

# DEPREDACION SOBRE AVES INSECTIVORAS EN CAJAS-NIDO. ALGUNAS IMPLICACIONES PARA EL MANEJO Y CONSERVACION DE SUS POBLACIONES Y EL DISEÑO DE LOS NIDALES

J. POTTI<sup>1</sup> y S. MERINO<sup>1</sup>

## RESUMEN

Este trabajo expone los resultados de un estudio de diez años continuados sobre la depredación por Picos Picapinos y Comadreas sobre aves insectívoras que utilizan para la cría nidales artificiales del ICONA. Los Picapinos sólo depredaron sobre nidos que contenían pollos, mientras que las Comadreas atacaron nidales en todos los estadios. Sin embargo, las Comadreas despreciaron los huevos y los pollos muy jóvenes; las víctimas principales de sus ataques fueron las hembras, que pasan la noche en el nidal, incubando o empollando pollos pequeños, y los pollos crecidos. La depredación aumentó gradualmente tras la instalación de los nidales, con un expolio masivo debido a las comadreas en el séptimo año, quizá tras la adquisición paulatina de una imagen de búsqueda por estos carnívoros. Se describe un modelo sencillo de protección de los nidales contra los carnívoros y se subraya la necesidad de hacer un seguimiento continuado del éxito reproductor de las aves que crían en nidales, con objeto de corregir expolios masivos que pueden dar al traste con planes de protección de las poblaciones de aves que utilizan cajas-nido.

## INTRODUCCION

La depredación sobre huevos y pollos es uno de los principales factores que limitan la densidad de las poblaciones de aves reproductoras (LACK, 1954; varios autores en NEWTON, 1989). Generalmente se ha encontrado que las pérdidas debidas a depredación son mayores en las especies de aves que nidifican en emplazamientos abiertos; las aves nidificantes en cavidades tienen, en consonancia, mayor éxito relativo en virtud de la seguridad que confieren oquedades relativamente inaccesibles (NILSSON, 1984; GREENWOOD, 1985). La razón de que estas especies no sean necesariamente las más abundantes en los medios naturales estriba por tanto en la escasez general de cavidades apropiadas para la nidificación. La instalación de nidales artificiales palía en parte este problema (LACK, 1966; VON HAARTMAN, 1971; PERRINS, 1979; EAST y PERRINS, 1988; BARBA y GIL-DELGADO, 1990; POTTI y MONTALVO, 1960) además de, supuestamente, favorecer un mayor éxito reproductor en virtud de una menor tasa de

depredación (NILSSON, 1984, y MOLLER, 1989). Sin embargo, los expolios en nidales por parte de Pícidos y varias especies de mamíferos Roedores (ardillas, *Sciurus vulgaris*) y Carnívoros mustélidos (*M. nivalis*, *Martes martes*) son bien conocidos en los estudios a largo plazo llevados a cabo en el norte de Europa y América (VON HAARTMAN, 1971; MURTON, 1971; DUNN, 1977; JÄRVINEN, 1984; FINCH, 1990; SONERUD, 1989, 1993). Se sabe menos sobre el particular en latitudes meridionales, donde sólo recientemente ha comenzado a documentarse este aspecto (BARBA y GIL-DELGADO, 1990). Aunque quizá prematura, una primera conclusión tentativa podría ser que la depredación puede jugar un papel importante en el crecimiento de estas poblaciones «artificiales», sometidas inicialmente a superabundancia de un recurso (cavidad) hasta entonces limitador de su densidad (POTTI y MONTALVO, 1990). Este trabajo presenta datos relativos a la depredación por Picos Picapinos (*Dendrocopos major*) y, fundamentalmente, Comadreas (*Mustela nivalis*) sobre nidales artificiales utilizados por aves insectívoras en un estudio a largo plazo de sus poblaciones. El estudio hace hincapié en la población de Páramos Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), debido a su

<sup>1</sup> Dpto. de Biología Animal. Universidad de Alcalá de Henares. 28871 Madrid.

abundancia e intensidad de estudio (POTTI y MONTALVO, 1990) y al hecho de que el conocimiento de gran número de historiales individuales de las aves afectadas por la depredación, merced a su marcaje individual con anillas de colores (POTTI, 1993; POTTI y MONTALVO, 1991, 1993; MONTALVO y POTTI, 1992) nos permite indagar con mayor profundidad sobre la «eficacia» de la depredación y sus consecuencias sobre esta población. El trabajo, que presenta datos de un período de diez años continuados, plantea una cuestión que debería ser considerada como prioritaria antes de acometer planes de protección para, al menos, la avifauna insectívora, a la cual se destina tradicionalmente este tipo de manejo (MOLINA, 1971). Sin embargo, a falta de otros estudios, es probable que nuestros resultados se apliquen también a otros sistemas «artificiales» depredador/presa. La cuestión es ¿podemos acabar favoreciendo a los depredadores al instalar nidales artificiales, al ser esquilimadas las poblaciones de aves que los usan? Los resultados obtenidos en este trabajo indican que la probabilidad de que ocurra algo así no es despreciable, por lo que conviene realizar más estudios que documenten y eventualmente corrijan esos efectos indeseables.

## MATERIAL Y METODOS

El área de estudio es un robledal maduro de rebollos (*Quercus pyrenaica*) en la porción oriental del Sistema Central (41°04' N, 3°27' W), donde se ha estudiado la ocupación de nidales del ICONA («tipo párido») y la reproducción de varias especies desde 1984 a 1993 (POTTI *et al.*, 1987, 1988; POTTI y MONTALVO, 1990). Durante este período se ha constatado la depredación sobre nidos (y/o los adultos reproductores respectivos) de Carbonero Común (*Parus major*), Herrerillo Común (*Parus caeruleus*), Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) y Trepador Azul (*Sitta europaea*) por parte, exclusivamente, de Comadreja y Pico Picapinos. Desde 1985 hasta 1990 los nidales permanecieron en los mismos árboles, aunque su localización dentro de cada árbol varió para algunos de ellos en 1989 y 1990, cuando 47 nidales se localizaron pegados al tronco, a 1,6 m sobre el suelo. El resto de cajas-nido se colgaron de ramas gruesas, a 2-4 m de altura y 0,5-3 m de distancia del tronco del árbol (con objeto de minimizar su accesibilidad a posibles depredadores terrestres).

La distancia media entre nidales fue de unos 25 m y el número de ellos fue 200 hasta 1989, 240 en 1989-1990 y 167 en 1991-1993.

El área fue visitada cada dos o tres días durante las temporadas de cría de 1985 a 1987, mientras que la mayoría de los nidales fueron inspeccionados diariamente desde finales de abril hasta la segunda semana de julio entre 1988 y 1993. La identidad e historial individual de la mayoría de Papamoscas Cerrojillos de ambos sexos se conoce en detalle, ya que la mayoría de los adultos fueron capturados en sus nidos, marcados, medidos y liberados (POTTI y MONTALVO, 1990, 1991, 1993).

## RESULTADOS

### Signos de la depredación

Los signos de que un nidal ha sufrido un intento, consumado o no, de depredación son obvios en el caso del Pico Picapinos, que siempre depreda sobre nidos con pollos (en ningún caso depredaron con pollos menores de seis días de vida), para lo cual ensancha a picotazos en la madera el agujero de entrada al nidal hasta que su interior es accesible al pico. Mucho menos evidentes, hasta el punto de que pueden pasar inadvertidos, son algunos intentos de depredación por Comadreas. Los ataques de este Mustélido ocurrieron aparentemente siempre, en nuestra área de estudio, durante el intervalo horario entre las 8 p.m. y las 8 a.m. Las pistas de un ataque de Comadreja son variadas: el nido puede aparecer inalterado, algo revuelto, o totalmente volteado, según el estado de la cría en que se hallara y el éxito relativo del cazador. En ningún ataque se consumieron los huevos en incubación o los pollos pequeños (de menos de nueve días en el Papamoscas), que fueron ignorados por la Comadreja, por lo que las hembras de las especies-presa (en todos los casos sólo las hembras incuban) debieron ser el objetivo principal de la Comadreja hasta que hubo pollos grandes, que sí fueron consumidos. En tres ocasiones se encontraron patas de las hembras, con las anillas metálicas del ICONA y/o las de colores, en la base del tronco del árbol en que se ubicaba la caja o a unos pocos metros de ésta. En muchas ocasiones, se encontraron plumas rectoras de la hembra incubante dentro del nido. Como comprobamos posteriormente, tras la captura posterior de algunas de estas hem-

bras realizando puestas de reposición en otros nidales, la presencia de rectoras externas suele ser un signo bastante fiable de que la presa eludió el intento de expolio, abandonando la puesta. Como sintetiza la Figura 1 para el área mejor cubierta en 1990, *M. nivalis* atacó en ese año 21 nidales en los que las hembras incubaban huevos y 38 en los que había pollos de diferentes edades, distribuyéndose los intentos de depredación de forma uniforme a lo largo de los períodos de incubación y de pollos. Esto es, los nidales fueron atacados en cualquier estadio de incubación o emplumamiento, siendo la tasa de ataques aproximadamente constante a lo largo de toda la estación de cría, con una tendencia no significativa hacia un ligero aumento con el avance de la estación (Fig. 1). Todos los nidales fueron depredados independientemente de su altura o posición (clavados al tronco o a distancias hasta 4 m). Esto redundó en un fracaso reproductor total para el 50% de las parejas de Páridos ( $n=16$ ) y el 78,5% ( $n=79$ ) de las de Papamoscas nidificantes en los nidales en ese año. Sólo las aves de fenología más temprana realizaron puestas de reposición. Sin embargo, todas las puestas de reposición documentadas ( $n=12$ , todas ellas en Papamoscas) fueron de nuevo depredadas (véase más abajo), lo que eleva la tasa global de depredación sobre el Papamoscas al 87% de los nidales. A título de ejemplo, un macho polígamo (POTTI y MONTALVO, 1993) vio destruidas sus tres puestas, y dos de sus hembras fueron probablemente muertas, en el plazo de dos días. Basándonos en evidencias directas y en las tasas de retorno por las hembras en 1991, la proporción de hembras supervi-

vientes al ataque de comadreas fue de al menos un 44% para las que sufrieron los ataques durante la incubación y 53% para aquellas cuyos nidales fueron depredados mientras contenían pollos, no difiriendo significativamente estos porcentajes (test de dos colas de FISHER,  $p=0,72$ ).

### Tendencias temporales en la tasa de depredación

Únicamente en 1984, primer año en que hubo nidales disponibles en el bosque, no se registró ningún caso de depredación (Fig. 2). La depredación global aumentó progresivamente hasta 1989 por parte de ambas especies, aunque la tendencia es muy gradual en el caso de las Comadreas y menos en el Pico Picapinos. Existe una relación significativa entre el número de nidales depredados por las Comadreas y el porcentaje de cajas ocupadas por Papamoscas Cerrojillos si excluimos los datos posteriores a 1990 (véase arriba; coeficiente de correlación de Spearman,  $r_s=1.00$ ,  $n=7$ ,  $p<0.01$ , Fig. 2). En el período 1984-1990, las Comadreas depredaron significativamente más sobre los nidales de Papamoscas Cerrojillo (90 depredaciones sobre 347 intentos de cría) que sobre el conjunto de las demás especies (25 sobre 213, respectivamente;  $\chi^2_1=15,45$ ;  $p<0.001$ ). En cuanto a los Picos Picapinos, en ese mismo período depredaron diferencialmente más sobre los nidales de las demás especies (33 intentos) que sobre los del Papamoscas (7 intentos:  $\chi^2_1=9,12$   $p<0.0001$ ). Asimismo, el número total de nidales expoliados por la Comadreja aumentó con el tiempo desde 1984 hasta 1990 ( $r_s=1.00$ ,  $n=7$ ,  $p<0.01$ , Fig. 2). Como se ha comentado arriba, una verdadera «explosión» depredadora ocurrió en 1990, por parte de las Comadreas, que expoliaron en total 67 nidales. Como ilustra la Fig. 1, durante mayo y junio de 1990 *Mustela nivalis* depredó casi todas las noches sobre los nidales, destruyendo hasta un total de 9 nidales en la noche del 16 de mayo. Únicamente 84 pollos, de un total de 91 puestas totalizando 511 huevos de Papamoscas Cerrojillo volaron ese año, lo que da una tasa global de éxito de volantones de tan sólo 16,4%. Basándonos en la distribución de los nidales, el patrón temporal de depredación (Fig. 1) y las huellas y excrementos con plumas dejados por las Comadreas, estimamos un número mínimo de éstas de unos seis individuos diferentes, aunque precisar esta estima-

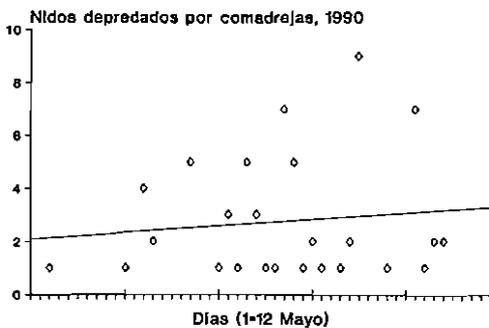


Fig. 1. Número de nidales depredados por las comadreas en los nidales en cada noche durante la temporada de cría de 1990.

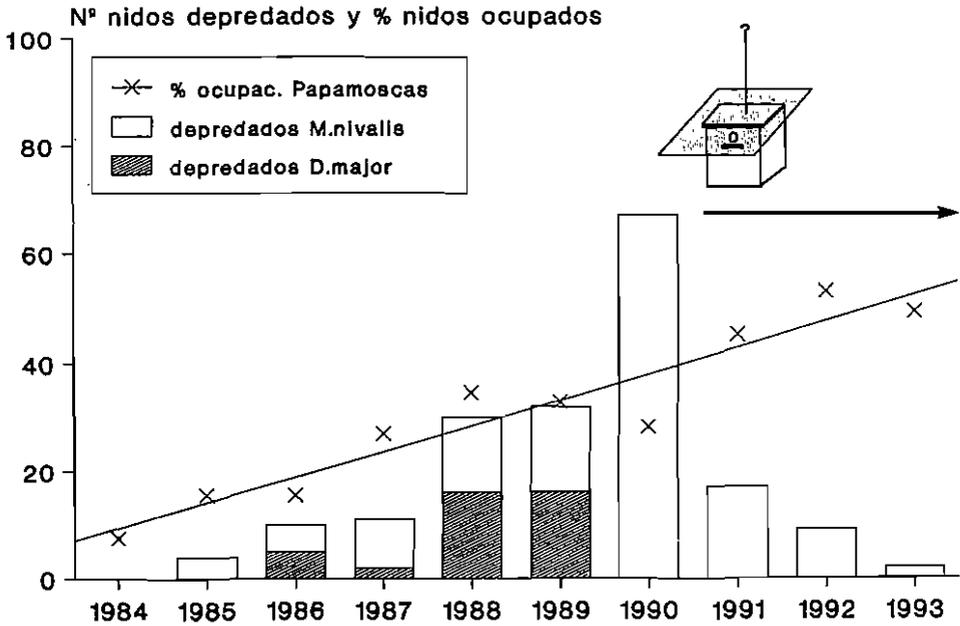


Fig. 2. Número total de nidos depredados por Comadreja (*M. nivalis*) y Picos Picapinos (*D. major*) en el período 1984-1993. Se muestra también el patrón de ocupación de los nidales por la especie más numerosa, el Papamoscas Cerrojillo (porcentaje de nidos ocupados respecto a los nidales disponibles).

exige un estudio en detalle con individuos marcados. La alta tasa de expolio en 1990 nos obligó a intervenir sobre la disposición y protección de los nidales: antes de la cría en 1991, se situaron todos en posiciones colgantes y relativamente inaccesibles (desde los troncos), en los mismos árboles en que se hallaban anteriormente, siendo entonces sólo accesibles a un carnívoro desde la propia rama de sujeción, al menos a 2 m de distancia del tronco. Además, y sólo una vez que la puesta de huevos había comenzado en un nidal en particular, se protegió el nidal en su acceso superior, mediante la colocación sobre el techo de la caja de una chapa metálica de 31.X24 cm. Esto, presumiblemente, haría más problemático el acceso de una comadreja desde el techo (Fig. 2), al exigir al carnívoro una difícil maniobra sobre un piso liso e inclinado para alcanzar el agujero de entrada al nidal, distante ahora unos 12 cm desde los puntos más cercanos de la chapa. Evidentemente, este dispositivo no evita, teóricamente, la depredación por Pícidos (véase arriba). Hay que advertir que, inicialmente, la chapa no fue fijada a la caja, ya que una fijación permanente habría supuesto un estorbo para nuestra toma de datos con otros propósitos. Sólo cuan-

do comprobamos, en la temporada de cría de 1991, los repetidos ataques de Comadreas aun con este dispositivo instalado nos decidimos a fijar temporalmente, con cinta adhesiva, la chapa a los laterales del nidal.

Como se observa en la Fig. 2, a partir de 1990 nuestro dispositivo consiguió mantener las tasas de depredación por parte de las Comadreas en unos niveles aceptables, sin disminuirlas totalmente, lo que se debió, en la práctica totalidad de los casos, al hecho de no haber fijado las chapas al techo del nidal. En efecto, los intentos de expolio por *M. nivalis* se han seguido dando en 1991-1993, como atestiguan varios tipos de evidencia (chapas ladeadas, huellas y/o un fuerte olor en la chapa, arañazos en el frontal del nidal, pollos heridos y/o desaparecidos, nidales revueltos, etc.). De cualquier forma, el dispositivo de protección se reveló como eficaz contra las Comadreas, ya que sólo 41 nidales (14%, de un total disponible de 291 nidificaciones en 1991-1993) sufrieron intentos constatados (según los tipos de evidencia arriba mencionados) de expolio, que tuvieron éxito (al menos un pollo fue aparente-

mente consumido) en 28 casos (68% de los intentos). Sin embargo, el 14% de nidos atacados es con seguridad una estima a la baja, ya que no contabiliza el número de exploraciones o ataques inadvertidos. Curiosamente, no se ha registrado ningún intento de depredación por Pico Picapinos desde que las Comadreas monopolizaron los ataques a partir de 1990 (Fig. 2).

## DISCUSION

Este trabajo ha demostrado la existencia de una fuerte depredación por Comadreas sobre aves insectívoras que crían en nidales artificiales, además de los más conocidos expolios practicados por los Picos Picapinos. La depredación por Comadreas sobre nidos, tanto naturales como nidales artificiales, es un hecho ampliamente documentado en Europa septentrional (DUNN, 1977; PERRINS, 1979, y KING, 1989), donde parece ser más intensa en años con escasez de Roedores, fundamentalmente Cricétidos y Micrótridos en aquellas latitudes, que pueden sufrir llamativos ciclos temporales de abundancia (DUNN, 1977; KING, 1989; JÄRVINEN, 1990, y T. SLAGSVOLD, com. pers.). Por tanto, las Comadreas, cuya dieta a lo largo del año se compone probablemente más de Roedores que de Aves (BLAS ARITIO, 1970, y KING, 1989), hace un uso oportunista del recurso «aves» cuando las condiciones lo permiten o lo exigen. Desconocemos la magnitud y posibles fluctuaciones de las poblaciones de roedores en nuestra área de estudio, por lo que sólo podemos especular sobre los motivos que originaron el gran expolio depredador en 1990, que pudo estar quizá originado por una escasez similar de presas alternativas. En cualquier caso, parece probable que, desde su aparición en 1984 como un nuevo «recurso», los nidales hayan sido fijados progresivamente como una «imagen de búsqueda» (TINBERGEN, 1960; RIDLEY, 1986; BEGON *et al.*, 1988) en el comportamiento exploratorio de las Comadreas que, dada la alta densidad de ocupación de los nidales (POTTI y MONTALVO, 1990), han llegado finalmente a asociar la caja con la muy probable presencia de presas, inicialmente (en teoría) fáciles de capturar. Esta idea se ve reforzada, además de por la correlación entre tasa de depredación e incremento de la ocupación de nidales por los Papamoscas, por la continuidad de los ataques en los últimos tres años tras la proyección de los nidales, lo que nos lleva a suponer

que un fracaso reproductor generalizado de las aves de los nidales, como el ocurrido en 1990, habría ocurrido también en los años siguientes de no mediar nuestra intervención. Además, probablemente la imagen de búsqueda de las Comadreas ha podido desarrollarse o potenciarse durante la época no reproductora, pues tenemos evidencia de que *M. nivalis* depreda en invierno sobre Páridos y Trepadores Azules que utilizan los nidales como dormitorios. La «preferencia» de las Comadreas por los nidos de Papamoscas es probablemente un resultado debido más a la diferente distribución territorial de esta especie, que sólo defiende el lugar de la reproducción (LUNDBERG y ALATALO, 1992) respecto al resto, con amplios territorios de nidificación y alimentación. Los Papamoscas tienden a distribuirse de forma contagiosa (POTTI y MERINO, *inédito*), favoreciendo así probablemente la depredación de varios nidos contiguos por parte de una misma comadreja individual (TINBERGEN *et al.*, 1967).

En cuanto a las depredaciones del Pico Picapinos, esta especie dirigió sólo sus ataques a los nidales durante la época de reproducción en éstos, coincidiendo aproximadamente con el período en que los propios Picapinos estaban cebando pollos. Los Picapinos depredaron exclusivamente sobre nidos con pollos bastante crecidos, a los que pueden verse atraídos por señales acústicas. De hecho, la depredación por *Dentrocopos major* es significativamente más frecuente sobre nidos de Páridos, cuyos comparativamente altos tamaños de pollada parecen atraer la atención de este Pícido en mayor medida que los Papamoscas Cerrojillos, con menor tasa reproductiva. Los nidos con pollos de Páridos suelen ser más detectables (audibles) que los de Papamoscas, al menos para el oído humano (véase PERRINS, 1979).

El patrón de depredación observado en este estudio, especialmente por parte de las comadreas, plantea algunas cuestiones de alcance en cuanto al uso, cada vez más extendido en España (por ejemplo, SÁNCHEZ GARCÍA y SÁNCHEZ GUZMÁN, 1991) de esta técnica para favorecer el desarrollo de algunas poblaciones de aves. Como hemos discutido, nuestros resultados indican que, de no haber mediado nuestra intervención, haciendo los nidales menos accesibles para las comadreas, la cría masiva en nidales habría resultado a largo plazo catastrófica para las poblaciones de Papa-

moscas y Páridos que usan los nidales de forma habitual. De hecho, la tasa de depredación registrada en la primavera de 1990 sobre nidales ocupados por Papamoscas (87%) supone probablemente un récord por su magnitud, puesto que las mayores tasas conocidas hasta la fecha en estudios similares en Europa no exceden del 50% (DUNN, 1977). Hacen falta más estudios para conocer si el comportamiento de los depredadores en latitudes meridionales, donde los Roedores pueden constituir una parte significativamente menor de las dietas que en el norte de Europa (por ejemplo, HERRERA, 1974), hace de los nidales artificiales una «presa» especialmente expuesta en estos lugares. En cualquier caso, en este trabajo hemos mostrado un sencillo método para minimizar estas pérdidas, la instalación de chapas (o, alternativamente, de conos, véase DU FEU 1985) sobre los techos. Las chapas han de ser fijadas al techo del nidial, ya que las Comadreja son capaces de

ladearlas con su propia actividad exploratoria, ganando entonces un acceso fácil al interior. Un resultado similar, incorporando un tejado ampliado al nidial, podría conseguirse mediante ligeras modificaciones del sistema actual de producción de los nidales «tipo párido». Idealmente, además, los nidales deberían fabricarse con algún material inasequible a los Píridos cuyas depredaciones dejan además inservible el nidial para futuros usos.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al ICONA, especialmente a Juan Molina, su contribución a este trabajo al cedernos los nidales. La Junta de Castilla-La Mancha proporcionó albergue en el refugio de Montesclaros de El Cardoso de la Sierra. El estudio fue financiado con fondos aportados por DGICYT (proyectos PB86-0006-C02-02 y PB91-0084-C03-03).

## SUMMARY

This paper reports on predation by Weasels (*Mustela nivalis*) and Great Spotted Woodpeckers (*Dendrocopos major*) on nest boxes used by Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*), tits (*Parus* spp.) and Nuthatches (*Sitta europaea*) across a ten-year period in central Spain. Woodpecker predation occurred only on nest boxes containing nestlings, while Weasels preyed on nests irrespective of the nest stage (eggs or nestlings). However, Weasels did not consume neither eggs nor young nestlings, hence their predation attempts were directed against incubating and brooding females and large, feathered nestlings. Predation rates gradually increased since the nest boxes were put up, with a peak in the seventh year after nest box installation, may be after the acquisition by weasels of a search image. We describe a simple device for protecting nest boxes from weasels raids and emphasize the need to continuously monitor predation rates and reproductive success of the birds in order to prevent massive raids that may impair protection plans of bird species using nest boxes for breeding and may even cause local extinctions of some bird populations.

## BIBLIOGRAFIA

- BARBA, E. & GIL-DELGADO, J. A., 1990: «Competiton for nest-boxes among four vertebrate species: an experimental study in orange groves». *Holarct. Ecol.*, 13: 183-186.
- BEGON, M.; HARPER, J. L. y TOWNSEND, C. R., 1989: *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Omega. Barcelona.
- BLAS ARITIO, L., 1970: *Vida y costumbres de los mustélidos españoles*. Servicio de Pesca Continental, Caza y Parques Nacionales. Madrid.
- CRAMP, S. & PERRINS, C. M., 1993: *The Birds of the Western Palearctic. Vol. VII*. Oxford University Press, Oxford.
- DU FEU, C., 1985: *Nestboxes*. BTO Field Guide n.º 20. Tring, Hertfordshire.
- DUNN, E., 1977: «Predation by weasels (*Mustela nivalis*) on breeding tits (*Parus* spp.) in relation to the density of tits and rodents». *J. Anim. Ecol.*, 46: 633-652.
- EAST, M. L. & PERRINS, C. M., 1988: «The effect of nestboxes on breeding populations of birds in broadleaved temperate woodlands». *Ibis*, 130: 393-401.
- FINCH, D. M., 1990: «Effects of predation and competitor interference on nesting success of house wrens and tree swallows». *Condor*, 92: 674-687.
- GREENWOOD, J. J. D., 1985: «Comments on hole-nesting in birds». *Ornis Scand.*, 16: 153-157.
- HERRERA, C. M., 1974: «Trophic diversity of the Barn Owl, *Tyto alba*, in continental Western Europe». *Ornis Scand.*, 5: 181-191.
- JÄRVINEN, A., 1984: *The breeding ecology of hole-nesting passerines in extreme northern conditions*. Tesis Doctoral. Universidad de Helsinki.
- JÄRVINEN, A., 1990: «Changes in the abundance of birds in relation to small rodent density and predation rate in Finnish Lapland». *Bird Study*, 37: 36-39.
- KING, C., 1989: *The natural history of weasels and stoats*. Cristopher Helm, Londres.
- LACK, D., 1954: *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press, Oxford.
- LACK, D., 1966: *Population studies of birds*. Clarendon Press, Oxford.
- LUNDBERG, A. & ALATALO, R. V., 1992: *The Pied Flycatcher*. Poyser, Londres.
- MOLINA, J., 1971: «Muestreo de nidales para aves insectívoras en pinares de Soria». *Bol. Serv. Plagas Forestales*, 27: 63-70.
- MØLLER, A. P., 1989: «Parasites, predators and nest boxes: facts and artefacts in nest box studies of birds?» *Oikos*, 56: 421-423.
- MONTALVO, S. & POTTI, J., 1992: «Breeding dispersal in Spanish Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*». *Ornis Scand.*, 23: 491-498.
- MURTON, R. K., 1971: *Man and birds*. Collins, Londres.
- NEWTON, I., 1989: *Lifetime reproduction in birds*. Academic Press, Londres.
- NILSSON, S. G., 1984: «The evaluation of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition». *Ornis Scand.*, 15: 167-175.
- PERRINS, C. M., 1979: *British tits*. Collins, Londres.
- POTTI, J., 1993: «Environmental, ontogenetic, and genetic variation in egg size of Pied Flycatcher». *Can. J. Zool.*, 71: 1534-1542.
- POTTI, J. y MONTALVO, S., 1990: «Ocupación de áreas con nidales por el Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*)». *Ardeola*, 37: 75-84.
- POTTI, J. & MONTALVO, S., 1991: «Return rate, age at first breeding, and natal dispersal of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in central Spain». *Ardea*, 79: 419-428.
- POTTI, J. & MONTALVO, S., 1993: «Polygyny in Spanish Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*». *Bird Study*, 49: 31-37.
- POTTI, J.; SÁNCHEZ-AGUADO, F. J.; MONTALVO, S. & BLANCO, D., 1978: «Breeding data for a population of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in central Spain». *Ardeola*, 34: 105-110.

- POTTI, J.; SÁNCHEZ-AGUADO, F. J.; BLANCO, D. y MONTALVO, S., 1988: «La reproducción del Herrerillo Común (*Parus caeruleus*) en un robledal del Sistema Central». *Ardeola*, 35: 31-43.
- RIDLEY, M., 1986: *Animal behaviour: a concise introduction*. Blackwell, Oxford.
- SÁNCHEZ GARCÍA, A. y SÁNCHEZ GUZMÁN, J. M., 1991: «Resultados de ocupación de cajas anidaderas en tendidos eléctricos en Extremadura (Oeste de España): 1986-1990». *Ecología*, 5: 375-381.
- SONERUD, G. A., 1989: «Reduced predation by pine martens on nests of Tengmalm's owl in relocated boxes». *Anim. Behav.*, 37: 332-334.
- SONERUD, G. A., 1993: «Reduced predation by nest box relocation: differential effect on Tengmalm's owl nests and artificial nests». *Ornis Scand.*, 24: 249-253.
- TINBERGEN, L., 1960: «The natural control of insects in pinewoods. 1: Factors influencing the intensity of predation by songbirds». *Arch. néerland. Zool.*, 13: 266-336.
- TINBERGEN, N.; IMPEKOVEN, M. & FRANK, D., 1967: «An experiment on spacing-out as a defence against predators». *Behaviour*, 28: 307-321.
- VON HAARTMAN, L., 1971: «Population dynamics». En: *Avian Biology*, vol. I. Editado por D. FARNER y J. R. KING, págs. 392-459. Academic Press, Nueva York.