y Aós en el Río Irati), y dos en embalses (Yesa y La Grajera) (fig. 1). El dormidero de Azagra desapareció en 1991 porque sus aves se trasladaron al cercano dormidero de Granjafría. Este último dormidero desapareció en 1993 y sus aves se desplazaron al de Alfaro situado 16 km aguas abajo. En esos años el número de dormideros aumentó un 80%, y el de cormoranes un 843,4% (tabla 1). El porcentaje anual de incremento de la población invernante disminuyó durante el período de estudio: 91,4% en 1992 y 12,1% en 1996.

La abundancia de cormoranes dentro del radio de 20 km siempre fue inferior a 0,3 aves/ha en el primer año de ocupación de un dormidero (tabla 1). En el Río Ebro, valores de abundancia de 0,4 aves/ha (Alfaro) y 0,75 aves/ha (Mendavia) coincidieron con la aparición de nuevos dormideros cercanos

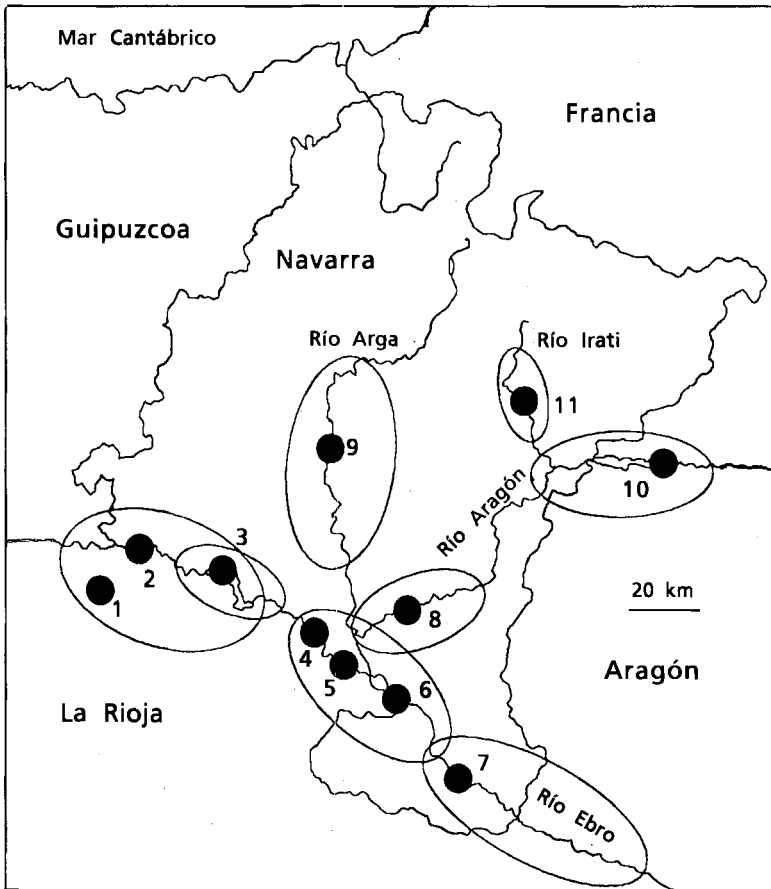


Fig. 1. Distribución de los dormideros de cormoranes de la raza *sinensis* en Navarra y el área de influencia de cada uno de ellos en el invierno 1996-97: 1. La Grajera; 2. Mendavia; 3. Lodosa; 4. Azagra; 5. Granjafría; 6. Alfaro; 7. Tudela; 8. Traibuenas; 9. Mendigorria; 10. Yesa; 11. Aós.

Distribution of sinensis cormorants roosts in Navarra. The area of influence of each roost is shown in winter 1996-97. (For abbreviations of localities see above.)

(Traibuenas y La Grajera, respectivamente). Cuando la abundancia fue muy elevada (>1,0 aves/ha) siempre se formó ese mismo año otro dormidero próximo, tal como ocurrió en Tudela (no recogido en este trabajo, por estar situado fuera del área de estudio) y Mendavia (aparición del dormidero de Lodosa).

Las aves del dormidero de Yesa dieron lugar al de Aós, aunque su abundancia en

1995 era aún pequeña (tabla 1). Debe tenerse en cuenta que la principal área de alimentación de Yesa es un profundo embalse (1.900 ha de superficie y 62 m de profundidad máxima), que dificulta la pesca a los cormoranes, teniendo que desplazarse largas distancias en busca de zonas más favorables. El resto de las áreas de alimentación analizadas en el cálculo de abundancias son potencialmente adecuadas para los cormo-

Tabla 1. Número de cormoranes (n) censados en noviembre en los dormideros estudiados durante el periodo 1991-96 y abundancia (A, aves/ha) en las áreas de alimentación localizadas dentro del radio de 20 km: Tc. Total cormoranes; Td. Total dormideros; I. Incremento (%).

Number of cormorants (n) censused in November in the studied roosts during the period 1991-96 and abundance (A, birds/ha) in the foraging areas around the radius of 20 km: Tc. Total cormorants; Td. Total roosts; I. Increase (%).

Dormidero	1991	1992	1993	1994	1995	1996
1. La Grajera						
n	-	-	88	149	336	279
A	-	-	0,16	0,28	0,63	0,52
2. Mendavia						
n	125	245	402	538	761	405
A	0,23	0,46	0,75	1,00	1,42	0,76
3. Lodosa						
n	-	-	-	-	87	141
A	-	-	-	-	0,21	0,34
4. Azagra						
n	30	-	-	-	-	-
A	0,04	-	-	-	-	-
5. Granjafria						
n	70	86	78	-	-	-
A	0,09	0,10	0,09	-	-	-
6. Alfaro						
n	-	-	279	393	304	217
A	-	-	0,28	0,40	0,31	0,22
7. Tudela						
n	25	17	35	205	313	866
A	0,05	0,03	0,07	0,40	0,61	1,68
8. Traibuenas						
n	-	-	-	163	404	397
A	-	-	-	0,19	0,47	0,46
9. Mendigorria						
n	-	30	68	169	215	315
A	-	0,04	0,10	0,25	0,32	0,47
10. Yesa						
n	89	168	303	394	456	512
A	0,06	0,11	0,19	0,25	0,29	0,32
11. Aós						
n	-	-	-	-	38	66
A	-	-	-	-	0,05	0,08
Tc	339	644	1.253	2.011	2.914	3.198
I		91,40	93,80	61,70	44,70	12,10
Td	5	5	7	7	9	9

Tabla 2. Número (media±desviación típica) y porcentaje de cormoranes presentes en los cuatro sectores estudiados alrededor de los dormitorios: n. Número de censos realizados. Se indica el resultado del test Z de Mann-Whitney: **P < 0,01; ***P < 0,001.

*Number (mean±sd) and percentage of cormorants in each studied sector around the night roosts. n: number of census. The Mann-Whitney Z-test result is also shown: ** P < 0.01; ***P < 0.001.*

Censo	n	Sector (km)				Total
		0-10	11-20	21-30	31-40	
Matinal	89	44,1±24,80	17,9±6,60	8,2±4,00	2,3±1,00	
%		75,60	15,40	8,10	0,90	8.503,00
Atardecer	89	83,3±57,3	25,1±11,0	12,8±6,0	3,8±1,5	
%		82,40	13,00	3,90	0,70	11.560,00
Z		3,80***	2,77**	3,11**	3,02**	

ranes en toda su superficie (ausencia de vegetación sumergida y profundidad inferior a 10 m, LEKUONA, 1997).

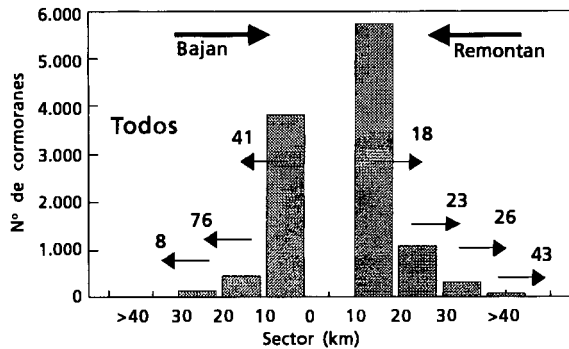
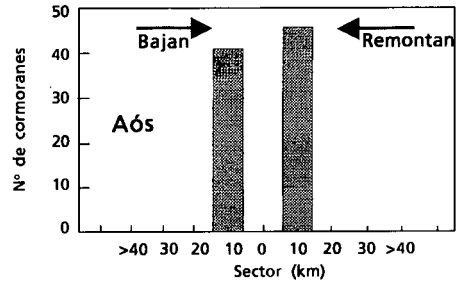
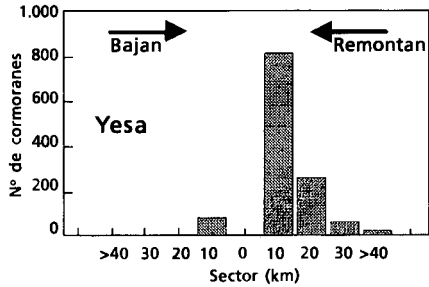
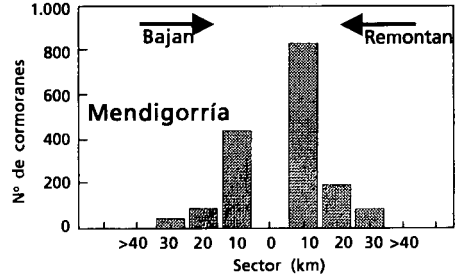
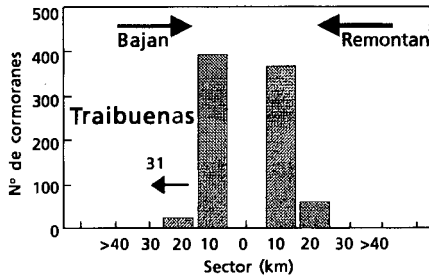
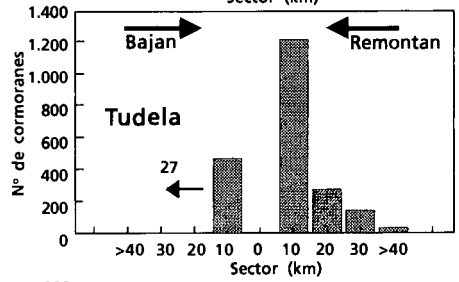
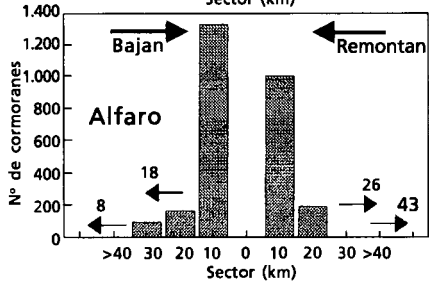
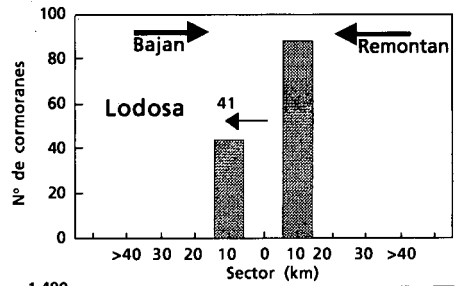
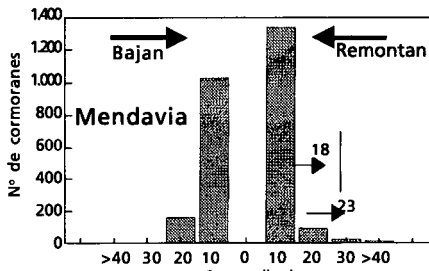
El porcentaje de cormoranes presentes en las áreas de alimentación disminuyó significativamente con la distancia al dormitorio, tanto en los censos matinales como en los realizados al atardecer ($\chi^2 = 3911,2$; 3 gl; P < 0,001 y $\chi^2 = 6392,7$; 3 gl; P < 0,001, respectivamente, tabla 2). Esto sugiere que la distancia media a la que se alejan los cormoranes desde un dormitorio es $13,6\pm 7,3$ km (n = 89). Se encontraron diferencias significativas en las distribuciones de cormoranes obtenidas en los dos censos ($\chi^2 = 206,1$; 3gl; P < 0,001), y el número medio de aves censadas en cada uno de los sectores estudiados también varió entre censos, siendo mayor en los censos realizados al atardecer. Estas diferencias fueron debidas a que sólo se censaron los posaderos diurnos principales de cada sector, no se censaron las aves que en ese momento se

encontraban alimentándose, al reclutamiento que se produce en esta especie al atardecer para regresar a los dormitorios y a que no se censaron los posaderos situados en las lagunas próximas a los cauces (< 15 km).

En la figura 2 se representan los resultados obtenidos en los censos de los ocho dormitorios. La mayor parte de los cormoranes se localizaron dentro del radio de 10 km y al aumentar la distancia el número de aves censadas que regresaban al atardecer al dormitorio fue disminuyendo. En los dormitorios de Mendavia y Lodosa se observaron cormoranes dentro sus respectivas áreas de influencia, lo que indicaba un solapamiento entre ellas. Lo mismo ocurrió entre los dormitorios de Alfaro, Traibuenas y Tudela. El dormitorio de Alfaro presentó solapamiento aguas arriba con el de Traibuenas y con el de Tudela (situado aguas abajo). Los porcentajes de cormoranes que regresaron al atardecer, desde aguas arriba y aguas abajo, a seis de los ocho dormitorios estu-

Fig. 2. Distribución de cormoranes (barras) en los sectores alrededor del dormitorio. Las flechas indican las aves que no pertenecían al dormitorio estudiado.

Distribution of cormorants (bars) around the night roosts. Cormorants which do not belong to the studied roost are shown by arrows.



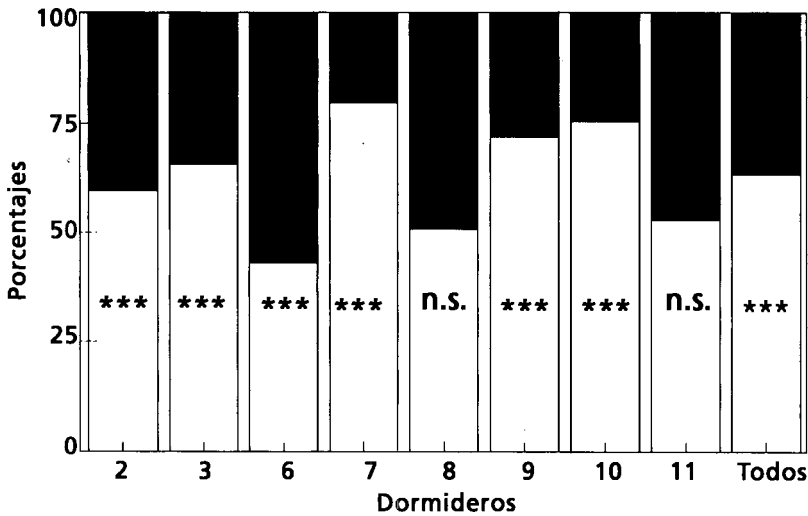


Fig. 3. Porcentajes de cormoranes que regresan al dormidero al atardecer desde aguas abajo (blanco) y aguas arriba (negro). Se indica el resultado del test χ^2 comparando sus frecuencias: *** $P < 0,001$. (Para las abreviaturas de los dormideros, ver figura 1)

*Percentages of cormorants which returned downstream (white) and upstream (black) to the night roost at dusk. The χ^2 -test results are shown: *** $P < 0.001$. (For abbreviations of roosts, see figure 1)*

diados para este aspecto (Mendavia, Lodosa, Alfaro, Tudela, Mendigorriá y Yesa) fueron significativamente diferentes (fig. 3), lo que también indicaba que sus áreas de influencia eran asimétricas. De este modo en los tres dormideros más próximos (Alfaro, Tudela y Traibuenas) sólo hubo tres posaderos solapados, mientras que considerando el radio de 20 km (donde se localizaron el 95,4% de las aves) habría 13 (fig. 4). Lo mismo ocurre entre Recajo, La Grajera y Lodosa; el área de influencia de Recajo y La Grajera se solapa completamente debido a su proximidad, mientras que entre Recajo y Lodosa se solapan sólo cuatro posaderos.

La distancia media (\pm desviación típica) entre dormideros fue $33,3 \pm 20,8$ km ($n = 56$), sin diferencias significativas entre años (Kruskal-Wallis, $H = 2,59$, n.s.). El tamaño del dormidero estuvo relacionado positivamente con la superficie de las áreas de alimentación localizadas dentro del radio de 20 km

(Spearman, $r_s = 0,398$; $P < 0,05$; $n = 32$; fig. 5).

El Cormorán Grande presentó en nuestra zona de estudio fidelidad a dormideros, posaderos diurnos y áreas de alimentación durante la realización de los censos matinales (tabla 3). En los años de estudio se ha podido realizar un seguimiento individual del tiempo de estancia en los dormideros de 27 cormoranes marcados con anillas de lectura a distancia, de los que 20 eran adultos (74,1%), seis jóvenes (22,2%) y un subadulto (3,71%). Los cormoranes adultos estuvieron por término medio $61,0 \pm 44,0$ días en los dormideros ($n=20$, rango: 6-176 días), mientras que los jóvenes estuvieron $54,8 \pm 19,6$ días ($n = 6$, rango: 35-84). Los cormoranes anillados observados estuvieron una media de $60,9 \pm 39,6$ días ($n = 27$, rango: 6-176) en los dormideros, siendo la estancia de los cormoranes adultos similar a la de los jóvenes ($Z = 0,66$, n.s.).

Durante todo el período de estudio se

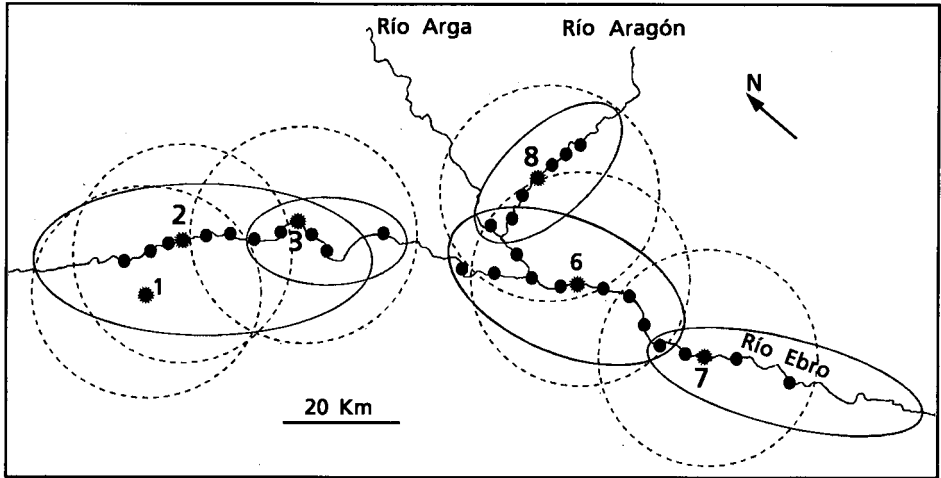


Fig. 4. Distribución de los posaderos diurnos (●) alrededor de los dormitorios (●) de La Grajera (1), Mendavia (2), Lodosa (3), Alfaro (6), Tudela (7) y Traibuenas (8). Se ha dibujado el radio de 20 km alrededor de cada dormitorio y su área de influencia.

Distribution of diurnal roosts (●) around the roosts (●) of: La Grajera (1), Mendavia (2), Lodosa (3), Alfaro (6), Tudela (7) and Traibuenas (8). The 20 km radius around the roosts and the influenced area are shown.

analizó la dispersión de siete ejemplares desde el dormitorio hacia los posaderos y sus áreas de alimentación. Estos siete cormoranes presentaron períodos de estancia prolongados en el área de estudio (> 30 días), mientras que los otros veinte ejemplares marcados tuvieron estancias muy cortas que no permitieron un seguimiento adecuado (< 15 días). Dos ejemplares (F1 y J2) mostraron fidelidad durante dos y tres inviernos consecutivos, respectivamente. El ejemplar (Blanca/Azul) empleó un posadero principal situado dentro del sector 11- 20 km del dormitorio de Tudela, pero se alimentó en el sector 0-10 km. El cormorán (Roja/ Blanca) mostró fidelidad a posaderos diurnos y áreas de alimentación localizadas en el sector 11-20 km alrededor del dormitorio de Mendigorriá. El resto de los ejemplares estudiados mostró fidelidad a los posaderos y áreas de alimentación localizados dentro del sector 0-10 km.

Discusión

El número de cormoranes en el área estudiada ha aumentado, aunque en los últimos años la tasa anual de incremento ha descendido. Ello puede deberse a que el tamaño de la población invernante todavía no ha alcanzado su nivel de saturación en las áreas de alimentación, si bien debe estar aproximándose a él, o que la población reproductora europea está estabilizando sus efectivos.

Cada dormitorio presenta un determinado número de posaderos diurnos, situados en las cercanías de las áreas de alimentación. Los cormoranes que pescan en estas zonas emplean diariamente el mismo posadero (obs. pers.), por lo que constituirían una unidad funcional similar a la descrita para la Cerceta Común *Anas crecca* (TAMISIER, 1974, 1985; TAMISIER & TAMISIER, 1981) y la Cerceta Americana *Anas carolinensis* (TAMISIER, 1976). Estos posaderos podrían también consti-

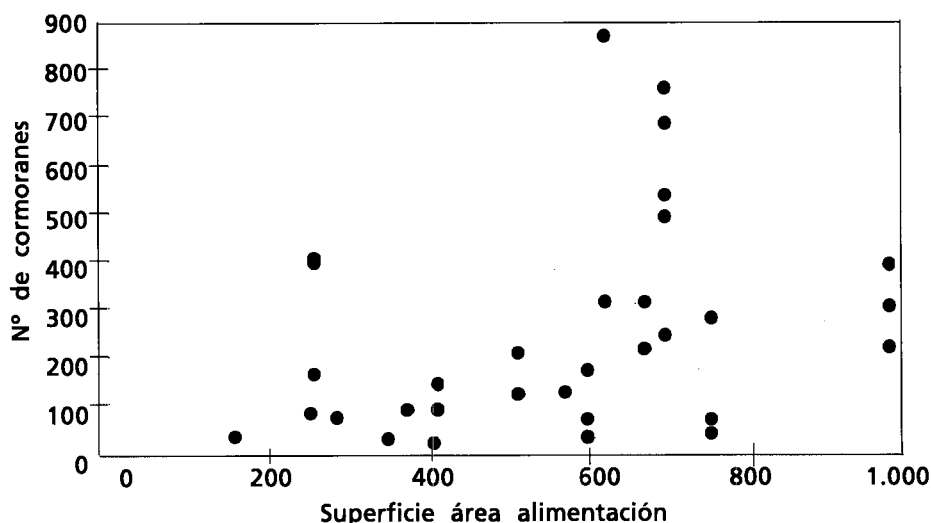


Fig. 5. Número de aves en cada dormidero en relación a la superficie de las áreas de alimentación (ha) en los ríos de Navarra (N España).

Roost size in relation to available feeding areas (ha) in rivers from Navarra (N Spain).

tuir "centros de actividad diurna" (MORRISON & CACCAMISE, 1985) donde las aves de distintos dormideros podrían descansar y alimentarse. Los datos obtenidos en la realización de los censos por sectores alrededor de los dormideros indicaban que no todos los cormoranes que se encontraban en un mismo sector se dirigían siempre al dormidero más cercano (fig. 2). Estos dos tipos de organización permiten el reparto de recursos, minimizando la competencia intraespecífica. El hecho de que un mismo dormidero recoja los cormoranes de distintos posaderos o unidades funcionales sugiere que el reagrupamiento nocturno no se deba a que el dormidero funcione como un "centro de información", como han propuesto WARD & ZAHAVI (1973) y BROWN (1986). Un dormidero podría considerarse como un centro de información si los ejemplares que descansan en él durante el día, pudieran localizar las áreas de alimentación siguiendo a otros ejemplares que se dirigen hacia ellas y hubieran obtenido anteriormente un elevado éxito de capturas. Sin

embargo, la mayor parte de los cormoranes abandonan el dormidero a primeras horas de la mañana para dirigirse en grandes grupos a las áreas de alimentación, dispersándose por el área de influencia y ocupando sus unidades funcionales. Una vez finalizada la secuencia de pesca descansan en los posaderos, y generalmente no regresan al dormidero hasta el atardecer (LEKUONA, 1997). Por lo tanto, no se cumplen algunas de las siete predicciones de esta hipótesis (no existe intercambio de información entre individuos en el dormidero y los cormoranes que fracasan en sus secuencias de pesca no regresan al dormidero a "buscar" información). BAYER (1982), Mock et al. (1988), DANCHIN (1990), CEZILLY (1992) y RICHNER & HEEB (1995) consideran que es muy difícil que todas las predicciones de la hipótesis se cumplan de forma generalizada. Por el contrario, la hipótesis del aumento local (la presencia de ejemplares alimentándose en una determinada zona actúa como una señal para otros conespecíficos, TURNER, 1964; Mock et al., 1988) ha sido extensamente demostrada

Tabla 3. Fidelidad del Cormorán Grande a las áreas de alimentación, a los posaderos diurnos y a los dormitorios en el área de estudio: D1. Distancia (km) del posadero al dormitorio; D2. Distancia (km) de las áreas de alimentación al posadero; n. Número de observaciones.

Site fidelity of Cormorants to feeding areas, diurnal roosts and night roosts in the studied area: D1. Distance (km) between diurnal and night roost; D2. Distance (km) between feeding areas and diurnal roost; n. Number of sightings.

Ave	Invierno					D1	D2	n	
	Dormitorio	91-92	92-93	93-94	94-95				95-96
Blanca J2									
Mendavia	+					1,9±0,8	3,5±1,2	5	
Alfaro			+	+		4,3±0,5	3,9±0,5	4	
Blanca 2T									
Alfaro				+	+	5,0±1,2	4,1±0,9	4	
Verde FI									
Alfaro				+		0,9±0,3	0,7±0,2	3	
Traibuenas					+	0,9±0,1	1,3±0,4	2	
Roja/Blanca									
Mendigorría				+		9,0±0,0	11,0±1,4	2	
Blanca/Azul									
Tudela				+		13,0±0,0	15,3±1,1	2	
Blanca ???									
Tudela					+	0,7±0,3	1,5±0,5	3	
Blanca ??									
Tudela						+	1,8±0,3	3,0±1,0	2

y podría constituir un factor decisivo en el origen y mantenimiento de la colonialidad (ver revisión en BUCKLEY, 1997). En 38 ocasiones hemos observado como la presencia de un grupo de cormoranes pescando en una zona del río atrae a otros grupos de aves que se unen para formar un grupo mayor (LEKUONA, 1997).

La dispersión asimétrica de los cormoranes desde el dormitorio hacia las áreas de alimentación contribuiría también a disminuir el solapamiento entre dormitorios. De este modo, el Cormorán Grande podría haber colonizado los ríos siguiendo un patrón similar al descrito por VAN EERDEN & GREGERSEN (1995) para la expansión de las poblaciones reproductoras de esta especie en Holanda y Dinamarca. Inicialmente, las aves establecen un dormitorio en el área que

van a colonizar. El número de aves aumenta hasta saturar las áreas de alimentación que se encuentran en un radio de 20 km alrededor de él. Los cormoranes, entonces, tendrían dos opciones: 1. Ampliar el área de influencia del dormitorio, alejándose más de 20 km, lo que aumenta los gastos energéticos derivados del desplazamiento (GRÉMILLET et al., 1995; PLATTEEUW & VAN EERDEN, 1995; SCHMID et al., 1995); 2. Formar un nuevo dormitorio en un lugar fuera del radio de 20 km, con áreas de alimentación cercanas, como ocurrió en los dormitorios de Traibuenas y Tudela, derivados del de Alfaro (tabla 4). La realización de censos simultáneos en los dormitorios y en los posaderos diurnos más alejados que posteriormente se convirtieron en dormitorios también apoya la segunda opción, ya que

Tabla 4. Conversión de dos posaderos diurnos (P) (Traibuenas y Tudela) alejados del dormitorio principal (Alfaro) en un dormitorio real (D). Se indica los meses de realización de los censos, la ocupación (O) o no del dormitorio y el número de aves (n).

Conversion of two diurnal roosts (P) (Traibuenas and Tudela) located far away of main roosts (Alfaro) in roosts (D). Months of census, occupation (O) or not of the roosts and number of birds (n).

Posadero	P		D		
	Fecha	O	n	O	n
Traibuenas					
	X 94	+	4		
	XI 94	+	6	+	163
	X 95	+	10		
	XI 95	+	9	+	404
Tudela					
	X 94	+	9		
	XI 94	+	15	+	157
	X 95	+	13		
	XI 95	+	40	+	313

esos posaderos y las áreas de alimentación asociadas se encontraban a más de 20 km del dormitorio de Alfaro. Esto indicaría que la distribución de los dormitorios de Cormorán Grande podría estar determinada por el balance energético de las aves entre gastos de desplazamiento y beneficios obtenidos en las áreas de alimentación.

Algunos cormoranes presentaron en el área de estudio fidelidad a los dormitorios invernales lo que coincide con lo observado por otros autores durante el mismo período en Europa (YESOU, 1989, 1991, 1995; REYMOND & ZUCHUAT, 1995).

Nuestros datos sugieren también que los dormitorios invernales se distribuyen de forma similar a las colonias de reproducción, ya que la distancia a las áreas de alimentación es similar en ambos casos (DEBOUT, 1987; DEBOUT et al., 1995; PLATTEEUW

& VAN EERDEN, 1995; VAN EERDEN & VOSLAMBER, 1995) y la distancia media entre dormitorios (33 km) también es semejante a la de colonias de reproducción (30 km, VAN EERDEN & GREGENSEN, 1995). YESOU (1995) encontró una distancia superior a 25 km entre el dormitorio y sus áreas de alimentación.

Recientemente los cormoranes invernantes han aumentado la frecuencia de pesca en grupo (LEKUONA & CAMPOS, 1996a), capturando principalmente barbos y madrillas que forman grandes cardúmenes en nuestra área de estudio (LEKUONA, 1997). Este comportamiento les permite explotar nuevos lugares (VAN EERDEN & VOSLAMBER, 1995) y obtener más biomasa por secuencia de pesca (LEKUONA, 1997). Se desconoce por el momento qué influencia tendrá esta estrategia en la distribución espacial de cormoranes. Probablemente un mejor aprovechamiento de los recursos tróficos pueda contribuir a que reduzcan la distancia de desplazamiento a las áreas de alimentación, facilitando la saturación de los dormitorios actualmente existentes, o la creación de otros nuevos.

Agradecimientos

Agradecemos a la Caja de Ahorros Municipal de Pamplona y al Gobierno de Navarra las becas concedidas en 1992-96 a J. M. Lekuona para la realización de este estudio. Agradecemos también la inestimable ayuda prestada por todos los colaboradores que participaron en la realización de los censos. Dos revisores anónimos realizaron valiosas sugerencias que permitieron mejorar el manuscrito original.

Referencias

- BAYER, R. D., 1982. How important are bird colonies as Information Centers? *Auk*, 99: 31-40.
- BLANCO, G., VELASCO, T., GRIJALBO, J. & OLLERO, J., 1994. Great Cormorant Settlement of a New Wintering area in Spain. *Colonial Waterbirds*, 17: 173-180.
- BREGNBALLE, T. & GREGENSEN, J., 1995. Recent development of the breeding population of continental great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in Denmark. *Cormorant Re-*

- search Group Bulletin, 1: 8-11.
- BROWN, C. R., 1986. Cliff swallow colonies as Information Centers. *Science*, 234: 83-85.
- BUCKLEY, N. J., 1997. Spatial-concentration effects and the importance of local enhancement in the evolution of colonial breeding in seabirds. *The American Naturalist*, 149: 1.091-1.112.
- CAMPOS, F. & LEKUONA, J. M., 1994. La población invernante de Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo*) en el Norte de España y Suroeste de Francia. *Ardeola*, 41: 13-18.
- CEZILLY, F., 1992. L'Hypothèse du Centre d'Information chez les oiseaux: preuves et réfutations. *Alauda*, 60: 34-40.
- DANCHIN, E., 1990. L'Hypothèse du "Centre d'Information": enfin de résultats tangibles chez les oiseaux. *Alauda*, 58: 81-84.
- DEBOUT, G., 1987. Le Grand Cormorant *Phalacrocorax carbo* en France: les populations nicheuses littorales. *Alauda*, 55: 35-54.
- DEBOUT, G. RØV, N. & SELLERS, R. M., 1995. Status and population development of cormorants *Phalacrocorax carbo carbo* breeding on the Atlantic coast of Europe. *Ardea*, 83: 47-59.
- GRÉMILLET, D., SCHMID, D. & CULIK, B., 1995. Energy requirements of breeding great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Marine Ecology Progress Series*, 121: 1-9.
- KING, D. T., 1996. Movements of Double-crested Cormorants among winter roosts in the Delta region of Mississippi. *Journal Field Ornithologist*, 67: 205-211.
- LEKUONA, J. M. & CAMPOS, F., 1996a. Diferencias en la alimentación del Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo*) entre el Río Bidasoa y su estuario. *Ardeola*, 43: 199-205.
- 1996b. Distribución de dormideros de Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo sinensis*) en Navarra (1994-95). In: *Anuario Ornitológico de Navarra 1995. Vol. 2: 11-18* (P. Arratibel, J. I. Deán, A. Llamas & O. Martínez, Eds.). Sociedad de Ciencias Naturales Gorosti, Pamplona.
- LEKUONA, J. M., 1997. Importancia de las aves ictiófagas: Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo*) y Garza Real (*Ardea cinerea*) en el norte de España y suroeste de Navarra. Tesis doctoral, Universidad de Navarra.
- LINDELL, L., MELLIN, M., MUSIL, P., PRZYBYSZ, J. & ZIMMERMAN, H., 1995. Status and population development of breeding Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* of the central European flyway. *Ardea*, 83: 81-92.
- MENKE, T., 1991. Recent population development of the Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) in the Federal Republic of Germany. In: *Proceedings Workshop 1989 on Cormorants (Phalacrocorax carbo): 49-52* (M. R. Van Eerden & M. Zijlstra, Eds.). Rijkswaterstaat Directorate Flevoland, Lelystad.
- MOCK, D. W., LAMEY, T. C. & THOMPSON, D. B. A., 1988. Falsifiability and the Information Centre Hypothesis. *Ornis Scandinavica*, 19: 231-248.
- MORRISON, D. W. & CACCAMISE, D. F., 1985. Ephemeral roosts and stable patches? A radiotelemetry study of communally roosting starlings. *The Auk*, 102: 793-804.
- PLATTEEUW, M. & VAN EERDEN, M. R., 1995. Time and energy constraints of fishing behaviour in breeding cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* at lake IJsselmeer, The Netherlands. *Ardea*, 83: 223-234.
- RICHNER, H. & HEEB, P., 1995. Is the information center hypothesis a flop? *Advances in the Study of Behaviour*, 24: 1-45.
- REYMOND, A. & ZUCHUAT, O., 1995. Perch fidelity of Cormorants *Phalacrocorax carbo* outside the breeding season. *Ardea*, 83: 281-284.
- SCHMID, D., GRÉMILLET, D. J. H. & CULIK, B. M., 1995. Energetics of underwater swimming in the great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*). *Marine Biology*, 123: 875-881.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J., 1979. *Biometría*. Ed. Blume, Barcelona.
- TAMISIER, A., 1974. Etho-ecological studies of Teal wintering in the Camargue (Rhône Delta, France). *Wildfowl*, 25: 123-133.
- 1976. Diurnal activities of green-winged Teal and Pintail wintering in Louisiana. *Wildfowl*, 27: 19-32.
- 1985. Some considerations on the social requirements of ducks in winter. *Wildfowl*, 36: 104-108.
- TAMISIER, A. & TAMISIER, M. C., 1981. L'existence d'Unités Fonctionnelles démontrée chez les sarcelles d'hiver en Camargue par la biotélémetrie. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 35: 563-79.
- TEIXEIRA, A. M., 1984. Sobre a ocorrência e distribuição em Portugal do Corvo-

- Marinho, *Phalacrocorax carbo*. *Cyanopica*, 3: 215-223.
- 1986. Winter mortality of Seabirdson the Portuguese coast. In: *Mediterranean Marine Avifauna*. NATO ASI Series, Vol. 12: 409-419.
- TURNER, E. R. A., 1964. Social feeding in birds. *Behaviour*, 24: 1-46.
- VAN EERDEN, M. R. & GREGERSEN, J., 1995. Long-term changes in the northwest European population of Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Ardea*, 83: 61-80.
- VAN EERDEN, M. R. & MUNSTERMAN, M. J., 1995. Sex and age dependent distribution in wintering cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in western Europe. *Ardea*, 83: 285-297.
- VAN EERDEN, M. R. & VOSLAMBER, B., 1995. Mass fishing by Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* at lake IJsselmeer, The Netherlands: a recent and succesfull adaptation to a turbid environment. *Ardea*, 83: 199-212.
- VOSLAMBER, B., 1988. Vistplaatskeuze, foera-geerwijze en voedselkeuze van Aalscholvers (*Phalacrocorax carbo*) in het IJsselmeergebied in 1982. Flevobericht 286, Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.
- VOSLAMBER, B. & VAN EERDEN, M. R., 1991. The habit of mass flock fishing by Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* at the IJsselmeer, The Netherlands. In: *Proceedings Workshop 1989 on Cormorants (Phalacrocorax carbo)*: 182-191 (M. R. Van Eerden & M. Zijlstra, Eds.). Rijkswaterstaat Directorate Flevoland, Lelystad.
- WARD, P. & ZAHAVI, A., 1973. The importance of certain assemblages of birds as "Information centres" for food finding. *Ibis*, 115: 517-534.
- YESOU, P., 1989. Fidélité de Grands Cormorans *Phalacrocorax carbo* à un site d hivernage ou à un axe migratoire. *L Oiseau et R.F.O.*, 59: 175-178.
- 1991. Site fidelity in Cormorants wintering and stopping over in western France. In: *Proceedings Workshop 1989 on Cormorants (Phalacrocorax carbo)*: 101-107 (M. R. Van Eerden & M. Zijlstra, Eds.). Rijkswaterstaat Directorate Flevoland, Lelystad.
 - 1995. Individual migration strategies in cormorants *Phalacrocorax carbo* passing through or wintering in western France. *Ardea*, 83: 267-274.
-