

VARIACIÓN DEL TAMAÑO Y TIPO DE LOS BANDOS DE AVUTARDA (*OTIS TARDA*) EN FUNCIÓN DEL HÁBITAT

C. MARTÍNEZ

Martínez, C., 1992. Variación del tamaño y tipo de los bandos de avutarda (*Otis tarda*) en función del hábitat. *Misc. Zool.*, 16: 161-170.

Variation in flock size and flock type of Great bustard (Otis tarda) according to habitat.— The variation in flock size and flock type according to habitat in a Great bustard (*Otis tarda*) population in Northwest Spain is analyzed. Size and flock type differ significantly according to habitat, the largest flocks, generally mixed flocks and male flocks, occurring in alfalfa, and the smallest in edge tracks, with a predominance of solitary females. Flock size is maximum in alfalfa throughout the entire year except in summer, when the maximum size is in pasture.

Key words: Gregariousness, Habitat, *Otis tarda*, Northwest Spain.

(*Rebut: 22 IX 92; Acceptació condicional: 25 I 93; Acc. definitiva: 5 X 93*)

Carmen Martínez, Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, c/ José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, España (Spain).

Este trabajo se realizó con la ayuda de una beca de la Comunidad Autónoma de Madrid.

INTRODUCCIÓN

La avutarda (*Otis tarda*) es una especie gregaria ampliamente distribuida en áreas cultivadas que se caracterizan por una gran variación en la distribución espacial y temporal del alimento. En ambientes fluctuantes, la eficiencia alimentaria puede incrementarse con la selección de hábitats que ofrezcan una mayor cantidad de recursos tróficos (CHARNOV, 1976; WIENS, 1976; KREBS et al, 1978; COWIE & KREBS, 1979; MARTÍN & KARR, 1986), por lo que cabe esperar que en los medios agrícolas el tamaño de bando se ajuste a la disponibilidad de alimento en los distintos hábitats. Por otra parte, las diferencias que se observan en la dieta dependiendo del sexo y edad de los individuos (SPANGENBERG, 1951; GEWALT, 1959), y la segregación sexual que muestra esta especie

en el uso del hábitat (MARTÍNEZ, 1991), sugieren que el tipo de bando varíe en función del hábitat.

Aunque existe abundante información sobre la evolución temporal del tamaño y composición de los bandos de avutarda (BERESZYNSKI, 1977; ENA et al., 1985; LUCIO, 1983; LUCIO & PURROY, 1987; MARTÍNEZ, 1988), los trabajos en los que se aborda la variación del gregarismo en función del hábitat son muy escasos (MARTÍNEZ, 1989; HIDALGO DE TRUCIOS & CARRANZA, 1990), y sólo consideran aspectos estacionales. El propósito de este trabajo es analizar la variación del gregarismo, entendido como simple agregación de individuos sin considerar sus posibles relaciones sociales, en la avutarda en función del hábitat utilizado. Para ello se analiza la variación temporal del tamaño y tipo de los bandos de avutarda en

los distintos hábitats, en una población del noroeste de España.

ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

El estudio se realizó en la Reserva Nacional de Caza de las Lagunas de Villafáfila (NO de España; 41° 50' N, 5° 36' W), que abarca una superficie de 32.682 ha. El área se caracteriza por un relieve llano y por la ausencia de vegetación arbórea. Los terrenos agrícolas ocupan más del 90% de la superficie utilizable, estando dedicados mayoritariamente al cultivo de cereal (80%), principalmente trigo (*Triticum aestivum*) y cebada (*Hordeum vulgare*), en régimen de año y vez. La alfalfa (*Medicago sativa*) constituye el segundo tipo de cultivo más importante (5-10%), siendo minoritarios los demás cultivos. El resto de la superficie está ocupada por pastizales naturales (7%), excepto en las zonas adyacentes a las lagunas que están cubiertas por pastizal halófilo. La vegetación ruderal es prácticamente inexistente como consecuencia de la concentración parcelaria que ha reducido sensiblemente el número de linderos entre las fincas, quedando restringida a los bordes de camino. Las proporciones relativas de los tres estados en que pueden encontrarse las superficies cultivadas, varían conforme al ciclo agrícola. La superficie sembrada permanece constante entre noviembre y mediados de julio (43%), desapareciendo durante agosto y septiembre. Las superficies ocupadas por rastrojos y labrados varían inversamente entre sí. Las superficies en rastrojo alcanzan un máximo al final del verano y un mínimo en mayo y junio, cuando la práctica totalidad de estas superficies han sido labradas (para una información más detallada sobre la disponibilidad de los distintos tipos de hábitat véase MARTÍNEZ, 1991).

El trabajo de campo abarca el período comprendido entre junio de 1985 y mayo de

1987. Se realizaron visitas quincenales de 2-5 días de duración, durante las cuales se prospectó el área de estudio en vehículo a través de itinerarios preestablecidos, cartografiando cada individuo o bando localizado en mapas a escala 1:20.000. El esfuerzo de observación fue uniforme a lo largo del día, de la estación, y para el conjunto del área.

El estudio de la variación temporal se ha realizado a dos niveles: estacional y diario. Las estaciones consideradas han sido: primavera (marzo-mayo), verano (junio-agosto), otoño (septiembre-noviembre) e invierno (diciembre-febrero). En el análisis de la variación diaria se han distinguido cinco periodos de tres horas entre las 5 y las 20 hora solar. Debido a la variación estacional del fotoperíodo, únicamente en el verano se han cubierto todos periodos.

El bando constituye la unidad de estudio y se define como cualquier agregación de individuos que ocupa un área cuyo diámetro es inferior a la distancia al bando más próximo. Asimismo, se ha tenido en cuenta la respuesta similar de todos los individuos del bando frente a un estímulo (WILSON, 1975). Los individuos solitarios también se consideran bandos, de tamaño uno. En base a los patrones de organización social (MARTÍNEZ, 1989) se han definido siete tipos de bando: 1. Machos solitarios; 2. Hembras solitarias; 3. Bandos de machos; 4. Bandos de hembras; 5. Bandos mixtos (grupos constituidos por machos y hembras); 6. Familias (grupos formados por una hembra y sus pollos); 7. Grupos familiares (integrados por dos o más hembras con pollos). Estos dos últimos tipos de bando sólo se han considerado durante el periodo comprendido entre junio y octubre, debido a la práctica imposibilidad de diferenciar edades en las hembras a partir de otoño (HIDALGO DE TRUCIOS & CARRANZA, 1990). El estudio se ha basado en el análisis de 4.151 bandos (en la tabla 1 se ofrece el

Tabla 1. Variación de las frecuencias relativas de los diferentes tipos de bando según el hábitat (n = 3.475 bandos).

Variation of the relative frequencies of the different types of flock according to habitat. (n = 3475 flocks).

	Tipos de hábitats						n
	Alfalfa	Siembra	Rastrojo	Labrado	Pastizal	Borde de camino	
Machos solitarios	24,2	30,3	7,1	27,9	6,1	4,4	505
Hembras solitarias	17,4	17,4	9,9	30,7	9,2	15,4	293
Bandos de machos	32,4	13,2	21,6	22,6	9,3	0,8	861
Bandos de hembras	22,9	22,2	25,5	18,7	7,8	2,9	652
Bandos mixtos	39,2	19,8	27,7	7,3	5,3	0,7	918
Familias	11,4	1,2	49,4	13,9	13,3	10,8	166
Grupos familiares	21,2	0,0	56,2	15,0	7,5	0,0	80

número de los diferentes tipos de bando observados). No se han incluido datos de bandos en los que se tuviese constancia de haber sufrido algún tipo de molestia, o se sospechase por su actitud vigilante y de alerta. Asimismo, y con el objeto de eliminar el problema de pseudorreplicación, se han excluido todos los bandos en los que existiesen dudas razonables de haber sido contabilizados en ocasiones anteriores. Para cada bando contactado se anotaron, siempre que fue posible, los siguientes datos: fecha, hora solar, tamaño de bando, tipo de bando y tipo de hábitat. Se han definido las siguientes tipos de hábitat: alfalfa, siembra de cereal, rastrojo de cereal, labrado, pastizal y borde (márgenes de los caminos). Aunque algunos hábitats, especialmente los rastrojos y los labrados, sufren modificaciones en su fisionomía y composición florística a lo largo del año, por razones operativas se han considerado como un único hábitat.

El tratamiento estadístico de los datos, previa transformación logarítmica de los mismos, se ha realizado mediante Anovas uni y bifactoriales y tests de X^2 (SOKAL & ROHLF, 1979). El nivel de significación de las diferencias entre cada par de medias se examinó mediante el test a posteriori de Scheffé, debido al diferente tamaño de muestra para cada

hábitat (ZAR, 1984). Todos los análisis se efectuaron con el paquete estadístico BMDP-90 (DIXON, 1990).

RESULTADOS

Los bandos de avutarda difirieron significativamente en su tamaño dependiendo del tipo de hábitat ($F=75,94$, g.l.=5 y 4.145, $p<0,001$), con un máximo en alfalfa y un mínimo en borde de camino (fig. 1). El test a posteriori de Scheffé mostró diferencias muy significativas entre todos los hábitats ($p<0,01$), excepto entre pastizal y siembra, y entre pastizal y rastrojo. El tamaño de bando evolucionó de forma diferente en los distintos tipos de hábitat a lo largo del año, al verse afectado por la interacción altamente significativa existente entre tipo de hábitat y estación ($F=7,99$, g.l.=15 y 4.127, $p<0,001$). El tamaño de bando fue máximo en alfalfa en todas las estaciones excepto en verano, en que el máximo se produjo en pastizal (fig. 1). Los tests a posteriori separaron claramente la alfalfa del resto de los hábitats ($p<0,01$). El tamaño de bando se vió afectado por la interacción existente entre tipo de terreno y hora ($F=1,69$, g.l.=20 y 4.121, $p<0,05$). La evolución del tamaño de bando a lo largo del día

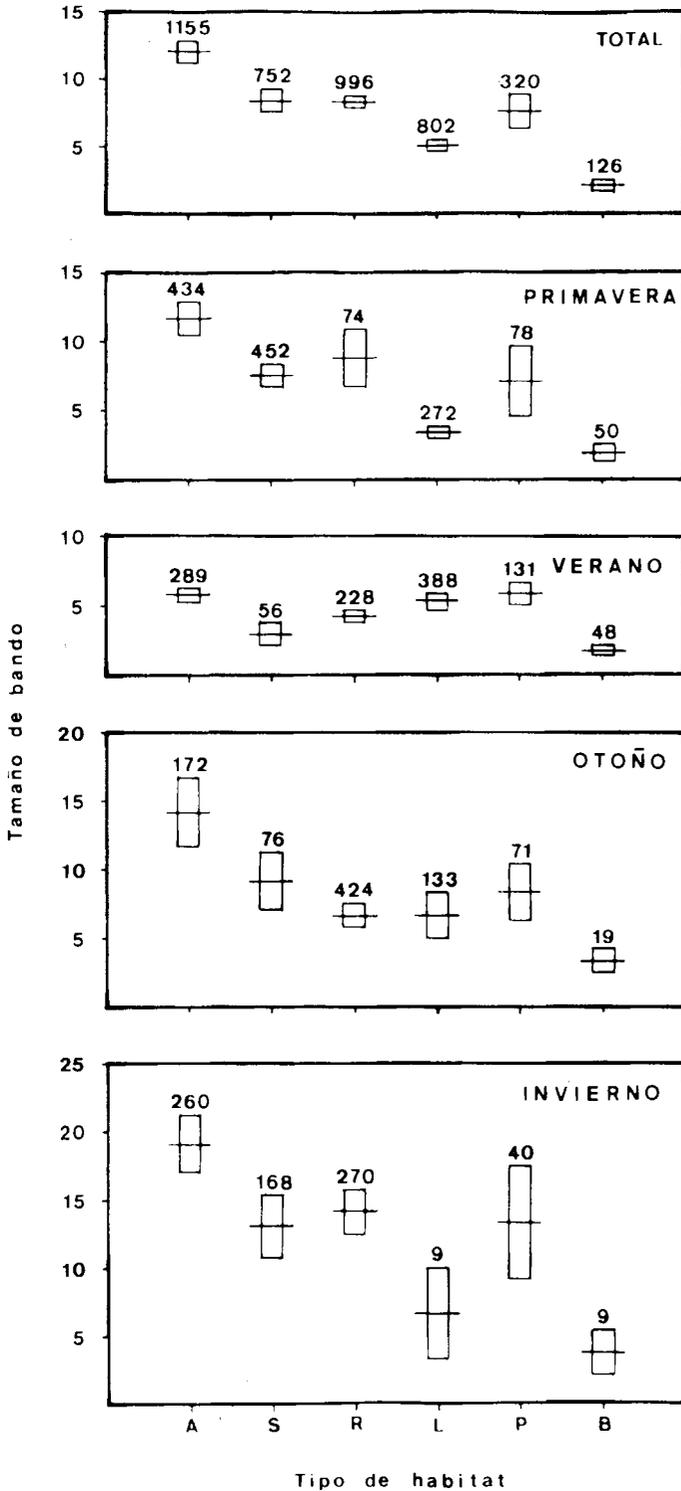


Fig. 1. Variación del tamaño de bando según el tipo de hábitat en las diferentes estaciones y total. Se indica la media (línea horizontal), los intervalos de confianza de 95% (barras verticales) y el tamaño de muestra: A. Alfalfa; S. Siembra; R. Rastrojo; L. Labrado; P. Pastizal; B. Borde de camino.

Variation of flock size according to habitat in the different seasons and total. Mean (horizontal line), 95% confidence intervals (vertical bars) and sample size are shown: A. Alfalfa; S. Sown cereal; R. Stubble; L. Ploughed land; P. Pasture; B. Edge track.

fue similar en los distintos terrenos, alcanzando un máximo en las horas centrales del día y un mínimo en las primeras horas de la mañana (fig. 2). El máximo se produjo siempre en alfalfa, y el mínimo correspondió a borde de camino y a labrado. Los tests a posteriori separaron claramente la alfalfa de estos dos últimos terrenos ($p < 0,01$).

El tamaño de bando se vió afectado por la interacción existente entre tipo de hábitat y tipo de bando ($F=2,18$, g.l.=10 y 2.413, $p < 0,05$). La variación del tamaño de bando en los distintos tipos de hábitat fue muy acusada en los bandos de machos y en los bandos mixtos, que mostraron un patrón muy similar con un máximo en alfalfa y un mínimo en borde de camino (fig. 3). Los tests a posteriori confirmaron las diferencias observadas en alfalfa ($p < 0,05$).

La composición de los bandos varió significativamente según el tipo de hábitat ($X^2=692,06$, g.l.=30, $p < 0,001$). En alfalfa, siembra y rastrojo, los bandos más frecuentes fueron los bandos mixtos; los labrados y pastizales fueron visitados preferentemente por los bandos de machos, y los bordes de caminos por las hembras solitarias (tabla 2). Dado que la frecuencia de aparición de los distintos tipos de bando difiere significativamente (véase MARTÍNEZ, 1988, 1989), se consideró cada tipo de bando por separado al objeto de analizar de forma más precisa la frecuencia de aparición de los distintos tipos de bando en los diferentes tipos de hábitat (tabla 1). Los bandos mixtos y los bandos de machos se caracterizaron por el elevado uso de los cultivos de alfalfa, y las familias y grupos familiares por el alto grado de utilización de los rastrojos.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos subrayan la importancia del hábitat en el comportamiento gregario de esta especie. El patrón de distribución de la avutarda en los distintos hábitats parece ajustarse al modelo de distribución libre ideal desarrollado por FRETWELL & LUCAS (1970), según el cual la distribución de los animales en hábitats de diferente calidad se haría en base a optimizar la eficiencia alimentaria (SUTHERLAND, 1983). La formación de bandos más numerosos en los cultivos de alfalfa, que es coherente con la predominancia de esta leguminosa en la dieta de la especie (LUCIO, 1985), puede explicarse por la alta productividad y constancia en la disponibilidad de alimento de este tipo de hábitat a lo largo del año (MARTÍNEZ, 1989; ALONSO & ALONSO, 1990). La disponibilidad de alimento es un aspecto muy importante a la hora de analizar las ventajas del gregarismo, ya que como señalan HAKE & EKMAN (1988), el incremento en la eficiencia de búsqueda de alimento que supone el gregarismo se ve afectado negativamente cuando se visitan terrenos en los que la disponibilidad de recursos es limitada y susceptible de agotarse, debido a la reducción en la tasa de ingestión. Esto ocurre con los labrados, pastizales y rastrojos, cuya disponibilidad trófica, al basarse en recursos no renovables, está restringida a épocas concretas del año (TELLERÍA et al., 1988). Por otra parte, el elevado tamaño de grupo que se observa en alfalfa es congruente con la hipótesis formulada por PYRE et al. (1977) y PULLIAM & MILLIKAN (1982), según la cual los individuos tienden a alimentarse en lugares que han sido provechosos en otras ocasiones. La relación entre gregarismo y calidad de recursos (GOSS-CUSTARD, 1970, 1985, 1992; HASSEL & MAY, 1974; KREBS, 1974; BROWN & BALDA, 1977; O'CONNOR & BROWN, 1977; HARPER, 1982; BARNARD, 1983; PULLIAM & CARACO, 1984; TYE, 1986), también se ve confirmada por el máximo en el tamaño de bando que se produce en verano en pastizal, hábitat que en esta época ofrece

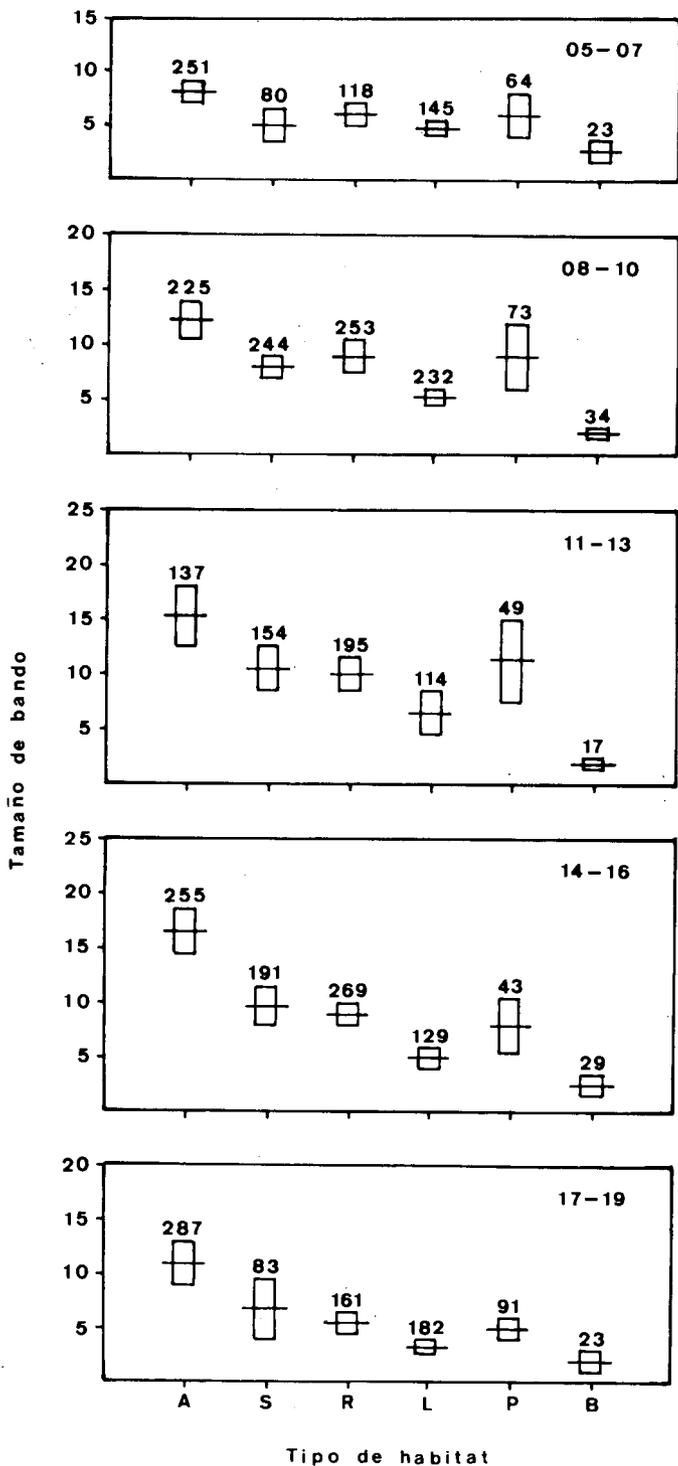


Fig. 2. Variación del tamaño de bando según el tipo de hábitat a lo largo del día (GMT). Se indica la media (línea horizontal), los intervalos de confianza de 95% (barras verticales) y el tamaño de muestra. (Para abreviaturas ver fig. 1).

Variation of flock size according to habitat throughout the day (GMT). Mean (horizontal line), 95% confidence intervals (vertical bars) and sample size are shown. (For abbreviations see fig.1).

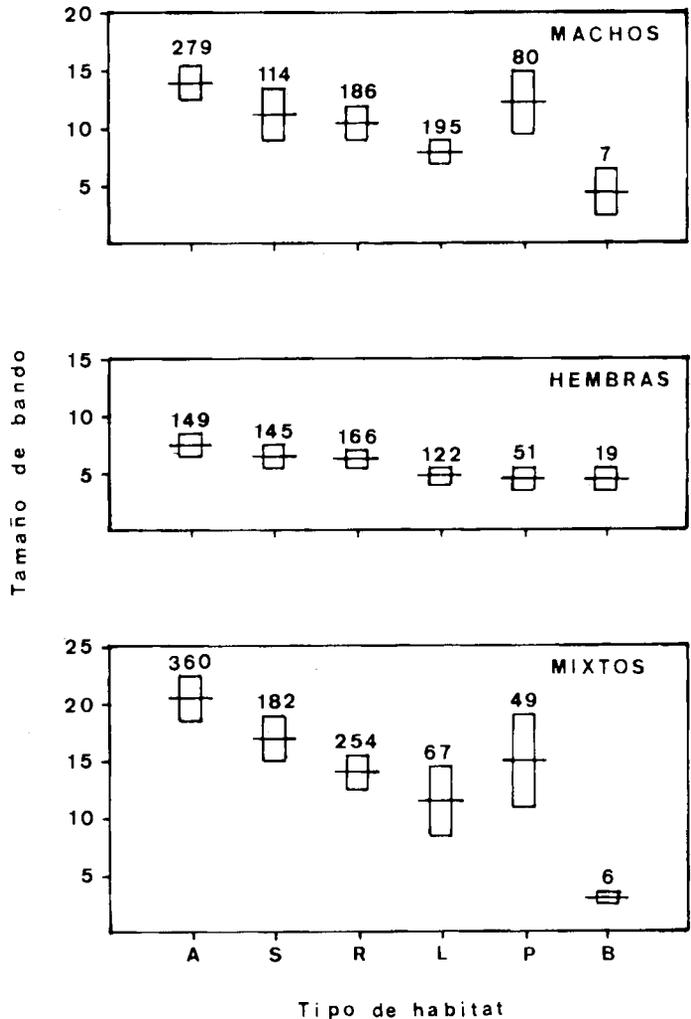


Fig. 3. Variación del tamaño de bando según el tipo de hábitat en los bandos de machos, bandos de hembras y bandos mixtos. Se indica la media (línea horizontal), los intervalos de confianza de 95% (barras verticales) y el tamaño de muestra. (Para abreviaturas ver fig. 1).

Variation of flock size according to habitat in male flocks, female flocks, and mixed flocks. Mean (horizontal line), 95% confidence intervals (vertical bars) and sample size are shown. (For abbreviations see fig. 1).

una gran disponibilidad y variedad de recursos animales y vegetales (TELLERÍA et al., 1988; DÍAZ, 1991). El patrón de gregarismo en este hábitat difiere del descrito para otra población española por HIDALGO DE TRUCIOS & CARRANZA (1990). Entre las razones que pueden explicar estas diferencias cabe señalar que se trata de hábitats cualitativamente distintos desde el punto de vista florístico (HIDALGO DE TRUCIOS & CARRANZA, 1990; HELLMICH, 1991; NAVESO, en prep.), así como la ausencia del hábitat alfalfa en esta otra zona. El patrón de gregarismo en los bor-

des de camino no parece estar relacionado con la disponibilidad de alimento que ofrecen, sino con la estructura y configuración de los mismos. Este hábitat, al estar situado en los márgenes de los caminos, presenta una estructura lineal y un reducido tamaño, lo que condiciona la formación de bandos grandes. Por otra parte, el grado de molestia humana es muy elevado en este hábitat, lo que constituye un factor limitante para la existencia de grupos numerosos.

La composición de los bandos en los distintos tipos de hábitat es coherente con los

Tabla 2. Contribución porcentual de los diferentes tipos de bando en cada hábitat. (n = 3.475 bandos).
Percentual contribution of the different types of flock on each habitat. (n = 3475 flocks).

	Tipos de Hábitats					
	Alfalfa	Siembra	Rastrojo	Labrado	Pastizal	Borde de camino
Machos solitarios	12,2	23,6	4,5	21,7	11,7	18,8
Hembras solitarias	5,1	7,9	3,6	13,8	10,2	38,5
Bandos de machos	28,0	17,6	23,3	30,0	30,1	6,0
Bandos de hembras	14,9	22,4	20,8	18,8	19,2	16,2
Bandos mixtos	36,1	28,1	31,8	10,3	18,4	5,1
Familias	1,9	0,3	10,3	3,5	8,3	15,4
Grupos familiares	1,7	0,0	5,6	1,8	2,3	0,0
n	997	647	798	650	266	117

requerimientos tróficos de los individuos que los componen. De este modo, las familias, cuyas demandas energéticas son muy elevadas debido a la presencia de pollos (GEWALT, 1959), visitan fundamentalmente los rastros que ofrecen una gran disponibilidad de grano de cereal (BAUTISTA, 1992), y los pastizales y bordes de camino, en los que pueden satisfacer su dieta parcialmente insectívora (SPANGENBERG, 1951; NECAS & HANZL, 1956). Durante el período reproductor el tipo de bando presente en los distintos hábitats también se halla determinado por los diferentes requerimientos de ambos sexos en esta etapa. La elevada frecuencia de machos solitarios en siembra, la mayor parte de los cuales corresponde a la primavera, es congruente con la elección de este tipo de hábitat para la realización del celo (STERBETZ, 1981; MARTÍNEZ, 1989). Asimismo el alto grado de utilización de los bordes de camino por las hembras solitarias, en su mayoría hembras que están incubando (datos propios inéditos), puede explicarse por las elevadas demandas energéticas y el escaso tiempo para alimentarse de que disponen estas hembras (GEWALT, 1959). Las superficies de borde de camino satisfacen estas necesidades debido a

la diversidad de alimento vegetal y animal que ofrece este hábitat a finales de la primavera y principios del verano (Naveso, en prep.).

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero agradecimiento a T. Santos por su ayuda en la elaboración y revisión del trabajo. También deseo expresar mi gratitud a mis compañeros y a los ciudadanos de Villafáfila por su colaboración durante la realización del estudio.

REFERENCIAS

- ALONSO, J. C. & ALONSO, J. A. (Eds.), 1990. *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la Avutarda (Otis tarda) en tres regiones españolas*. Colección técnica, ICONA, Madrid.
- BARNARD, C. J., 1983. *Animal Behaviour. Ecology and Evolution*. Croom Helm, Londres.
- BAUTISTA, L. M., 1992. Dinámica temporal y espacial de la población de grullas comunes *Grus grus* en Gallocanta. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid.
- BERESZYNSKI, A., 1977. The Great Bustard *Otis tarda* L. in Greater Poland. *Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu, Rozprawy Naukowe*, 79: 1-42.

- BROWN, J. L. & BALDA, R. P., 1977. The relationships of habitat quality to group size in Hall's Babbler (*Pomatosotomus halli*). *Condor*, 79: 312-320.
- COWIE, R. J. & KREBS, J. R., 1979. Optimal foraging in patchy environments. In: *Population Dynamics*: 183-206 (R. M. Anderson, B. D. Turner & L. R. Taylor, Eds.). Blackwell, Oxford.
- CHARNOV, E. L., 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Pop. Biol.*, 9: 129-136.
- DÍAZ, M., 1991. Comunidades de animales granívoros en áreas de cultivo cerealista de la Península Ibérica. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid.
- DIXON, W. J. (Ed.), 1990. *BMDP Statistical Software Manual*. Univ. California Press, Berkeley.
- ENA, V., LUCIO, A. & PURROY, F. J., 1985. The Great Bustard in León, Spain. *Bustard Studies*, 2: 35-52.
- FRETWELL, S. D. & LUCAS, H. L., 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, 19: 16-36.
- GEWALT, W., 1959. *Die Grossstrappe*. Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt.
- GOSS-CUSTARD, J. D., 1970. The responses of Redshank (*Tringa totanus* L.) to spatial variations in density of their prey. *J. Anim. Ecol.*, 39:91-113.
- 1985. Foraging behaviour of wading birds and the carrying capacity of estuaries. In: *Behavioural Ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour*: 169-188 (R. M. Sibly & R. H. Smith, Eds.). Blackwell, Oxford.
- 1992. Correlates of the density of foraging oystercatchers *Haematopus ostralegus* at different population sizes. *J. Anim. Ecol.*, 61: 159-173.
- HAKE, M. & EKMAN, J., 1988. Finding and sharing depletable patches: when group foraging decreases intake rates. *Ornis Scand.*, 19: 275-279.
- HARPER, D. G. C., 1982. Competitive foraging in mallards: "ideal free" ducks. *Anim. Behav.*, 30: 575-584.
- HASSEL, M. P. & MAY, R. M., 1974. Aggregations of predators and insect parasites and its effect on stability. *J. Anim. Ecol.*, 43: 567-594.
- HELLMICH, J., 1991. *La Avutarda en Extremadura*. Monografías de Alytes, nº 2, ADENEX, Mérida.
- HIDALGO DE TRUCIOS, S. J. & CARRANZA, J., 1990. *Ecología y Comportamiento de la Avutarda (Otis tarda L.)*. Servicio de Publicaciones, Universidad de Extremadura.
- KREBS, J. R., 1974. Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the Great Blue Heron *Ardea herodias*. *Behaviour*, 51: 99-134.
- KREBS, J. R. KACELNIK, A. & TAYLOR, P. J., 1978. Test of optimal sampling by foraging great tits. *Nature, London*, 275: 27-31.
- LUCIO, A., 1983. La avutarda (*Otis tarda*) en la provincia de León. Tesis de licenciatura, Universidad de León.
- 1985. Datos sobre la alimentación de la avutarda (*Otis tarda* L., 1758) en la cuenca del Duero. *Alytes*, 3: 69-86.
- LUCIO, A. & PURROY, F. J., 1987. Datos sobre la sociabilidad de la avutarda (*Otis tarda*) en la provincia de León. In: *Actas I Congr. Inter. Aves Esteparias*: 69-75. Ed. Junta de Castilla y León, León.
- MARTÍN, T. E. & KARR, J. R., 1986. Patch utilization by migrating birds: resource oriented?. *Ornis Scand.*, 17: 165-174.
- MARTÍNEZ, C., 1988. Size and sex composition of Great Bustard (*Otis tarda*) flocks in Villafáfila, Northwest Spain. *Ardeola*, 35 (1): 125-133.
- 1989. Organización social y relaciones espaciotemporales en una población de avutarda (*Otis tarda*). Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid.
- 1991. Selección de microhábitat en una población de avutarda (*Otis tarda*) de un medio agrícola. *Doñana, Acta Vertebrata*, 18(2): 173-185.
- NECAS, J. & HANZL, R. 1956. Verbreitung und Bionomie der Eurasiatischen Grosstrappe. *Sborn. Krasjsk. Muzea Trnava*, 2: 1-30.
- O'CONNOR, R. J. & BROWN, R. A., 1977. Prey depletion and foraging strategy in the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Oecologia*, 27:75-92.
- PULLIAM, H. R. & MILLIKAN, G. C., 1982. Social organization in the non-reproductive season. In: *Avian Biology*, vol. 6: 169-197 (D. S. Farner & K. C. King & K. C. Parkes, Eds.). Academic Press, New York.
- PULLIAM, H. R. & CARACO, T., 1984. Living in groups: is there an optimal group size. In: *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*: 122-147 (J. R. Krebs & N. B. Davies, Eds.). Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- PYKE, G. H., PULLIAM, H. R. & CHARNOV, E. L., 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.*, 52: 137-154.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, R. J., 1979. *Biometría*. H. Blume (Ed.), Madrid.
- SPANGENBERG, W., 1951. Trappen. In: *Die Vögel der Sowjetunion*, Bd. 2: 139-168 (G. P. Dementiev & N. A. Gladkov, Eds.). Moscú.
- STERBETZ, I., 1981. Comparative investigation into the reproduction behaviour of monogamous, polygamous and unmated Great Bustard populations in south-eastern Hungary. *Aquila*, 87: 31-47.
- SUTHERLAND, W. J., 1983. Aggregation and the "ideal free" distribution. *J. Anim. Ecol.*, 52: 821-828.

- TELLERÍA, J. L., SANTOS, T., ÁLVAREZ, G. & SAÉZ ROYUELA, C., 1988. Avifauna de los campos de cereales del interior de España. In: *Aves de los medios urbano y agrícola*, Monografías de la S.E.O., nº 2: 173-319, (F. Bernis, Ed.). S.E.O., Madrid.
- TYE, A., 1986. Economics of experimentally-induced territorial defence in a gregarious bird, the Fieldfare *Turdus pilaris*. *Ornis Scand.*, 17: 151-164.
- WIENS, J. A., 1976. Population responses to patchy environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7: 81-120.
- WILSON, E. O., 1975. *Sociobiology*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- ZAR, J. H., 1984. *Biostatistical Analysis* (2nd ed.). Prentice-Hall, New Jersey.