

FACTORES QUE AFECTAN A LA DISTRIBUCIÓN INVERNAL DE LOS DORMIDEROS DE CORMORÁN GRANDE (*Phalacrocorax carbo sinensis*) EN LOS RÍOS DEL NORTE DE ESPAÑA

JESÚS MARI LEKUONA*

RESUMEN

Entre 1991 y 1999 se ha estudiado la población invernante de Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo sinensis*) en los ríos de Navarra, analizando la evolución de sus efectivos, la distribución de dormideros, y los principales factores que determinan la colonización de nuevas áreas de alimentación por parte de esta especie. Las zonas de alimentación de las aves adultas se situaban más próximas a los dormideros (<20 km) que las de los jóvenes. Se han encontrado diferencias significativas en la tasa de ingesta de biomasa (gramos/minuto) en relación a la distancia al dormidero. Se sugiere que la distribución de dormideros en los ríos depende de la asequibilidad de sotos fluviales, de la competencia intraespecífica, de la distancia que diariamente tienen que volar los cormoranes (balance entre la ingesta de biomasa y los gastos energéticos derivados del desplazamiento) y de la saturación de las principales áreas de alimentación situadas alrededor de los dormideros.

Palabras clave: Cormorán Grande, distribución de dormideros, invernada, *Phalacrocorax carbo sinensis*, ríos.

SUMMARY

Between 1991 and 1999 the winter roost of Cormorants (*Phalacrocorax carbo sinensis*) has been studied in the rivers of Navarre (Northern Spain). The numerical fluctuation of wintering population, roosts distribution and the main factors affecting the colonization of new foraging areas were studied. Adult birds were the most abundant age class around the winter roosts (<20 km) during day time. Young cormorants were most abundant in the areas located far away from the roost (>31 km). Great differences were found in the biomass intake rate (g/min) in each studied sector around the main roost. It suggests that the distribution of winter roosts depends on riparian woods availability, intraspecific competition, daily travel distance of each cormorant between roosts and feeding areas (the relationship between biomass intake and energetic expenditure) and the saturation of foraging areas located around the winter roosts.

Key words: Cormorant, *Phalacrocorax carbo sinensis*, rivers, roosts distribution, wintering season.

* C/ Virgen del Puy, 5, 7.º D, E-31011 Pamplona, Navarra.

Recibido: 05/04/00.

Aceptado: 31/05/00.

INTRODUCCIÓN

La población reproductora de cormorán grande, *Phalacrocorax carbo sinensis*, ha experimentado un espectacular incremento 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 & VOGLAMBER 1995), y por un aprovechamiento más efectivo de esos recursos mediante estrategias de pesca en grupo (VOGLAMBER 1988, VOGLAMBER & VAN EERDEN 1991, VAN EERDEN & VOGLAMBER 1995).

La información sobre la distribución de dormideros de estas aves en invierno y los factores que la limitan es muy escasa. Sin embargo, existen varias teorías sobre la distribución espacial de colonias de aves marinas y sobre los factores ecológicos (asequibilidad de alimento, disponibilidad de zonas para reproducirse, éxito reproductor, competencia intra- e interespecífica, parásitos, catástrofes naturales, interferencias humanas...) que influyen en la regulación de sus poblaciones (LACK 1954, 1966, COULSON & BRAZENDALE 1968, FRETWELL & LUCAS 1970, FURNESS & BIRKHEAD 1984, BIRKHEAD & FURNESS 1985, CAIRNS 1992). El conocimiento de estos aspectos resulta muy importante para entender la evolución de las poblaciones invernantes y por lo tanto el futuro de las poblaciones europeas reproductoras.

El objetivo de este trabajo ha sido plantear un modelo teórico que trate de explicar la distribución invernal de los cormoranes en los ríos. Para realizar el modelo se plantearon varias hipótesis de trabajo que tratarían de explicar los factores que determinan la distribución de dormideros invernales de estas aves.

Las hipótesis de trabajo fueron las siguientes:

a) Los ejemplares más dominantes, en el caso del cormorán grande son los adultos que se localizarían en las áreas más cercanas a los dormide-

ros y obligarían a las menos dominantes (subadultos y jóvenes) a alejarse más. Esto supondría una distribución de tipo despótico (FRETWELL & LUCAS 1970).

- b) La ingesta de biomasa debería aumentar con la distancia al dormidero para soportar los gastos metabólicos derivados de grandes desplazamientos, que pueden causar una pérdida notable de masa corporal (PLATTEEUW & VAN EERDEN 1995). De lo contrario, a las aves les resultaría más ventajoso utilizar otro dormidero próximo a las áreas de alimentación más alejadas. Esta hipótesis estaría de acuerdo con la teoría de la óptima alimentación (ORIAN & PEARSON 1979) que sugiere que los animales que se alimentan no deberían alejarse más de lo necesario de su lugar central de alimentación para minimizar la distancia de viaje.
- c) Al aumentar la distancia al dormidero el número de aves que emplearían las áreas de alimentación más alejadas disminuiría diariamente.

MATERIAL Y MÉTODOS

El área de estudio abarcó la provincia de Navarra, norte de España, recorrida por cuatro ríos principales: Ebro, Aragón, Arga e Irati. Entre los años 1991 a 1999 se han localizado todos los dormideros de cormoranes presentes en la época invernal (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*, álamos *Populus alba*, y fresnos *Fraxinus excelsior*.

En cada uno de los dormideros estudiados se seleccionaron cuatro sectores contiguos (0-10 km, 11-20 km, 21-30 km y 31-40 km) siguiendo el cauce del río. Para conocer la distribución de aves y edades se realizaron censos matinales en cada uno de los sectores anotándose el número de cormoranes y su edad, distinguiendo entre adultos, subadultos y jóvenes (VAN EERDEN & MUNSTERMANN 1995). Para analizar la ingesta de biomasa en cada uno de los sectores, se realizaron observaciones directas de aves alimentándose, anotándose los siguientes datos (para más deta-

lles ver LEKUONA & CAMPOS 1996a, 1997a y b): 1) Tiempo dedicado a alimentarse o duración de una secuencia de pesca (en minutos); 2) Tiempo de inmersión (en segundos); 3) Número de intentos realizados por cada ejemplar en la secuencia de pesca y su resultado (éxito o fracaso); 4) La longitud de los peces capturados en relación a la longitud del pico del cormorán, y 5) La biomasa ingerida en cada secuencia se estimó teniendo en cuenta fórmulas de regresión de las especies de peces presentes en las áreas de alimentación, obtenidas a partir de ejemplares capturados en el área de estudio (LEKUONA & CAMPOS 1997a y b). Todas las observaciones se han realizado con un telescopio x20-60, a una distancia inferior a los 50 metros.

La distancia de las aves al dormitorio y la superficie de cauce abarcada por cada ejemplar en la realización de la secuencia de pesca se calculó dibujando en un mapa 1:25.000 del Servicio Cartográfico del Ejército sus posiciones relativas a lo largo del cauce.

El sexado de cormoranes se realizó teniendo en cuenta los caracteres definidos por VAN EERDEN & MUNSTERMANN (1995) que permiten sexar mediante observaciones directas y de forma adecuada esta especie.

Las frecuencias se han comparado mediante la prueba de χ^2 , con la corrección de YATES cuando fue necesaria. Las medias de datos paramétricos se han comparado con la t-STUDENT y las no paramétricas con la prueba Z de MANN-WHITNEY (SOKAL & ROHLF 1979). En las correlaciones se usó el coeficiente r de PEARSON. El análisis de los datos se realizó mediante el programa informático STATISTICA 4.5 (1993).

RESULTADOS

Distribución de clases de edad y cormoranes a lo largo del cauce

La distribución de ejemplares adultos, subadultos y jóvenes en cada uno de los cuatro sectores estudiados varió de forma significativa con la distancia al dormitorio ($\chi^2=98,5$, 6gl, $p<0,001$, tabla 1), siendo los adultos la clase de edad más

TABLA 1
COMPOSICIÓN POR EDADES (PORCENTAJE) DE LA POBLACIÓN INVERNANTE DE CORMORÁN GRANDE EN LOS CUATRO SECTORES ESTUDIADOS ALREDEDOR DE UN DORMIDERO Y PARÁMETROS ALIMENTICIOS ESTUDIADOS EN CADA UNO DE ELLOS (TIEMPO DE PESCA (TP), BIOMASA INGERIDA POR SECUENCIA DE PESCA (B) Y TASA DE INGESTA (GRAMOS/MINUTO).
[AGE-STRUCTURE (PERCENTAGE) OF WINTERING POPULATION OF CORMORANTS IN EACH STUDIED SECTOR AROUND THE WINTER ROOST AND FORAGING PARAMETERS STUDIED IN EACH SECTOR (FISHING TIME (TP), BIOMASS TAKEN IN EACH FORAGING SEASON (B) AND THE BIOMASS/FORAGING TIME RELATION (G/M)]

Sector	0-10 Km	11-20 Km	21-30 Km	31-40 Km
% adultos	84,8	75,7	44,4	10,4
% subadultos	12,9	21,5	42,0	32,6
% jóvenes	2,3	2,7	13,5	57,0
N	1468	367	207	135
Tp	28,6±7,2	29,6±6,2	28,2±7,4	31,1±5,1
B	212,6±79,1	201,8±69,5	215,0±77,5	191,4±68,0
(g/min)	7,6±2,7	7,1±2,5	7,8±2,3	6,3±2,5
N	43	39	44	53

abundante en los sectores 0-10 km y 11-20 km; sin embargo los subadultos presentaron el mayor porcentaje en el sector 21-30 km, mientras que los jóvenes fueron más abundantes en el sector más alejado del dormitorio (31-40 km). El número de adultos y subadultos presentes en los cuatro sectores estuvo correlacionado negativamente con la distancia ($r = -0,679$ y $r = -0,278$, respectivamente, $n=90$ y $p<0,001$ para las dos correlaciones). Mientras que el número de jóvenes estuvo correlacionado positivamente con la distancia al dormitorio ($r=0,462$, $n=90$, $p<0,001$).

El 82,4% de los cormoranes censados ($n=11560$) se localizaron en el sector 0-10 km y conforme aumentaba la distancia este porcentaje disminuía de forma muy notable (13,0% en el sector 11-20 km, 4,0% en el de 21-30 km y 0,6% en el último). La distribución de aves a lo largo de un río siguió una distribución exponencial (figura 1) definida por la curva $Y = e^{(5,304 - 9,87 \cdot 10^{-5} X)}$, siendo Y el número de aves y X la distancia al dormitorio (metros) ($F_{89} = 346,8$, $p<0,001$, $R^2 = 79,8\%$). Existe una correlación negativa entre el número de cormoranes y la distancia a la que se alejan del dormitorio ($r = -0,893$, $n=90$, $p<0,001$).

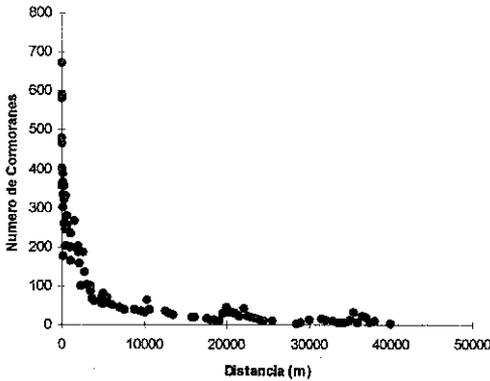


Fig. 1. Distribución de los cormoranes alrededor de un dormidero invernal. [Distribution of wintering cormorants around a roost.]

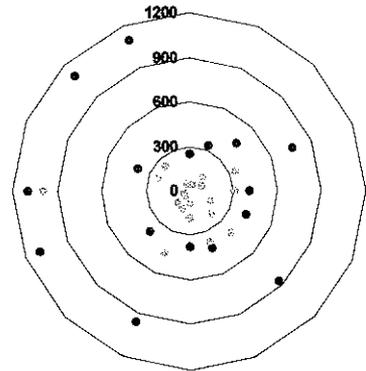


Fig. 2. Relación entre el tamaño de los grandes dormideros del área de estudio (negro) y el tamaño de los dormideros situados a su alrededor (gris). [Relationship between the size of greatest roost of the study area (black) and the size of the nearest roosts (grey).]

Eficacia de las aves dependiendo de la distancia

La ingesta de biomasa (g/min de pesca) obtenidas por los cormoranes en cada uno de los sectores no mostró diferencias significativas entre los tres primeros sectores (Anova, $F_{2,122} = 1,03$, n.s., tabla 1), pero sí en el último sector ($F_{3,174} = 3,55$, $p < 0,02$). Por lo tanto, las aves menos eficaces en la captura de presas se localizaban en las zonas más alejadas del dormidero, probablemente por la presión que los adultos, más agresivos y dominantes, ejercían sobre los individuos menos dominantes de la especie.

Distribución de dormideros a lo largo del cauce

La distancia media entre dos dormideros en el área de estudio fue de $33,3 \pm 20,8$ km ($n = 56$). Existen diferencias muy significativas entre el tamaño medio de dos dormideros próximos situados en el mismo cauce ($267,1 \pm 0,77$ cormoranes para el dormidero tomado como referencia y $108,7 \pm 0,92$ aves para el siguiente dormidero, los datos son $media \pm error$ estándar, $Z = 2,48$, $p = 0,02$). En nuestra zona de estudio un dormidero tiene siempre uno o más dormideros en sus alrededores que albergan a un población de cormoranes menor (figura 2).

Eficacia de las aves dependiendo de la edad

Se ha podido identificar en 364 secuencias la edad del ejemplar que estaba pescando en el río. Los cormoranes adultos emplearon el mismo tiempo en realizar la secuencia de pesca en una determinada zona del cauce que los subadultos (t -STUDENT, $t = 0,86$, n.s.) y que los jóvenes ($t = 1,1$, n.s.) (tabla 2). No se han encontrado diferencias significativas en la duración media de las inmersiones entre las tres clases de edad ($p > 0,05$).

En cuanto a la biomasa media ingerida por cada clase de edad, los adultos ingirieron una mayor cantidad que los subadultos y jóvenes; existiendo diferencias significativas entre adultos y subadultos (MANN-WHITNEY, $Z = 9,70$, $p < 0,001$) y entre adultos y jóvenes ($Z = 10,3$, $p < 0,001$). La biomasa ingerida por los subadultos no difirió de la ingerida por los jóvenes ($Z = 1,56$, n.s.). Por lo tanto, la edad de los ejemplares constituye un factor importante en la eficacia de captura del Cormorán Grande.

Historicidad y dinámica poblacional

La población invernante de Cormorán Grande ha experimentado un incremento muy notable durante todo el período de estudio (figura 3), pasan-

TABLA 2

PARÁMETROS ALIMENTICIOS ESTUDIADOS EN LAS SECUENCIAS DE PESCA REALIZADAS POR LOS CORMORANES DEPENDIENDO DE LA EDAD.

N: NÚMERO DE SECUENCIAS DE PESCA ANALIZADAS, I: NÚMERO DE INTENTOS ALIMENTICIOS, %: ÉXITO DE CAPTURA, TP: TIEMPO DEDICADO A PESCAR EN EL RÍO (MIN), D: DURACIÓN DE LAS INMERSIONES (S) Y B: BIOMASA INGERIDA (GRAMOS PESO FRESCO). FT, D Y B COMO MEDIA±DESVIACIÓN TÍPICA. [FORAGING PARAMETERS OF CORMORANTS DURING THE FEEDING SEASONS, TAKING INTO ACCOUNT THEIR AGE. N: NUMBER OF FORAGING SEASONS, I: NUMBER OF FEEDING ATTEMPTS, %: PERCENTAGE OF FORAGING SUCCES, TP: FORAGING TIME (MIN), D: DIVE TIME (S) AND B: BIOMASS (WET WEIGHT). FT, D AND B AS MEAN±STANDART DEVIATION]

Edad	N	I	%	Tp	D	B
Adulto	163	5182	18.9	22,9±7,3	21,8±8,8	315,7±87,0
Subadulto	90	2155	17.3	23,4±7,8	22,8±7,6	209,5±68,7
Joven	111	3432	16.9	22,1±7,4	23,0±7,7	197,3±65,7

do de 339 aves en 1991 a 3553 en 1999 (censos realizados en noviembre), lo que constituye un incremento del 1220,8%. El número de dormideros pasó de 5 en 1991 a 11 en 1999 (lo que constituye un incremento del 120%). En los últimos tres inviernos el número de dormideros ha permanecido estable (n=11) y la población de aves mostró una clara tendencia a la estabilización.

Durante la realización del trabajo se ha podido comprobar la formación de cinco nuevos dormideros a partir de otros más antiguos y la desaparición de otros dos (4 y 5, figura 4) por la proximidad y competencia de otros dormideros. Todos los dormideros que se han formado «de novo» (3, 7, 8 y 9, figura 4) fueron inicialmente posaderos diurnos empleados por ejemplares que se alejaron más de 20 km de su dormidero para alimentarse en el río (LEKUONA & CAMPOS 1998), aunque los dormideros 2 y 9 se formaron dentro del radio de 20 km alrededor de sus dormideros nodriza (el que forma un nuevo dormidero).

La formación de nuevos dormideros se produjo siempre en el mes de noviembre cuando la densidad de aves en los ríos del área de estudio fue máxima (LEKUONA & CAMPOS 1998). La formación de nuevos dormideros ocurrió cuando la

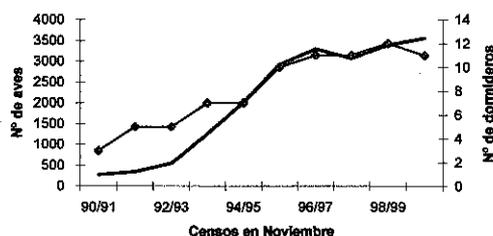


Fig. 3. Evolución de la población invernante de cormorán grande y del número de dormideros en el área de estudio. [Evolution of the wintering population of Cormorants and number of roosts in the study area.]

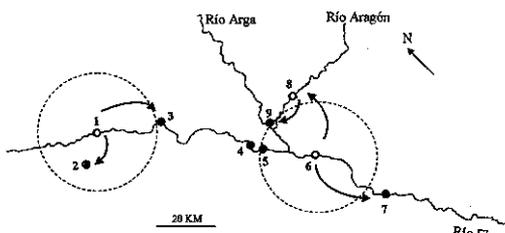


Fig. 4. Distribución de los dormideros invernales de cormorán grande en Navarra. Se muestra la formación de nuevos dormideros a partir de los dormideros nodriza en el área de estudio. Se indica el radio de 20 km alrededor de los dormideros nodriza. [Distribution of wintering roosts of Cormorants in Navarra (Northern Spain). The 20 km radius and the origin of new roosts around roosts are showed.]

densidad de aves del dormidero «nodriza» fue superior a 1,0 aves/ha de cauce de río.

En nuestra área de estudio, la distribución de aves alrededor del dormidero es asimétrica (LEKUONA & CAMPOS 1998), distribuyéndose un mayor número de aves (68,4%, n=4415) aguas abajo del dormidero, frente a un 31,6% que se dirigen aguas arriba, lo que también influye en la superficie de las áreas de alimentación que son utilizadas por los cormoranes a ambos lados del dormidero. Esta desigual distribución de aves alrededor de los dormideros apoyaría la hipótesis de formación de dormideros por debajo de las zonas más saturadas situadas aguas abajo del dormidero «nodriza». En nuestro caso esta condición se ha cumplido en los dormideros 3, 7 y 9, únicamente el dormidero 8 se formó aguas arriba de su dormidero nodriza.

DISCUSIÓN

La distribución de dormideros invernales en ríos de Navarra sigue un modelo denso-dependiente, donde las áreas de alimentación y descanso situadas más cerca del dormidero (radio de 20 km) son ocupadas mayoritariamente por los ejemplares adultos. Además, a lo largo de todo el período de estudio se ha comprobado que un dormidero invernal presenta a su alrededor otro cuya población siempre es menor, lo que coincide con lo observado por FURNESS & BIRHEAD (1984) en colonias de cría de aves marinas. Estos autores consideraron que dicha distribución era consecuencia de un equilibrio poblacional debido a la competencia por los recursos tróficos. Sin embargo, CAIRNS (1989) obtuvo una explicación alternativa a los resultados de FURNESS & BIRHEAD que originó el modelo del área interior: el tamaño de una colonia depende de la superficie de las principales áreas de alimentación que se localizan dentro del área de influencia de esa colonia y que están situadas más cerca de ésta que las áreas de alimentación prioritarias de otra colonia cercana, cuya población numéricamente es inferior a la de la primera colonia. Por lo tanto, la distribución de dormideros invernales de cormorán grande sugiere una competencia por los recursos tróficos y por el espacio a su alrededor, y seguiría el modelo del área interior propuesto por CAIRNS.

Los cormoranes adultos son dominantes en los posaderos y dormideros de nuestra zona de estudio, expulsando de las ramas a otros ejemplares menos dominantes (subadultos y jóvenes, principalmente) e incluso a otras especies ictiófagas como la garza real *Ardea cinerea* (LEKUONA 1997). Además, esta clase de edad es la más eficaz desde el punto de vista trófico al ingerir mayor biomasa que los subadultos y jóvenes en las mismas áreas de alimentación, siendo un reflejo de su mayor experiencia.

Los subadultos y jóvenes (menos experimentados, menos eficaces y más dominados) deberían distribuirse por el cauce de los ríos evitando en la medida de lo posible compartir posaderos diurnos con muchos adultos, más agresivos y dominantes con otras aves. Sin embargo, esto lleva consigo un mayor gasto energético derivado de

mayores desplazamientos hasta las áreas de alimentación (> 20 km), lo que se reflejaría en su estado corporal (PLATTEEUW & VAN EERDEN 1995). En la época de reproducción se ha comprobado una pérdida de masa corporal notable en aves que deben desplazarse lejos para alimentarse y dar de cebar a los pollos en el nido (PLATTEEUW & VAN EERDEN 1995). Sabemos que los jóvenes constituyen la clase de edad menos eficaz en la ingesta de biomasa y sólo fueron abundantes en el sector más alejado del dormidero. Todos estos factores podrían influir en la elevada mortalidad que los cormoranes jóvenes sufren en las áreas de invernada (MUNSTERMANN & VAN EERDEN 1991), lo que podría constituir un mecanismo de regulación de la población.

La dominancia de los cormoranes adultos sobre subadultos y jóvenes obligaría a éstos a alejarse más del dormidero, lo que coincide con lo postulado por FRETWELL & LUCAS (1970). Las aves adultas, muy territoriales y con más experiencia y eficacia en la actividad de pesca, se encontrarían en un óptimo estado de salud para pasar el invierno y regresar posteriormente a las colonias de cría. Además, su carácter agresivo les aporta un buen estatus para ejercer una elevada competencia en los dormideros y posaderos. En esta especie, los machos son más grandes que las hembras (KOFFIBERG & VAN EERDEN 1995), lo que afectaría negativamente a estas últimas en las agresiones intraespecíficas. En nuestra zona de estudio, hay más ejemplares machos (75,1%, n=1364) que hembras (24,9%), ya que éstas se localizan siempre más al sur de su área de invernada que los machos (KOFFIBERG & VAN EERDEN 1995). La mayor parte de las observaciones de machos realizando la postura «el dardo» se han realizado en el sector 0-10 km (95,1%, n=390).

La colonización de una zona de invernada depende de la fidelidad de las aves que anteriormente pasaron el invierno en esta zona (REYMOND & ZUCHUAT 1995, YESOU 1991, 1995) y de la abundancia y asequibilidad de cauces para la formación de nuevos dormideros que atraerían a más aves, con lo que la dinámica poblacional aumentaría.

¿Qué factores influyen en la distribución invernal de los dormideros de cormorán grande? En

primer lugar, dependerá de la existencia de adecuados sotos de ribera en las orillas de los cauces que posibiliten la formación de nuevos dormideros que permitirán colonizar nuevas zonas de invernada. La disponibilidad de áreas para crear un dormidero podría influir en una futura regulación de la población al igual que ocurre en las colonias de cría (BIRKHEAD & FURNESS 1985, CAIRNS 1992). En segundo lugar, de la superficie, asequibilidad y utilización por parte de los cormoranes del cauce del río y otras zonas húmedas próximas como áreas de alimentación y/o reposo; así como de las poblaciones de peces (tallas y especies) que viven en estos hábitats, ya que la asequibilidad de presas podría regular la población invernante de cormorán grande, tal y como postuló LACK en 1966. En nuestro caso, se ha encontrado una correlación positiva entre el tamaño de un dormidero y la superficie de cauce empleada por las aves que lo utilizan (LEKUONA & CAMPOS 1998). Y por último, en tercer lugar, el número de aves de cada clase de edad y el número de dormideros existente en el área de estudio dan origen a una competencia espacial (entre aves y dormideros) que finalmente, y al cabo de los años de colonización, repercutirá en la dinámica de la población, como también ocurre en las colonias de reproducción de varias especies de aves marinas (BIRKHEAD & FURNESS 1985).

La creación de nuevos dormideros también sería dependiente de la densidad de aves presente en las áreas de alimentación, del número de adultos presentes en el dormidero y de la existencia de adecuadas áreas de alimentación asequibles a esta especie (presas, tallas y profundidad adecuadas, principalmente).

Actualmente, la población invernante de cormorán grande se ha estabilizado y no ha aumentado el número de dormideros, lo que probablemente sea debido a que en nuestra zona de estudio la población haya alcanzado la capacidad de carga del medio, lo que coincide con lo observado en Suiza por SUTER (1995), o a que la población reproductora norte-europea también se haya estabilizado.

Serán necesarios futuros trabajos para entender mejor qué factores de los postulados en este trabajo son más determinantes en la distribución de los dormideros invernales de esta especie.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Caja de Ahorros Municipal de Pamplona y al Gobierno de Navarra las becas concedidas en 1992-96 para la realización de este estudio. Agradezco también la inestimable ayuda prestada por todos los colaboradores que participaron en la realización de los censos. Un revisor anónimo realizó valiosos comentarios que ayudaron a mejorar el manuscrito original.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BIRKHEAD, T.R. & FURNESS, R.W. 1985. Regulation of seabird populations. En R.M. Sibly & R.H. Smith (Eds.). Behavioural Ecology, pp. 147-168. Blackwell, Oxford.
- BREGNBALLE, T. & GREGERSEN, J., 1995. Recent development of the breeding population of continental great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in Denmark. Cormorant Research Group Bulletin 1: 8-11.
- CAIRNS, D.K. 1989. The regulation of seabird colony size: A hinterland model. American Naturalist 134. 141-146.
- CAIRNS, D.K. 1992. Population regulation of seabird colonies. En D.M. Power (Ed.). Current Ornithology, Vol. 9, pp. 37-61. Plenum Press, New York.
- COULSON, J.C. & BRAZENDALE, M.G. 1968. Movements of Cormorants ringed in the British Isles and evidence of colony-specific dispersal. British Birds 61: 1-21.

- FRETWELL, S.D. & LUCAS, H.L. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19: 16-36.
- FURNESS, R.W. & BIRKHEAD, T.R. 1984. Seabird colony distributions suggest competition for food supplies during the breeding season. *Nature* 311: 655-656.
- LACK, D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford University Press, Oxford, England.
- LACK, D. 1966. *Population Studies of Birds*. Oxford University Press, Oxford, England.
- 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.
- LEKUONA, J.M. & CAMPOS, F., 1996b. Distribución de dormideros de Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo sinensis*) en Navarra (1994-95). *Anuario Ornitológico de Navarra* 1995. Vol. 2, 11-18. 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 Francia. Tesis Doctoral. Universidad de Navarra. España.
- LEKUONA, J. M. & CAMPOS, F. 1997a. Estrategias de alimentación del Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo sinensis*) en el río Ebro (N España). *Miscel.lània Zoològica* 20: 1-8.
- LEKUONA, J. M. & CAMPOS, F. 1997b. Foraging ecology of cormorants (*Phalacrocorax carbo*) wintering in northern Spain. *Folia Zoologica* 46: 243-252.
- 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 (Norte de España). *Miscelania Zoologica* 21: 61-74.
- 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. En M. R. Van Eerden & M. Zijlstra (Eds.). *Proceedings Workshop 1989 on Cormorants (Phalacrocorax carbo)*, pp 49-52. Rijkswaterstaat Directorate Flevoland. Lelystad.
- MUNSTERMANN, M. & VAN EERDEN, M.R. 1991. Wintering Cormorants on the fridge of the Mediterranean: possible reasons for long distance travellers. En M.R. Van Eerden & M. Zijlstra (Eds.). *Proceedings Workshop 1989 on Cormorants (Phalacrocorax carbo)*, pp. 205-211- Rijkswaterstaat Directorate Flevoland. Lelystad.
- ORIAN, G.H. & PEARSON, N.E. 1979. On the theory of central place foraging. En D.J. Horn, R.D. Mitchell & G. R. Stairs (Eds.). *Analysis of Ecological Systems*, pp.155-177. Ohio State University Press, USA.
- 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.
- 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. *Biometria*. Ed. Blume. Barcelona. España.
- SUTER, W., 1995. Are Cormorants *Phalacrocorax carbo* wintering in Switzerland approaching carrying capacity? An analysis of increase patterns and habitat choice. *Ardea* 83: 255-266.
- 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.
- VOSLAMBER, B., 1988. Vistplaatskeuze, foerageerwijze 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. En M. R. Van Eerden & M. Zijlstra (Eds.). *Proceedings Workshop 1989 on Cormorants (Phalacrocorax carbo)*, pp. 182-191. Rijkswaterstaat Directorate Flevoland, Lelystad.
- YESOU, P. 1991. Site fidelity in Cormorants wintering and stopping over in western France. En M.R. Van Eerden & M. Zijlstra (Eds). *Proceedings workshop 1989 on Cormorants Phalacrocorax carbo*, pp. 101-107. Rijkswaterstaat Directorate Flevoland. Lelystad.
- YESOU, P. 1995. Individual migration strategies in Cormorants *Phalacrocorax carbo* passing through or wintering in western France. *Ardea* 83: 267-274.