

EFFECTOS DE LA ESTRATEGIA DE PESCA, LA POSICION RELATIVA EN EL BANDO Y EL TAMAÑO DE GRUPO SOBRE EL EXITO EN LA CAPTURA DE PRESAS POR EL CORMORAN GRANDE *PHALACROCORAX CARBO* DURANTE EL INVIERNO

Jesús M. LEKUONA*

RESUMEN.—*Efectos de la estrategia de pesca, la posición relativa en el bando y el tamaño de grupo sobre el éxito en la captura de presas por el Cormorán Grande Phalacrocorax carbo durante el invierno.* Durante cinco inviernos consecutivos (octubre-marzo, 1991-1996) se ha estudiado el comportamiento de pesca en grupo del Cormorán Grande en el norte de España y suroeste de Francia. Los Cormoranes emplearon tres estrategias alimenticias durante las secuencias de pesca en grupo: pesca en línea, pesca en zig-zag y dispersión de cardúmenes de peces hacia las orillas de las principales áreas de alimentación. Los peces más grandes fueron capturados con la estrategia de la pesca en zig-zag y en la zona media de los grupos de pesca. Los ataques cleptoparásitos y las agresiones fueron más frecuentes en las posiciones intermedias del grupo y durante la pesca en zig-zag. Los grupos de mayor tamaño obtuvieron un mayor éxito de captura por individuo y realizaron inmersiones más cortas que los grupos pequeños. A lo largo del período de estudio se ha encontrado una correlación positiva entre el tamaño de grupo y la tasa de agresiones y robos, lo que indica que estos dos fenómenos son densodependientes.

Palabras clave: Cormorán Grande, estrategias alimenticias, éxito en la pesca, invernada, pesca en grupo, *Phalacrocorax carbo*.

SUMMARY.—*Effects of the fishing strategy, the relative position and the size of fishing groups on the foraging success of Cormorants Phalacrocorax carbo during winter.* During five consecutive winters (october-march, 1991-1996), the group fishing behaviour of Cormorants was studied in northern Spain and south-western France. The number of feeding attempts, the foraging success, the number and the size of fishes caught were recorded fortnightly during a whole-day observation period. The influence of the foraging strategy and the relative position of individuals within the fishing group (front, middle and back) on some parameters related to foraging success and aggression rates were studied by direct field observations (Table 1). Cormorants used three foraging strategies during group fishing: line fishing, zig-zag fishing and dispersion of fish schools towards the banks of the main feeding areas (Fig. 1 and 2). The length of fishes caught by group fishing Cormorants varied among different foraging strategies and with the relative position of birds within the group. Larger fishes were caught both with the zig-zag fishing strategy and in the middle position of the foraging groups. Kleptoparasitic attacks and aggressions were more frequently observed in the middle position of groups and during the zig-zag movements (Table 2). Individuals in larger groups had a higher foraging success (Fig. 3) and made shorter dives than individuals in small groups. Direct correlations between group size and rates of aggressions and kleptoparasitic attacks were found, indicating that these aggressive behaviours are density dependent.

Key words: Behaviour, Cormorant, foraging success, group fishing, *Phalacrocorax carbo*, wintering season.

INTRODUCCIÓN

Muchas aves ictiófagas (garzas, pelícanos y cormoranes) se agrupan para alimentarse con el fin de obtener un mayor éxito de captura, capturar presas más grandes y/o ingerir más biomasa, ya que cada ejemplar se beneficia de la presencia de otros miembros de su especie

(Krebs, 1974; Quinney & Smith, 1980; Scott, 1984; MacMahon & Evans, 1992; Glanville, 1993; Johnsgard, 1993). La pesca en grupo realizada por el Cormorán Grande es un fenómeno reciente (Van Dobben, 1952), asociado al aumento de la turbidez del agua y a los cambios que ha experimentado la composición de especies piscícolas en sus áreas de alimenta-

* Virgen del Puy, 5, 7.º D, E-31011, Pamplona, Navarra, España. E-mail: nd10313@autovia.com.

ción (Van Eerden & Voslamber, 1995), que permite a las aves obtener más beneficios que cuando pescan solos (mayor éxito de captura y mayor ingesta de biomasa; Lekuona, 1997). Durante el período invernal, este comportamiento también ha sido observado en diferentes hábitats del sur de Europa (Oliosio, 1994; Lekuona & Campos, 1996, 1997a, 1997b; Veldkamp, 1996; Suter, 1998). De hecho, está bien documentado que los Cormoranes de la subespecie *sinensis* forman bandos en situaciones de alta densidad de presas, como son: 1) movimientos de los cardúmenes con las mareas, principalmente hacia el interior de bahías costeras (Veen, 1978; Arnold *et al.*, 1994), 2) migración primaveral de los esguines hacia el mar (Kennedy & Greer, 1983; Warke & Day, 1995; Lekuona & Campos, 1997a) y 3) localización de grandes cardúmenes en zonas dulceacuícolas (Voslamber, 1988; Van Eerden & Voslamber, 1995; Veldkamp, 1996; Lekuona & Campos, 1997b).

El objetivo de este trabajo es realizar una descripción de las secuencias de pesca en grupo realizadas por el Cormorán Grande en la época invernal y analizar las ventajas (mayor éxito de captura, mayor ingesta de biomasa y/o capturas de peces de mayor talla) y desventajas (mayor competencia espacial intraespecífica, mayores tasas de robos y de agresiones) de las estrategias alimenticias empleadas por las aves cuando pescan en grupo y de la posición relativa de las aves dentro del grupo de pesca. Las hipótesis de trabajo han sido: 1) los Cormoranes que se localizan en el frente del grupo tendrían un mayor éxito de captura (al ser los primeros en detectar y comenzar a capturar los peces de los cardúmenes) que los que se encuentran en la cola del grupo, 2) a mayor tamaño de grupo las aves obtendrían un mayor éxito de captura, al aumentar la presión depredadora sobre sus presas (mayor número de Cormoranes realizando inmersiones simultáneas en sus áreas de alimentación), y 3) a mayor tamaño de grupo mayores tasas de agresiones y robos debido a la competencia por el espacio y por las presas en las áreas de alimentación.

MATERIAL Y MÉTODOS

El área de estudio incluye el suroeste de Francia (desde la bahía de Arcachon hasta Hen-

daya) y el norte de España (provincias de Guipúzcoa, Álava y Navarra). Durante cinco inviernos consecutivos (octubre-marzo, 1991-1996) se visitaron quincenalmente las principales áreas de alimentación para controlar a los Cormoranes Grandes que se alimentaban en grupo, desde el amanecer hasta el atardecer. Todas las observaciones se realizaron con un telescopio x20-60 a una distancia inferior a 100 m. Cada día se anotaba: a) el tamaño de grupo, b) el número de intentos alimenticios realizados y su resultado según la estrategia alimenticia empleada y según la posición del ave en el grupo (éxito si el Cormorán aparece en la superficie del agua con una presa en el pico o realiza los movimientos típicos de su ingestión, fracaso en caso contrario), c) la duración media de las inmersiones sincronizadas (mediante un cronómetro digital, en segundos) y d) el tamaño de los peces capturados en relación a la longitud del pico, estableciéndose cinco clases: muy pequeños (<8 cm), pequeños (8-14 cm), medianos (15-21 cm), grandes (22-28 cm) y muy grandes (>28 cm).

Un grupo de pesca se ha definido como un conjunto de aves que se alimentan juntas, realizando inmersiones sincronizadas en las áreas de alimentación. El tamaño de grupo se estimó realizando varios conteos periódicos durante el tiempo de observación y calculando posteriormente su media \pm desviación típica.

Se han definido tres estrategias alimenticias empleadas por los Cormoranes cuando pescan en grupo (Fig. 1): 1) pesca en línea: todas las secuencias de pesca en grupo se inician siempre con esta estrategia (Van Eerden & Voslamber, 1995), las aves se alimentan de forma sincronizada describiendo una línea recta en la superficie del agua; 2) pesca en zig-zag (Van Eerden & Voslamber, 1995): ocurre siempre después de la estrategia anterior y los Cormoranes se mueven de forma sinuosa en el agua; y 3) dispersión (Lekuona, 1997): se caracteriza porque los Cormoranes dirigen a los cardúmenes de peces hacia las orillas de las áreas de alimentación formando un círculo con sus cuerpos, capturando posteriormente los peces (Fig. 2). Esta última estrategia alimenticia no había sido descrita hasta ahora en las secuencias de pesca en grupo del Cormorán Grande.

Se han definido tres posiciones en el grupo de pesca, obtenidas al dividir visualmente todo el grupo que se estudiaba en frente, zona media

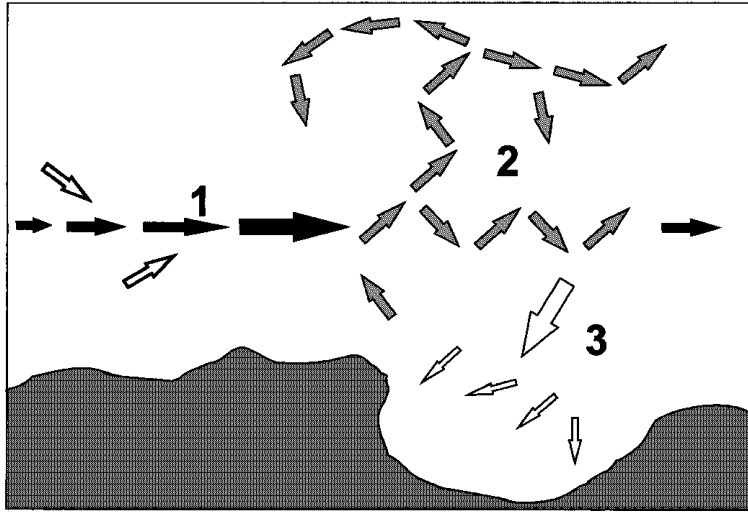


FIG. 1.—Esquema de las técnicas de pesca en grupo de los Cormoranes Grandes. Inicio de la secuencia pescando en línea recta (1), pesca en zig-zag (2), formación de pequeños grupos de pesca y dispersión de los peces hacia las orillas del área de alimentación (3).

[Sketch showing the three different fishing strategies used by Cormorants. (1) Line fishing, (2) zig-zag fishing and (3) dispersion of fish schools to the borders of the feeding area.]

y cola del grupo. Las tasas de agresiones y robos se han calculado dividiendo el número de casos observados de cada tipo de comportamiento entre el tiempo de observación y se presentan como media \pm error estándar. Cuando los grupos eran grandes (>80 Cormoranes) se realizaron muestreos focales al azar sobre pequeñas agregaciones de aves (5-30 Cormoranes) en diferentes posiciones dentro del grupo y empleando las diferentes estrategias estudiadas para estimar el éxito de pesca. Durante el estudio de cada una de las secuencias de pesca se dedicaron periodos de observación de 10 minutos a cada una de las estrategias alimenticias y a cada posición relativa dentro del grupo. Posteriormente, todos los periodos correspondientes a una misma estrategia y a una misma posición se agruparon dentro de una secuencia de pesca/día. Una secuencia de pesca se ha definido como el tiempo (en minutos) dedicado por un grupo de Cormoranes a capturar peces en un área de alimentación, desde que llegan las primeras aves volando y se posan en el agua hasta que finalizan de pescar. Las observaciones de los diferentes grupos se han considerado independientes ya que se realizaron en días y áreas de alimentación diferentes. Además, la

pesca en grupo es un fenómeno esporádico en el área de estudio que se estudiaba cuando se producía.

La longitud media de los peces capturados por los Cormoranes se estimó utilizando el valor medio de cada uno de los cinco intervalos considerados (<8 , 8-14, 15-21, 22-28 y >28 cm) y se indican como media \pm error estándar. La biomasa ingerida por cada individuo del grupo se estimó dividiendo la ingesta total de biomasa capturada por el grupo entre el número medio de individuos que habían intervenido en toda la secuencia. Las estimaciones de biomasa se realizaron empleando fórmulas de regresión obtenidas a partir de ejemplares capturados en las áreas de alimentación (Lekuona & Campos, 1997a; 1997b).

RESULTADOS

En total se han empleado 32,5 horas de observación. Durante todo el período de estudio este comportamiento de pesca se ha observado en 37 ocasiones, aunque sólo en 30 secuencias se ha podido estudiar el comportamiento completo. Se ha observado en los ríos Ebro, Ara-

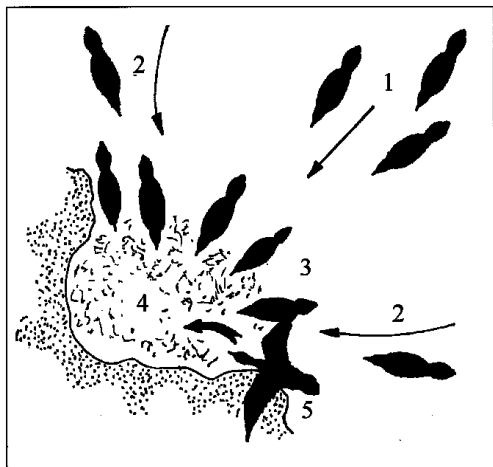


FIG. 2.—Estrategia de dispersión empleada por los Cormoranes Grandes cuando han disgregado un pequeño grupo de peces del cardumen principal y lo han dirigido hacia aguas poco profundas. (1) Persecución del grupo; (2) los Cormoranes acorralan a los peces en una zona poco profunda; formando una barrera con sus cuerpos y con sus picos, (3) capturando los peces más cercanos en el interior de esta zona. Los peces saltan fuera del agua agitando su superficie (4), de manera que algunos (5) Cormoranes alejados pueden entrar volando en el interior del círculo y capturar peces fácilmente.

[Dispersion strategy used by Cormorants when they have separated a small school of fishes from the main school and have driven it to shallow water. (1) Pursuing group; (2) Cormorants surround the school in a shallow area making a circle with their bodies and beaks; (3) they capture trapped fishes; (4) fishes jump out of the water and shake up its surface, so that (5) some Cormorants can fly into the circle to catch the fishes.]

gón, Arga y Bidasoa, en las bahías de Arcachon y Txingudi, en el Parque Ornitológico de Le Teich (Arcachon), en los embalses de Yesa y Ullívarri, en la piscifactoría extensiva de Certes (bahía de Arcachon) y en la laguna de Orx (suroeste de Francia).

La estrategia de pescar en grupo se produjo en momentos de una gran densidad de presas. En el 65,8% de las 37 secuencias observadas se pudo comprobar la persecución de grandes cardúmenes y la posterior fragmentación de éstos en grupos más pequeños que fueron dirigidos por los Cormoranes hacia las orillas, donde la profundidad del agua es menor. Las especies piscícolas perseguidas se caracterizan por for-

mar grandes cardúmenes, siendo principalmente ciprínidos en los ríos y embalses (barbo *Barbus graellsii* y madrilla *Chondrostoma migeii*), mugílidos (*Quelon labrosus* y *Liza* spp.) en las bahías de Arcachon y Txingudi y pez gato (*Ictalurus melas*) en la laguna de Orx. En el río Bidasoa se ha observado la pesca en grupo durante la migración primaveral de los esguines de salmón (*Salmo salar*) hacia el mar (Lekuona & Campos, 1997a). En Holanda, Van Eerden & Voslamber (1995) han observado durante la época de reproducción que los Cormoranes Grandes que pescaron en grupo depredaron principalmente sobre pércidos que formaban grandes cardúmenes.

Descripción de las secuencias de pesca

En todos los casos el inicio de la secuencia de pesca empezó con los Cormoranes nadando formando un semicírculo (con lo que aumentan la superficie de búsqueda), moviéndose en línea recta. Posteriormente el grupo comenzó a realizar desplazamientos en zig-zag (Fig. 1). Al mismo tiempo que el grupo principal se iba desplazando, llegaban a la zona pequeños grupos de Cormoranes que se agregaban a los ya presentes, constituyendo un grupo más grande que inmediatamente comenzaba a pescar. En muy poco tiempo el grupo pescaba sincronizadamente (todos los ejemplares se sumergían y salían a la superficie al mismo tiempo), aumentando las agresiones entre sus miembros (amenazas, picotazos, cleptoparasitismo...). Además, en determinados momentos, los Cormoranes permanecían en la superficie sin pescar esperando el desplazamiento generalizado del grupo. Esto último se ha observado cuando pequeños grupos de aves se separaban del grupo principal para capturar los peces que se habían separado de los cardúmenes durante la secuencia de pesca.

En todas las secuencias estudiadas los ejemplares que se encontraban en la cola del grupo salían volando para dirigirse al frente (Van Eerden & Voslamber, 1995), de modo que el desplazamiento del grupo daba la sensación de ser rodante. Cuando los Cormoranes localizaban un cardumen de peces comenzaban a disgregarse en pequeños grupos que perseguían a los peces, que también se disgregaban en cardúmenes más pequeños.

Si las condiciones del lugar lo permitían (por ejemplo, por haber orillas próximas, con entrantes y poca profundidad), cada uno de los grupos de Cormoranes rodeaba a los peces, obligándolos a dirigirse a zonas poco profundas (Fig. 2). Si la profundidad era inferior a 30 cm, los Cormoranes no sumergían todo el cuerpo, sino solamente la cabeza. En ocasiones, los Cormoranes cerraban completamente el círculo alrededor de los peces y otros ejemplares situados en el exterior se lanzaban al interior para capturarlos. Una vez que estos grupos pequeños habían capturado los peces, se reincorporaban al grupo principal para continuar la pesca de la misma forma. Al final de la secuencia, las aves se volvían a reagrupar en un único grupo para continuar la pesca o abandonaban la zona para dirigirse a los posaderos cercanos o al dormidero principal.

Parámetros estudiados

Se ha encontrado una correlación positiva entre el tamaño de grupo y el éxito de captura por individuo obtenido durante la realización de la secuencia de pesca (correlación de Pearson (Sokal & Rohlf, 1979), $r = 0,704$; $P < 0,001$;

$n = 30$; Fig. 3) y una correlación negativa entre el tamaño de grupo y la duración media de las inmersiones ($r = -0,531$; $P < 0,001$; $n = 37$).

El número de peces capturados por los Cormoranes varió significativamente con la estrategia empleada ($\chi^2_2 = 31,6$; $P < 0,001$), siendo la estrategia de la dispersión la que permitió capturar un número de peces mayor que la pesca en línea ($\chi^2_1 = 28,2$; $P < 0,001$) y que la pesca en zig-zag ($\chi^2_1 = 15,8$; $P < 0,001$; Tabla 1). Las tres estrategias empleadas por los Cormoranes que pescaron en grupo difirieron también en las tallas de los peces capturados (prueba de Kruskal-Wallis: $H = 727,0$; $P < 0,001$; $n = 3027$), siendo la estrategia de zig-zag la que permitió capturar tallas más grandes que la pesca en línea (prueba de la U de Mann-Whitney: $Z = 29,3$; $P < 0,001$; $n = 1876$) y que la dispersión ($Z = 16,8$; $P < 0,001$; $n = 2118$). Sin embargo, no se han encontrado diferencias en las tallas capturadas por los Cormoranes cuando pescaron en línea y durante la dispersión ($Z = 1,7$; $P > 0,05$; $n = 2060$).

La posición de las aves en el grupo de pesca también influyó en el éxito de captura obtenido ($\chi^2_2 = 355,3$; $P < 0,001$), siendo mayor en el frente que en la parte media del grupo ($\chi^2_1 = 42,5$; $P < 0,001$) y que en la cola ($\chi^2_1 = 359,9$;

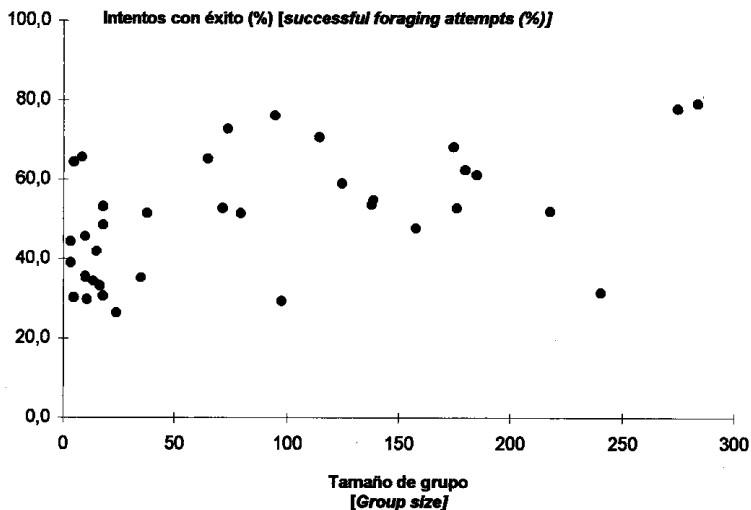


FIG. 3.—Relación entre el tamaño del grupo de pesca y el éxito de captura individual, medido como el porcentaje de intentos de captura que fueron exitosos. [Relationship between the size of fishing groups and the foraging success of individual Cormorants (% successful foraging attempts).]

TABLA 1

Influencia de la estrategia alimenticia empleada y de la posición en el grupo de pesca de los Cormoranes que pescan en grupo en los diferentes parámetros estudiados. La longitud media de los peces se indica como media \pm error estándar.

[Influence of the foraging strategy and the relative position of group-fishing on some foraging parameters. The length of fishes is shown as mean \pm standard error.]

	Estrategia alimenticia [Foraging strategy]			Posición en el grupo [Position within the group]		
	Línea recta [Line fishing]	Zig-zag [Zig-zag fishing]	Dispersión [Dispersion]	Frente [Front]	Medio [Middle]	Cola [Back]
Intentos [Feeding attempts]	1.521	1.841	1.672	1.914	1.776	1.341
Exito de captura (%) [Foraging success (%)]	59,8	52,5	68,8	71,3	58,7	40,0
N.º de peces capturados [Number of caught fishes]	909	967	1.151	1.364	1.043	536
% peces <8 cm	62,4	15,4	55,8	57,6	19,5	18,3
% peces 8-14 cm	35,3	29,3	32,6	39,3	27,7	42,2
% peces 15-21 cm	2,3	35,4	9,4	3,1	32,0	29,7
% peces 22-28 cm	—	11,6	2,3	—	16,5	8,4
% peces <28 cm	—	8,4	—	—	4,3	1,5
Longitud media [Mean length of fishes]	6,80 \pm 0,12	15,80 \pm 0,30	8,10 \pm 0,20	7,23 \pm 0,11	15,1 \pm 0,21	13,3 \pm 0,17

$P < 0,001$; Tabla 1). Las tallas capturadas por los Cormoranes también fueron diferentes dependiendo de la posición donde se encontraban las aves ($H = 806,7$; $P < 0,001$; $n = 2943$). En la parte media del grupo la talla media de los peces capturados por los Cormoranes fue mayor que la de los capturados en el frente y cola del grupo ($Z = 24,7$; $P < 0,001$; $n = 2407$ y $Z = 4,3$; $P < 0,01$; $n = 1579$, respectivamente), mientras que en el frente del grupo capturaron peces más pequeños que en la cola ($Z = 18,3$; $P < 0,001$; $n = 1900$).

Las tasas de agresión observadas durante la pesca en grupo de los Cormoranes variaron dependiendo de la estrategia alimenticia empleada ($H = 22,5$; $P < 0,001$; $n = 1986$) y de la posición relativa de las aves dentro del grupo ($H = 48,9$; $P < 0,001$; $n = 1936$) (Tabla 2). La tasa de agresión observada en la pesca en línea fue mayor que la observada en la pesca en zig-zag ($Z = 2,09$; $P < 0,05$; $n = 1630$) y que en la dispersión ($Z = 4,55$; $P < 0,001$; $n = 1312$), y en la estrategia de zig-zag también fue mayor que en la dispersión ($Z = 2,92$;

$P < 0,001$; $n = 1030$). La tasa de agresiones en el frente del grupo fue mayor que en el medio y cola ($Z = 2,52$; $P < 0,05$; $n = 1813$ y $Z = 6,45$; $P < 0,001$; $n = 1289$, respectivamente), y la tasa de agresiones en el medio fue también mayor que en la cola ($Z = 5,10$; $P < 0,001$; $n = 770$).

Las tasas de robo de alimento también variaron con la estrategia empleada ($H = 27,6$; $P < 0,001$; $n = 460$) y con la posición relativa de las aves en el grupo ($H = 16,4$; $P < 0,001$; $n = 398$). La tasa de robo en la estrategia de la pesca en zig-zag fue mayor que en la pesca en línea y en la dispersión ($Z = 2,41$; $P < 0,05$; $n = 395$ y $Z = 3,02$; $P < 0,01$; $n = 319$, respectivamente), mientras que en la pesca en línea la tasa de agresión observada también fue mayor que en la dispersión ($Z = 5,07$; $P < 0,001$; $n = 206$). La tasa de robos en el medio del grupo fue mayor que en el frente y que en la cola ($Z = 3,67$; $P < 0,001$; $n = 395$ y $Z = 6,64$; $P < 0,001$; $n = 288$, respectivamente), y en el frente de grupo también fue mayor que en la cola ($Z = 4,02$; $P < 0,001$; $n = 113$).

TABLA 2

Número y porcentaje (entre paréntesis) de las agresiones y robos observados en las secuencias de pesca en grupo del Cormorán Grande. También se indica la tasa de agresiones y robos y el tamaño medio del grupo (media \pm error estándar, $n = 37$).

[Number and percentage (in brackets) of aggressions and food stealing recording during the social fishing bouts of Cormorants. Aggression and stealing rates and the mean group size (mean \pm standard error, $n = 37$) are also shown.]

	Estrategia [Strategy]				Posición [Position]			
	Línea [Line]	Zig-zag [Zig-zag]	Dispersión [Dispersion]	Total [Total]	Fronte [Front]	Medio [Middle]	Cola [Back]	Total [Total]
Agresiones [Aggressions]	956 (48,1)	674 (33,9)	356 (18,0)	1.986 (100)	1.166 (60,20)	647 (33,4)	123 (6,4)	1936 (100)
Tasa de agresión (n./min) [Aggression rate (No./min)]	0,49 \pm 0,06	0,32 \pm 0,05	0,16 \pm 0,03		0,58 \pm 0,08	0,30 \pm 0,05	0,07 \pm 0,01	
Robos [Food stealings]	141 (30,7)	254 (55,20)	65 (14,1)	460 (100)	110 (25,7)	285 (66,6)	3 (7,7)	428
Tasa de robo (n./min) [Stealing rate (No./min)]	0,07 \pm 0,01	0,16 \pm 0,04	0,03 \pm 0,01		0,06 \pm 0,01	0,18 \pm 0,04	0,02 \pm 0,00	
Tamaño de grupo [Group size]	81,6 \pm 13,3	55,5 \pm 8,4	11,2 \pm 0,8		46,9 \pm 7,6	25,2 \pm 4,6	7,0 \pm 0,9	

Se han encontrado diferencias significativas en el tamaño de los grupos que emplearon las tres estrategias alimenticias ($H = 25,6$; $P < 0,001$; $n = 460$): en la pesca en línea el tamaño de grupo fue mayor que en la dispersión ($Z = 4,4$; $P < 0,001$; $n = 395$) pero similar al de la pesca en zig-zag ($Z = 1,0$; $P > 0,05$; $n = 206$). El número de Cormoranes que pescaron en zig-zag fue también mayor que en la dispersión ($Z = 4,2$; $P < 0,001$; $n = 319$). También varió el número de Cormoranes presentes en las tres posiciones del grupo ($H = 24,1$; $P < 0,001$; $n = 398$), siendo mayor en el frente que en el medio ($Z = 2,4$; $P < 0,05$; $n = 395$) y que en la cola ($Z = 4,7$; $P < 0,001$; $n = 113$), respectivamente. El número de aves presentes en el medio del grupo de pesca fue mayor que en la cola ($Z = 2,9$; $P < 0,01$; $n = 288$).

El tamaño de grupo estuvo correlacionado positivamente con la frecuencia de agresiones ($r = 0,894$; $P < 0,001$; $n = 37$), con la tasa de agresiones ($r = 0,816$; $P < 0,001$; $n = 37$) y con la frecuencia de robos ($r = 0,736$; $P < 0,001$; $n = 37$). Además, la frecuencia de agresiones intraespecíficas estuvo también correlacionada positivamente con la frecuencia de ataques cleptoparásitos ($r = 0,589$; $P < 0,001$; $n = 37$).

DISCUSIÓN

Los datos obtenidos en el área de estudio durante el análisis de las secuencias de pesca en grupo realizadas por el Cormorán Grande indican que este método constituye una estrategia alimenticia coordinada, empleada cuando las aves detectan grandes densidades de presas en sus áreas de alimentación, y de cooperación, en la que cada ave se beneficia de la presencia de otros miembros, lo que coincide con lo observado en el Pelicano Blanco Americano *Pelecanus erythrorhynchos* por MacMahon & Evans (1992). La realización de inmersiones sincronizadas por parte de todos los miembros del grupo cuando pescan en línea y en zig-zag y la dispersión de pequeños cardúmenes de peces hacia las orillas de las áreas de alimentación apoyarían las dos características citadas anteriormente de la pesca en grupo. El hecho de haber encontrado una correlación negativa entre el tamaño de grupo y la duración media de las inmersiones sincronizadas, indicaría que al aumentar el número de Cormoranes que pescan sincronizadamente aumenta la presión depredadora sobre los cardúmenes, disminuyendo la duración de las inmersiones que es un estimador del tiempo que un Cormorán dedica a buscar un pez debajo del agua.

La pesca en grupo aporta al Cormorán Grande las siguientes ventajas, respecto a la pesca individual: 1) capturar tallas más grandes (Lekuona & Campos, 1996), 2) una mayor ingesta de biomasa (Lekuona & Campos, 1997a), 3) mayor éxito de captura (Lekuona & Campos, 1997a), 4) menor duración de las inmersiones (Lekuona & Campos 1997a) y 5) mayor presión depredadora bajo el agua (Lekuona & Campos, 1997b). Pero también tiene sus desventajas, respecto a la pesca individual: 1) dedica más tiempo en realizar la secuencia de pesca (Lekuona, 1997), 2) más competencia por el espacio y por el alimento, y 3) mayores tasas de agresiones y robos.

De las tres estrategias que forman parte de una secuencia de pesca en grupo en el Cormorán Grande, la dispersión originó un mayor éxito de capturas, siendo esta estrategia la más coordinada y cooperativa, ya que los Cormoranes la emplearon para concentrar una alta densidad de peces en un área muy reducida, localizada en las orillas de sus principales áreas de alimentación, y se aprovecharon de la presencia de otros miembros para capturar a sus presas. Esta estrategia presenta además las menores tasas de agresiones y robos intraespecíficos. Por el contrario, la pesca en línea se caracterizó por la captura de peces más pequeños, con una alta tasa de agresiones como consecuencia de la competencia espacial que se produce entre los individuos que pescan muy juntos y que tratan de situarse en las mejores posiciones de captura. La pesca en zig-zag se caracterizó por la captura de presas de mayor talla, con una elevada tasa de robos, debido probablemente al mayor tiempo de manipulación de los peces más grandes. Según Van Eerden & Voslamber (1995) los desplazamientos en línea recta realizados por los grupos de pesca de Cormoranes son utilizados para capturar peces pequeños y los movimientos en zig-zag son empleados para capturar presas más grandes (>15 cm), lo que coincide con lo observado en el área de estudio. Cuando los Cormoranes pescan en zig-zag la velocidad de desplazamiento del grupo es superior a la que emplean cuando pescan en línea (Van Eerden & Voslamber, 1995), debido a que el grupo de pesca ajusta su velocidad de desplazamiento a la velocidad máxima a la que los peces pueden nadar. Esta velocidad máxima (en ms^{-1}) es aproximadamente diez veces la longitud del pez (en cm), puede mantenerse du-

rante un corto período de tiempo, tras el que se necesita un período de recuperación superior a 24 horas (Wardle, 1977; Voslamber, 1988; Van Eerden & Voslamber, 1995). Por lo tanto, si los Cormoranes son capaces de nadar a una velocidad próxima a la velocidad máxima de sus presas, conseguirían agotarlas y capturarlas más fácilmente (Van Eerden & Voslamber, 1995).

Por otra parte, la posición relativa que ocupa un Cormorán dentro de un grupo de pesca va cambiando conforme el éxito de captura aumenta en el frente y disminuye en la cola, lo que origina un fenómeno de competencia intraespecífica espacial y alimenticia en el grupo muy notable, que va asociado a un aumento de las agresiones para defender los peces capturados. Sin embargo, es en el medio del grupo de pesca donde se capturaron los peces de mayor tamaño, aunque asociado a una elevada tasa de agresiones y robos.

El hecho de existir un relación entre el tamaño de grupo y la tasa de agresiones y robos estaría indicando que estos dos tipos de comportamientos serían densodependientes y afectan a las tres estrategias empleadas por los Cormoranes que pescan en grupo y a las posiciones relativas dentro del grupo. La mayor frecuencia de ataques cleptoparásitos en las secuencias de pesca en grupo podría estar relacionado con el número de víctimas potenciales presentes en las áreas de alimentación (Dunn, 1973) y con el tamaño de las presas capturadas por los Cormoranes (Hulsman, 1984).

Por lo tanto, cada individuo que interviene en la pesca en grupo trataría de maximizar su ingesta de presas, expresada como número de peces capturados por minuto de pesca, mediante 1) cambios de posición en el grupo que le aportarían mayores éxitos de captura (frente) o tallas más grandes (zona media), 2) el empleo de estrategias alimenticias que le aporten capturas de presas de mayor tamaño (zig-zag) o mayores éxitos de captura (dispersión), y 3) el robo de alimento a otras aves en cualquier momento de la secuencia de pesca.

Sin embargo, en las 30 ocasiones que se ha observado el comportamiento completo de la pesca en grupo (Fig. 3), el éxito obtenido describe una curva asintótica estabilizándose alrededor del 80%. Éxitos de captura tan elevados sólo han sido obtenidos en el área de estudio, y en hábitats naturales, por cuatro grupos de pesca compuestos por 95, 115, 275 y 284 Cormo-

ranas, respectivamente (Lekuona, 1997). La ingesta de biomasa por individuo en estos grupos fue la máxima estimada para todo el área de estudio (Lekuona, 1997), siendo su ingesta media (\pm desviación típica) de $393,6 \pm 66,9$ gramos ($n = 4$). Por lo tanto, el tamaño óptimo de grupo de pesca en el Cormorán Grande estaría alrededor de los 100 ejemplares, ya que por encima de este tamaño el éxito de captura no aumenta significativamente y, además, aumentarían las desventajas (mayor número de robos, etc).

AGRADECIMIENTOS.—Quiero agradecer a la Caja de Ahorros Municipal de Pamplona y al Gobierno de Navarra las becas predoctorales que me concedieron durante todo el período de estudio. Dos revisores anónimos realizaron valiosas sugerencias que ayudaron a mejorar el manuscrito original.

BIBLIOGRAFÍA

- ARNOLD, G. P., WALKER, M. G., EMERSON, L. S. & HOLFORD, B. H. 1994. Movements of cod (*Gadus morhua* L.) in relation to the tidal streams in the southern North Sea. *ICES Journal of Marine Sciences*, 51: 207-232.
- DUNN, E. K. 1973. Robbing behaviour of Roseate terns. *Auk*, 90: 641-651.
- GLANVILLE, E. V. 1993. Co-operative fishing by Double-crested cormorants, *Phalacrocorax auritus*. *The Canadian Field Naturalist*, 106: 522-523.
- HULSMAN, K. 1984. Selection of prey and success of silver gulls robbing crested terns. *Condor*, 86: 130-138.
- JOHNSGARD, P. A. 1993. *Cormorants, Darters, and Pelicans of the World*. Smithsonian Institution Press. Washington.
- KENNEDY, G. J. A. & GREER, J. E. 1988. Predation by cormorants *Phalacrocorax carbo* (L.) on the salmonid populations of an Irish river. *Aquaculture and Fisheries Management*, 19: 159-170.
- 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.
- 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. Pamplona.
- LEKUONA, J. M. & CAMPOS, F. 1996. 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. 1997a. Foraging ecology of cormorants (*Phalacrocorax carbo*) wintering in northern Spain. *Folia Zoologica*, 46: 243-252.
- LEKUONA, J. M. & CAMPOS, F. 1997b. Estrategias de alimentación del Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo sinensis*) en el río Ebro (N España). *Miscel-lània Zoologica*, 20: 1-8.
- MACMAHON, B. F. & EVANS, R. M. 1992. Foraging strategies of American White Pelicans. *Behaviour*, 120: 69-89.
- OLIOSO, G. 1994. Pêche collective chez le Grand Cormoran *Phalacrocorax carbo*. *Faune de Provence*, 15: 79.
- QUINNEY, T. E. & SMITH, P. C. 1980. Comparative foraging behaviour and efficiency of adult and juvenile Great Blue Heron. *Canadian Journal of Zoology*, 58: 1168-1173.
- RECHER, H. F. & RERCHER, J. A. 1969. Comparative foraging efficiency of adult and immature Little Blue Heron (*Florida caerulea*). *Animal Behaviour*, 17: 320-322.
- SCOTT, D. 1984. The feeding success of Cattle Egrets in flocks. *Animal Behaviour*, 32: 1089-1100.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1979. *Biometría*. Ediciones Blume. Barcelona.
- SUTER, W. 1998. Roach rules: shoaling fish are a constant factor in the diet of Cormorants *Phalacrocorax carbo* in Switzerland. *Ardea*, 85: 9-27.
- VAN EERDEN, M. R. & VOSLAMBER, B. 1995. Mass fishing by Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* at lake IJsselmeer, The Netherlands: a recent and succesful adaptation to a turbid environment. *Ardea*, 83: 199-212.
- VEEN, J. F. DE. 1978. On selective tidal transport in the migration of North Sea plaice (*Pleuronectes platessa*) and other flatfish species. *Netherlands Journal of Sea Research*, 12: 115-147.
- VELDKAMP, R. 1996. *Cormorants Phalacrocorax carbo in Europe, a first step towards a European management plan*. Report Bureau Veldkamp. March 1996.
- VOSLAMBER, B. 1988. *Vistplaatskeuze, foerageerwijze en voedselkeuze van Aalscholvers (Phalacrocorax carbo) in het IJsselmeergebied in 1982*. Flevobericht 286, Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.
- WARDLE, C. S. 1975. Limit of fish speed. *Nature*, 255: 725-727.
- WARKE, G. M. A. & DAY, K. R. 1995. Changes in abundance of cyprinid and percid prey affect rate of predation by Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* on Salmon *Salmo salar* smolt in Northern Ireland. *Ardea*, 83: 157-166.

[Recibido: 28-1-98]
[Aceptado: 18-11-98]

