

UNIVERSIDAD DE SEVILLA
SECRETARIA GENERAL

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Queda registrada esta Tesis Doctoral
al folio 181 número 124 del libro
correspondiente.

Depositado en
de
de esta Universidad desde el día
hasta el día

Sevilla, 24 OCT. 1994

Sevilla de de 19
EL DIRECTOR DE

El Jefe del Negociado de Tesis,

Rosa La Hija

ECOLOGIA DEL MURCIELAGO
HORTELANO, *Eptesicus serotinus*, EN
ANDALUCIA

Memoria presentada para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas

Facultad de Biología

Universidad de Sevilla

Octubre de 1994

Autor: Juan Luis Pérez Jordá

[Signature]

Vº Bº Director:

[Signature]

Dr. Carlos Ibáñez Ulargui



TD
308



UNIVERSIDAD DE SEVILLA

FACULTAD DE BIOLOGIA
BIBLIOTECA

TD
308

Doy mi autorización a la Biblioteca de esta Facultad para
que mi Tesis Doctoral Ecología del murciélago
hortelano, Eptesicus serotinus, en Andalucía

sea consultada, según la modalidad/es indicadas:

- Consulta en depósito.
- Préstamo interbibliotecario.
- Reproducción parcial.
- Reproducción total.
- Tipo de Usuarios.
- Otros términos.

Firmado: Juan Luis Pérez Jordá

Sevilla, a 6 de marzo de 1995

***A M^a Carmen,
compañera, amiga y esposa
y a mis padres.***

AGRADECIMIENTOS

Son tantas las personas que me han ayudado a escribir este "libro de mi vida" que me resulta muy difícil no dar un orden prioritario en mi lista de agradecimientos a alguna de ellas. Cada persona ha tenido una importancia e influencia, pero siento que en primer lugar debo agradecer a mis padres la educación y el cariño que me han permitido plantearme unos objetivos difíciles en la vida y luchar por conseguirlos. Gracias por ello. Para M^a Carmen no consigo encontrar una expresión que sirva de agradecimiento para los innumerables aspectos en que ha colaborado conmigo. Quiero agradecerle el esfuerzo por mantener, especialmente en estos últimos años, lo que en principio tenía que ser trabajo compartido, por soportar mis extraños y exigentes horarios de trabajo, por ser la mejor correctora-redactora, por estar a mi lado, por

Del mismo modo, muchas gracias a Reme y Ximo (mis segundos padres) pues gracias a su apoyo moral y logístico, mi familia y yo hemos podido vivir mucho más felizmente esta etapa de nuestra vida. Mil gracias.

Tal vez fue la Estació Ornitològica de l'Albufera de Valencia el inicio de este camino. Queda ya lejos Agró, la Casa Verda,.... Allí, Toni Guillén, que anduvo conmigo en los años de Universidad; con su peculiar iniciativa y entusiasmo me propuso la idea de nuestro primer proyecto sobre quirópteros, solicitud de becas, ¿por qué no el doctorado?,..... y aquí estoy, indudablemente gracias a él.

Aquí agradezco a la Junta de Andalucía que me otorgase la beca que me permitiría iniciarme en el camino de la investigación, nada menos que en la Estación Biológica de Doñana. Deseo expresar mi agradecimiento a sus componentes, especialmente a su Director Miguel Delibes.

He sido muy afortunado al estar bajo la dirección de Carlos Ibáñez, pues siempre ha sido un gran director-compañero, dedicando su tiempo a mis muchos trabajos (muchas noches de trabajo juntos,.....) y preocupado siempre por la calidad profesional y futuro de sus colaboradores. Carlos ha sido el paciente maestro de aquí un nervioso e impaciente alumno.

Agradecimiento muy especial para Enrique Collado; siempre ha tenido tiempo y respuesta para todas mis preguntas y aún más para darme valiosos consejos, relatarme simpáticas e interesantes anécdotas y aligerar mi trabajo. También su hermano José

Carlos Collado ayudó, con sus maravillosos ingenios electrónicos, a desentrañar el siempre difícil mundo de los murciélagos. Igualmente he de resaltar la inestimable ayuda de Carlos Herrera y también de Pedro Jordano, sus consejos y sugerencias han permitido que muchos de los planteamientos de esta tesis hayan podido llegar a buen fin.

No me olvido en modo alguno de mis compañeros de fatigas Toni (gracias, otra vez), Carlos Ruiz (eficaz, imaginativo y dispuesto ayudante de campo), Javier Juste y Elena Migens.

Claudia Keller y Eloisa Bernáldez merecen un párrafo aparte, en nombre de la amistad y ayuda que han significado en gran parte de mi trabajo.

Pilar Gaona, Alejandro Travaini, Titina, Pablo Ferreras, Paco Palomares, Juan Paco, Alejandro Rodríguez, Juanjo Negro, Javier Bustamante, Manuel de la Riva, Bea, Claudine, Alfonso Lazo, Chiqui, Ramón Soriguer, Rafa Villafuerte, Gloria Jordán, Sacri, Manolo Carrión, Jose Luis Yela, Poli, Ana Andreu, Mateo, M^a Carmen Blázquez y Pepa Bernáldez estuvieron siempre dispuestos a prestarme su colaboración, algún que otro buen consejo y su siempre agradable compañía. Rafa Laffite, Hipólito y Laura Gamallo fueron los que iniciaron, allá por el año 1983, el marcaje y seguimiento de la COLONIA DEL PUENTE. Muchas gracias a todos.

Un particular agradecimiento esta dedicado a los miembros de mis dos familias. Nuria y Juan, me habeis alegrado y acompañado, especialmente en los largos veranos sevillanos; Reme y Rafa, siempre interesados y dándome ilusión y cariño; por cierto, ¿recordáis aquella histórica salida nocturna por la Albufera, verdad?; Inma, Mónica, Pedro, Ximo, M^a Cruz,... mis canguros preferidos; Pablo, gracias por tus múltiples auxilios con la electrónica; Guillermo, mi compañero de habitación.

Mis queridos vecinos, no creais que voy de broma, sinceramente tengo mucha suerte al habitar cerca vuestro. Gracias especiales a Maribel y también Carmen, pues me habeis permitido trabajar aún más si cabe en esos días que amablemente habeis sido canguros de mi niña.

Y, ¿cómo no?, muchas gracias a Paula, que me alienta con su vivir.

Gracias a todos.

INDICE

1 INTRODUCCION	1
1.1 La especie	2
1.2 Organización de la tesis	3
2 AREA DE ESTUDIO	5
2.1 Area de estudio	5
2.2 Climatología	7
3 EVOLUCION DE LAS POBLACIONES DE INSECTOS	10
3.1 INTRODUCCION	10
3.2 MATERIAL Y METODOS	10
3.3 RESULTADOS	13
3.3.1 Variación por estaciones y hábitat	13
3.3.2 Relación con variables meteorológicas	18
3.3.3 Variación a lo largo de la noche	20
3.4 DISCUSION	22
4 EVOLUCION Y ESTRUCTURA DE LA COLONIA	27
4.1 INTRODUCCION	27
4.2 MATERIAL Y METODOS	27
4.3 RESULTADOS	28
4.3.1 Reproducción	28
4.3.2 Evolución de la colonia	29
4.3.3 Estructura de la colonia	31
4.3.4 Evolución del peso y la condición física	34
4.3.5 Variaciones entre años	35
4.3.5.1 Condición física	35
4.3.5.2 Evolución y estructura de la colonia	42

4.3.5.3 Relación entre las variaciones interanuales con variables meteorológicas y biológicas	44
4.4 DISCUSION	46
5 USO DEL TIEMPO	52
5.1 INTRODUCCION	52
5.2 MATERIAL Y METODOS	54
5.2.1 Sonidos	54
5.2.2 Radio-seguimiento	57
5.2.3 Controles de la colonia a la salida del refugio	58
5.2.4 Tratamiento estadístico de los datos	59
5.3 RESULTADOS	60
5.3.1 Efecto del diseño experimental en los niveles de actividad	60
5.3.2 Ritmo circanual	60
5.3.2.1 Niveles de actividad	60
5.3.2.2 Actividad de caza	65
5.3.2.3 Inicio de la actividad	65
5.3.3 Ritmos circadianos	69
5.3.3.1 Niveles de actividad	69
5.3.3.2 Duración media de los pasos	80
5.3.3.3 Actividad de caza	82
5.3.4 Variaciones individuales de la actividad	85
5.3.5 Relaciones del nivel de actividad con variables meteorológicas y con la disponibilidad de presas	89
5.3.5.1 Sonidos	89
5.3.5.2 Radio-seguimiento	92
5.4 DISCUSION	92
5.4.1 Uso del tiempo	92
5.4.1.1 Hibernación	92
5.4.1.2 Actividad invernal	94
5.4.1.3 Entrada y salida de la hibernación	95

5.4.1.4 Período de actividad (abril-septiembre)	96
5.4.1.5 Inicio de la actividad	101
5.4.2 Uso del hábitat	103
6 USO DEL ESPACIO	106
6.1 INTRODUCCION	106
6.2 MATERIAL Y METODOS	107
6.3 RESULTADOS	110
6.3.1 Areas de campeo	110
6.3.2 Centros de actividad	115
6.3.2.1 Número y tamaño de los centros de actividad	115
6.3.2.2 Uso de los centros de actividad	123
6.3.2.3 Desplazamientos	125
6.4 DISCUSION	126
6.4.1 Areas de campeo y distribución de los centros de actividad	126
6.4.2 Centros de actividad y desplazamientos	127
7 CONCLUSIONES	133
8 BIBLIOGRAFIA	136
9 APENDICES	148

INTRODUCCION

El Orden Chiroptera con unas 900 especies es, después de los roedores, el segundo más diverso entre los mamíferos. Además presenta una serie de peculiaridades que lo hacen sumamente interesante desde una perspectiva científica: capacidad de vuelo, orientación por ecolocación sumamente sofisticada, dinámica poblacional propia de grandes mamíferos, estrategias de ahorro energético mediante termorregulación, gregarismo, adaptaciones reproductivas como capacidad de almacenar los espermatozoides vivos durante meses en el útero, etc.

A pesar de estas circunstancias ha sido hasta hace poco tiempo uno de los grupos de mamíferos peor conocidos. Esto se ha debido sin duda a que su pequeño tamaño y sus costumbres nocturnas y reservadas han dificultado enormemente los estudios sobre estos animales (Hill y Smith, 1985). Por otra parte muchas especies son sumamente sensibles a las molestias lo cual unido al habitual gregarismo y a la extremadamente baja tasa reproductora, han hecho que estudios en los que es necesario extraer individuos o manipulaciones masivas (p. ej. anillamientos) hayan causado repercusiones negativas muy importantes en las poblaciones.

Durante mucho tiempo ha sido prácticamente imposible realizar estudios sobre su comportamiento fuera de los refugios mientras estaban activos, por lo que las investigaciones sobre aspectos bioecológicos de murciélagos se restringieron a los períodos de reposo diurno o a la hibernación y sobre todo en especies cavernícolas porque las colonias eran muy conspicuas y estables en el tiempo. La llegada de las redes japonesas supuso una pequeña revolución (Handley, 1967) porque permitieron capturar con relativa facilidad algunas especies (sobre todo las frugívoras) mientras volaban y así conseguir información de uso de hábitat, actividad, estado reproductivo, etc.

Los recientes avances tecnológicos han permitido desarrollar nuevos métodos para observar y detectar a los murciélagos gracias a los cuales se está en condiciones de abordar estudios impensables hace pocos años (Barclay y Bell, 1988). Por ejemplo existen visores nocturnos mediante multiplicadores de luz o con visión infrarroja con los que es posible realizar observaciones visuales en plena noche (Barclay y Bell, 1988), detectores de ultrasonidos con los que se perciben la presencia de murciélagos que además pueden ser identificados (Fenton, 1988), pequeños radiotransmisores susceptibles de ser transportados por los murciélagos que pueden indicar sus movimientos y

actividad (Wilkinson y Bradbury, 1988), etc.

Muchas de estas técnicas se encuentra en fase de desarrollo y están sufriendo constantemente cambios y mejoras por lo que en general no existe una metodología normalizada que sea utilizada de manera rutinaria por los investigadores (Kunz , 1988).

1.1 La especie

El murciélago hortelano, *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774), es un vespertiliónido de talla relativamente grande, el mayor del género *Eptesicus* (antebrazo de 46 a 55 mm, longitud del cuerpo 70 mm, envergadura de las alas 350 mm, peso de 15 a 35 g). Tiene un área de distribución muy amplia que abarca gran parte del Paleártico, desde Dinamarca, Gran Bretaña y Marruecos por el oeste, hasta Mongolia, Corea y Cachemira por el este. Está muy estrechamente emparentada con *Eptesicus fuscus* de América, hasta el punto de que en algunas ocasiones se les ha considerado coespecíficos (Koopman, 1982). Las relaciones taxonómicas con otras especies próximas de gran tamaño de Africa tropical (*E. platyops*) y austral (*E. hottentotus*) tampoco están bien establecidas (Ibáñez y Valverde, 1984; Schlitter y Aggundey, 1986).

Está considerado como un murciélago fisurícola que se refugia inicialmente en grietas de rocas y que ha sabido adaptarse perfectamente a refugios similares situados en diversos tipos de construcciones humanas (fisuras y resquicios como juntas de dilatación, etc.). Esto le ha permitido recientemente ampliar su área de distribución hacia el norte ocupando siempre refugios en casas (Baagøe y Jensen, 1973). Sólo de manera excepcional y posiblemente por períodos cortos de tiempo utilizan cavidades subterráneas. Se alimenta de insectos que captura en vuelo.

En Europa es una especie común, que habita zonas de baja altitud (generalmente por debajo de los 1000 m), asociada a lugares humanizados tanto urbanos como rurales. Desde 1985 en que se empezaron a encontrar casos de *E. serotinus* con rabia en diversos países de Europa se le considera como el principal portador y transmisor de un virus rábico (European Bat Lissavirus 1, EBL1) diferente a la rabia selvática presente en carnívoros (Pérez-Jordá *et al.*, en prensa).

A pesar de estas circunstancias (abundancia e interés sanitario) son muy escasos

los estudios sobre la ecología de esta especie en Europa (Block, 1950; Glas, 1981; Degn, 1983; Labeo y Voûte, 1983). Es probable que esto se haya debido a la dificultad de localizar sus refugios.

Desde 1983, personal de la Estación Biológica de Doñana había estado tomando datos de forma no sistemática de una importante colonia de esta especie. Al tener la oportunidad de realizar el doctorado se aprovecho esta circunstancia profundizando en el conocimiento de esta colonia.

Los objetivos del trabajo se centraron en estudiar la ecología temporal (actividad diaria y anual) y espacial (uso del espacio y hábitat) de la colonia de *E. serotinus* antes mencionada.

1.2 Organización de la tesis

Este trabajo se presenta estructurado en los siguientes capítulos:

- Breve descripción del área de estudio.
- Caracterización de las poblaciones de insectos voladores nocturnos de la zona.

Se trata de evaluar las variaciones estacionales en la disponibilidad de los recursos tróficos, lo cual es fundamental a la hora de explicar cualquier otro aspecto de la biología o ecología de la especie estudiada.

- Caracterización y fenología de los principales eventos que suceden en la colonia objeto de estudio. Fechas y niveles de ocupación del refugio, estructura de la población por sexos y edades, fechas de partos y lactancia, evolución de la condición física de los individuos, etc. La inaccesibilidad al interior del refugio y la necesidad de no molestar a la colonia durante los momentos críticos de la reproducción, impiden que en ocasiones los datos sean extensos.

- Actividad. Se ha estudiado la actividad diaria y su variación a lo largo del año teniendo en cuenta diferentes hábitats y clases de edad. Entre los aspectos tratados se encuentran el inicio de la actividad, la duración y la distribución de la actividad a lo largo de la noche. Este capítulo se ha llevado a cabo a nivel poblacional con detectores de ultrasonidos e individual con radioseguimiento. Por razones de metodología estadística, la información sobre la variación temporal y por hábitats obtenida con

detectores ha sido tratada conjuntamente. Por esta razón se incluye en la discusión un apartado de uso de los hábitats.

- Uso del espacio. Se han estudiado los desplazamientos de murciélagos provistos de emisores de radio. Se analizan varios parámetros relacionados con las áreas de campeo, centros de actividad utilizados, distancias recorridas, etc., así como su variación intra e interindividual, por edades y a lo largo del año.

CAPITULO 2:
AREA DE ESTUDIO

2.1 AREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo descrito en esta monografía se ha desarrollado en parte de los términos municipales de La Palma del Condado, Niebla y Villarrasa, todos pertenecientes a la provincia de Huelva. Las coordenadas geográficas son 37° 25' latitud norte, 6° 37' longitud oeste.

Un puente, situado sobre el río Tinto, es utilizado como refugio por la especie objeto de estudio en este trabajo: *Eptesicus serotinus*. El puente mide aproximadamente unos 150 m de longitud y está sustentado por ocho pilares. Cada uno de estos pilares (excepto dos) consta de cuatro juntas de dilatación. En conjunto existen 28 juntas de dilatación. Es en estas juntas donde se refugia *E. serotinus*. Otras especies de quirópteros también utilizan dichas juntas como refugio: *Pipistrellus pipistrellus*, *P. kuhlii*, *Miniopterus schreibersi* y *Tadarida teniotis*.

El puente se encuentra justo en el límite entre la comarca de El Condado y las primeras estribaciones de la sierra. El área en general está profundamente alterada. La zona agrícola de El Condado tiene un relieve más suave (entre los 30-70 m), dedicada a cultivos de secano (vid, cereal, girasol, olivar,...) . Por el contrario la zona de presierra presenta un relieve más abrupto (entre los 50 y 200 m), tiene vegetación natural muy transformada y está dedicada principalmente al pastoreo y a la producción maderera (eucaliptos) (ver figura 2.1). El río Tinto, que discurre por la zona, presenta unos niveles de contaminación por metales como hierro, plomo y zinc muy elevados, también tiene altas concentraciones de ácido sulfúrico lo que hace que el pH esté en torno a 2.5. La causa son las explotaciones mineras existentes río arriba. Las únicas formas de vida existentes son microorganismos (bacterias, algas, hongos, etc.) (López-Archilla *et al.* 1994).

A la hora de plantear este trabajo se han agrupado las unidades ambientales más representativas en cuatro grandes hábitats (figura 2.1). Estos son:

-Vegetación riparia: pequeños cursos de agua con al menos algunas charcas de carácter permanente, con una relativa abundante vegetación en sus riberas. El substrato arbóreo está formado por *Populus* spp., *Ulmus* spp. y *Salix* spp. El resto de la vegetación incluye entre sus especies más representativas a: *Nerium oleander*, *Rubus*



Figura 2.1.- Area de estudio con los distintos usos del suelo. El Puente es el refugio utilizado por los murciélagos. Los puntos indican los lugares de muestreo.

spp., *Arundo donax*, *Typha latifolia*, *Crataegus* spp. y *Chamaerops humilis*. A partir de aquí se le denominará Arroyo.

-Cultivos anuales de secano: extensiones de terreno dedicadas principalmente al cultivo de cereales y en menor medida de girasol. El ciclo de los cereales es el siguiente: siembra en el mes de diciembre, fructificación en marzo y siega en el mes de junio. A partir de aquí se le da el nombre de Cereal.

-Zonas no cultivadas: zonas de matorral y pastos generalmente repobladas con ejemplares del género *Eucalyptus* spp. También, dentro del substrato arbóreo, existen pies de pino piñonero (*Pinus pinea*). Dentro del matorral podemos encontrar mayoritariamente las siguientes especies: *Cistus ladanifer*, *C. monspeliensis*, *Lavandula* spp., *Rosmarinus officinalis*, *Daphne gnidium* y *Chamaerops humilis*. A partir de aquí se le denomina Eucaliptar.

-Olivar: extensiones de terreno dedicadas al cultivo del olivo (*Olea europaea*). El olivo florece en mayo, recolectándose el fruto durante el mes de diciembre. Durante el mes de agosto se tratan las plantaciones de olivo con insecticidas. A partir de aquí se le denomina Olivar.

Otros tipos de uso del suelo de escasa representación (frutales y erial) no se han considerado.

2.2 CLIMATOLOGIA

El clima de la zona es típico mediterráneo y se corresponde con el piso bioclimático termomediterráneo de Rivas Martínez (1982). Se caracteriza por la concentración de precipitaciones fuera de la época estival y por poseer temperaturas medias no extremas (figura 2.2). La precipitación anual media es de 676 mm, con un máximo durante los meses de noviembre a enero. Las temperaturas máximas corresponden a los meses de julio y agosto, con medias de 27.4 y 27.2°C respectivamente y precipitaciones inferiores a 5 mm. Las temperaturas medias más bajas corresponden a los meses de diciembre y enero, 11.5 y 10.7°C respectivamente (figura 2.2).

La evolución de las temperaturas medias y las precipitaciones durante el período

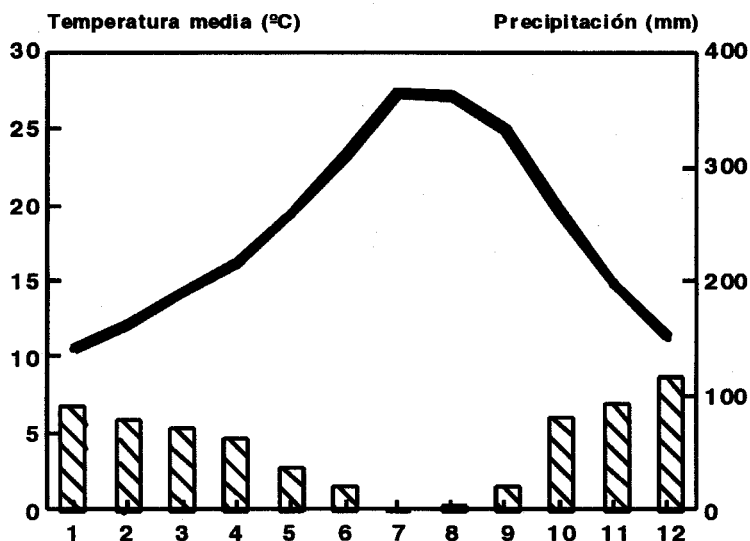


Figura 2.2.- Temperaturas mensuales medias (período 1970-1993) y precipitaciones mensuales medias (período 1955-1993) de la estación meteorológica de La Palma del Condado (Huelva).

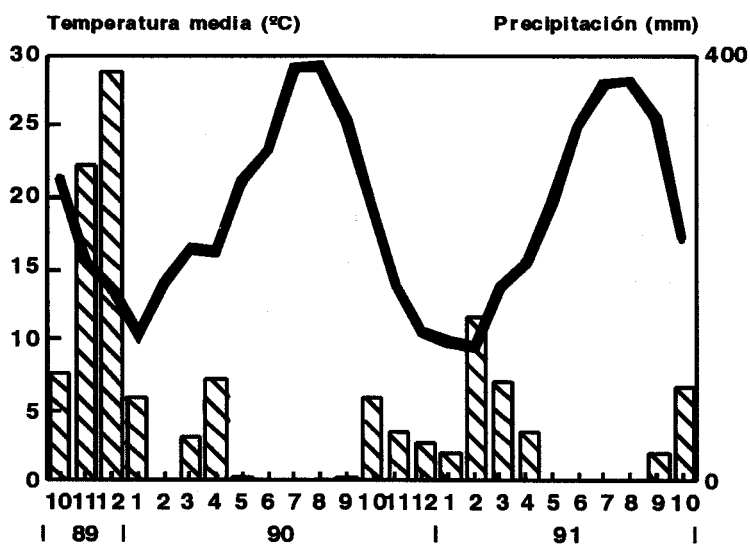


Figura 2.3.- Temperaturas medias y precipitaciones durante el periodo de estudio (octubre 1989 a octubre de 1991). Estación meteorológica de La Palma del Condado.

de estudio podemos verla en la figura 2.3. El invierno del 89-90 fue mucho más lluvioso y ligeramente más cálido que las medias expresadas en la figura 2.3. Las temperaturas y las precipitaciones de la primavera y el verano del 90 son muy similares a las de la media (figuras 2.2 y 2.3). Los primeros meses del invierno del 90-91 son menos lluviosos, mientras que en los meses de febrero y marzo las precipitaciones son sensiblemente más elevadas. La temperatura de dichos meses es ligeramente inferior a la media (figuras 2.2 y 2.3). La primavera y verano del año 91 es más seca (figuras 2.2 y 2.3).

Tabla 2.1. Variables meteorológicas seleccionadas del período 1983-1989. Estación meteorológica de La Palma del Condado.

		T. media °C	Precipitación (mm)
1983	Mayo	18.8	16.4
	Julio	26.3	0
	Septiembre	26.3	10.1
1984	Mayo	17.3	42.7
	Julio	30	0
	Septiembre	24.8	27.4
1985	Mayo	17.9	19.6
	Julio	27.6	0
	Septiembre	27.8	0
1988	Mayo	17.9	110.5
	Julio	27.4	11.3
	Septiembre	26.1	0
1989	Mayo	20.2	30.7
	Julio	29.7	0
	Septiembre	24.3	59.5

En la tabla 2.1 se dan algunos valores meteorológicos del período 1983-1989 del que se dispone de información adicional sobre la colonia de murciélagos.

CAPITULO 3:
EVOLUCION DE LAS POBLACIONES DE
INSECTOS



3.1 INTRODUCCION

La teoría del forrajeo óptimo afirma que la selección natural actúa sobre los hábitos alimenticios de los predadores de tal forma que se asegure un máximo balance energético -relación entre la energía consumida durante el período de caza y la proporcionada por la presa- (Schoener, 1971).

Bajo las condiciones de estacionalidad que caracterizan a los climas templados, los murciélagos insectívoros tienen que limitar los períodos en los que el requerimiento energético es máximo (gestación, lactancia,...), a aquellos en los que la abundancia del alimento y las condiciones térmicas sean óptimas para minimizar los costes energéticos. Esto hace que antes de abordar aspectos concretos de la ecología de *E. serotinus* sea necesario conocer la evolución de las poblaciones de sus presas.

Las peculiaridades que reviste el estudio de la dinámica poblacional de los insectos y su complejidad, dificultan la creación de modelos sencillos y fiables. Factores como el viento (Douthwaite, 1978)), la temperatura (Taylor, 1963), la lluvia (Green, 1962), la fase lunar (Williams, 1936), el diseño de la trampa (Muirhead-Thomson, 1991) y el tipo de luz (Vaishampayan, 1985) pueden afectar de forma considerable los muestreos.

El primer escollo con que nos encontramos a la hora de establecer los patrones de actividad de la comunidad de insectos es la elección del método de trampeo. Las trampas de luz son las que se utilizan con mayor profusión para muestrear insectos voladores nocturnos. La discusión sobre sus ventajas e inconvenientes ha sido objeto de numerosos trabajos (p. ej.: Muirhead-Thomson, 1991; Southwood, 1978). No obstante, esta técnica es adecuada para la obtención de medidas relativas de abundancia.

En este capítulo se pretende describir de forma aproximada cómo varía la abundancia de los insectos susceptibles de ser presas de *E. serotinus* a lo largo del día, de las estaciones y entre distintos hábitats.

3.2 MATERIAL Y METODOS

Se establecieron ocho puntos de muestreo, dos en cada uno de los hábitats más representativos del área de estudio, a saber: arroyo, cereal, eucaliptar y olivar. Cuatro

de estos puntos estaban en un radio de 1 km del refugio diurno, los cuatro restantes a una distancia media de 5 km.

En las estaciones se colocaron, a una altura aproximada de un metro, trampas de luz con dos tubos fluorescentes verticales de 8 W y 12 V, uno de luz blanca y el otro de luz negra (ultravioleta), dispuestos entre cuatro placas perpendiculares de plástico rígido transparente. Debajo de las placas, un embudo de plástico dirigía las capturas a una bolsa de tejido (un diseño similar a las trampas Pennsylvania o Texas descritas en Southwood, 1978).

Cada día se muestreaba en dos de las estaciones. En un período de dos semanas se muestreaban los ocho puntos.

El total de muestras asciende a 163 día-hábitat, comprendidos entre el 26-10-89 y el 23-7-91.

Las trampas de luz se conectaban, mediante la ayuda de un temporizador, de forma automática a la puesta del sol y se desconectaban manualmente a la salida del sol.

Dos horas después de la puesta del sol se recogían los insectos capturados en las dos estaciones de muestreo (período 1). La siguiente muestra se tomaba al amanecer (período 2). Este procedimiento no siempre fue posible llevarlo a cabo. En total se obtuvieron 250 muestras día-hábitat-período.

Los insectos capturados se introducían en un recipiente saturado con vapores de acetato de etilo para darles muerte. Después se congelaban a -20°C .

Posteriormente se contabilizaban el número de insectos presentes en cada muestra. Al mismo tiempo se eliminaban aquellos insectos que con seguridad no podían ser presas potenciales de *E. serotinus*, como son: los escasos insectos diurnos que pudieran haber caído en las trampas, los no voladores y aquellos de los que existe una mención expresa en la bibliografía científica como insectos que no entran a formar parte de la dieta de *Eptesicus fuscus*, que es una especie muy similar a la nuestra: dípteros y tricópteros que midiesen menos de 5 mm de longitud (Brigham, 1990).

Una vez concluido este proceso los insectos se introducían en una estufa, donde permanecían durante 48 h a una temperatura de 50°C , para posteriormente ser pesados (balanza Mettler AE 240, ± 0.00001 g).

La variable 'número de insectos' se calculaba dividiendo el número absoluto de insectos por el número de horas de cada período para así eliminar las variaciones en

duración de los períodos y de las noches.

Para poder contar con una muestra suficiente se agruparon los meses de los diferentes años por estaciones, quedando de la siguiente manera:

- Invierno: meses comprendidos entre noviembre y marzo,
- Primavera: meses abril y mayo,
- Verano: meses junio, julio y agosto,
- Otoño: meses septiembre y octubre.

Tabla 3.1. - Número de muestras en cada una de las estaciones y hábitats.

	Arroyo	Cereal	Eucaliptar	Olivar
Invierno	15	11	12	16
Primavera	12	8	9	11
Verano	12	11	12	11
Otoño	7	5	5	6

Dada la gran variación existente entre los meses, para el reordenamiento de los datos se tomó como criterio el ciclo biológico de *E. serotinus*. Así, la primera estación correspondería a la hibernación, la segunda a la gestación, la tercera a la lactancia, y la cuarta a la preparación para la hibernación. El número de muestras para cada hábitat y estación se resumen en la tabla 3.1.

A las variables 'número de insectos' (más uno) y peso medio (peso en gramos de los insectos de cada muestra dividido por su número) se les aplicó una transformación logarítmica (base 10) para normalizar su distribución.

Como valores medios de cada una de estas variables se calculó la media geométrica.

Como variables atmosféricas se utilizaron la temperatura máxima (Tmax), la temperatura mínima (Tmin) y la precipitación acumulada durante los 30 días previos al muestreo (lluvia).

Para los análisis estadísticos se han utilizado los siguientes procedimientos del SAS (1989): análisis de varianza y covarianza PROC GLM, estimación de la varianza de cada uno de los componentes de un modelo factorial PROC VARCOMP, correlación PROC CORR y regresión PROC REG.

3.3 RESULTADOS

De la figura 3.1 se puede extraer la siguiente información:

- el número de insectos de la zona de estudio presenta unos niveles muy bajos durante los meses noviembre a marzo,
- a partir de abril su número asciende paulatinamente, alcanzando el máximo durante los meses de julio y septiembre (de la inflexión que sufre la línea durante el mes de agosto no se puede decir mucho, pues tan sólo existe una muestra),
- el peso medio de los insectos es superior durante los meses en los que su número es inferior,
- todos los valores medios presentan rangos de variación considerables.

3.3.1 Variación por estaciones y hábitats

Una vez agrupados los datos por estaciones, el modelo factorial, en el que la estación del año y el hábitat son los factores, es significativo, tanto para el 'número de insectos', como para el peso medio. Además, no existen interacciones entre estos dos factores ($F=13.69$, g.l.=15, $p<0.0001$; $F=11.74$, g.l.=15, $p<0.0001$).

Sin embargo, es muy diferente el efecto que tienen la estacionalidad y el hábitat sobre la varianza total del modelo. Así, la estimación de la varianza de cada uno de los componentes de este modelo factorial, donde el 'número de insectos' es la variable dependiente, demuestra que mientras la estación del año explica un 57.6% de la varianza total, el hábitat tan sólo explica el 8%. Estos resultados son similares en el caso de la variable peso medio.

El estudio de los grupos homogéneos (tabla 3.2), obtenidos tras realizar un prueba de Tukey, nos permite establecer la existencia de dos épocas: una que corresponde a los meses 11-3, donde el 'número de insectos' es muy bajo y tienen un mayor peso medio; otra, correspondiente a los meses 4-10, con una gran cantidad de insectos, en donde predominan los insectos de pequeño tamaño. El mayor contingente de insectos aparece durante el otoño, mientras que el menor ocurre durante el invierno. Y con respecto al peso medio, es el invierno el que presenta unos valores superiores, mientras que durante el verano son muy pequeños.

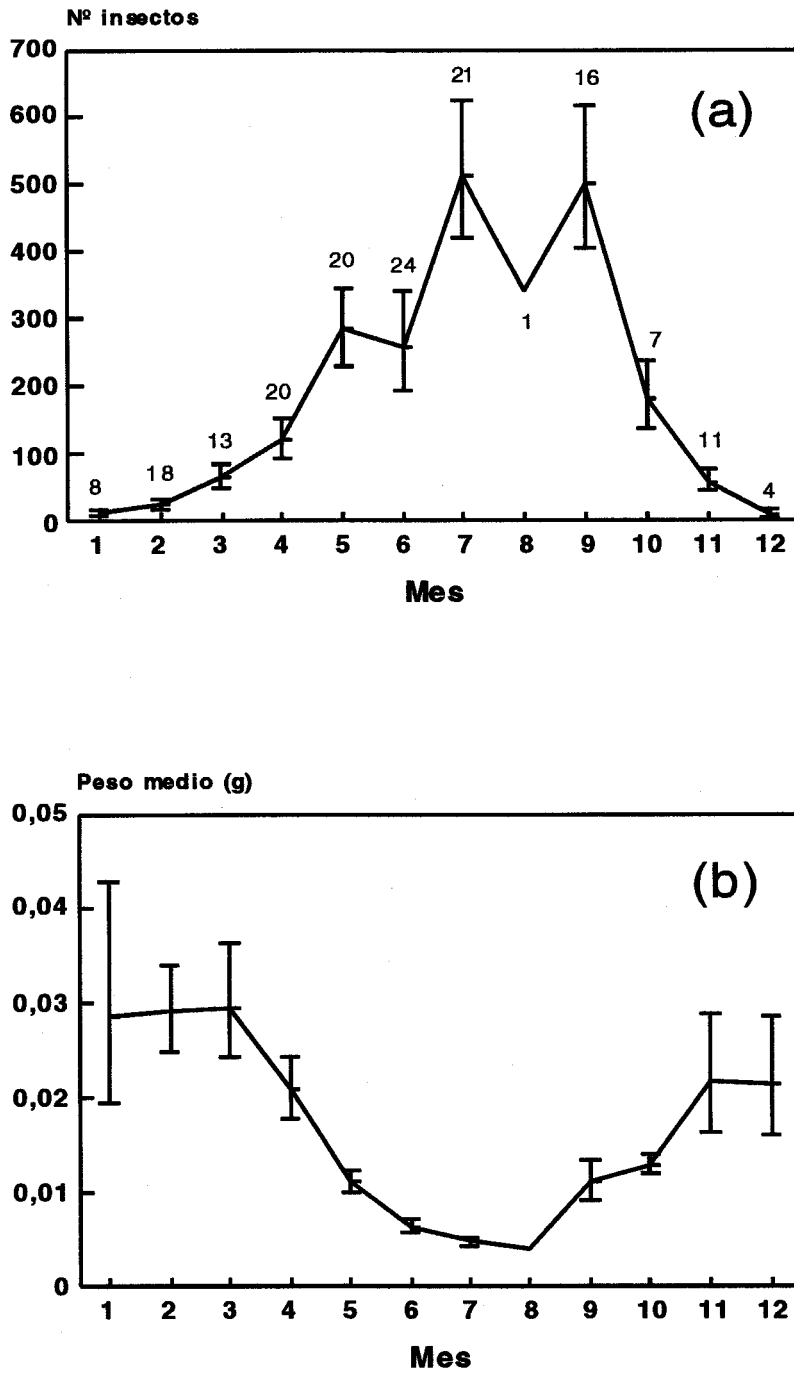


Figura 3.1.- (a) Variación mensual de la media geométrica del 'número de insectos' ± 1 error estandar. (b) Variación mensual de la media geométrica del peso medio ± 1 error estandar. El tamaño de cada muestra mensual (igual en ambos casos) aparece sobre la curva (a).

En cuanto a los hábitats (tabla 3.2), también se pueden establecer dos grupos: el cereal, con pocos insectos, y otro grupo formado por el resto de hábitats. De todas formas, cabe mencionar que, dentro de este grupo, es el eucaliptar el que presenta mayor 'número de insectos'. Si nos referimos al peso medio de éstos en cada uno de los diferentes hábitats, observaremos que el arroyo y el olivar tienen insectos de tamaño medio mayor al del cereal y eucaliptar.

Tabla 3.2.- Valores medios del 'número de insectos' (inse) y del peso medio (peso) por estaciones del año y hábitats. Se muestra la media aritmética (media) y la desviación típica (DT) de la transformación logarítmica de las anteriores variables. También se representa la media geométrica (MG) -las unidades en el caso de la variable peso medio son gramos- y el número de muestras (N). Los grupos homogéneos (Gr.H.) para las transformadas logarítmicas se unen en columnas mediante asteriscos (prueba de Tukey, $\alpha=0.05$).

Variable	Factor	Media	N	MG	DT	Gr.H.	
log(inse)	Estación						
	Invierno	1.467	54	29.4	0.581	*	
	Primavera	2.262	40	182.7	0.483		*
	Verano	2.547	46	352.5	0.544		*
	Otoño	2.564	23	366.4	0.402	*	*
	Hábitat						
	Arroyo	2.165	46	146.2	0.738	*	*
	Cereal	1.788	35	61.4	0.828	*	
	Eucaliptar	2.418	38	261.8	0.393		*
	Olivar	2.087	44	122.2	0.675	*	
log(peso)	Estación						
	Invierno	-1.569	54	0.027	0.350		*
	Primavera	-1.820	40	0.015	0.299		*
	Verano	-2.259	46	0.006	0.222	*	
	Otoño	-1.938	23	0.011	0.279		*
	Hábitat						
	Arroyo	-1.775	46	0.017	0.415		*
	Cereal	-1.958	33	0.011	0.470	*	*
	Eucaliptar	-2.015	38	0.010	0.276	*	
	Olivar	-1.819	44	0.015	0.383		*

Estos valores medios en cierta manera enmascaran la diferente evolución de cada hábitat en cada estación del año. Así, en la figura 3.2 podemos observar como durante el invierno el eucaliptar es el que significativamente tienen más cantidad de insectos ($F=7.12$, g.l.=3, $p=0.0004$); que durante la primavera sigue siendo este hábitat el que presenta niveles superiores, aunque la diferencia no es significativa, mientras que el cereal es el que significativamente tiene menos insectos ($F=4.62$, g.l.=3, $p=0.0078$). Durante el resto del año las diferencias no son significativas, debido principalmente al amplio rango de variación existente, sin embargo, si que parece interesante apuntar que el cereal es el que siempre mantiene la menor cantidad de insectos, mientras que durante el verano es el arroyo el que presenta mayores niveles.

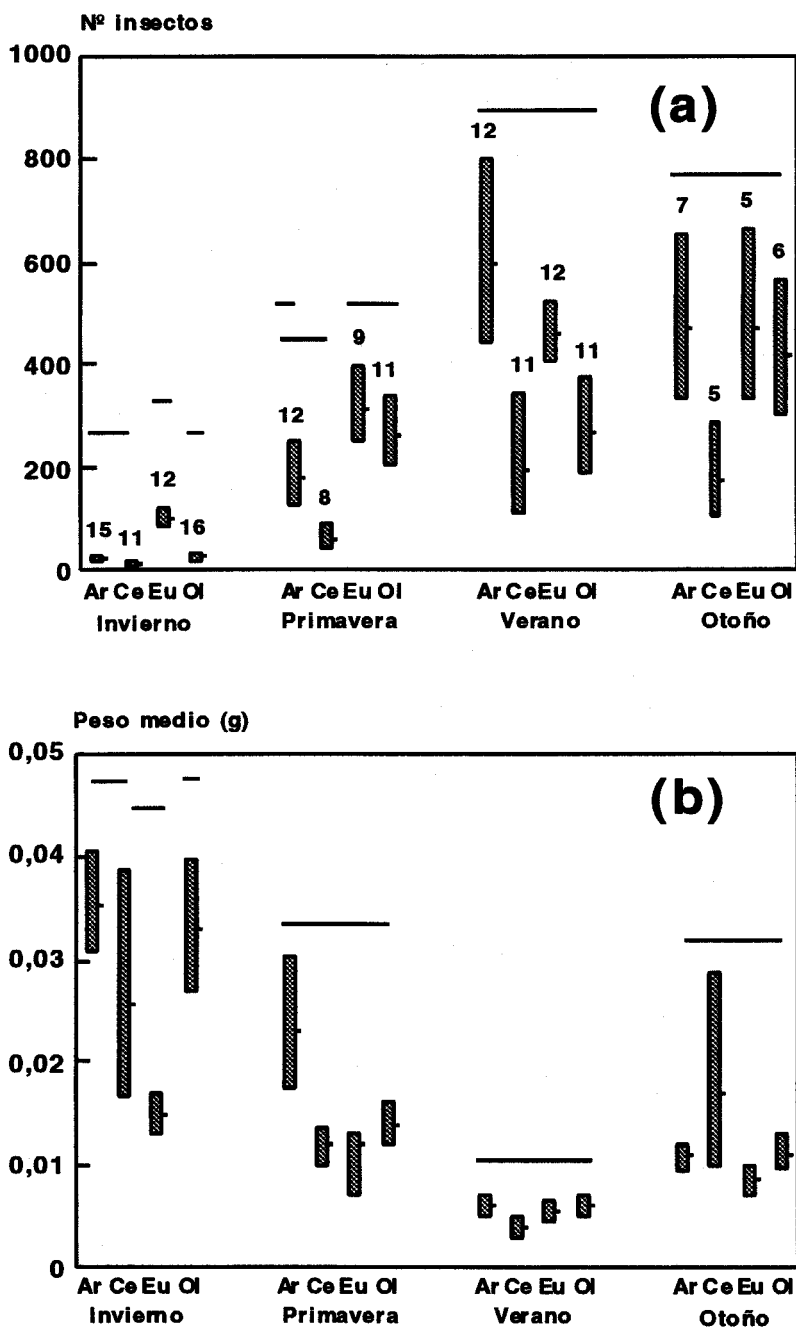


Figura 3.2.- (a) Variación estacional y por hábitats de la media geométrica del 'número de insectos' \pm 1 error estandar. (b) Variación estacional y por hábitats de la media geométrica del peso medio \pm 1 error estandar. Las líneas horizontales unen grupos homogéneos (prueba de Tukey). El tamaño de cada muestra (igual en ambos casos) aparece debajo de estas líneas. Ar=arroyo; Ce=cereal; Eu=eucaliptar; Ol=olivar.

En lo referente al peso medio cabe decir que a excepción del otoño, durante el cual es el cereal el que presenta un peso medio superior, el resto del año es el arroyo el que se caracteriza por presentar mayor peso medio. El eucaliptar es, a excepción del verano, el hábitat en donde el peso medio de los insectos es menor. Sin embargo, y al igual que en el caso de la variable 'número de insectos', sólo se detectan diferencias significativas durante el invierno ($F=3.40$, $g.l.=3$, $p=0.0251$), siendo el eucaliptar el que significativamente presenta un menor peso medio (aunque no se distingue del cereal dada la gran variación del éste). El arroyo y el olivar son los lugares que mayor variación sufren (figura 3.2).

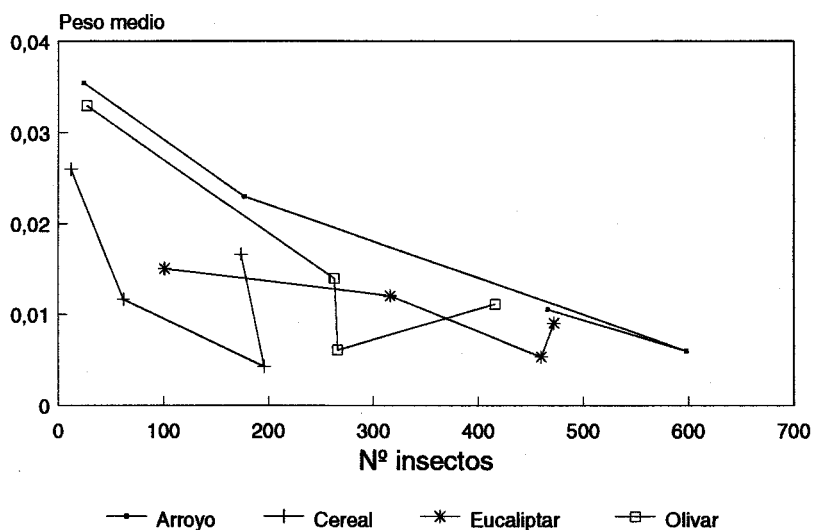


Figura 3.3.- Variación estacional de las variables 'número de insectos' y peso medio en los distintos hábitats. Las líneas unen los valores de las sucesivas estaciones. La primera estación (izquierda) es el invierno.

Si observamos la figura 3.3 nos daremos cuenta que para cualquier 'número de insectos' el arroyo y el olivar son los que presentan los tamaños superiores. En todos los casos el tamaño disminuye progresivamente hasta alcanzar el mínimo en verano. En mayor o menor medida durante el otoño el peso medio aumenta en todos los casos.

Hasta este momento hemos hablado de los valores medios. Para determinar si existe heterogeneidad en la variabilidad relativa entre las estaciones y hábitats se ha utilizado una variante del método de Levene propuesto por Sokal y Braumann (1980)

(ver explicación más detallada en el Capítulo Colonia). El resultado es que los niveles de variación del 'número de insectos' de las diferentes estaciones del año no es significativamente diferente ($F=1.69$, $g.l.=3$, $p=0.1706$), mientras que si que existe una variabilidad significativamente diferente entre los diversos hábitats considerados ($F=6.16$, $g.l.=3$, $p=0.0005$), siendo el eucaliptar el que menor variación presenta (tabla 3.2).

Cada día se muestreaba insectos en dos hábitats, existiendo una clara correlación en la cantidad de ejemplares capturados en cada uno de ellos ($r=0.672$, $p<0.0001$, $N=77$). Sin embargo, parece ser que esta relación no se mantiene en todas las estaciones del año. Así, sólo en el invierno ($r=0.397$, $p=0.0497$, $N=25$) y la primavera ($r=0.460$, $p=0.0414$, $N=20$) existe una correlación significativa, aunque éstas no son significativamente diferentes de las "r" del verano y el otoño. Esto podría sugerir que la cantidad de insectos presentes en un determinado lugar es menos predecible durante el verano y el otoño.

3.3.2 Relación con variables meteorológicas

La correlación entre el logaritmo del 'número de insectos' y diversas variables atmosféricas es la siguiente: T_{max} $r=0.749$; T_{min} $r=0.696$; lluvia $r=-0.367$; $p=0.001$, $N=163$. El modelo de regresión lineal, donde la temperatura máxima es la variable independiente, es el modelo más simple que mayor varianza absorbe ($R^2=0.562$, $p<0.0001$, $N=163$). Sin embargo, el modelo cuadrático (para la misma variable independiente) explica un poco más de varianza y además parece tener un mayor sentido biológico dadas las características ambientales en que nos movemos (la T_{max} puede llegar a ser un factor limitante). El modelo $\log('número\ insectos' + 1) = -0.78 + 0.15T_{max} - 0.001T_{max}^2$ es el que mayor porcentaje de varianza absorbe ($R^2=0.586$, $p=0.0028$, $N=163$). Se puede observar que conforme aumenta la temperatura el 'número de insectos' aumenta (figura 3.4). Sin embargo, a altas temperaturas ($>40^{\circ}C$) esta tendencia se invierte.

Sin embargo este comportamiento varía de un hábitat a otro. Así, mientras que en el arroyo el modelo explica el 79% de la varianza ($R^2=0.789$, $p<0.0001$, $N=46$), en

el cereal es el 58% ($R^2=0.578$, $p<0.0001$, $N=35$), en el eucaliptar el 65% ($R^2=0.645$, $p<0.0001$, $N=38$) y en el olivar el 70% ($R^2=0.702$, $p<0.0001$, $N=44$).

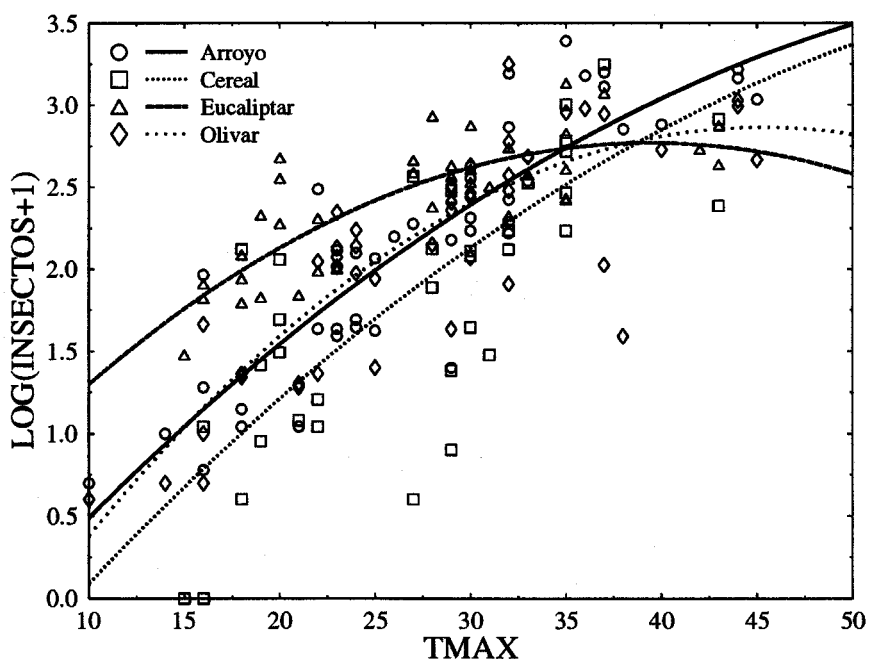


Figura 3.4.- Curvas de regresión de segundo grado, para cada hábitat, del log ('número de insectos'+1) respecto a la temperatura máxima (Tmax).

El análisis de covarianza (modelo lineal) demuestra que la pendiente del olivar y el arroyo es la misma, siendo diferentes todas las demás ($F=74.28$, $g.l.=4$, $p<0.0001$).

En la figura 3.4 podemos observar como el eucaliptar presenta mayor 'número de insectos' a bajas temperaturas, lo cual refrenda lo ya dicho con anterioridad. También cabe destacar la mayor estabilidad del eucaliptar. A temperaturas cercanas a los 30°C todos los hábitats se comportan de forma muy similar. Sin embargo, a temperaturas altas (>40°C) los contingentes de insectos del eucaliptar y el olivar decaen, mientras que en el arroyo y el cereal parecen seguir creciendo. Otro hecho ya destacado y que también se puede deducir del estudio de esta gráfica es la menor presencia de insectos en el cereal.

La correlación entre el logaritmo del peso medio y las variables atmosféricas es

el siguiente : $T_{max} r=-0.673$; $T_{min}=-0.612$; $lluvia=0.478$; $p<0.0001$, $N=160$. El modelo $\log(\text{peso medio})=-1.25-0.03T_{max}+0.002lluvia$ es el que mayor porcentaje de varianza absorbe ($R^2=0.482$, $p<0.0001$, $N=160$). Dentro de este modelo la T_{max} explica el 45% ($R^2=0.452$, $F=131.253$, $p<0.0001$), mientras que la variable lluvia el 3% ($R^2=0.029$, $F=9.084$, $p=0.003$).

Sin embargo este comportamiento varía de un hábitat a otro. Así, mientras que en el arroyo el modelo explica el 66% de la varianza ($R^2=0.663$, $p<0.0001$, $N=46$), en el cereal es el 37% ($R^2=0.375$, $p<0.0001$, $N=33$), en el eucaliptar el 63% ($R^2=0.626$, $p<0.0001$, $N=38$) y en el olivar el 58% ($R^2=0.577$, $p<0.0001$, $N=44$). En el cereal y el eucaliptar la variable lluvia no entra en el modelo (método "stepwise").

3.3.3 Variación a lo largo de la noche

En lo que se refiere a los dos períodos de la noche se puede destacar que el primer período presenta mayor 'número de insectos' ($\bar{X}=1.305$, $DT=0.672$, $MG=20.2$, $N=98$) y menor peso medio ($\bar{X}=-1.548$, $DT=0.431$, $MG=0.028$, $N=98$), que el segundo período ($\bar{X}=1.130$, $DT=0.541$, $MG=13.5$, $N=152$; $\bar{X}=-1.274$, $DT=0.591$, $MG=0.053$, $N=152$). Esas diferencias son significativas tanto en el 'número de insectos' ($F=10.97$, $g.l.=31$, $p<0.0001$), como en el peso medio ($F=3.71$, $g.l.=31$, $p<0.0001$).

La existencia de las interacciones estación-período y estación-hábitat (esta última no constatada en el anterior análisis), en el modelo donde la variable dependiente es el 'número de insectos', puede deberse a que la distribución de las muestras sea contagiosa. Ya se indicó en el apartado material y métodos que no siempre fue posible tomar las muestras por períodos. Siendo esta deficiencia más acusada durante las estaciones estival y otoñal.

La estimación de la varianza de cada uno de los componentes de este modelo factorial demuestra que mientras para el 'número de insectos' la estación del año explica un 45.9% de la varianza total, el hábitat y el período tan sólo explican el 8.7% y el 1.7% respectivamente. En el caso de la variable peso medio los porcentajes son los siguientes: 19%, 4% y 9.8%.

Existen diferencias significativas entre el 'número de insectos' del primer y del

segundo período durante la primavera ($F=8.14$, $g.l.=1$, $p=0.0059$), el verano ($F=38.99$, $g.l.=1$, $p<0.0001$) y el otoño ($F=5.44$, $g.l.=1$, $p=0.0258$). Si observamos las variaciones en el 'número de insectos' a lo largo de las estaciones (tabla 3.3), veremos que mientras el primer período aumenta considerablemente, el segundo apenas varía. Durante el otoño este segundo período parece tener un peso más importante. Sin embargo, no existen estas diferencias significativas dentro de cada hábitat.

Tabla 3.3.- Valores medios del 'número de insectos' (inse) y del peso medio (peso) por estaciones del año, hábitats y períodos de la noche (Per). Se muestra la media aritmética (media) y la desviación típica (DT) de la transformación logarítmica de las anteriores variables. También se representa la media geométrica (MG) -la unidad es el gramo en la variable peso medio- y el número de muestras (N).

Variable	Factor	Per	Media	N	MG	DT	
log(inse)	Estación Invierno	1	0.816	49	6.6	0.436	
		2	0.714	47	5.2	0.507	
	Primavera	1	1.666	24	46.4	0.593	
		2	1.270	38	18.6	0.492	
	Verano	1	1.965	12	92.3	0.250	
		2	1.219	44	16.6	0.391	
	Otoño	1	1.875	13	74.7	0.362	
		2	1.578	23	37.9	0.367	
	Hábitat Arroyo	1	1.372	30	23.5	0.712	
		2	1.094	43	12.4	0.579	
	Cereal	1	0.901	18	7.9	0.667	
		2	0.850	32	7.1	0.422	
	Eucaliptar	1	1.535	21	34.3	0.492	
		2	1.299	36	25.1	0.388	
	Olivar	1	1.322	29	21.0	0.661	
		2	1.150	41	14.1	0.594	
	log(peso)	Estación Invierno	1	-1.313	46	0.049	0.451
			2	-0.957	45	0.110	0.718
Primavera		1	-1.631	24	0.023	0.235	
		2	-1.170	38	0.068	0.452	
Verano		1	-2.910	12	0.012	0.260	
		2	-1.532	44	0.029	0.275	
Otoño		1	-1.888	13	0.013	0.203	
		2	-1.568	23	0.027	0.628	
Hábitat Arroyo		1	-1.419	30	0.038	0.424	
		2	-1.127	43	0.075	0.595	
Cereal		1	-1.661	15	0.022	0.484	
		2	-1.399	30	0.040	0.611	
Eucaliptar		1	-1.650	21	0.022	0.316	
		2	-1.463	36	0.034	0.505	
Olivar		1	-1.548	29	0.028	0.465	
		2	-1.169	41	0.068	0.597	

En cuanto al peso medio, el rango de variaciones durante el año es mayor para el segundo período. Además, el segundo período siempre presenta mayor peso medio en todas las estaciones, siendo estas diferencias significativas durante el invierno ($F=8.05$, g.l.=1, $p=0.0056$), la primavera ($F=21.29$, g.l.=1, $p<0.0001$) y el verano ($F=18.24$, g.l.=1, $p<0.0001$). Dentro de cada hábitat sólo existen diferencias significativas, entre los períodos, en el arroyo ($F=5.33$, g.l.=1, $p=0.0239$) y el olivar ($F=8.19$, g.l.=1, $p=0.0056$). El segundo período siempre tiene el mayor peso medio (tabla 3.3).

3.4 DISCUSION

Los insectos, animales pequeños de corta vida y extremadamente abundantes, presentan una amplia variedad de adaptaciones estacionales. La presencia de una elevada variabilidad genética posibilita la existencia de diferentes fenofases en un mismo año o en años sucesivos. Consecuentemente al realizar los modelos estacionales para comunidades de insectos se debe en cuenta esta gran variación (Bradshaw, 1974).

En cuanto a la técnica de muestreo es de sobra conocido que no existe un sólo método de captura capaz de dar una imagen fiel del conjunto de poblaciones de insectos que existen en un hábitat determinado.

Una de las grandes ventajas de las trampas de luz, -además de ser la técnica que ha sido utilizada con mayor frecuencia-, es que permite la captura de una gran cantidad de individuos y una amplia variedad de especies (Muirhead-Thomson, 1991). Sin embargo, Southwood (1978) considera que aunque estadísticamente es aconsejable un tamaño de muestra grande, le parece imprudente asumir que estas mayores capturas tengan un valor biológico superior.

A pesar de todo esto consideramos que los resultados obtenidos pueden al menos ofrecernos una imagen de conjunto de los procesos espacio-temporales que afectan a las poblaciones de insectos.

Si incluimos en el total de captura los dípteros y tricópteros de menos de 5 mm, entonces la cantidad de insectos trampeada en nuestra zona de estudio evoluciona como

los patrones descritos por Herrera (1980) y Jordano (1984) para muestreos de insectos diurnos y nocturnos, voladores y terrestres, en localidades de clima mediterráneo extremo; alcanzándose el máximo de capturas en el mes de mayo y otro segundo máximo relativo en el mes de septiembre. Sin embargo, la pendiente de descenso estival no es tan pronunciada como en estos dos casos. Esta depresión estival viene condicionada por la época de sequía que caracteriza a dicho clima. En el sur de Francia con clima no estrictamente mediterráneo y veranos más suaves, el máximo se desarrolla en el mes de junio, manteniéndose en un alto nivel durante gran parte del verano (Obeso, 1985). Conforme ascendemos latitudinalmente este pico de máxima actividad se desplaza todavía más. Así, en una localidad de Escocia la mayor cantidad de insectos se captura durante el mes de agosto (Williams, 1961).

Si como hemos visto en el apartado Material y Métodos eliminamos los dípteros y tricópteros de menos de 5 mm, que no forman parte de la dieta de *E. serotinus*, el pico aparece en los meses de julio y septiembre. Es en estos meses, que corresponden con la fase final de la lactancia y el inicio del acopio de grasas para la hibernación respectivamente, cuando los requerimientos energéticos de los quirópteros son máximos (Kurta *et al.*, 1989).

La relación existente entre la composición y estructura del hábitat y su entomofauna asociada ha sido puesta de manifiesto en repetidos trabajos (ver revisión en Zamora, 1987). Así, el eucaliptar, hábitat que parece presentar una mayor complejidad estructural con un estrato arbustivo más desarrollado, es el que mantiene el mayor número de individuos y es más estable a lo largo del año. Por lo contrario, el hábitat más simple, más manejado y sujeto a mayores oscilaciones, -el cereal-, es el que menor 'número de insectos' presenta. De todas formas cabe remarcar que las diferencias entre los hábitats no son siempre significativas y que la aportación de éstos a la varianza total del modelo es muy baja en comparación con la estacionalidad.

Los cambios en el tamaño de los insectos se ven afectados por la estacionalidad (Obeso, 1985), por diferencias climáticas entre localidades (Janzen y Schoener, 1968) e incluso se observan estos cambios según las horas del día (Elton, 1973).

Aunque el peso medio tal vez no constituye por si mismo un parámetro eficaz para expresar los cambios en tamaño, sí nos proporciona una idea del grado de

subdivisión mostrado por la biomasa total (Herrera, 1980).

Nuestros resultados indican que en verano el peso medio del insecto correspondería a un animal de pequeño tamaño y durante el invierno este tamaño sería sensiblemente mayor. Esto contradice lo descrito por Herrera (1980). Este autor sugiere que las extremas condiciones de temperatura a que se ven sometidos los insectos a nivel del suelo durante el verano podrían limitar el tamaño de los mismos, eliminándose las formas pequeñas, ya que éstas difícilmente podrían mantener un balance hídrico adecuado. Sin embargo, estas diferencias también podrían ser atribuidas a los diferentes métodos de trapeo utilizados, ya que mientras que Herrera (1980) captura básicamente insectos terrestre, nosotros trampeamos insectos voladores y que además son nocturnos.

En cuanto al mayor peso medio de los insectos durante la época invernal, éste podría ser explicado por limitaciones termorreguladoras. Tauber et al. (1986) comentan que la presencia de insectos pequeños y oscuros se vería favorecida durante las épocas frías. Pero este autor hace referencia a insectos diurnos, insectos que con estas características podrían calentarse con facilidad; pero es posible que las formas de mayor tamaño pudiesen mantener una temperatura corporal adecuada durante el período nocturno.

Por otra parte, y como ya hemos comentado, la variable peso medio no es un buen indicador de la variedad de formas existentes, siendo necesario para un análisis más detallado, un estudio de la frecuencia de aparición de las diversas tallas de insectos presentes en las muestras.

Varios autores han constatado la existencia de ritmos de actividad diarios en los insectos (Williams, 1961; Taylor, 1973; Fellers, 1989). En el caso concreto de los insectos nocturnos existe un pico máximo de actividad durante las dos primeras horas de la noche (Bradbury y Vehrencamp, 1976). Este patrón se repite en nuestros resultados, siendo los insectos del primer período más numerosos y de menor peso medio.

La presencia de un grupo taxonómico en un período determinado de su ciclo estacional se ve afectada por numerosos factores, tanto abióticos como bióticos. Es obvio que la temperatura corporal de los insectos está determinada por la externa, variando sus procesos fisiológicos directamente con la temperatura del medio. Así, los

cambios estacionales y diarios influyen profundamente en el 'número de insectos' presentes. El clima condiciona cambios poblacionales (Varley *et al.*, 1973).

En diversos trabajos se han descrito modelos de regresión múltiple que interpretan las variaciones poblacionales en base a varias variables meteorológicas (Davidson y Andrewartha, 1978; Haufe y Burgess, 1956; Williams, 1961).

La temperatura es el factor que más afecta al 'número de insectos' presentes en un momento dado (Taylor, 1963). Este número depende de la densidad de población y de los niveles de actividad (Williams, 1940).

Tras relacionar el logaritmo del 'número de insectos' con diversas combinaciones de variables meteorológicas, el modelo que mayor varianza explicaba era aquel cuya variable independiente era la temperatura máxima del día de muestreo y que seguía la curva de un polinomio de segundo grado. La aparición de un componente cuadrático en el modelo está justificada en que la temperatura máxima puede actuar como factor limitante en nuestras latitudes. Ya Williams y Osman (1960), en sus experiencias en Egipto, determina que el coeficiente de regresión es negativo durante los meses de temperatura media más elevada (29-34°C). En nuestro caso la curva empieza su declive con temperaturas máximas superiores a los 40°C. Las diferentes tendencias que tienen las curvas de cada uno de los hábitats en ese tramo, puede deberse a la diferente oferta de microhábitats que existan en cada medio concreto, y que, en algunos casos, posibilite al insecto disminuir el efecto de las extremas condiciones externas (como podría ser el caso del arroyo).

El porcentaje de varianza explicada por nuestro modelo (59%) es muy similar al encontrado por Williams (1961). Este autor utiliza como variables independientes la temperatura a la puesta del sol, la temperatura mínima del día y el recorrido efectuado por el viento durante el período de muestreo. El modelo así configurado explica el 57% de la varianza.

Con todo esto podríamos concluir que:

-existe una importante variación estacional, siendo los insectos, -considerando sólo aquellos que pudiesen ser presas potenciales-, más numerosos y de menor tamaño durante el verano y el otoño;

-el efecto producido por el hábitat es escaso, así como las diferencias entre los

mismos;

-los hábitats arroyo y olivar parecen presentar una relación número/tamaño *a priori* más ventajosa, mientras que el eucaliptar parece ser más estable y predecible;

-existen diferencias importantes entre el 'número de insectos' y su peso medio en cada uno de los dos períodos nocturnos considerados.

CAPITULO 4:
EVOLUCION Y ESTRUCTURA DE LA
COLONIA

4.1 INTRODUCCION

Los murciélagos son animales generalmente gregarios que pueden llegar a formar colonias muy numerosas. La estructura y composición de estas colonias varían estacionalmente en función de los diferentes eventos biológicos y de los requerimientos energéticos de los sexos. Además la capacidad de termorregulación de estos animales hace que los procesos biológicos estén muy influenciados por las variaciones ambientales.

En este contexto el objetivo de este capítulo es establecer la fenología de una serie de eventos que sufre la colonia mientras utiliza el Puente como refugio. Entre estos se encuentran: reproducción (gestación, partos y lactancia), ocupación y abandono del refugio, composición de la colonia y variación de la condición física.

El disponer de esta información es fundamental para situar y comprender el funcionamiento de la colonia y así poder abordar el estudio de aspectos ecológicos concretos que se llevarán a cabo en los capítulos posteriores.

4.2 MATERIAL Y METODOS

Durante los años 1983-1993 se ha visitado de manera no siempre regular el Puente con objeto de censar los murciélagos que lo ocupaban. Los años de los que existe información mensual completa o casi son 83, 84, 88, 89, 90, 91, 92 y 93.

En cada visita se revisaba cada una las juntas de dilatación que utilizan como refugio, anotándose el número de la grieta, la especie presente (aunque en este trabajo sólo consideraremos a los representantes de la especie *E. serotinus*), el número de individuos y, dependiendo de que cantidad de murciélagos hubiese en la grieta, el tamaño del grupo. Se consideraron cuatro tipos de grupos:

- Individuos solitarios.
- Grupos pequeños: entre 2 y 10 murciélagos.
- Grupos medianos: entre 11 y 20 murciélagos.
- Grupos grandes: más de 20 murciélagos.

Los censos se realizaron en la misma porción del día (tarde) para evitar las

posibles alteraciones que provoca el ciclo de actividad diurno de los murciélagos y conseguir así censos comparables.

El número total de individuos censados no es exacto. La causa de esta inexactitud se debe a la dificultad de contar (no se pueden ver, ya que los primeros tapan a los restantes ejemplares) el número de murciélagos presentes en cualquier grupo numeroso que se encuentre en alguna de las juntas de dilatación.

A lo largo del año (con la excepción de la última fase de la gestación y la primera de la lactancia, con objeto de reducir molestias) también se llevaron a cabo capturas de alguno de estos murciélagos. Cada animal capturado se anillaba (Lambournes Ltd.) y era anotado el sexo, el estado reproductor, la edad, la longitud del antebrazo, el peso y el desgaste de los caninos superiores (clasificados en cuatro categorías). Para medir la longitud del antebrazo se utilizaba un calibre (± 0.1 mm) y para el peso un dinamómetro (Pesola, ± 0.5 g).

Las capturas se realizaron a última hora de la tarde porque en esos momentos los animales presentan los tractos digestivos vacíos y por lo tanto tienen pesos comparables. Las capturas se llevaron a cabo al salir los murciélagos de sus refugios bien voluntariamente u obligándoles mediante diversos utensilios, haciéndoles caer en trampas de mallas o plástico construídas exprefeso para este refugio.

Para los análisis estadísticos se utilizaron los siguientes procedimientos del SAS (1989): análisis de varianza paramétrico y no paramétrico PROC GLM y PROC RANK, estimación de la varianza de cada uno de los componentes de un modelo factorial PROC VARCOMP, correlación PROC CORR y para las tablas de contingencia PROC FREQ.

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Reproducción

Los datos concernientes al ciclo reproductor de *E. serotinus* son escasos y poco concretos. En la colonia estudiada el 14/6/91 fue la fecha más temprana en la que se encontró una cría recién nacida. El 18/6/90 todavía era posible encontrar hembras gestantes. El 5/7/83 se observó la presencia de una cría que tendría pocos días de vida.



Las primeras crías empiezan a volar durante las últimas semanas de julio. Así, podemos decir que los partos tienen lugar entre la segunda quincena de junio y la primera de julio, que la lactancia se extiende hasta la primera quincena de agosto.

En Europa tienen generalmente una cría por parto mientras que en Asia Central tienen dos. De cuatro hembras preñadas de una colonia de Orgiva (Granada), depositadas en la colección de la Estación Biológica de Doñana, tres tenían un sólo feto y la cuarta tenía dos fetos.

4.3.2 Evolución de la colonia

En la figura 4.1 puede observarse la variación anual del número medio de individuos presentes en la colonia, así como la evolución de los distintos tipos de agregación.

Si consideramos la curva que representa los murciélagos presentes en el conjunto de refugios del Puente, puede verse cómo la presencia es prácticamente nula entre los meses de noviembre a febrero, durante los cuales tiene lugar la hibernación. Este número aumenta paulatinamente hasta alcanzar el máximo durante el mes de agosto; mes en el que ya se han incorporado todos los individuos nacidos durante ese ciclo reproductor. A partir de esta fecha los componentes de la colonia abandonan rápidamente el lugar que les sirvió como refugio estival. Como ya explicamos en Material y Métodos el método de censo es poco preciso por lo que hay que tomar con reservas los valores absolutos. De todas formas, como consecuencia de la realización de censos a la salida del refugio, sabemos que la colonia está formada por una media de 140 hembras adultas y subadultas. A este número habría que añadirle las crías del período reproductor.

Esta tendencia general es la resultante de sumar los individuos de cada tipo de grupo, pero si consideramos la evolución anual de cada uno de ellos apreciaremos interesantes diferencias (figura 4.1b):

-Durante los meses invernales es posible encontrar individuos solitarios y algún grupo pequeño (estos murciélagos suelen mantener un cierto grado de actividad).

-Durante los meses de marzo y abril aumenta bruscamente el número de grupos

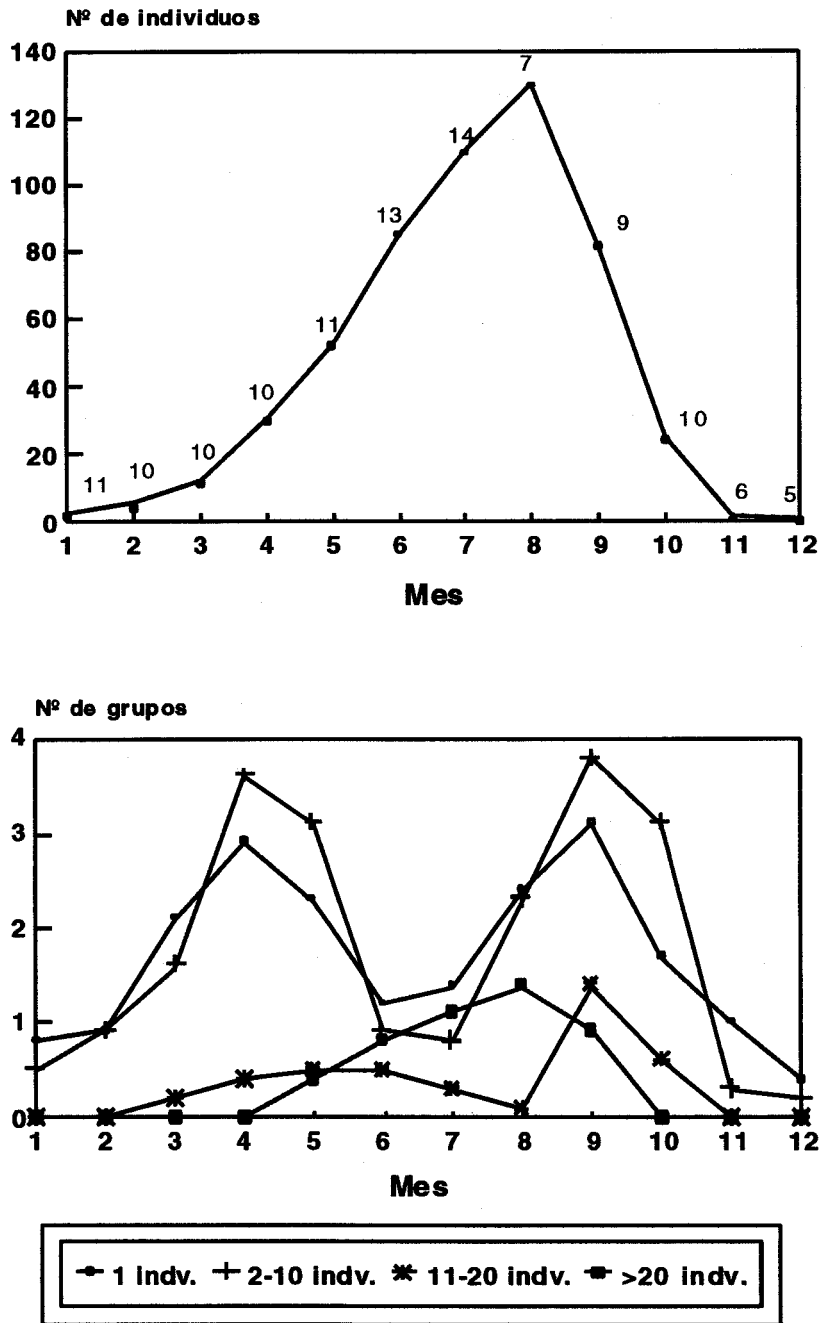


Figura 4.1.- (a) Variación mensual en el total de los efectivos de la colonia presentes en el Puente. (b) Variación mensual en el número de grupos de los diferentes tamaños considerados. El tamaño de las muestras (igual en ambos casos) se ofrece sobre la curva de (a).

pequeños. También es posible encontrar algún grupo mediano.

-En los meses de mayo, junio y julio desaparecen prácticamente los grupos pequeños y los individuos solitarios para dar lugar, ya a finales del mes de junio, a un sólo grupo grande (ocasionalmente puede escindirse en dos). Este grupo forma lo que denominaremos colonia de reproducción.

-En agosto y septiembre, una vez las crías han alcanzado el desarrollo adecuado, siendo capaces de buscar el alimento por su cuenta, se produce la disgregación de la colonia de reproducción. Aparecen varios grupos pequeños, uno o dos grupos grandes y algún grupo mediano.

-En el mes de octubre y antes de que se inicie la hibernación, los grupos grandes se han desmembrado totalmente, dando lugar a varios grupos pequeños (a veces es posible encontrar un grupo mediano).

4.3.3 Estructura de la colonia

De los 1659 *E. serotinus* capturados sólo se conoce la edad de 666 casos. El desgaste dental ha sido utilizado como un índice de la edad del murciélago en numerosos trabajos (Mills, *et al.*, 1975; O'Farrell y Studier, 1975). Con objeto de saber si en nuestra población el desgaste de los caninos superiores es un buen indicativo de la edad aproximada del murciélago, -y de este modo aumentar el tamaño muestral en los posteriores análisis-, se han dibujado las curvas de frecuencia acumulada para cada una de las categorías de desgaste dental consideradas (figura 4.2). Del estudio de estas curvas puede deducirse que el paso de la categoría de desgaste 1 a la 2 se produce entre los meses 10 y 12 de edad, siendo nosotros capaces de clasificar correctamente la edad de un ejemplar de menos de un año de edad -del cual no se conozca su fecha de nacimiento- en un 82.4% de los casos. El paso de la categoría 2 a la 3 se produciría aproximadamente a los 24-26 meses de vida. La probabilidad de reconocer un individuo cuya edad oscile entre los 12 y los 24 meses es del 70%. Las categorías 3 y 4 son prácticamente indistinguibles.

A efectos de este trabajo vamos a trabajar con las siguientes clases de edad:

-Juveniles: ejemplares de menos de cinco meses de edad. Además del desgaste

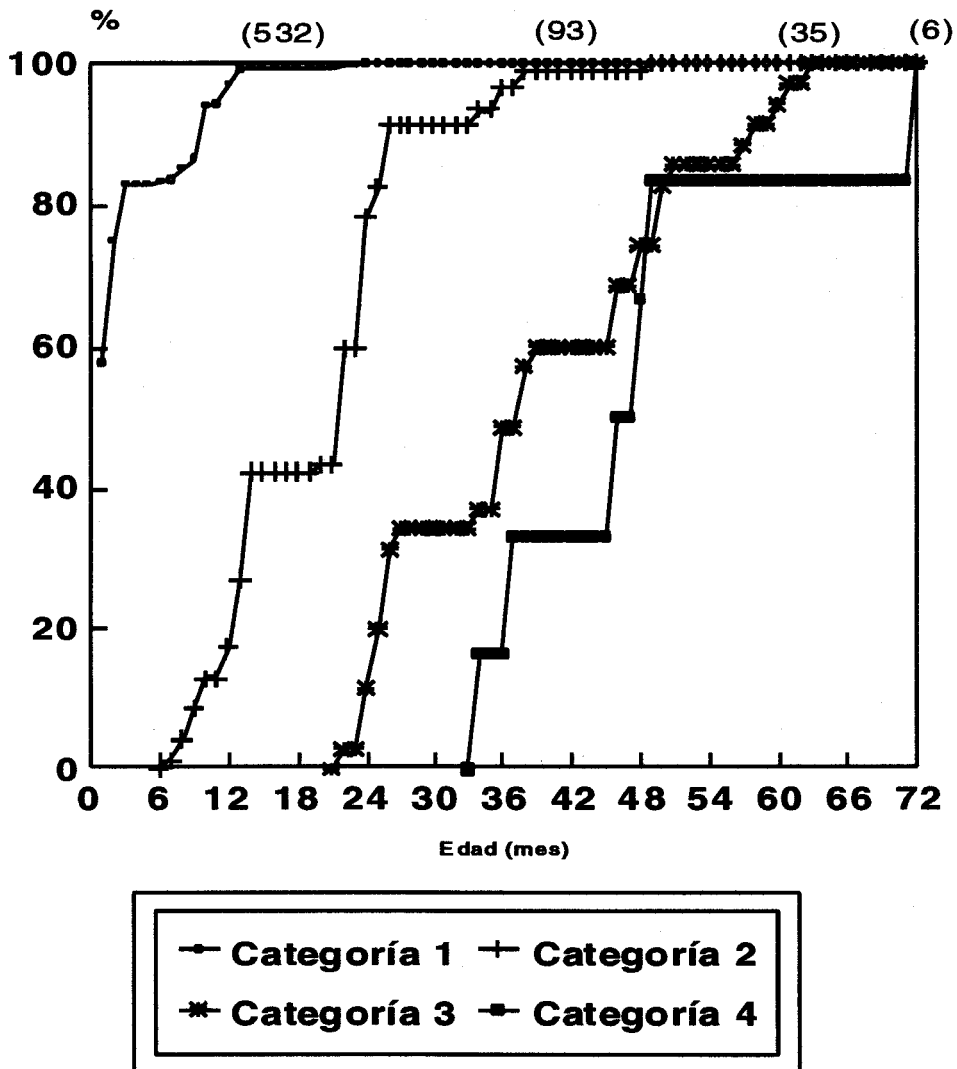


Figura 4.2.- Frecuencias acumuladas de la edad en meses para cada una de las categorías de desgaste de dientes en individuos de edad conocida. El tamaño de las muestras se da sobre cada curva.

dental (clase 1) es fácil reconocerlos por la presencia de cartílago en las epífisis de los huesos de los dedos de la mano (Anthony, 1988) y por la coloración del pelaje.

-Subadultos: individuos con desgaste dental 1 y edad superior a los cinco meses e inferior a los 12 meses.

-Adultos: individuos con desgaste dental 2, 3 y 4.

La totalidad de individuos presentes en los refugios del Puente a lo largo del año son hembras (adultas y subadultas) y sus crías. A lo largo de nueve años tan sólo se han

capturado 15 machos (adultos y subadultos), lo que representa menos del 1%. El 40% de capturas de estos machos se realizó durante los meses de julio. Cuatro de estos ejemplares ocupaban grietas en solitario, mientras que los dos restantes fueron capturados en compañía de hembras adultas que ese año no se habían reproducido.

Si estudiamos la frecuencia de aparición de las distintas clases de edad durante la gestación, la lactancia y la dispersión de la colonia de reproducción, observaremos que básicamente la población del Puente está formada por hembras adultas y sus crías (tabla 4.1). El porcentaje de las hembras subadultas varía a lo largo del ciclo reproductor. Así, mientras que en la gestación representan el 28%, este porcentaje se reduce, una vez eliminados los juveniles, al 15% y al 9% durante la lactancia y la dispersión respectivamente. Estas diferencias son significativas entre la gestación y la lactancia ($\chi^2=12.997$, g.l.=1, $p<0.0001$), pero no entre la lactancia y la fase de dispersión ($\chi^2=3.36$, g.l.=1, $p=0.067$). Los juveniles también reducen de forma importante sus efectivos entre julio y septiembre ($\chi^2=21.508$, g.l.=1, $p<0.0001$). La reducción afecta de forma desigual a ambos sexos. La relación de sexos al finalizar los partos es igual a uno, durante la dispersión esta relación está claramente a favor de las hembras ($\chi^2=37.202$, g.l.=1, $p<0.0001$) (tabla 4.1).

Tabla 4.1.- Frecuencias de edad y de sexos en la población del Puente durante tres etapas del ciclo reproductivo. (La N entre paréntesis).

	Gestación	Lactancia	Dispersión
adultas	72 (198)	43.8 (219)	62.1 (151)
subadultas	28 (77)	7.8 (39)	6.2 (15)
juveniles		48.4 (242)	31.7 (77)
hembras		52.1 (126)	90.9 (70)
machos		47.9 (116)	9.1 (7)

Durante los meses invernales, que como hemos comentado el número de ejemplares es muy escaso, es posible encontrar tanto individuos adultos como subadultos (64% y 36% respectivamente, N=22).

Todos los componentes de la colonia, a excepción de los machos, muestran una

elevada filopatría. Así, del total de individuos capturados cada año, no eran recapturas entre un 6.3% y un 9.4% (obviamente no se consideraron los que habían nacido en el año de marcaje). Hay que tener en cuenta que este porcentaje debe ser todavía menor, ya que en cada sesión de marcaje no se conseguía capturar a todos los ejemplares presentes en la colonia.

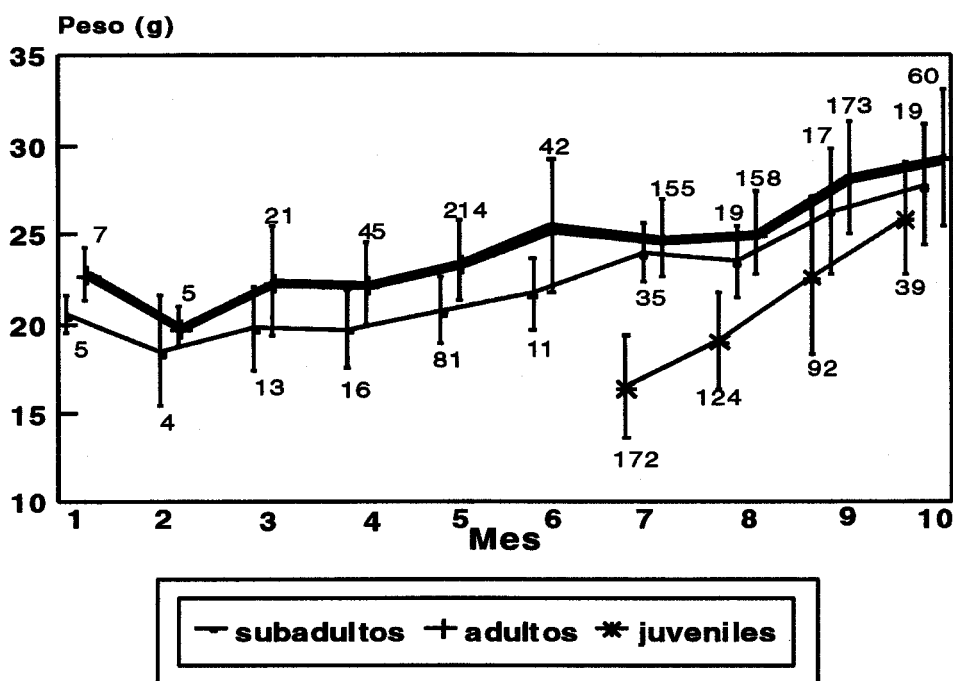


Figura 4.3.- Evolución mensual del peso medio \pm 1 desviación típica para cada una de las categorías de edad. Los tamaños de muestra aparecen sobre cada una de las curvas.

4.3.4 Evolución del peso y condición física

Las variaciones del peso a lo largo del ciclo anual son considerables, con un aumento del 50% del mes de febrero a octubre. La evolución de los pesos medios, una vez finalizado el período de hibernación, es claramente ascendente en todas las clases de edad (figura 4.3). La curva de los individuos adultos es siempre superior. Durante la primavera la pendiente es mayor en las hembras adultas que en las subadultas, diferenciándose todavía más en el mes de junio, mes durante el cual el feto ha

alcanzado su máximo desarrollo. En julio las hembras adultas aparentemente pierden peso como consecuencia del parto. Durante los meses de julio y agosto (lactancia) el peso se estabiliza. A partir del mes de agosto, una vez finalizada la lactancia, los murciélagos empiezan de nuevo a ganar peso con objeto de prepararse para la hibernación. En cuanto a los juveniles, puede verse como su desarrollo es sumamente rápido (figura 4.3).

4.3.5 Variaciones entre años

Es obvio que las variaciones del medio condicionan el estado físico de los seres vivos, afectando, en nuestro caso, tanto a los valores medios como a los rangos de variación de variables como el peso, el tamaño, la estructura de la colonia, etc.

4.3.5.1 Condición física

Como ya hemos visto, las variaciones en peso del *E. serotinus* son notables, mientras que las variaciones en tamaño, (definidas como la longitud del antebrazo), son mucho menores (48-55 mm). Aún así, y con objeto de definir la "condición física" del murciélago hemos optado por eliminar el efecto que pudiese tener el tamaño de animal en su peso (Peters, 1983). Para ello trabajaremos con los residuos, - resultantes de restar los valores observados con los esperados-, obtenidos a partir del modelo $\log(\text{peso}) = 2.96\log(\text{antebrazo}) - 8.49$ ($R^2 = 0.3499$, $p < 0.0001$, $N = 989$). Valores positivos de los residuos significan que el valor observado está por encima de la media. Para comparar las medias de los residuos se utilizó un análisis de la varianza.

Dado que las variaciones en peso son considerables a lo largo del año, sólo se ha utilizado el peso de aquellos individuos que fueron capturados dentro de un rango no superior a los 15 días. Además sólo se han considerado aquellos períodos en los que el tamaño muestral es elevado en la mayor parte de los años de muestreo, siendo estos períodos los meses de mayo, julio y septiembre. Estos meses pasaremos a nombrarlos como la fase del ciclo reproductor que representan: gestación, lactancia y fase de dispersión respectivamente.

Para determinar si existe heterogeneidad en el rango de variación de la "condición física", dentro de cada nivel, se ha utilizado una variante del método de Levene propuesto por Sokal y Braumann (1980). Para ello se consideraron dos niveles: la edad y la fase del ciclo (gestación, lactancia, dispersión). Para estudiar la diferencia en variabilidad dentro del nivel fase del ciclo se calculó un valor absoluto de la desviación con arreglo a la siguiente fórmula $d_{ij} = |Y_{ij} - Y_i|$, donde d_{ij} e Y_{ij} son, respectivamente, la desviación y el residuo del individuo j en la fase del ciclo reproductor i , e Y_i es la media de los residuos de la fase del ciclo i . Dentro del nivel edad la fórmula es la siguiente $d_{ijk} = |Y_{ijk} - Y_{ik}|$, donde d_{ijk} e Y_{ijk} son, respectivamente, la desviación y el residuo del individuo j en la fase del ciclo reproductor i y de la clase de edad k e Y_{ik} es la media de los residuos de la fase del ciclo i y de la clase de edad k . Para comparar los valores absolutos de las desviaciones se utilizó un análisis no paramétrico de la varianza.

Existen diferencias significativas en la condición física de los *E. serotinus* de la colonia entre los años de muestreo, los períodos del ciclo reproductivo y las edades ($F=41.36$, g.l.=41, $p<0.0001$) (debido a la existencia de numerosas celdas vacías, en este modelo general sólo se han utilizado los años 83 y del 89 al 93). Este modelo explica el 66% de la varianza total. Los factores edad, fase del ciclo y año explican el 39%, 7.6% y el 0% respectivamente. Sin embargo, existen interacciones entre todos los factores (con excepción de la interacción fase del ciclo-edad). La difícil explicación de este modelo, la presencia de celdas vacías en algunos niveles y los diferentes requerimientos que tiene cada fase del ciclo biológico aconseja que realicemos el análisis para cada período del ciclo reproductivo.

Gestación

En la figura 4.4a podemos observar cómo varía el estado físico de las hembras adultas y las subadultas a lo largo de los años considerados. La evolución es en cierta manera paralela, aunque algo más variable en el caso de las hembras adultas. El residuo de éstas es siempre superior.

Durante esta fase del ciclo existen diferencias significativas entre las medias de los residuos de los distintos años y de las distintas edades, mientras que las

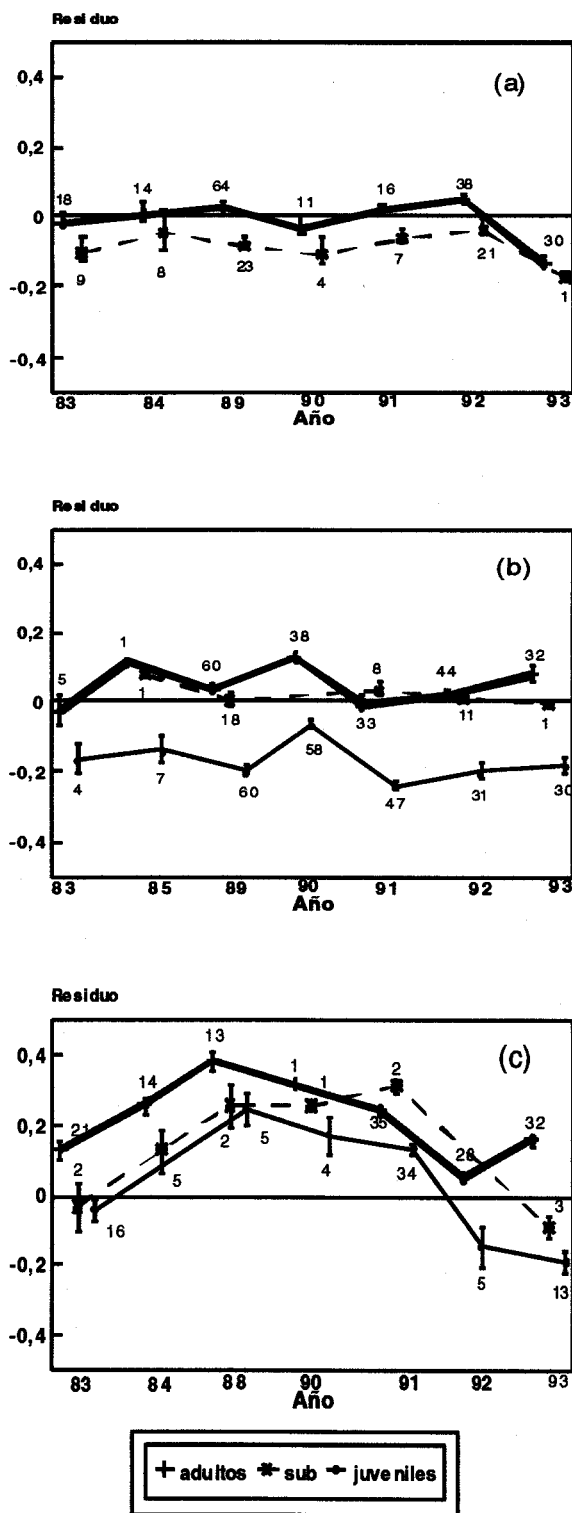


Figura 4.4.- Variación de la media (\pm un error estandar) de la condición física durante los años de estudio. (a) fase de gestación, (b) lactancia y (c) dispersión. Los tamaños de las muestras se dan sobre cada una de las curvas.

interacciones no lo son ($F=10.03$, $g.l.=13$, $p<0.0001$). En este modelo factorial, el factor edad explica el 15.9% de la varianza, mientras que el año explica el 16.3%.

En cuanto a las variaciones entre años, cabe suponer que éstas afectan de forma diferente a las hembras adultas y a las subadultas debido a la preñez de las primeras. Del grado de desarrollo del feto dependerá parte del peso corporal del animal. También, la sincronización en dicho grado de desarrollo y el porcentaje de hembras adultas gestantes, afectaran a las desviaciones de la media del residuo. En nuestros datos no hemos encontrado diferencias significativas en la variabilidad de las hembras adultas ($DT=0.103$) y de las subadultas ($DT=0.098$) ($F=0.28$, $g.l.=1$, $p=0.5947$).

En la clase subadulta no existen diferencias significativas entre los años, mientras que éstas si que se dan entre las hembras adultas ($F=1.00$, $g.l.=6$, $p=0.4342$; $F=17.10$, $g.l.=6$, $p<0.0001$). Esto podría significar una variación interanual en la fecha en que se produzcan los partos.

En los años 90 y 93 los murciélagos adultos presentaron un residuo significativamente inferior al del resto de años, aunque el 90 no se puede distinguir de los demás. Los años 89 y 92 son los de mayor residuo pero no se pueden distinguir de ningún año (figura 4.4a y tabla 4.2). Por lo tanto, los años 90 y 93 presentarían un mayor retraso en el desarrollo fetal, mientras que los años 89 y 92 irían adelantados. Los variación intraanual es significativamente diferente ($F=4.60$, $g.l.=6$, $p=0.0002$), siendo mayor (más sincronización) la del año 84 y menor la del 91 (tabla 4.2).

Aunque, como hemos visto, no se detectan variaciones en la media anual en la clase subadulta, sí que se observa heterogeneidad en la variabilidad ($F=2.77$, $g.l.=6$, $p=0.0184$). Como en los adultos, el año 84 es el que presenta mayor variación, mientras que el año 91 presenta la más pequeña (tabla 4.2).

Lactancia

En este período también existen diferencias significativas en la "condición física" entre años y edades ($F=43.93$, $g.l.=18$, $p<0.0001$). La interacción no es significativa. En este período es el factor edad el que explica un mayor porcentaje de varianza, el 69.5%, mientras que el año tan sólo explica el 5.5%.

En conjunto, el año 90 es el que tiene un residuo mayor, luego el 93, aunque no

Tabla 4.2.- Valores medios, desviaciones típicas (DT), error estandar (ERRSTD) y tamaño muestral de los residuos por etapas del ciclo reproductor, clases de edad y años. Los grupos homogéneos (Gr.H.) se unen en columnas mediante asteriscos (prueba de Tukey, $\alpha=0.05$).

CICLO	EDAD	AÑO	N	MEDIA	DT	ERRSTD	Gr.H.	
Gestación	subad	83	9	-0.09367	0.09829	0.03276		
		84	8	-0.03554	0.17645	0.06238		
		89	23	-0.07540	0.06977	0.01454		
		90	4	-0.10007	0.07585	0.03792		
		91	7	-0.05316	0.04780	0.01806		
		92	21	-0.02910	0.10043	0.02191		
		93	1	-0.16189	.	.		
	ad	83	18	-0.00981	0.07850	0.01850	*	
		84	14	0.01460	0.11618	0.03105	*	
		89	64	0.03586	0.08188	0.01023	*	
		90	11	-0.02578	0.09169	0.02764	* *	
		91	16	0.02934	0.05121	0.01280	*	
		92	38	0.06000	0.08269	0.01341	*	
		93	30	-0.12681	0.08635	0.01576	*	
Lactancia	juv	83	4	-0.16312	0.08776	0.04387	* *	
		85	7	-0.13470	0.10391	0.03927	* *	
		89	60	-0.19456	0.08591	0.01109	*	
		90	58	-0.06407	0.08569	0.01125	*	
		91	47	-0.23854	0.09139	0.01333	*	
		92	31	-0.19861	0.12871	0.02311	*	
		93	30	-0.17937	0.11925	0.02177	*	
	subad	85	1	0.08156	.	.		
		89	18	0.01030	0.10090	0.02378		
		91	8	0.03957	0.06461	0.02284		
		92	11	0.01713	0.05060	0.01525		
		93	1	0.00112	.	.		
		ad	83	5	-0.02213	0.09171	0.04101	* *
			85	1	0.11984	.	.	* *
	89		60	0.04275	0.09096	0.01174	*	
	90		38	0.13407	0.08708	0.01412	*	
	91		33	-0.00129	0.08972	0.01561	*	
	92		44	0.02625	0.07815	0.01178	*	
	93		32	0.08409	0.12240	0.02163	* *	
	Dispersión	juv	83	16	-0.04127	0.13193	0.03298	*
88			5	0.24702	0.10219	0.04570	*	
90			4	0.16985	0.10830	0.05414	*	
91			34	0.13150	0.08836	0.01515	*	
92			5	-0.14890	0.13452	0.06016	* *	
93			13	-0.19143	0.11289	0.03131	*	
subad			83	2	-0.03495	0.09539	0.06744	*
		84	5	0.12936	0.13964	0.06244	*	
		88	2	0.25586	0.08445	0.05971	*	
		90	1	0.25602	.	.	*	
		91	2	0.31261	0.02866	0.02026	*	
		93	3	-0.08996	0.05677	0.03277	*	
		ad	83	21	0.13037	0.11252	0.02455	* *
84			14	0.25877	0.09232	0.02467	* *	
88			13	0.38217	0.09794	0.02716	* *	
90			1	0.31544	.	.	* *	
91			35	0.24349	0.07319	0.01237	* *	
92			28	0.05242	0.10523	0.01988	* *	
93			32	0.15890	0.08873	0.01568	* *	

se distingue del 83 y 85 (estos dos años no se distinguen de ninguno, siendo los que tienen menos muestra). El año 91 es el menor (prueba de Tukey $p < 0.05$) (figura 4.4b).

También en este período cabe esperar que el rango de variación de la condición física sea diferente para cada tipo de edad. Así, la falta de sincronización en los partos o en el posterior desarrollo produciría un aumento de esta variación entre los juveniles, que además habría esperar que fuese mayor que las restantes clases de edad debido al lógico crecimiento de las crías. También es de suponer que el mayor desgaste energético que sufren las hembras adultas como consecuencia de la lactancia afecte a la variabilidad. El análisis no paramétrico de varianza de las variabilidad muestra que ésta es diferente entre las tres clases de edad ($F=3.66$, g.l.=2, $p=0.0263$). La desviación típica es mayor en los juveniles y menor en los subadultos ($DT_{ad}=0.103$, $DT_{subad}=0.079$, $DT_{juv}=0.116$).

Vamos a estudiar qué efecto tiene el factor año dentro de cada clase de edad. En el caso de los juveniles también se detectan diferencias significativas entre años ($F=16.18$, g.l.=6, $p < 0.0001$). El modelo absorbe el 39.8% de la varianza. En este caso los años 85 y 90 son los de mayor residuo, y tampoco en este caso los años 83 y 85 se distingue de ningún otro. El año 91 es el menor, sin embargo sólo se diferencia del 90 (figura 4.4b y tabla 4.2). No se observan diferencias entre los juveniles machos y hembras ($F=0.50$, g.l.=1, $p=0.4783$).

El rango de variación, sincronización, en el desarrollo de los individuos juveniles no es significativamente diferente en los años de muestreo ($F=1.91$, g.l.=6, $p=0.0796$). De todas formas puede ser interesante apuntar alguna de estas diferencias aunque sean pequeñas. Así, los años 92 y 93 tienen las desviaciones típicas más grandes, mientras que los años 89 y 90 las más pequeñas (tabla 4.2).

No parece existir correlación entre el nivel de desarrollo medio de los juveniles (media del residuo) y su rango de variación ($r=-0.262$, $p=0.5705$, $N=7$).

En los subadultos no se encuentran diferencias significativas entre los años ($F=0.34$, g.l.=4, $p=0.8521$). Esto podría deberse a que durante los años 83 y 90 no se capturó ningún ejemplar, y que en los años 85 y 93 tan sólo un individuo. Hay que tener en cuenta que alguno de estos años son los que marcan las diferencias.

En las hembras adultas si que hay diferencias significativas entre años ($F=8.61$,

g.l.=6, $p < 0.0001$). Siendo los años 85 y 90 los de mayor residuo (mejor condición física), aunque no se puede diferenciar de los años 83 y 93. Del año 85 tan sólo disponemos de un murciélago y los años 83 y 93 son los que tienen una mayor desviación típica. El año 83 es el de menor residuo (figura 4.4b y tabla 4.2). Las diferencias en variabilidad intraanual no son significativas ($F=1.08$, g.l.=6, $p=0.3759$). El factor año parece ser menos explicativo que en los juveniles, tan sólo explica el 18.5% de la varianza total del modelo.

Un efecto de una menor condición física podría ser un menor porcentaje de nacimientos. Sin embargo, la relación entre el número de hembras adultas capturadas y el de juveniles no cambia a lo largo de los años 89-93, -años en que el tamaño muestral permite este tipo de análisis-, ($\chi^2=8.159$, g.l.=4, $p=0.086$).

Dispersión

También en esta fase se encuentran diferencias significativas entre todos los factores del modelo, incluida la interacción ($F=24.54$, g.l.=18, $p < 0.0001$). La explicación de la interacción podría estar en el diferente efecto que tienen las variaciones interanuales sobre la condición física de cada una de las clases de edad. Así, mientras en este modelo general el factor edad explica el 31.2% y el año el 25.8%, en el caso de los juveniles el año llega a explicar el 66.1% y en los adultos este porcentaje se reduce al 46.3%. Además también existen diferencias significativas en la variabilidad ($F=3.30$, g.l.=2, $p=0.0387$). Esta es mayor en los juveniles ($DT=0.176$) que en los adultos ($DT=0.132$).

El mayor residuo corresponde a los años 84, 88 y 90, y el menor a los años 83, 92 y el 93 (prueba de Tukey $p < 0.05$) (figura 4.4c). Como ya hemos dicho, durante esta fase la presencia de juveniles es proporcionalmente menor. Con lo cual, podría pensarse que este residuo medio estuviese condicionado por la mayor o menor presencia de la clase de edad más pesada, las hembras adultas. Sin embargo, no se ha observado correlación alguna entre el residuo medio anual y el porcentaje de estas hembras adultas ($r=-0.3116$, $p=0.4962$, $N=7$).

De todas formas, una vez visto que cada clase de edad evoluciona de forma diferente, nos parece conveniente, como en las fases anteriores, estudiar cada clase por

separado.

Si consideramos sólo los juveniles, los años significativamente más altos son 88, 90 y 91. Los años significativamente más bajos son el 92 y el 93, aunque el 92 no se puede diferenciar del 83 (figura 4.4c y tabla 4.2).

El rango de variación del desarrollo medio tampoco es diferente entre años ($F=2.14$, $g.l.=5$, $p=0.0702$). Los años 83, 92 y 93 son los que tienen una desviación típica más grande (tabla 4.2).

En los adultos también se detectan diferencias significativas entre los residuos de cada año ($F=24.55$, $g.l.=6$, $p<0.0001$) son los años 88 y 90 los de más alto índice, aunque el 90 no se puede diferenciar de ninguno (hay que tener en cuenta que en el año 90 sólo se capturó un ejemplar). Los años 83 y 92 son los más bajos (figura 4.4c y tabla 4.2).

En esta clase de edad si que hay heterogeneidad en la variación intraanual ($F=5.72$, $g.l.=6$, $p<0.0001$). Los años 83 y 92 son los de mayor desviación típica, mientras que el año 91 es el menor (tabla 4.2).

Los subadultos parecen seguir la misma tendencia que el resto de las clases de edad (figura 4.4c), pero debido al reducido tamaño muestral no nos parece conveniente entrar en mayores análisis.

4.3.5.2 Evolución y estructura de la colonia

La fechas de inicio y finalización de la colonia también marcan diferencias entre los diversos años estudiados.

Para analizar estas diferencias hemos considerado que dado que el censo de individuos en el interior de las grietas, cuando su número es considerable, da lugar a grandes errores y que, como explicaremos a continuación, el número de grupos pequeños presentes en el Puente es un buen índice de la dinámica temporal de la colonia, se puede utilizar la evolución de estos grupos para estudiar las posibles diferencias anuales en la evolución de la colonia.

De la figura 4.1 se deduce que la llegada y la salida de los *E. serotinus* al Puente podría caracterizarse por la evolución de los grupos pequeños. Que los máximos de esta

curva se desplacen en un sentido u otro del eje de las abcisas indicaría un adelantamiento o retraso de las llegadas y salidas de los murciélagos. Así, un mayor número de grupos pequeños en los meses 3-4 seguido de una menor cantidad en el mes 5 indicaría una llegada más temprana. En cuanto a la dispersión de la colonia, parece obvio que la presencia de un mayor número de grupos pequeños en el mes de septiembre que en el de octubre significaría una más pronta dispersión.

De acuerdo con este criterio durante los años 89 y 92 empezaría antes la llegada de estos pequeños grupos (figura 4.5).

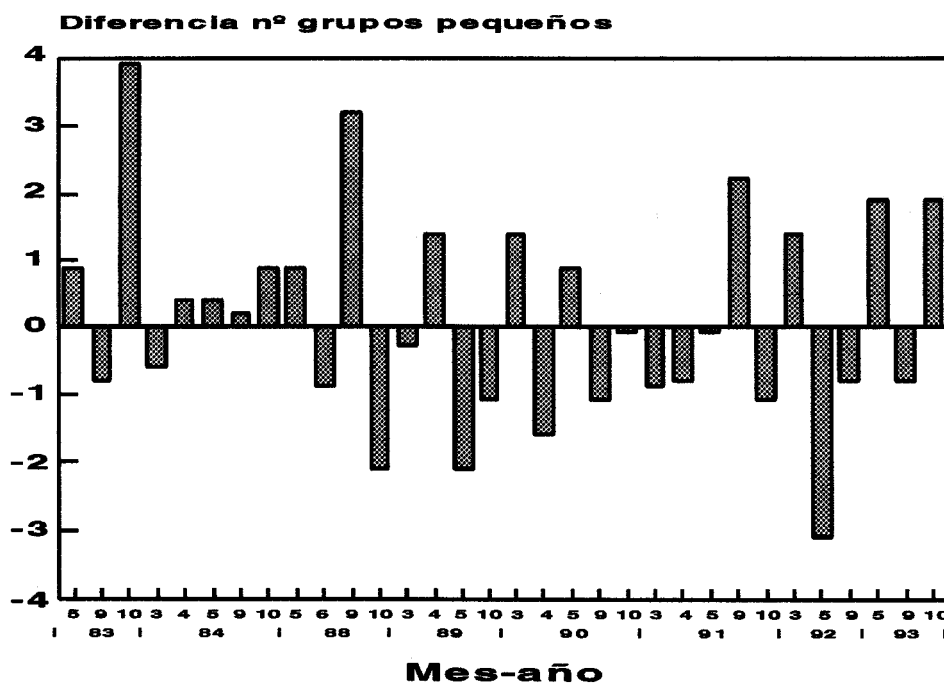


Figura 4.5.- Diferencia entre los valores medios totales del número de grupos pequeños (2 a 10 individuos) y los de cada año para los meses de llegada y partida de la colonia al Puente.

En cuanto a la disgregación de la colonia, ésta ocurrió en fechas más tempranas durante los años 88, 89 y 91, siendo en los años 83 y 93 en los que más se retrasó la dispersión de los murciélagos (figura 4.5).

Ya se ha dicho que la menor presencia juvenil condicionan una estructura de edades claramente a favor de las hembras adultas (tabla 4.1). Analizar si existen diferencias en la presencia de estas dos clases de edad entre los años de muestreo, nos

podría indicar que existe algún factor que desestabiliza la estructura de la colonia. Estos factores podrían ser: una mayor tasa de mortalidad, un mayor éxito reproductor, una más temprana disgregación de la colonia de reproducción o una combinación de estos factores. Una tabla de contingencia en la que se analizaron el número de individuos capturados pertenecientes a la clase juvenil y adulta durante los años 83, 88, 91, 92 y 93 demuestra la existencia de diferencias ($\chi^2=13.834$, g.l.=4, $p=0.008$). Si comparamos los valores observados en cada uno de estos años con los que cabría esperar atendiendo a las frecuencias que se dan en la fase de dispersión (tabla 4.1), encontraríamos que sólo en el año 92 ($\chi^2=8.123$, g.l.=1, $p<0.01$) la distribución se separa de la esperada (ver la N en la tabla 4.2).

4.3.5.3 Relación de las variaciones interanuales con variables meteorológicas y biológicas

Para conocer qué variables podrían afectar a la condición física de los *E. serotinus*, cómo les afectan y, por consiguiente, cuáles explican las diferencias interanuales observadas, se eligieron una serie de variables meteorológicas mensuales, como son la temperatura media de las máximas, la media de las mínimas y la media, la precipitación, la suma de las temperaturas medias de los tres meses precedentes y la suma de las precipitaciones de los tres meses anteriores, y se correlacionaron con la media del residuo y con la desviación típica. También se consideró qué efecto tenía en la condición física del murciélago su condición física en la etapa del ciclo precedente. Para ello se estudió la correlación del residuo medio de un período del ciclo reproductor con el residuo medio del período anterior.

Este análisis se hizo para cada clase de edad y dentro de cada una de las fases del ciclo.

Durante la gestación y dentro de la clase subadulta sólo la temperatura máxima tiene una correlación negativa significativa con la desviación típica ($r=-0.8200$, $p=0.0457$, $N=6$). La precipitación mensual, aunque no está significativamente correlacionada con la desviación típica, sí que parece presentar una cierta tendencia positiva ($r=0.77829$, $p=0.0683$, $N=6$). Con respecto a la media de los residuos, no se ha

encontrado ningún tipo de correlación con ninguna de estas variables meteorológicas.

En la clase adulta es el residuo medio el que tiene una correlación negativa significativa con la precipitación mensual ($r=-0.7625$, $p=0.0462$, $N=7$), observándose cierta tendencia negativa con la precipitación acumulada del trimestre ($r=-0.7238$, $p=0.0659$, $N=7$) y positiva con la temperatura máxima mensual ($r=0.7113$, $p=0.0731$, $N=7$).

En cuanto a su historia, probablemente debido a los bajos valores de N , la condición física de las subadultas y adultas no está significativamente correlacionado con el estado físico de los juveniles al finalizar el ciclo reproductor anterior (fase de dispersión), aunque en ambos casos se observa una clara tendencia positiva ($r=0.8378$, $p=0.1622$, $N=4$ y $r=0.8208$, $p=0.0885$, $N=5$, respectivamente).

Durante la lactancia y dentro de la clase juvenil, ninguna variable está correlacionada significativamente, ni con la desviación típica ni con el residuo medio; sólo la temperatura acumulada del trimestre muestra alguna tendencia negativa con la desviación típica ($r=-0.7442$, $p=0.055$, $N=7$). Nada se observa en el caso de las hembras subadultas. Con las adultas, la desviación típica está correlacionada significativamente con la precipitación trimestral ($r=0.8417$, $p=0.0356$, $N=6$), y sólo presenta tendencia negativa con la temperatura acumulada trimestral ($r=-0.7757$, $p=0.0698$, $N=6$).

El valor del residuo medio durante la gestación tampoco parece condicionar el de la lactancia en ninguna edad. Sin embargo, sí que parece que el estado de los juveniles durante la lactancia depende de la condición física de las hembras adultas ($r=0.7426$, $p=0.0559$, $N=7$).

Durante la fase de dispersión sólo se observa en la clase adulta cierta tendencia negativa del residuo medio con la precipitación trimestral ($r=-0.7392$, $p=0.0576$, $N=7$).

El residuo medio de la lactancia tampoco parece condicionar el de la fase de dispersión, ni en juveniles ni en hembras adultas (de las subadultas no hay suficiente muestra).

No se observó ninguna relación entre las variables meteorológicas y el adelantamiento o retraso en el inicio y desagregación de la colonia del Puente (medida como la diferencia entre el número de grupos pequeños de cada mes y la media interanual).

Aún siendo escasa la presencia de murciélagos en el Puente durante el invierno, su número varía en el período de estudio. Estas fluctuaciones tienen una relación con las condiciones meteorológicas de los meses invernales (noviembre-febrero). Así, el número medio de *E. serotinus* presentes en el Puente durante el invierno aumenta conforme lo hacen las precipitaciones de esta estación ($r=0.8566$, $p=0.0293$, $N=6$). Ninguna de las otras variables meteorológicas muestran relación alguna con los contingentes de *E. serotinus* en el Puente. No obstante, unas mayores precipitaciones suelen ir acompañadas de unas temperaturas más suaves. Así, la correlación entre la media de las temperaturas mínimas mensuales y la precipitación mensual es positiva ($r=0.6442$, $p<0.0001$, $N=42$). Por consiguiente, podemos decir que la presencia de *E. serotinus* durante el invierno está condicionada a la existencia de inviernos suaves.

De todas formas ha de considerarse que el tamaño muestral es muy pequeño y que el elevado número de combinaciones realizadas nos ha de hacer considerar con sumo cuidado los niveles de probabilidad. También es posible que las fluctuaciones meteorológicas que se han producido en los años de estudio sean tan pequeñas que no lleguen a ejercer efecto alguno sobre la condición física de la colonia. Así, la desviación típica de la temperatura media de cada mes es generalmente inferior a dos, sólo en los meses de septiembre y octubre esta desviación es ligeramente superior a dos. También los coeficientes de variación son generalmente inferiores al 9%. Sin embargo, el nivel de precipitaciones sí que ha sido algo más variable, produciéndose las mayores fluctuaciones durante los meses de mayo a agosto (el coeficiente de variación oscila en estos meses entre el 122 y el 219%) y diciembre ($CV=122\%$).

4.4 DISCUSION

La unidad básica de agregación entre los mamíferos es el grupo de hembras (Eisenberg, 1966). Las mayores diferencias en la estructura social entre las especies de mamíferos vienen dadas por el tamaño de estos grupos y el grado de dispersión de los machos. La composición y forma de los grupos sociales, así como los sistemas sexuales son muy diversos entre los murciélagos (Bradbury, 1977).

Bradbury (1977) denomina al patrón básico de organización social de los

mamíferos de zonas templadas como "patrón de ciclo templado"; éste se caracteriza por la presencia de ambos sexos en los grupos durante los períodos hibernación y de cortejo, sin embargo, durante los períodos de gestación y lactancia los sexos se encuentran en grupos separados.

Este patrón también parece cumplirse en el caso de *E. serotinus*. En este caso, el Puente constituye el típico refugio de una colonia de cría. Tanto por nuestros datos, como por los de otros trabajos (Glas, 1981; Degn, 1983) la presencia de machos durante la gestación y la lactancia sólo llega a ser ocasional. No obstante, existe una importante falta de datos de los períodos de hibernación y de cortejo, procesos que deben realizarse en otros refugios.

La cópula en los quirópteros de zonas templadas tiene lugar durante los meses agosto-octubre, aunque también se han descrito cópulas durante la fase invernal (Racey y Tam, 1974; Bradbury, 1977). Esta generalmente se realiza en otros refugios diferentes a los de cría. Algunas especies del género *Eptesicus* presentan estructura de harén durante la fase de cortejo; aunque esto no se ha descrito en el caso de *E. serotinus* (Hutson, 1991). Otras especies de la misma familia y simpátricas, como *Nyctalus noctula* sí que forma harenes, aunque con una tasa de recambio muy alta en el caso de las hembras (Bradbury, 1977).

Hutson (1991) cita que *E. serotinus* en Gran Bretaña hiberna principalmente en edificios. Glas (1981) apunta que hiberna de forma solitaria y en cualquier tipo de refugio. En Rusia se han encontrado grupos de 50 ó más individuos hibernando en cuevas (Strelkov, 1969). Los individuos presentes en el Puente durante los meses invernales posiblemente no puedan catalogarse como hibernantes, puesto que mantienen bastante actividad nocturna (ver Capítulo Actividad) y su presencia está relacionada con inviernos más suaves.

La presencia de murciélagos en la colonia de cría es más temprana que en países centroeuropeos. En Holanda (Glas, 1981; Labeo y Voûte, 1983) y Dinamarca (Degn, 1983) los primeros ejemplares aparecen a finales de abril, dándose por finalizada la formación de la colonia a últimos de mayo. Lo contrario ocurre a la hora de la disgregación de la colonia, ésta es más tardía en nuestro caso. En los países antes citados, el número de ejemplares es ya muy bajo a finales del mes de agosto. Este

comportamiento se explica fácilmente por la bonanza del clima en nuestras latitudes.

En cuanto a la fecha en que se inician los partos no parece haber (hay muy pocos datos) ninguna diferencia con las poblaciones más norteadas. Hutson (1991) cita que en Gran Bretaña los primeros partos ocurren a principios de julio. A su vez, Glas (1981) deduce que éstos ocurren en Holanda a mediados de junio.

Nuestros datos no nos permiten conocer que cantidad de crías pare cada hembra. Dentro de la familia Vespertilionidae la mayoría de las especies producen sólo una cría, pero especies de los géneros *Pipistrellus*, *Nyctalus*, *Eptesicus*, *Vespertilio* e *Hypsugo*, entre otras, suelen tener dos (Tuttle y Stevenson, 1982). Dentro de cada especie el tamaño de la camada varía en relación a la edad de la madre, geográficamente y a las condiciones ambientales (Tuttle y Stevenson, 1982). En el este de América del Norte las poblaciones de *E. fuscus* paren dos crías, mientras que en las poblaciones del oeste las hembras tan sólo paren una cría (Hill y Smith, 1984).

A qué edad paren las hembras su primera cría es una cuestión poco clarificada. Mientras que Hutson (1991) comenta que esto ocurre en el primer año, Block (1950) dice que lo normal es que ocurra durante el segundo año. Nuestros datos parecen apuntar hacia la segunda posibilidad.

A las tres semanas de vida los juveniles ya pueden empezar a realizar sus primeros ejercicios de vuelo. El desarrollo total en longitud se alcanza a las cinco semanas (Kleiman, 1969).

Racey (1982) dice que en las latitudes templadas la temperatura es el factor más importante que afecta a la fenología de la reproducción y a la disponibilidad de alimento; añade que los incrementos en la temperatura y en la cantidad de alimento inducen a una ovulación más temprana, así como a un desarrollo fetal más rápido. Esto parece contradecir el hecho de que los partos de la colonia del Puente ocurran casi en la misma fecha que los de las poblaciones de países con climas más fríos, sobre todo teniendo en cuenta que la llegada de los animales sí que es mucho más temprana. La razón podría estar en la cantidad de presas, ya que, como vimos en el Capítulo Insectos, el mayor número de insectos, que potencialmente pueden ser presas de *E. serotinus*, ocurre en el mes de julio, mes en el que se da la lactancia. Racey (1982) también comenta que adecuar el máximo suministro de alimento a la lactancia y a las primeras

etapas de emancipación de los juveniles es el factor regulador más importante de los ciclos reproductivos.

Glas (1981) remarca el hecho de que el abandono del refugio estival es más lento que la formación de la colonia. Sin embargo, nuestros datos apuntan todo lo contrario. Que exista más tiempo para formar la colonia, que la fecha de los partos sea coincidente y que, posiblemente, también lo sean las fechas en que tienen lugar las cópulas, podría estar la explicación para esta disparidad de comportamientos.

La escasa presencia de individuos subadultos en las colonias de reproducción ha sido constatado en varias especies de vespertiliónidos (Sluiter *et al.*, 1971; O'Farrell y Studier, 1975). Sluiter *et al.* (1971) encuentra un 15% de *Myotis dasycneme* subadultos en las colonias de reproducción de dicha especie y afirma que este porcentaje sólo es una fracción de la población de subadultos. Este autor sugiere que esos ejemplares regresarán a la colonia en la que nacieron en la primavera siguiente para criar allí a su primer juvenil.

Un hecho muy común en los vespertiliónidos es que antes de que empiecen los partos existe una alta tasa de recambio en el número de ejemplares presentes en el refugio. Parece que las colonias funcionan, en un principio, como centros transitorios de agregación, dando lugar luego a una asociación estable (O'Farrell y Studier, 1975; Swift, 1980). El hecho de que hasta el mes de mayo existan tantos grupos pequeños y que éstos prácticamente desaparezcan durante el mes en que se inician los partos (junio) nos sugiere que también en *E. serotinus* existe dicho comportamiento. También en este comportamiento podría estar la explicación de la mayor presencia de *E. serotinus* subadultos que encontramos durante la gestación.

Ya que una vez finalizados los partos la proporción de recién nacidos de ambos sexos es la misma, la menor presencia de juveniles machos durante la fase de dispersión podría deberse a dos causas: mortalidad diferencial o dispersión más temprana. La probabilidad de supervivencia es, en estas edades, la misma para ambos sexos (Tuttle y Stevenson, 1982); por tanto, la causa de esta disparidad está en que los juveniles machos dejan antes el refugio ocupado por la colonia durante la reproducción. Este mismo comportamiento ha sido descrito en varias especies de vespertiliónidos (Sluiter *et al.*, 1971; O'Farrell y Studier, 1975; Schowalter y Gunson, 1979).

La evolución del peso de *E. serotinus* descrito anteriormente, sigue el mismo patrón de otras especies hibernantes. Estas variaciones en el peso, están altamente correlacionadas con el ciclo de acúmulo de grasas, ciclo que varía para cada especie y cuyo mayor acúmulo se produce en un breve período antes de la hibernación. Este ciclo es el resultado de un ritmo circanual endógeno. Dicho ritmo es estable, pero es relativamente susceptible a la temperatura, factor que actúa como *Zeitgeber*, variando sus efectos en relación a la fase del ciclo. Este cierto grado de flexibilidad permite al animal adecuar sus reservas metabólicas a los cambios que pueda sufrir el medio (Funakoshi y Uchida, 1982).

La temperatura y la disponibilidad de alimento condicionan el estado físico y el ciclo reproductor de los murciélagos. Una disminución de la temperatura y/o de la cantidad de alimento alargarían la longitud de la gestación y retrasarían el crecimiento de los juveniles (Racey, 1982; Tuttle y Stevenson, 1982). Nuestros datos no aportan información sobre el éxito reproductor anual ni sobre la tasa de crecimiento de las crías. No obstante, creemos que las variaciones en el índice de condición física pueden indicar, de algún modo, cambios en el estado de la colonia.

Como ya comentamos en el apartado Resultados, cabe suponer que estas fluctuaciones medio ambientales afectan al desarrollo medio de la población. Sin embargo, siempre habrá individuos que sufran menos las inclemencias y, consiguientemente, estas oscilaciones también producirán un rango de variación.

Una visión de conjunto nos permite observar que las variaciones medio ambientales afectan tanto a la condición física media como a su rango de variación (aunque en menor grado); que estas fluctuaciones afectan de forma distinta a cada clase de edad, -los juveniles presentan variaciones mayores, luego las hembras adultas y para finalizar las subadultas-; que el efecto de éstas también es diferente dependiendo de la etapa del ciclo reproductivo, -menor efecto sobre la gestación y la lactancia y mayor en la etapa de dispersión-; que el estado dentro de cada fase del ciclo depende más de las condiciones cambiantes que se produzcan en un momento dado en el medio que de la condición física precedente y que una peor condición física o un menor desarrollo en el caso de los juveniles no comporta un rango de variación mayor. Sin embargo, no somos capaces de determinar qué variables medio ambientales condicionan las

variaciones interanuales. No obstante, sabemos que las temperaturas medias han variado muy poco durante los años de muestreo -Racey (1982) apunta que la temperatura es el factor que más condiciona la cantidad de insectos y el desarrollo de las crías en las zonas de climas templados-, y que tanto el índice de condición física como la frecuencia de nacimientos varían muy poco de un año a otro.

CAPITULO 5:
USO DEL TIEMPO

5.1 INTRODUCCION

Los organismos terrestres viven en un medio sujeto a profundas alteraciones rítmicas. La rotación de la tierra conlleva ritmos periódicos de 24 horas en intensidad lumínica, temperatura y humedad, mientras que la traslación alrededor del sol también provoca cambios en dichas variables, aunque de distinta periodicidad. Los organismos se han adaptado a esta estructura temporal de su medio ambiente de diferentes maneras. Ritmos endógenos circadianos y circanuales han evolucionado paralelamente y, además, sincronizados con variables ambientales mediante mecanismos especiales.

Los factores bióticos que afectan a los individuos -disponibilidad de alimento, competencia por los recursos, predación- también varían diaria y anualmente. Una estrategia adecuada para sobrevivir es ajustar los ritmos de actividad a la periodicidad ambiental, sobre todo para animales pequeños, de vida media larga y con tasas de reproducción baja como son los quirópteros.

En la práctica totalidad de los quirópteros, el ciclo de actividad diaria consiste (exceptuando el período de hibernación) en una fase diurna de estancia en un refugio y otra fase nocturna dedicada a la búsqueda de alimento y a la permanencia en un refugio. Durante el día, además de descansar realizan diversos tipos de actividades, entre las que destacan las dedicadas al cuidado personal (Burnett y August, 1981). En este Capítulo nos vamos a referir a la "actividad" nocturna. Se asume que, durante la fase nocturna, todo el tiempo que están volando se dedica a la búsqueda de alimento (Swift, 1980; Maier, 1992).

Para determinar los ritmos de actividad de los murciélagos se han utilizado una amplia variedad de métodos. La observación directa de refugios o zonas de caza es uno de los más simples (Herreid y Davis, 1966). Cuando se conoce el tamaño de la colonia, el número de entradas y salidas observadas en un determinado tiempo puede proporcionar evidencias acerca de los patrones de actividad de una colonia (Swift, 1980). Observaciones de este tipo pueden automatizarse con la ayuda de aparatos especiales que utilicen células fotoeléctricas y que estén dispuestos en la salida de los refugios (Voûte *et al.*, 1974; Maier, 1992). La mayoría de los datos sobre patrones de actividad de quirópteros han sido obtenidos mediante capturas con redes o trampas

especiales, ya sea en la entrada de los refugios (Kunz, 1974) o en zonas donde los murciélagos van a cazar o a beber (O'Farrell y Bradley, 1970; Kunz, 1973). Las ventajas de este método es que puedes conocer los patrones de varias especies, así como las diferencias que dependan del sexo, la edad y el estado reproductor del individuo. Sin embargo, la manipulación de los murciélagos les provoca un considerable estrés y, además, la buena memoria espacial de los quirópteros implica bajas tasas de recapturas si trampeamos en los mismos lugares (Erkert, 1982). Cuando se utilizan detectores de ultrasonidos para registrar actividad (Furlonger *et al.*, 1987; Degn, 1983; Rachwald, 1992), no se producen tales interferencias en el comportamiento de los murciélagos. Sin embargo, este método no permite distinguir características tales como el sexo y la edad del individuo y, si lo que se pretende es conocer los patrones de toda una comunidad, este método sólo permite controlar un espectro limitado de especies y, además, aquellas especies que tienen señales acústicas más penetrantes en el medio aéreo pesaran más en la muestra obtenida (Fenton, 1982). Algunos autores (ejem.: Fenton, 1982) dudan de que el trampeo con redes refleje los patrones de actividad de los quirópteros, mientras que Kunz y Brock (1975) concluyen que, aunque el trampeo es un método que supone más trabajo que el uso de detectores, es perfectamente válido para dicho fin.

Los detectores de ultrasonidos no proporcionan datos que directamente puedan ser traducidos en estimas de densidades de población, sin embargo, proporcionan índices, relativamente insesgados, de los niveles relativos de uso entre hábitats, meses o áreas (Thomas, 1988).

Por último, la radio-telemetría es el método más efectivo para determinar patrones individuales de movimiento y actividad de animales nocturnos de gran movilidad como los quirópteros (Wilkinson y Bradbury, 1988). Sin embargo, se ha utilizado en muy pocas ocasiones (ver revisión en Wilkinson y Bradbury, 1988).

El uso conjunto de detectores de ultrasonidos y de radio-telemetría permite obtener una muestra considerable y fidedigna de los patrones de actividad de la población en su conjunto (sonidos) y datos que, aunque estadísticamente poco representativos por el número de animales marcados (en este trabajo es uno de los que se ha obtenido información de un mayor número de murciélagos), sí que nos proporcionan valiosa información sobre los patrones de actividad individuales y los

relacionados con el sexo, edad y estado reproductor (radio-telemetría).

Los objetivos de este capítulo son determinar cómo son y cómo varían los patrones diarios de actividad de *E. serotinus* a lo largo del año, en diferentes hábitats y en relación a la edad y estado reproductor de los individuos, así como su posible dependencia de factores ambientales como la temperatura y la disponibilidad de insectos.

5.2 MATERIAL Y METODOS

5.2.1 Sonidos

El sistema de muestreo está basado en la detección y registro de las emisiones sonoras producidas por los quirópteros durante sus desplazamientos, localización y captura de sus presas. Como los sonidos producidos son de una frecuencia alta, a la que el oído humano no es sensible, se necesita de un aparato que convierta esta señal en audible. Para conseguir esto existen tres técnicas: heterodíno, dividido y de tiempo expandido. La primera es la que hemos utilizado en este trabajo y consiste en superponer a la señal emitida por el murciélago otra generada por el detector y que previamente ha sido seleccionada por el usuario; la frecuencia resultante es audible (Simmons *et al.*, 1979). La mayoría de las especies europeas pueden ser identificadas mediante el uso de esta técnica (Ahlén, 1990).

Eptesicus serotinus emplea señales de ecolocación con el período linealmente modulado respecto al tiempo, que empiezan con una modulación muy rápida de la frecuencia que se asintota progresivamente hacia una frecuencia terminal cuasi-constante. El primer armónico o fundamental, que concentra la mayor parte de la energía, discurre desde una frecuencia máxima e inicial que varía entre unos 60 y 35 kHz hasta una frecuencia terminal de unos 22-25 kHz. El pico de intensidad se da a unos 26 kHz de frecuencia (Antonio Guillén, comunicación personal).

La figura 5.1 muestra la variación en los sonogramas de los pulsos de ecolocación de la especie en la fase de búsqueda o navegación (Griffin *et al.*, 1960) bajo las distintas necesidades perceptivas. Cuando el murciélago vuela en medios abiertos y

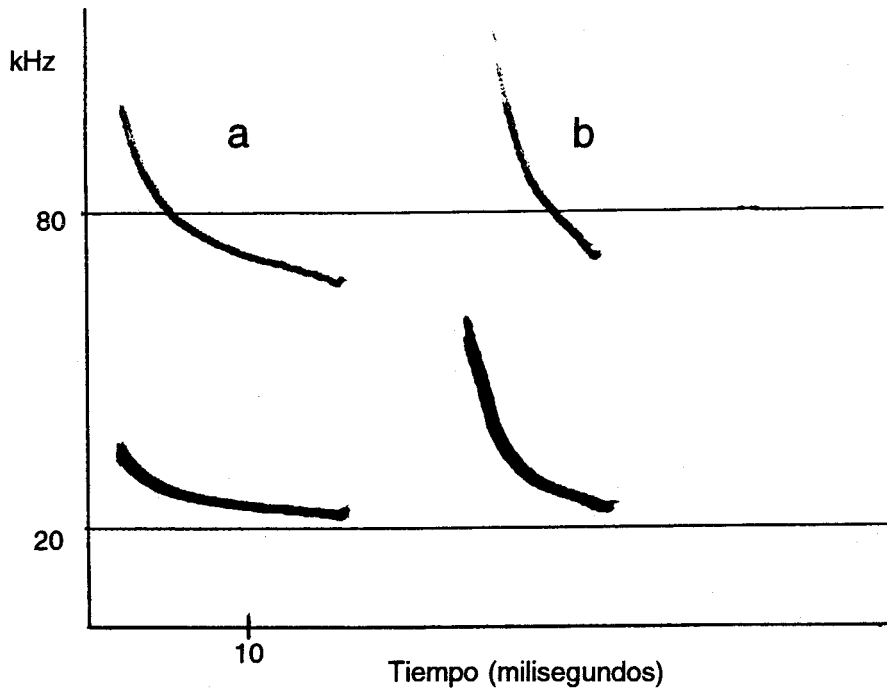


Figura 5.1.- Señales de ecolocación de *E. serotinus*, se observan los dos armónicos. La señal (a) con una componente importante de frecuencia cuasi-constante es típica de vuelo en espacios abiertos. La (b) con predominio de frecuencia modulada ocurre en vuelo cerca de obstáculos.

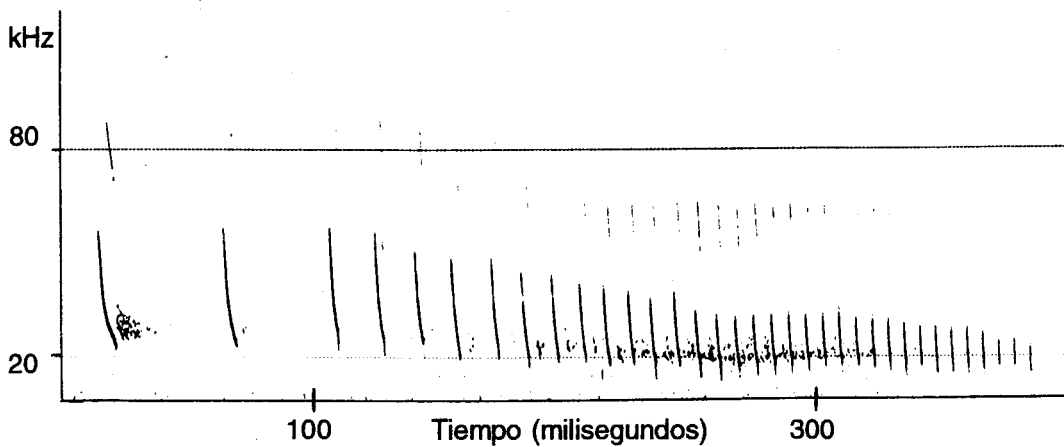
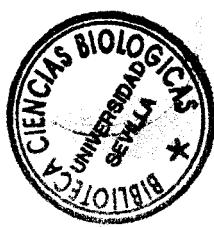


Figura 5.2.- Señales de ecolocación de *E. serotinus* durante la fase de detección y aproximación a una presa, técnicamente llamado "buzz".



lejos de obstáculos emite, con una cadencia de unos 5 por segundo, pulsos de 10-15 ms de duración y con una larga componente final cuasi-constante (figura 5.1a). Cuando vuela más cerca de los obstáculos, la cadencia aumenta hasta unos 10 por segundo (Miller y Degn, 1981), aumenta el recorrido en frecuencias, y se acorta la componente cuasi-constante (figura 5.1b).

Cuando el murciélago ha detectado una posible presa, elimina la porción de frecuencia final, aumenta la velocidad de modulación y acelera el ritmo de repetición progresivamente, en la llamada fase de aproximación, hasta producir pulsos casi verticales que se repiten a un ritmo rapidísimo (figura 5.2), formando lo que en la literatura sobre ecolocación en murciélagos se ha dado en llamar 'buzz' (Griffin *et al.*, 1960).

El muestreo se llevó a cabo con cuatro estaciones de escucha. Cada una constaba de un detector D-90 (Pettersson Elektronik). Las señales recibidas y procesadas por cada detector eran registradas en un magnetofón que se activaba con el sonido (Sony TCM-15). El micrófono del receptor se instaló a una altura de un metro sobre el nivel del suelo y el receptor era sintonizado a una frecuencia de 28 kHz (la frecuencia que mejor permite escuchar a *E. serotinus*). El rango de detección del detector de ultrasonidos no se conoce con exactitud, pero el de otro aparato de características muy similares (QMC Mini Bat Detector) es de 25-60 metros (Limpens *et al.*, 1989). Este sistema, además, consta de un reloj que emite una señal acústica cada 15 minutos, señal que es almacenada en la cinta magnetofónica y que permite clasificar en que momento de la noche se producen los sonidos. El sistema estaba funcionando desde minutos antes de la puesta del sol hasta su salida.

Los sonidos grabados (que mayoritariamente correspondían a *E. serotinus*) eran normalmente identificados por el oído, sólo en caso de duda se analizaba la grabación en un sonógrafo (Kay 5000). Se consignaba la especie, el número de pasos y de intentos de caza ("buzzes"), así como el tiempo total (medido con la ayuda de un cronómetro) en el que se escuchaban los pulsos emitidos por cada especie por cada período de 15 minutos. Un paso se define como una secuencia de dos o más pulsos, mientras que un "buzz" es una secuencia de alta repetición de pulsos (figura 5.2) intercalada entre secuencias de baja tasa de repetición (Thomas y West, 1989).

Cada día se colocaban cuatro estaciones de escucha automática en cada uno de

los cuatro hábitats considerados (arroyo, cereal, eucaliptar y olivar). Se muestreaban dos puntos en cada uno de estos hábitats. Dos veces por semana se ubicaban las estaciones de escucha en los mismos puntos, cambiando a la semana siguiente. En conjunto se muestrearon 295 día-hábitat durante el período agosto 1989-julio 1991, de los que obtuvimos muestra de todos los períodos de 15 minutos de la noche en 205 día-hábitat.

A una distancia media aproximada de 70 metros del receptor de sonidos se ponía una trampa de insectos (ver Material y Métodos del Capítulo Insectos). El número de trampas de insectos colocadas era de dos diarias (en primer día de la semana se instalaban en un par de hábitats y en el segundo en los dos restantes).

5.2.2 Radio-seguimiento

A un total de 34 *E. serotinus* (a dos de estos individuos se les puso un emisor en dos ocasiones) se les colocó un radio-emisor (Holohil Systems Ltd.) cuyo peso oscilaba entre 0.8-1.1 g, y que representaba menos del 5% del peso corporal del animal (Aldrige y Brigham, 1988). La frecuencia de los emisores era de 150-151 MHz. En un primer momento dichos emisores se sujetaban a la espalda del murciélago con la ayuda de un pegamento de cianocrilato, pero el tiempo que éste permanecía sujeto al animal era muy escaso: dos días de media. Posteriormente se utilizó un pegamento epoxy. Para ello se cortaba el pelo de una parte del dorso del murciélago, se pegaba sobre éste el emisor y después se aplicaba sobre el emisor y la espalda del animal un trozo de cuero fino. Con este procedimiento el transmisor permanecía sujeto hasta dos semanas. No obstante, con objeto de recuperar los emisores, se recapturaba a los animales marcados unos ocho días después de haberlos marcado. El efecto ocasionado por el emisor parece ser muy pequeño, ya que ningún animal sufrió pérdida de peso, no obstante todos los animales marcados perdieron el pelo de las zonas ocupadas por el emisor, aunque éste creció rápidamente (recapturas posteriores de los mismos así lo atestiguaron).

A los animales marcados se les localizaba mediante triangulación desde dos estaciones fijas ubicadas sobre elevaciones del terreno. La dirección de la señal era simultáneamente determinada cada cinco minutos desde las dos estaciones de seguimiento (con un error de ± 1 minuto). El material utilizado estaba formado por dos

receptores de radio CE-12 (Custom Electronic Inc.) y dos antenas Yaghi de tres elementos. Las antenas se colocaban encima de unos mástiles rotatorios a una altura de dos metros. Cada uno de estos mástiles tenía una circunferencia graduada en su base.

De cada murciélago marcado se consignaba el refugio en el que estaba antes y después del período de actividad de vuelo, la hora de salida y entrada a dicho refugio, así como la dirección en la que se encontraba cada lapso de cinco minutos. Cabe decir que este procedimiento sólo se siguió durante la primera fase de actividad (primeras horas de la noche), durante el resto de la noche el control se llevó a cabo desde la base del refugio, aunque se observó de modo poco sistemático, si el animal se encontraba en el refugio o si estaba volando.

En cada campaña mensual de radio-seguimiento se marcaron normalmente cuatro murciélagos. Los individuos que iban a ser marcados se capturaban por la tarde. Los métodos para atrapar los murciélagos son los descritos anteriormente en el capítulo Colonia. Sólo en dos ocasiones se capturaron los murciélagos con redes japonesas, éstas se ubicaron en las inmediaciones del Puente. Una vez que se les colocaba el emisor, se guardaban en una caja al menos 15 minutos, con el fin de asegurar la buena sujeción del mismo. Los animales marcados eran liberados minutos después de la puesta del sol. El seguimiento de los radio-marcados no empezaba hasta el día siguiente. Para seleccionarlos se tuvo en consideración el sexo (siempre hembras, con la excepción de dos casos) y la edad. Diversos tipos de problemas hicieron muy difícil obtener una muestra homogénea de las diversas edades. En total se realizaron un total de 245 seguimientos (día-murciélago), con una media de seguimiento por individuo de siete noches (rango: 1-15 noches). Todo ésto se llevo a cabo durante el período enero 1990-julio-1991.

5.2.3 Controles de la colonia a la salida del refugio

Un observador situado frente a una junta de dilatación del Puente ocupada por la colonia de murciélagos, anotaba cada cinco minutos el número de animales que abandonaban el refugio, así como la hora de salida del primer individuo (normalmente se censaba sólo una junta de dilatación por día, aunque en ciertas ocasiones un mismo

observador pudo censar dos al mismo tiempo). En total se llevaron a cabo 29 censos durante el período marzo 1989-julio 1993, contabilizándose un total de 1698 *E. serotinus*.

5.2.4 Tratamiento estadístico de los datos

El uso de la variable tiempo a la hora de definir los ritmos de actividad (estamos hablando de los datos procedentes de las grabaciones de sonidos) supuso algún tipo de problemas a causa de la variación que sufre la longitud de la noche a lo largo del ciclo anual. Para que todas las noches fuesen comparables se tuvo que estandarizar la longitud de las mismas. Para ello se le restó a cada muestra (período de 15 minutos) la hora a la que se ponía el sol ese día y esta diferencia se dividió por la longitud de la noche. Para establecer dicha hora se tuvo en cuenta la oportuna corrección longitudinal y latitudinal, tomando siempre como referencia la hora de puesta y salida del sol en Madrid. No obstante, aunque en los análisis se haya tenido en cuenta esta transformación, en las representaciones gráficas aparecerá en el eje de abscisas tanto la hora solar, como la fracción de noche correspondiente.

Para los análisis estadísticos se utilizaron los siguientes procedimientos del SAS (1989): análisis de varianza paramétrico y no paramétrico PROC GLM y PROC RANK, estimación de la varianza de cada uno de los componentes de un modelo factorial PROC VARCOMP, correlación PROC CORR, tablas de contingencia PROC FREQ y para la prueba de Kolmogorov-Smirnov PROC NPAR1WAY.

Debido a que los datos obtenidos con la ayuda del radio-seguimiento para cada murciélago no son independientes y que la elección de un individuo es aleatoria, para los análisis estadísticos de los datos se ha utilizado un modelo mixto de análisis de varianza encajado con repetición, donde los factores fijos del modelo son la estación del año (ver Capítulo Insectos) y la edad del individuo y, como hemos dicho, el individuo se considera factor aleatorio. Los cálculos se llevaron a cabo con el procedimiento PROC GLM del SAS (1989).

Las medias de la variable actividad (radio-seguimiento) se calculan de la siguiente manera: primero se estima la media para cada murciélago marcado y después

se estima la media de estos valores.

5.3 RESULTADOS

5.3.1 Efectos del diseño experimental en los niveles de actividad

Con objeto de comprobar si las trampas de luz tienen algún efecto sobre la actividad registrada (número de pasos-día-hábitat) en la estación de escucha automática situada en sus inmediaciones, se realizó un análisis de varianza no paramétrico, donde el mes, el hábitat y si la estación de escucha tenía o no una trampa de insectos cercana eran los factores. El modelo es significativo para los factores mes y hábitat, pero no para el otro factor ($F=16.02$, $g.l.=11$, $p<0.0001$). Sin embargo, la significación del factor trampa de insectos hace sospechar que posiblemente sí que pudiese tener algún efecto ($F=2.80$, $g.l.=1$, $p=0.0958$), aunque éste es pequeño, ya que el porcentaje de varianza que dicho factor explica es muy reducido: tan sólo el 0.6% de la varianza total del modelo. Además, como a la hora de definir los patrones de actividad se utilizan valores medios y la cantidad de estaciones de escucha con o sin trampa se reparten homogéneamente entre los meses y los hábitats, hemos considerado conveniente obviar este efecto, para de esta forma trabajar con un tamaño muestral mayor.

5.3.2 Ritmo circanual

5.3.2.1 Niveles de actividad

En la figura 5.3 podemos observar como durante los meses comprendidos entre noviembre y febrero la actividad (pasos totales-día-hábitat) de *Eptesicus serotinus* es nula o muy baja. Es a partir del mes de marzo cuando se empieza a escuchar, de forma apreciable, las señales de ecolocación de dicha especie. Entre este mes y abril el número de contactos aumenta de forma importante, para después estabilizarse durante los meses de mayo y junio. Durante julio y agosto vuelven a aumentar el número de contactos

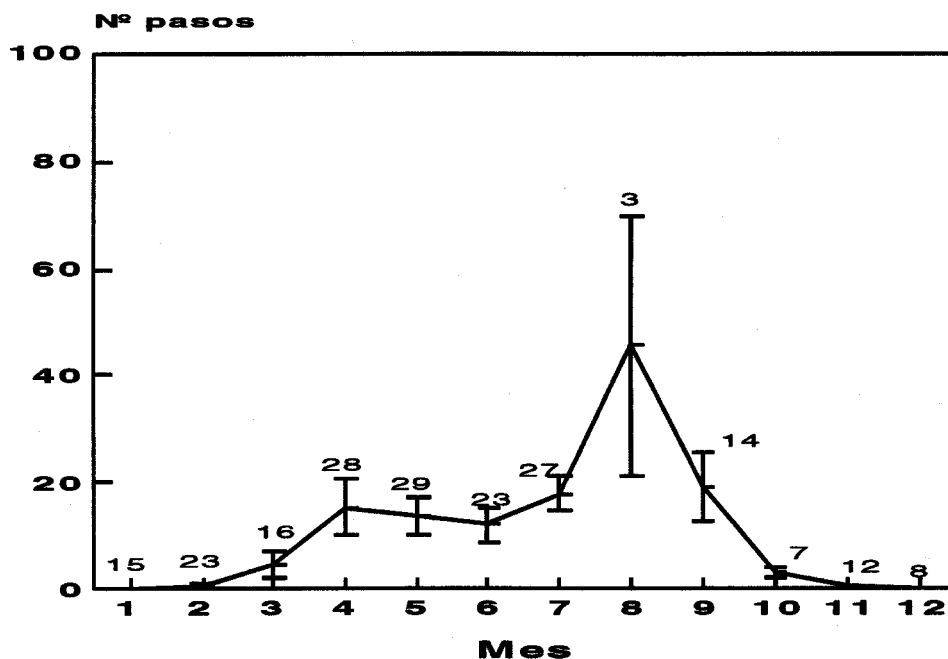


Figura 5.3.- Variación de la media mensual (± 1 error estandar) del número de pasos (contactos con detector de ultrasonidos), para el total de hábitats. Los tamaños de las muestras se dan sobre la curva.

(mes en el que se alcanza el máximo), empezando en octubre el declive final de la actividad. La evolución del tiempo medio de actividad mensual (individuo-mes) de los murciélagos marcados con radio-emisores es prácticamente idéntico al descrito con anterioridad ($r_s=0.881$, $p=0.0039$, $N=8$).

Los niveles de actividad (estaciones de escucha) mostrados por *E. serotinus* son significativamente diferentes entre meses y entre cada uno de los hábitats considerados ($F=12.67$, $g.l.=45$, $p=0.001$). Además, la evolución de dichos niveles de actividad es distinta en cada uno de los hábitats muestreados (existe interacción entre ambos factores del modelo). Sin embargo, es muy diferente el efecto que tienen la estacionalidad y el hábitat sobre la varianza total del modelo. Así, el factor mes explica el 51.3% de la varianza mientras que el factor hábitat tan sólo el 7.7%.

Si realizamos un prueba de Tukey (tabla 5.1), podremos diferenciar dos grandes grupos, uno formado por los meses noviembre-febrero y otro por los meses abril-septiembre. Los meses de marzo y octubre ocupan una posición intermedia.

Tabla 5.1.- Valores medios del número de pasos por día. Se muestra la media, la desviación típica (DT) y el coeficiente de variación (CV). Los grupos homogéneos (Gr. H.) se unen en columnas mediante asteriscos (prueba de Tukey, $\alpha=0.05$).

MES	N	MEDIA	DT	CV	Gr.H.		
1	15	0.00	0.00	.	*		
2	23	0.52	2.09	399.8	*		
3	16	4.25	10.32	242.9		*	*
4	28	15.00	28.46	189.7		*	*
5	29	13.41	19.78	147.5		*	*
6	23	11.61	15.42	132.8		*	*
7	27	17.48	16.33	93.4			*
8	3	45.33	42.72	94.2			*
9	14	18.79	23.75	126.4			*
10	7	2.86	2.41	84.4		*	*
11	12	0.33	0.78	233.5	*	*	
12	8	0.00	0.00	.	*		

Dentro de un mismo mes el número de pasos varía mucho de un día a otro, incluso durante la época de mayor actividad es posible no contactar con ningún murciélago durante toda la noche (ver coeficientes de variación en la tabla 5.1). Para determinar si existe heterogeneidad en la variabilidad relativa entre los meses se ha utilizado una variante del método de Levene propuesto por Sokal y Braumann (1980) (ver explicación más detallada en el Capítulo Colonia). El resultado es que la variabilidad de los meses, con niveles de actividad considerables (abril-septiembre), son significativamente diferentes ($F=2.54$, $g.l.=5$, $p=0.0322$). La prueba de Tukey detecta diferencias entre el mes de abril y el de julio ($p<0.05$), que como podemos ver en la tabla 5.1 son, respectivamente, el de mayor y menor heterogeneidad (de entre los meses considerados en el modelo).

El número de pasos es siempre mayor en el arroyo (prueba de Tukey, $p<0.0001$) (figura 5.4). En este hábitat es incluso posible detectar la presencia de algún *E. serotinus* durante los meses de febrero y noviembre, mientras que en el resto ésta es nula. En el arroyo el mayor número de señales de ecolocación se escucha durante el mes de abril, mientras que en el cereal y el eucaliptar esto ocurre durante el mes de julio y en el olivar durante septiembre. Estos máximos descritos pueden ser ficticios debido a la falta de datos del mes de agosto. En octubre los niveles de actividad son muy bajos en todos los hábitats (figura 5.4).

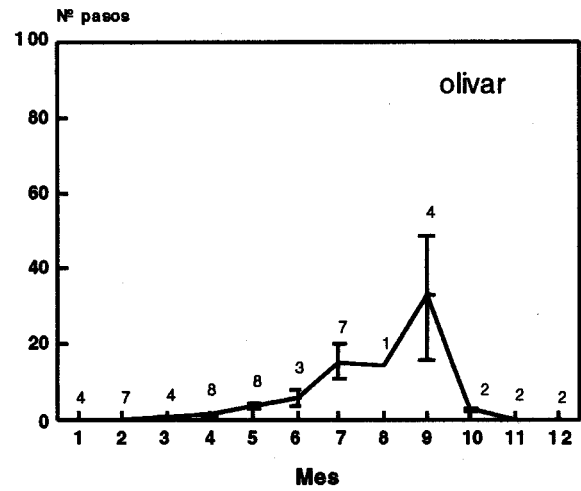
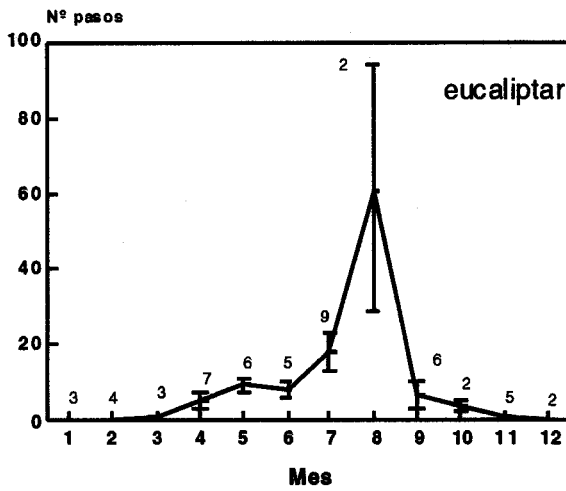
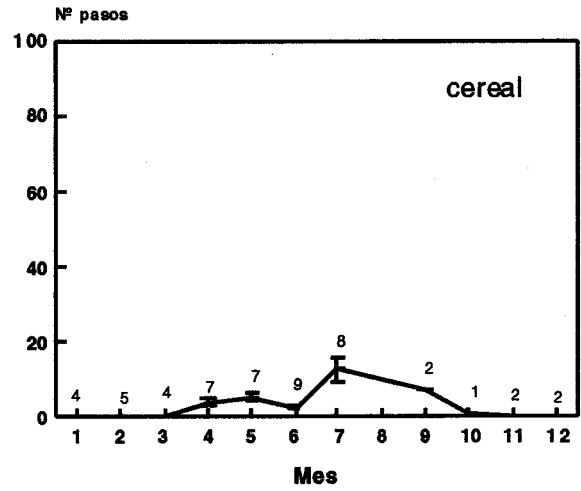
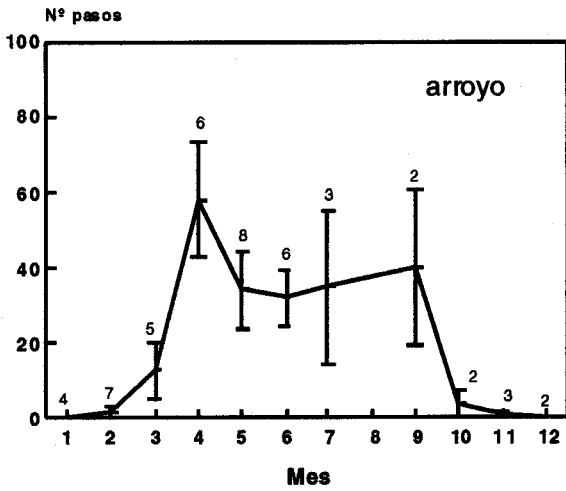


Figura 5.4.- Variación de la media mensual (± 1 error estándar) del número de pasos en cada hábitat considerado. Los tamaños de las muestras se dan sobre las curvas.

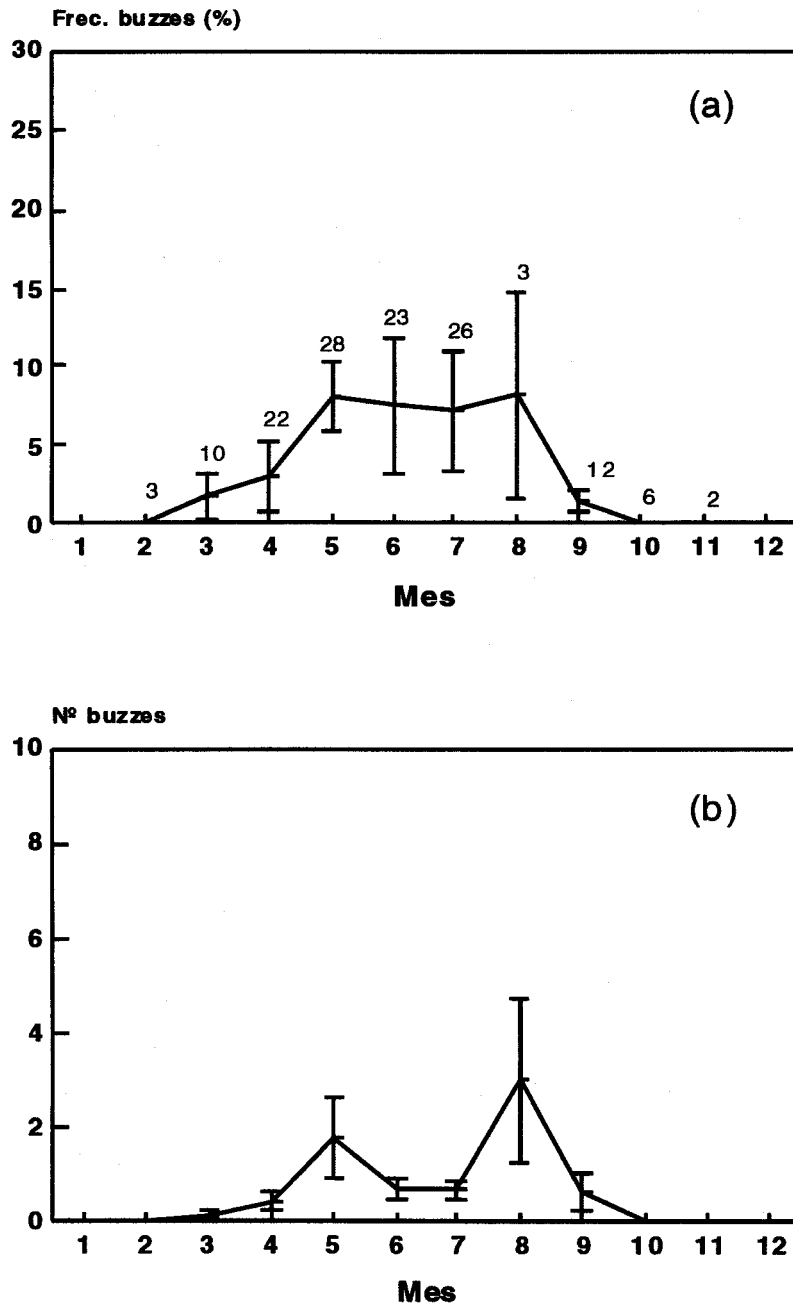
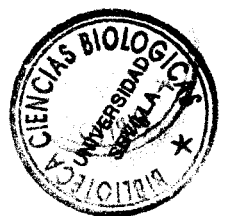


Figura 5.5.- Variación de la media mensual (± 1 error estandar) de la frecuencia de "buzses" (a) y del número de "buzses" (b) para el total de hábitats. Los tamaños de las muestras, iguales en ambos casos se dan sobre la curva (a).



5.3.2.2 Actividad de caza

En la figura 5.5a vemos como la frecuencia de "buzzes" ("buzzes" totales día/pasos totales día) es máxima y constante durante los meses comprendidos entre mayo y agosto (oscila entre un 7-8%), mientras que durante los meses precedentes y posteriores es menor. Sin embargo, el análisis de la varianza del modelo factorial, donde el mes y el hábitat son los factores considerados, no detecta diferencias entre los meses, aunque sí entre los hábitats ($F=2.11$, g.l.=24, $p=0.0055$). En el cereal y el eucaliptar se escuchan los primeros "buzzes" en el mes de mayo. En el olivar ésto ocurre en abril, no obstante, no se detecta ningún "buzz" en mayo. En el cereal la actividad de caza está limitada a los meses de mayo, junio y julio (no tenemos datos de agosto), presentándose ésta muy variable (figura 5.6). Una prueba de Tukey ($p<0.05$) genera dos subgrupos; uno formado por el arroyo y el eucaliptar, y otro formado por el cereal, el eucaliptar y el olivar. Al igual que ocurría en el número de pasos por día, la frecuencia de "buzzes" también es sumamente variable (coeficientes de variación comprendidos entre 140-364%).

Aunque la frecuencia de "buzzes" es constante durante los meses mayo-agosto, si tenemos en cuenta el número total de "buzzes" emitidos, observaremos que durante los meses de junio y julio existe una menor emisión de dichos "buzzes" (figura 5.5b). Otro hecho destacable es que, mientras la frecuencia de "buzzes" es muy pequeña durante el mes de septiembre, el total de emitidos es similar al de los meses de junio y julio (figura 5.5b). Al igual que ocurría con la frecuencia de "buzzes", el análisis de la varianza del modelo factorial, donde el mes y el hábitat son los factores considerados, tampoco detecta diferencias entre los meses, aunque sí entre los hábitats ($F=2.67$, g.l.=9, $p=0.0058$). En el arroyo es donde se registran el mayor número de "buzzes" (prueba Tukey, $p<0.05$) (figura 5.7).

5.3.2.3 Inicio de la actividad

Eptesicus serotinus siempre empieza su actividad de vuelo cuando se pone el sol. El tiempo medio de salida del primer murciélago oscila entre las 0.14 horas (8 minutos)

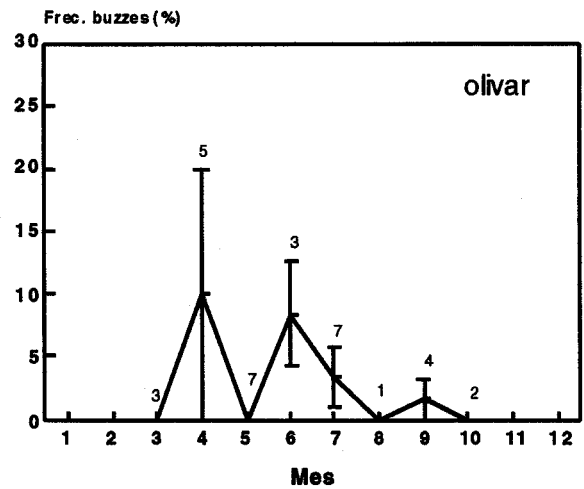
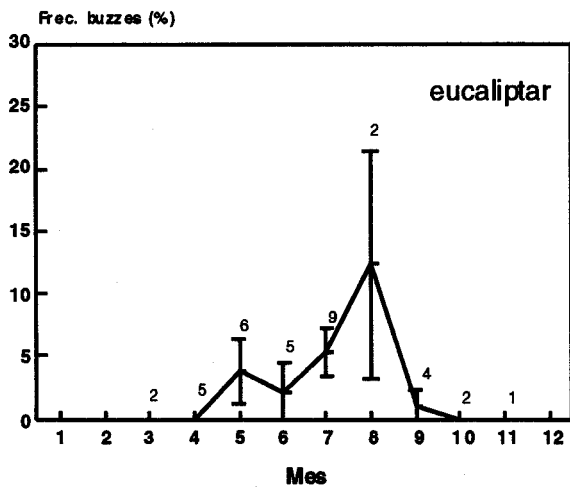
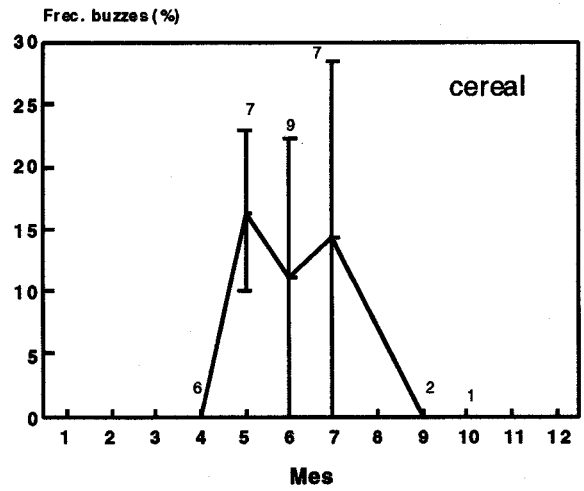
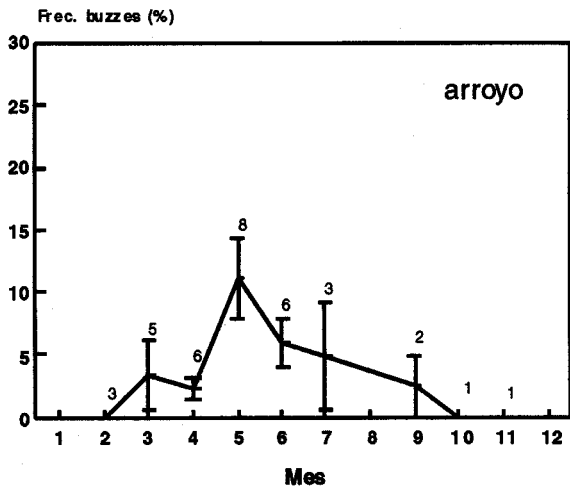


Figura 5.6.- Variación de la media mensual (± 1 error estandar) de la frecuencia de "buzzes" en los distintos hábitats. Los tamaños de las muestras se dan sobre las curvas.

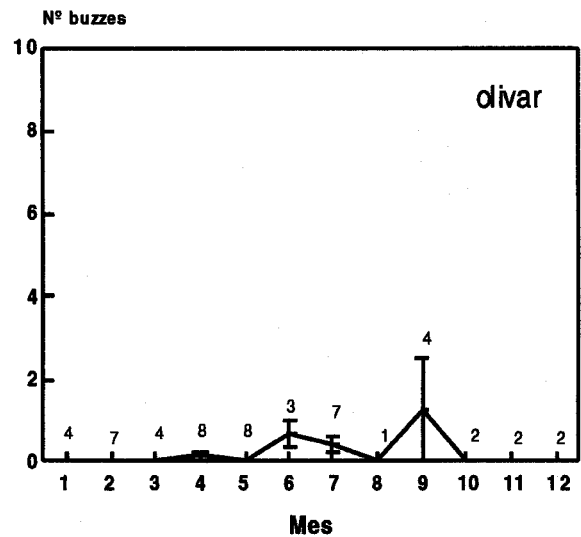
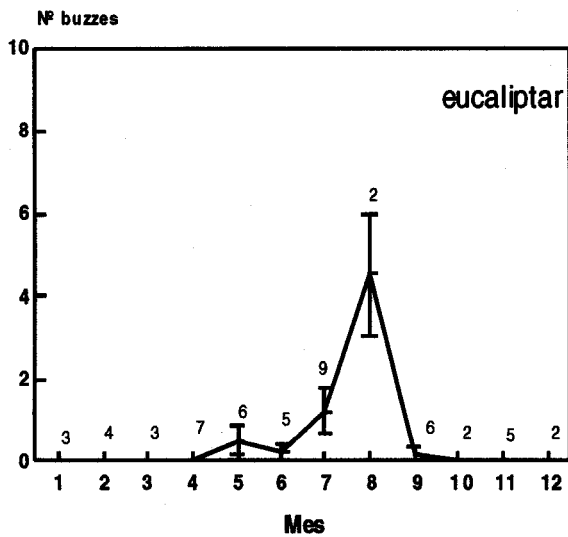
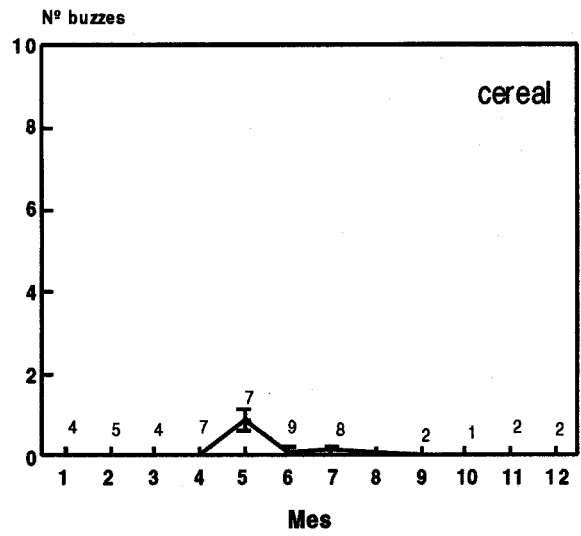
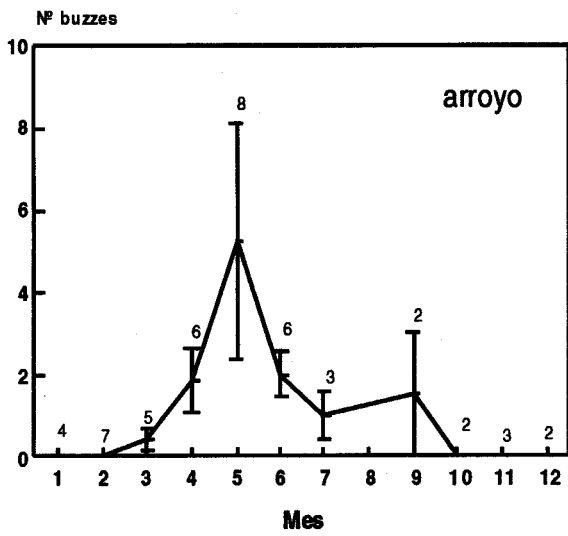


Figura 5.7.- Variación de la media mensual (± 1 error estandar) del número de "buzzes" en los distintos hábitats. Los tamaños de las muestras se dan sobre las curvas.

después de la puesta del sol, en el mes de febrero, y las 0.55 horas (33 minutos) en el mes de enero (tabla 5.2). No obstante, estos dos valores corresponden a controles de salida efectuados durante los meses invernales. Si consideramos los meses en los que la actividad empieza a ser importante, observaremos que conforme nos aproximamos al solsticio de verano el primer individuo sale antes, invirtiéndose esta tendencia conforme avanzan los meses. Consiguientemente, los murciélagos dejan el refugio más pronto cuando la cantidad de horas con oscuridad es menor ($r=0.781$, $p<0.0001$, $N=25$). Como ya vimos en el Capítulo Colonia, el tamaño de los grupos es mayor en los meses con noche más cortas y cabría esperar que, como el tamaño del grupo condiciona el tiempo que tarda en salir toda la colonia del refugio ($r=0.429$, $p=0.0324$, $N=25$), fuese el número de murciélagos la causa de que en el mes de junio éstos saliesen antes. Para determinar si es la longitud de la noche o el tamaño del grupo lo que condiciona este comportamiento, se estimó cual era la correlación múltiple entre estas tres variables. Así, la correlación parcial entre la hora de salida del primer individuo y la longitud de la noche es significativa ($r=0.720$, $p<0.0001$, $N=25$), mientras que la correlación parcial de la primera variable con el tamaño del grupo no lo es ($r=0.186$, $p=0.384$, $N=25$). Una vez que sale el primer murciélago, los últimos no tardan más de 15-20 minutos en salir.

Tabla 5.2. - Variación mensual de la hora media de salida del primer murciélago (en horas después del ocaso). Se muestra la media, la desviación típica (DT) y el coeficiente de variación (CV).

MES	N	MEDIA	DT	CV
1	1	0.55	.	.
2	2	0.14	0.04	26.2
3	1	0.34	.	.
4	4	0.29	0.06	20.3
5	8	0.22	0.07	33.4
6	3	0.15	0.08	55.1
7	3	0.23	0.07	31.3
8	2	0.40	0.02	5.4
9	3	0.45	0.12	25.9
10	2	0.48	0.12	25.3

En la figura 5.8 vemos como a lo largo del año varían los patrones de salida de los murciélagos del refugio. Todas estas curvas son significativamente diferentes entre

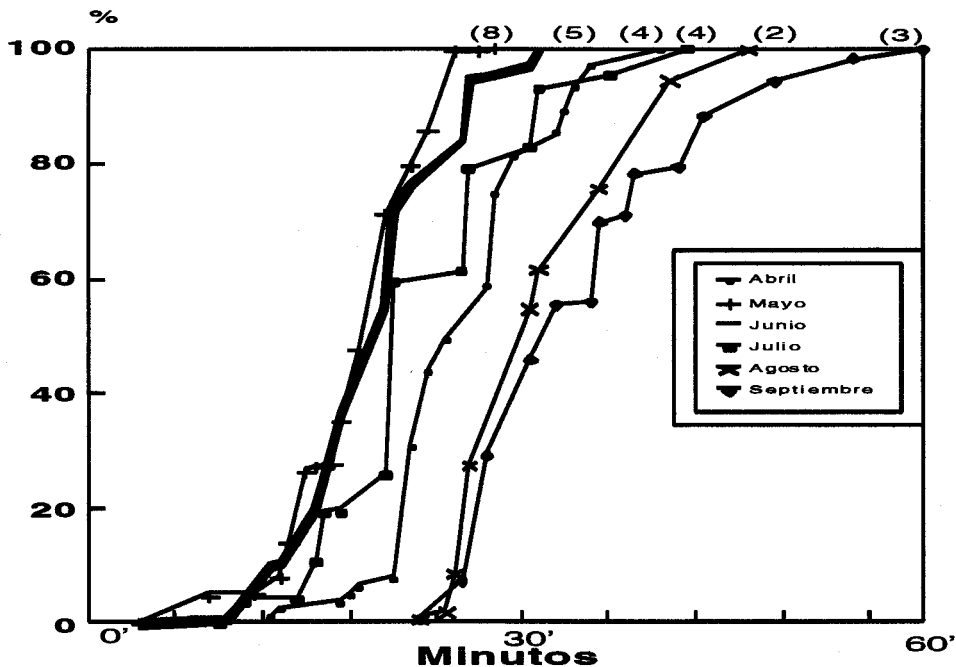


Figura 5.8.- Patrón de salida de la colonia durante diversos meses. El número de censos se encuentra en la parte superior.

si (tabla 5.3). Estas diferencias se producen por que, o bien empiezan a salir a horas muy diferentes, o bien la salida del último se retrasa a causa de un mayor número de murciélagos presentes en el refugio. Podemos ver como la tendencia sigue aproximadamente la marcada en la tabla 5.2. En los meses de marzo, mayo, junio y julio hay un mayor retraso entre la salida de los primeros individuos y el conjunto de la colonia, mientras que en los meses restantes la pendiente inicial es mucho más pronunciada. En la curva del mes de julio se puede observar que los murciélagos presentan un comportamiento escalonado en la salida del refugio (figura 5.8).

5.3.3 Ritmos circadianos

5.3.3.1 Niveles de actividad

Los cambios a lo largo del año en los patrones de actividad diario (pasos-día-hábitat-período de 15 minutos) son muy notorios (figura 5.9). Pasamos de un ciclo con

Tabla 5.3.- Estadísticos D y sus significaciones resultantes de realizar la prueba de Kolmogorov-Smirnov para comparar las curvas que representan los patrones de salida de los murciélagos de sus refugios (sólo para aquellos pares de meses en los que el tamaño muestral permitía realizar tal prueba).

	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE
ABRIL	0.643 0.0001	0.640 0.0001	0.515 0.0001	0.539 0.0001	0.519 0.0001
MAYO		0.230 0.0001	0.450 0.0001	0.907 0.0001	0.984 0.0001
JUNIO			0.293 0.0001	0.765 0.0001	0.872 0.0001
JULIO				0.595 0.0001	0.713 0.0001
AGOSTO					0.197 0.0184

un solo pico de actividad tras la puesta del sol, -meses entre febrero y abril-, a otro con dos máximos claramente diferenciados; el primero minutos después de la puesta del sol y el otro, que es mucho menor, minutos antes de la salida del sol, -meses mayo y junio- por último, otro patrón en el que la actividad entre estos dos picos es considerable: meses de julio, agosto y septiembre. Durante los meses de octubre y noviembre la actividad vuelve a concentrarse tras la puesta del sol.

Tabla 5.4.- Estadísticos D y sus significaciones resultantes de realizar la prueba de Kolmogorov-Smirnov para comparar las curvas que representan los patrones mensuales de actividad (sólo para aquellos pares de meses en los que el tamaño muestral permitía realizar tal prueba).

	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE
ABRIL	0.195 0.0001	0.247 0.0001	0.367 0.0001	0.207 0.0001	0.486 0.0001
MAYO		0.130 0.0022	0.250 0.0001	0.196 0.0001	0.375 0.0001
JUNIO			0.187 0.0001	0.253 0.0001	0.266 0.0001
JULIO				0.353 0.0001	0.140 0.0001
AGOSTO					0.404 0.0001

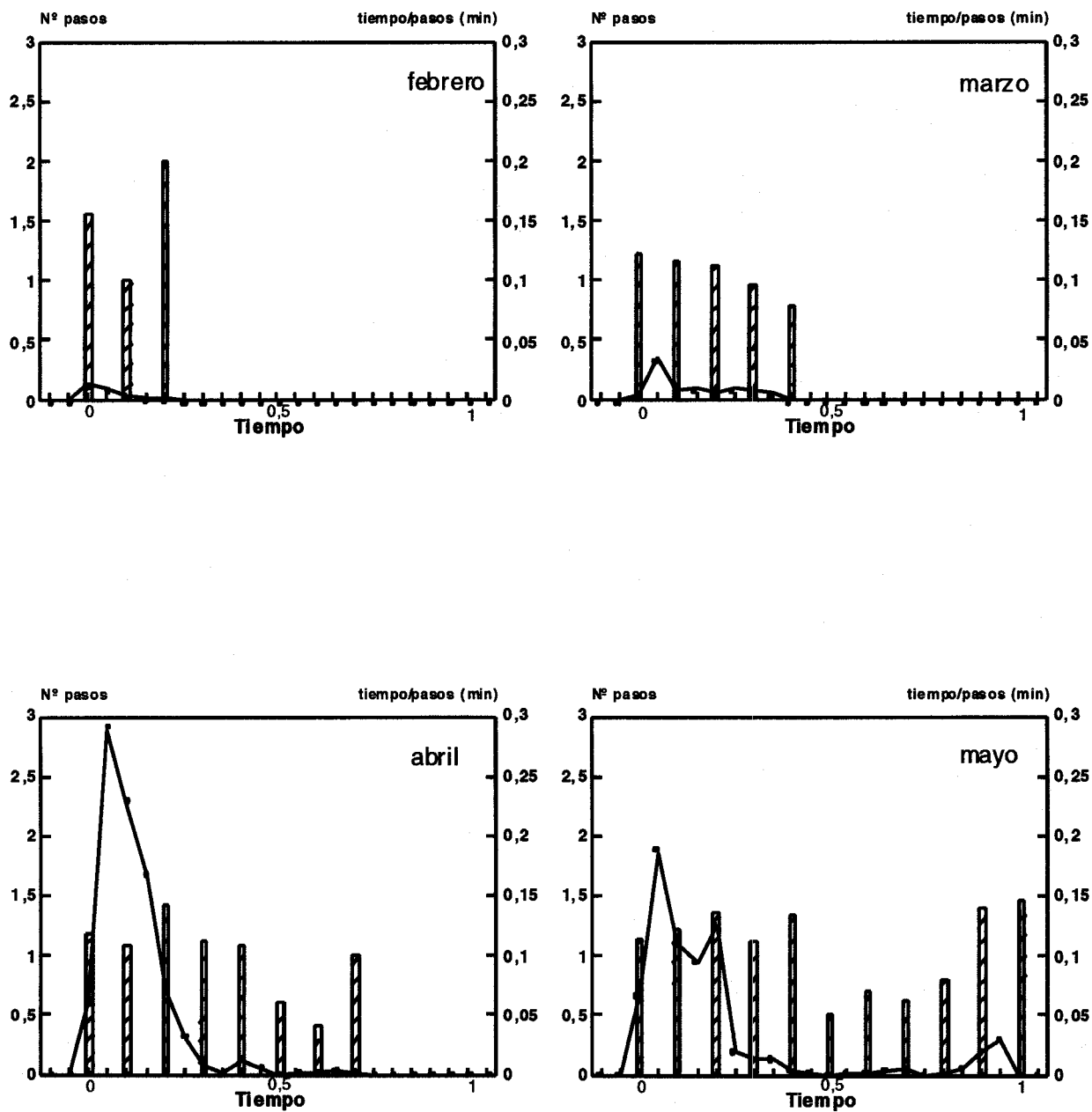


Figura 5.9.- Variación del número medio de pasos (línea continua) y de la duración media de los pasos (barras) a lo largo de la noche en los meses que hay actividad. Los tamaños de las muestras y los errores estandar se dan en el apéndice 1 y 2.

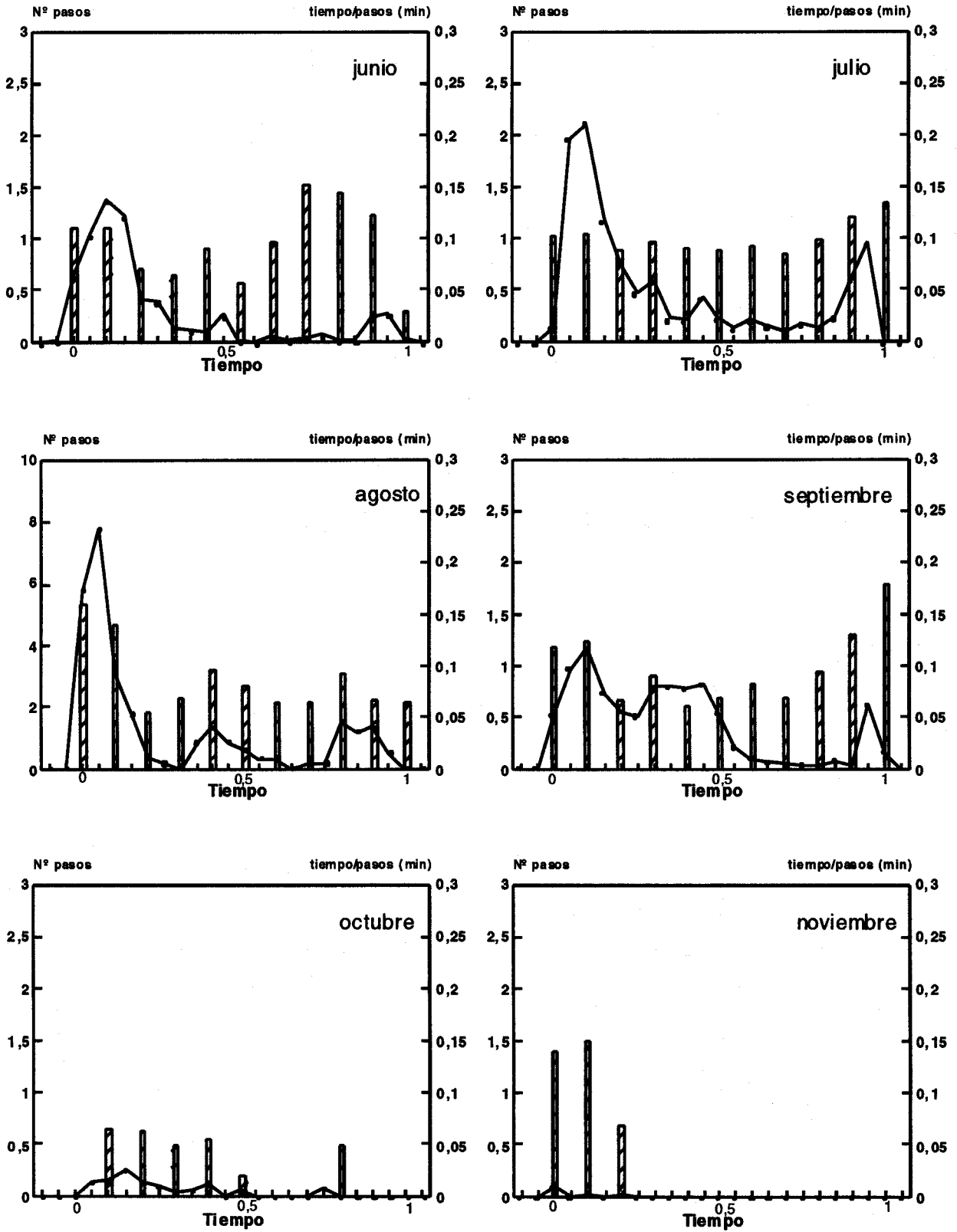


Figura 5.9.- Continuación.

En aquellos meses en los que el tamaño muestral lo permitió se realizó un prueba de Kolmogorov-Smirnov con objeto de detectar si estas diferencias en las distribuciones de los niveles de actividad eran significativas. El resultado fue que entre todos estos meses (abril-septiembre) las diferencias eran significativas (tabla 5.4).

Durante el mes de febrero existe actividad hasta dos horas después de ponerse el sol, alcanzándose el 83% de ésta durante la primera hora. En el mes de marzo el período de actividad nocturna alcanza las cuatro horas tras la puesta del sol, durando 1h 16' el pico de actividad, pico que engloba el 62% de la actividad de toda la noche. En abril la actividad sigue concentrada tras el ocaso. El período de máxima actividad dura hasta las 2h 23' y supone el 95% de toda la actividad. Durante los meses de mayo, junio y julio el primer máximo dura aproximadamente 2h 15' y el porcentaje que representa sobre la actividad de toda la noche, aún siendo muy importante, va disminuyendo. Así, mientras que en el mes de mayo supone el 85%, en el mes de junio el 77% y el 61% en julio. En todos estos meses el máximo que se produce antes del amanecer (entre una hora y 50 minutos antes de la salida del sol) supone menos del 10% y su duración media es de 45 minutos. En agosto la actividad en el ocaso (el tamaño muestral es pequeño) parece estar más concentrada, su duración media es de 1h 30' y representa el 74%, mientras que el pico del amanecer empieza dos horas antes de que se produzca la salida del sol y dura una media de 1h 37' (supone el 10%). Tras la puesta de sol, en el mes de septiembre parecen existir dos picos de máxima actividad que se solapan. En conjunto ocupan las seis primeras horas de la noche y representan el 89% de la actividad total. El pico del amanecer tan sólo dura una media hora y supone el 7.5%. Durante los meses de octubre y noviembre la escasa actividad vuelve a concentrarse tras la primeras horas de la puesta del sol, aunque durante octubre es posible escuchar murciélagos durante una mayor parte de la noche (figura 5.9).

Los patrones de actividad también son diferentes entre los diversos hábitats. Debemos considerar estos patrones dentro de cada mes, pues como hemos visto las variaciones anuales son muy importantes. Para ello sólo atenderemos a aquellos meses en los que haya un cierto nivel de actividad en todos los hábitats (abril-julio y septiembre; agosto no lo consideramos debido a la falta de muestras en el arroyo y el cereal). En abril tan sólo parecen observarse diferencias entre el arroyo y el eucaliptar,

ya que en este último se mantiene un nivel más o menos constante hasta la media noche (figura 5.10). Durante el mes de mayo, en el arroyo, el máximo que se produce tras el ocaso dura más tiempo que en el resto, presenta otro pico antes del orto y apenas existe actividad entre estos dos máximos (figura 5.11). En el cereal el patrón es el mismo, sin embargo, el segundo pico es relativamente más importante que en el arroyo. En el eucaliptar sólo destaca la presencia del primer pico de actividad, existiendo algunos escasos contactos a lo largo de gran parte de la noche. Por último el olivar se caracteriza por una presencia más o menos constante a lo largo de toda la noche (figura 5.11). La prueba de Kolmogorov-Smirnov detecta diferencias entre el arroyo y el eucaliptar ($D=0.282$, $p=0.0013$), pero no entre cereal y los hábitats arroyo ($D=0.208$, $p=0.0713$) y eucaliptar ($D=0.231$, $p=0.1487$). No es posible llevar a cabo dicha prueba con el olivar. En junio, el arroyo, el cereal y el olivar presentan los máximos del anochecer y el amanecer, pero en el arroyo la duración del primer pico es mayor. En el eucaliptar aparecen dos picos de actividad entre el ocaso y la medianoche (figura 5.12). Las diferencias entre el arroyo y el eucaliptar ($D=0.236$, $p=0.0224$), entre el arroyo y el olivar ($D=0.407$, $p<0.0001$) y entre el eucaliptar y el olivar ($D=0.371$, $p=0.0029$) son significativas. Durante el mes de julio, en los patrones de actividad del arroyo y el olivar aparecen los dos picos característicos, sin embargo, entre ambos máximos existe un mayor nivel de actividad en el arroyo (figura 5.13). En el cereal tan solo se detecta un pico y en el eucaliptar, tras el primer máximo, se mantiene una presencia constante a lo largo de toda la noche (figura 5.14). La prueba de Kolmogorov-Smirnov determina que, a excepción del par eucaliptar-olivar ($D=0.123$, $p=0.1690$), todas estas curvas son diferentes (arroyo-cereal: $D=0.363$, $p<0.0001$; arroyo-eucaliptar: $D=0.217$, $p<0.0001$; arroyo-olivar: $D=0.209$, $p=0.0005$; cereal-eucaliptar: $D=0.216$, $p=0.0018$; cereal-olivar: $D=0.207$, $p=0.0071$). En septiembre (figura 7e), el eucaliptar y el olivar presentan una actividad más o menos constante desde el anochecer hasta pasada la medianoche; a partir de este momento los niveles decrecen hasta el amanecer, momento en el cual aparece otro pico de actividad. En el arroyo, la actividad se concentra entre el ocaso y la medianoche, período en el cual ésta se reparte entre dos máximos. El patrón del cereal parece errático. La prueba de Kolmogorov-Smirnov encuentra que entre el hábitat arroyo y los hábitats eucaliptar y olivar las diferencias son

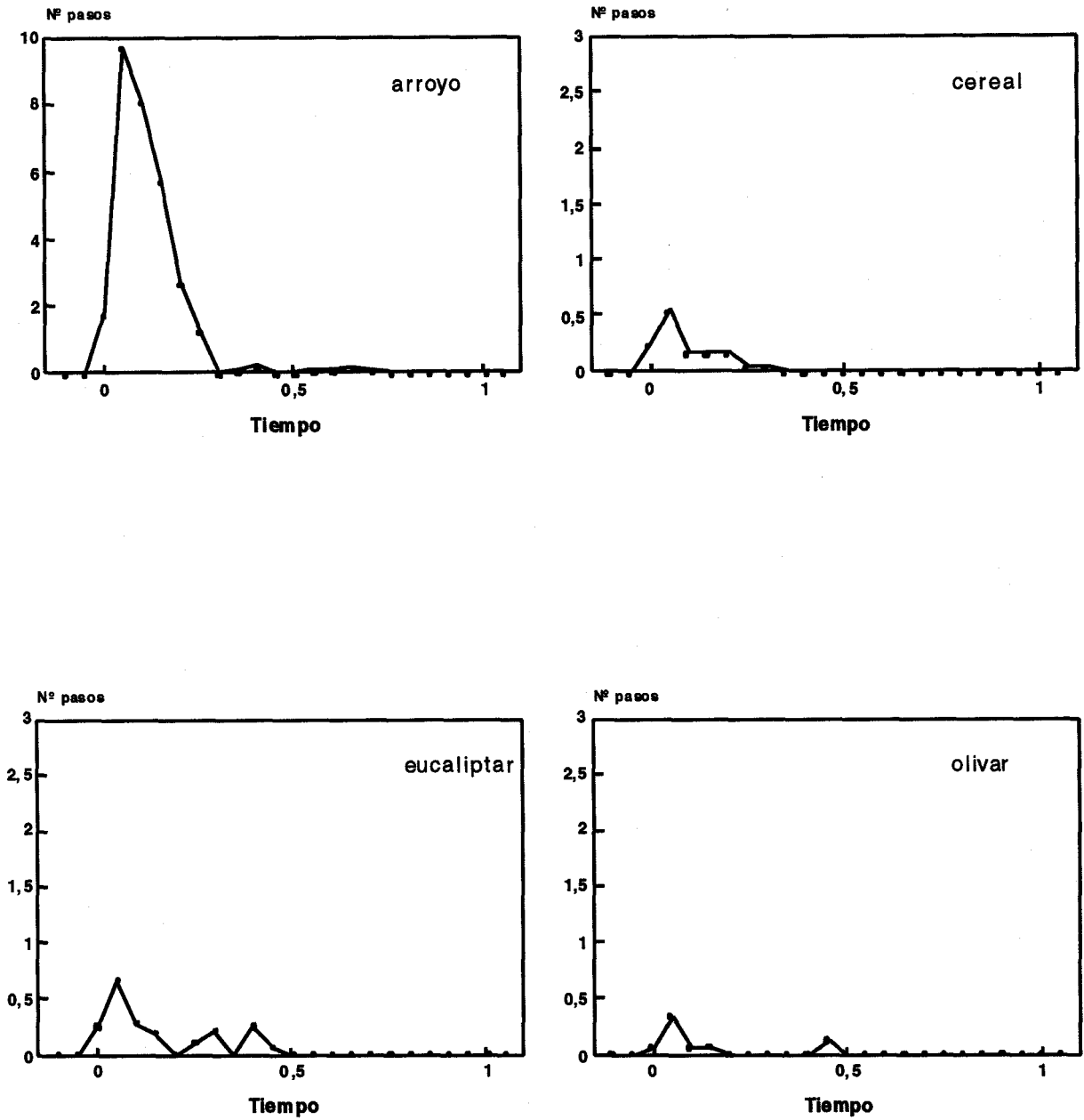


Figura 5.10.- Variación del número medio de pasos a lo largo de la noche en los cuatro hábitats durante el mes de abril. Nótese que la escala de "arroyo" es diferente. Los tamaños de las muestras y los errores estándar se dan en el apéndice 3.

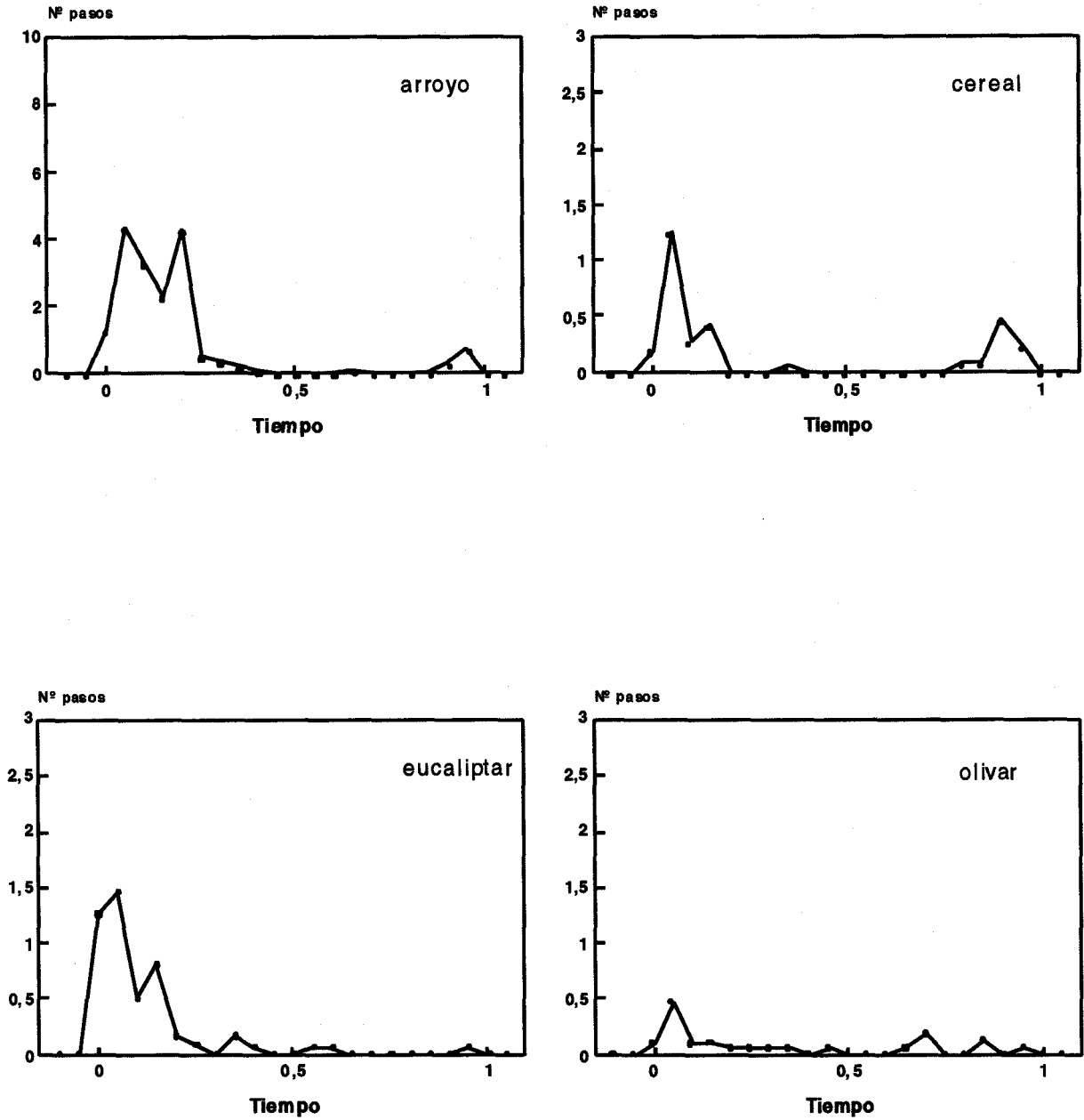
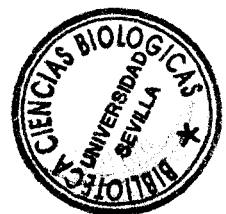


Figura 5.11.- Variación del número medio de pasos a lo largo de la noche en los cuatro hábitats durante el mes de mayo. Nótese que la escala de "arroyo" es diferente. Los tamaños de las muestras y los errores estandar se dan en el apéndice 3.



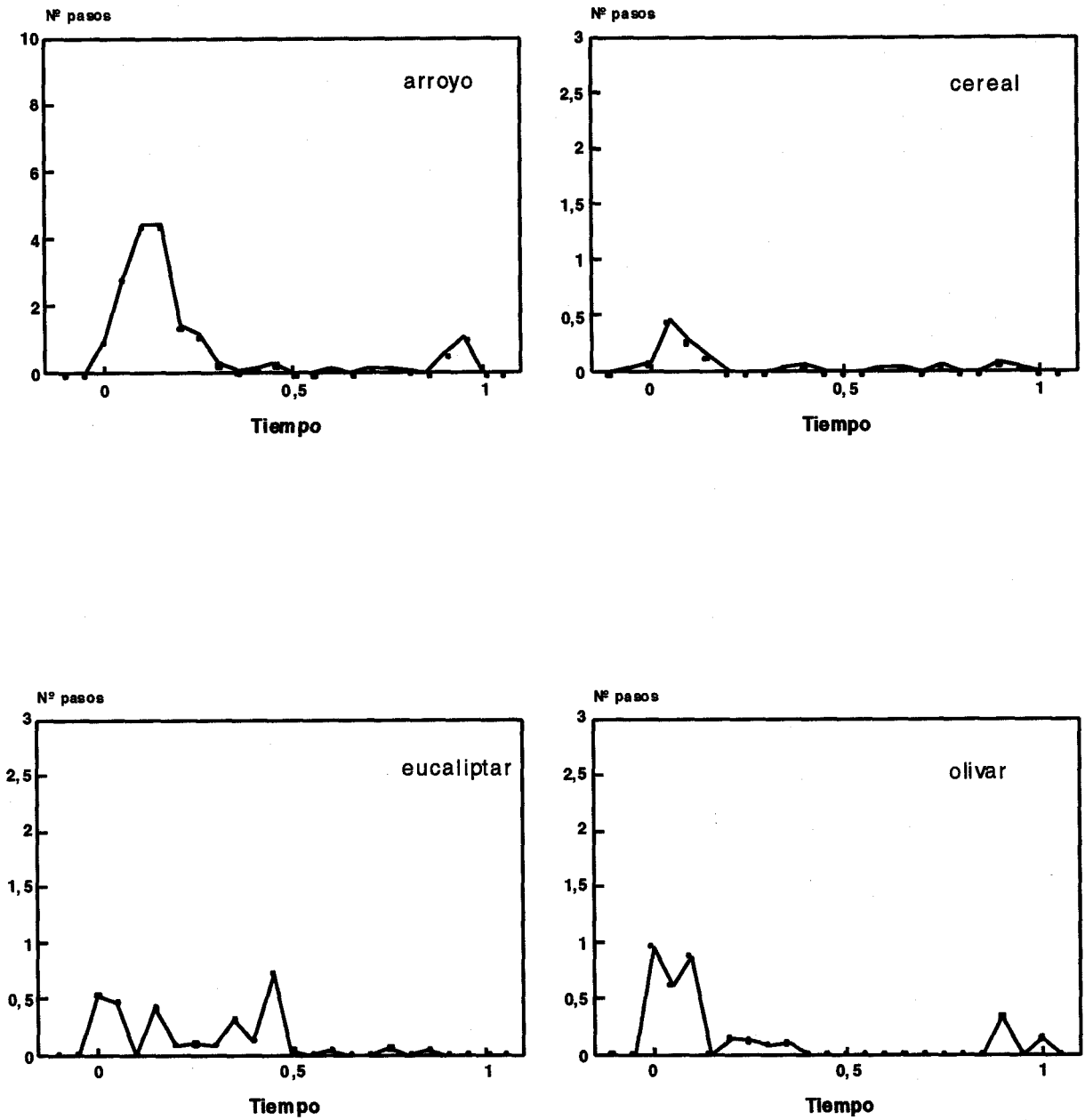


Figura 5.12.- Variación del número medio de pasos a lo largo de la noche en los cuatro hábitats durante el mes de junio. Nótese que la escala de "arroyo" es diferente. Los tamaños de las muestras y los errores estandar se dan en el apéndice 3.

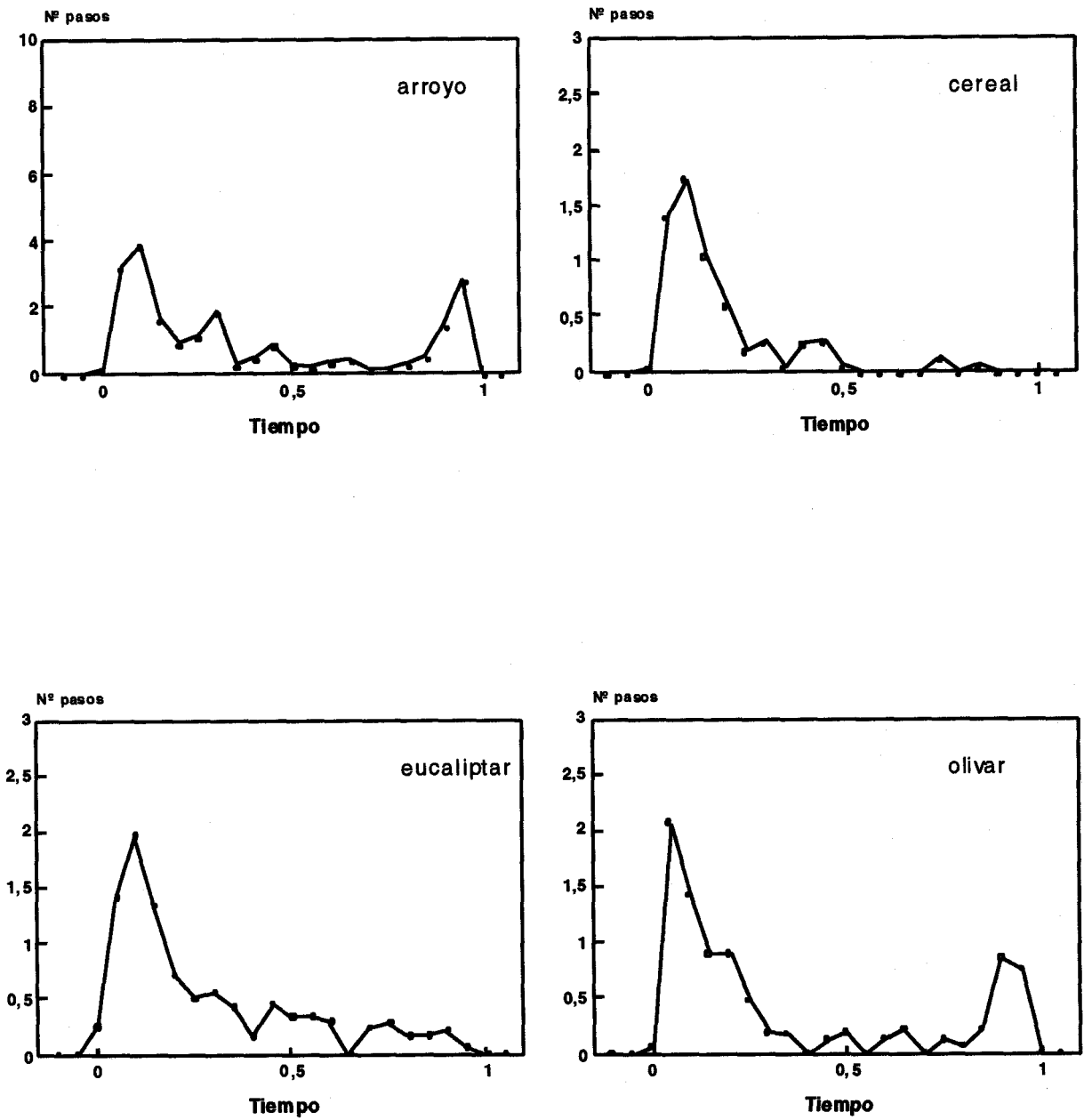


Figura 5.13.- Variación del número medio de pasos a lo largo de la noche en los cuatro hábitats durante el mes de julio. Nótese que la escala de "arroyo" es diferente. Los tamaños de las muestras y los errores estándar se dan en el apéndice 3.

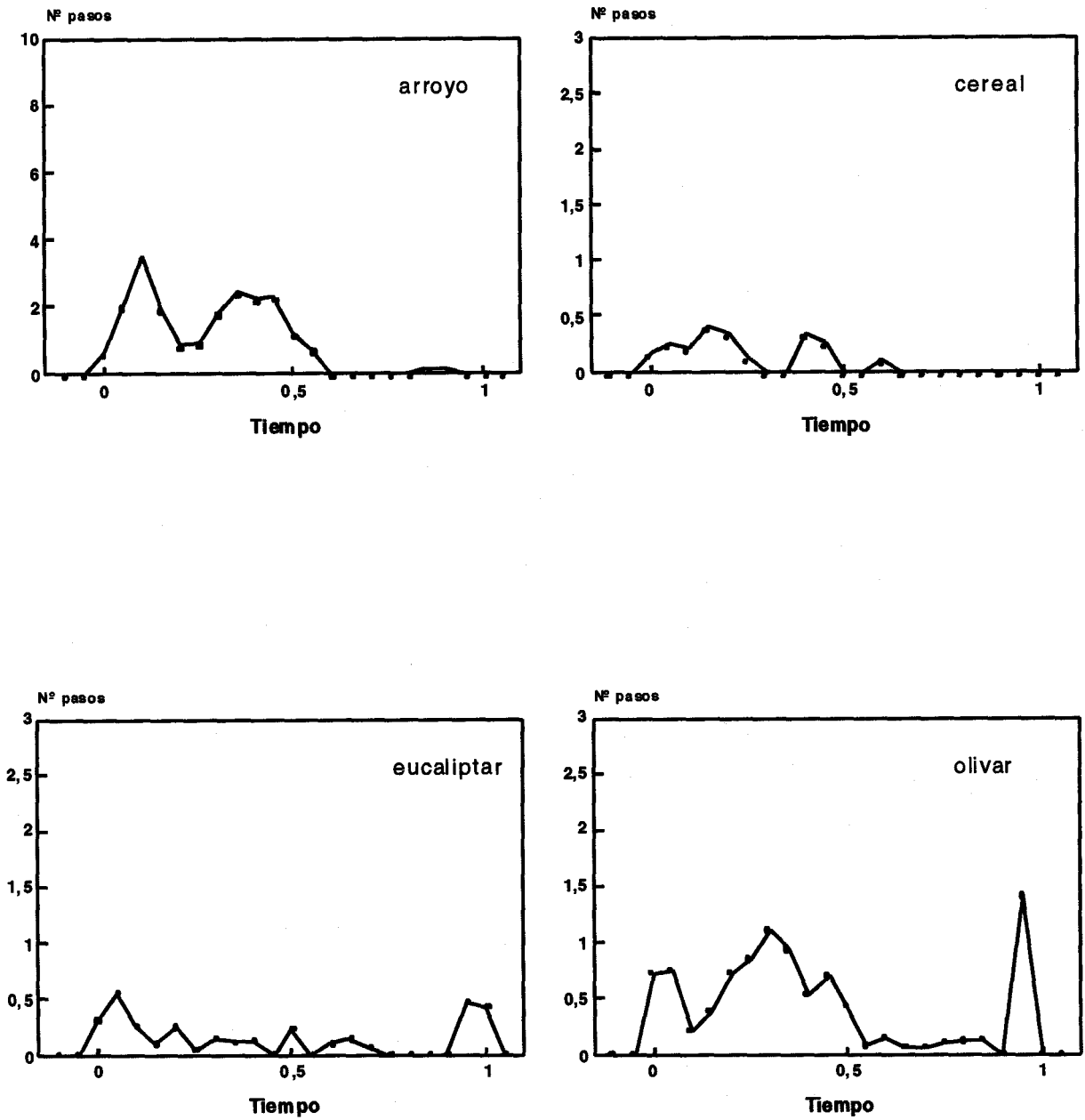


Figura 5.14.- Variación del número medio de pasos a lo largo de la noche en los cuatro hábitats durante el mes de septiembre. Nótese que la escala de "arroyo" es diferente. Los tamaños de las muestras y los errores estandar se dan en el apéndice 3.

significativas ($D=0.301$, $p=0.0006$; $D=0.267$, $p<0.0001$), pero que entre el eucaliptar y el olivar éstas no lo son ($D=0.188$, $p=0.139$).

Como resumen podríamos decir que: en conjunto, el arroyo es diferente del eucaliptar y el olivar y su patrón se parece más al del cereal; en los meses de junio y julio los hábitats presentan unos patrones de actividad más diferentes.

5.3.3.2 Duración media de los pasos

Cuando el murciélago está en actividad de vuelo puede estar dedicándose a buscar alimento o simplemente desplazándose. Cabe esperar que si escuchamos a un murciélago realizando el primer tipo de actividad, éste permanezca más tiempo en un punto determinado que si sólo está desplazándose. También cabe suponer que ciertos hábitats los utiliza como lugar de paso mientras que otros son cazaderos habituales, con lo cual detectaríamos la misma diferencia de tiempo. Con objeto de determinar si existen estas diferencias, se dividió el tiempo en que se escuchaban las señales de ecolocación de *E. serotinus* en cada período de muestreo de 15 minutos por el número de pasos de esta especie por cada muestra. En este apartado se utilizan los valores medios para cada fracción de noche.

El tiempo medio de cada paso evoluciona a lo largo de la noche, siendo mayor al anochecer y al amanecer y menor durante la porción central de la noche. Las oscilaciones del tiempo medio de paso por fracción de noche siguen, a grandes rasgos, las evoluciones de los diferentes patrones de actividad (figura 5.9). Dicho tiempo medio, sorprendentemente, también varía de un mes a otro. Así, los pasos de la primera porción de la noche de los meses de junio, julio y octubre son más cortos. Además, en junio y septiembre el número de horas de la primera parte de la noche, durante las cuales los tiempos medios son mayores, es menor que en el resto de meses; sin embargo, este número aumenta durante el tercer período. En julio apenas existen diferencias durante la noche (figura 5.9). Un análisis de varianza donde se consideraban los meses abril-septiembre y las fracciones de noche 0/10-5/10 resultó ser significativo para todos los factores, incluida la interacción ($F=3.30$, $g.l.=35$, $p<0.0001$). Los meses de abril y mayo se diferencian de los meses de junio, julio y septiembre, ocupando agosto una posición

intermedia (prueba de Tukey, $p < 0.05$). En lo referente a las fracciones de noche, la prueba *a posteriori*, detecta dos subgrupos, uno formado por las fracciones 0/10-1/10 y otro formado por las fracciones 2/10-5/10 (prueba de Tukey, $p < 0.05$).

Como hemos dicho en párrafos anteriores, cabría esperar que existiesen diferencias entre hábitats, sin embargo, y aunque en algunos pocos casos concretos sí que parece que éstas existan, no se observa una tendencia clara, por lo que excluimos cualquier comentario. Un análisis de varianza en el que el mes, hábitat y la hora de la noche son los factores del modelo y donde los hábitats arroyo y eucaliptar, los meses de mayo, junio, julio y septiembre y la porción de noche comprendida entre las fracciones 0/10 y 5/10 son los niveles de dichos factores, el resultado es que las diferencias son significativas entre meses, fracciones de noche y no lo son entre estos dos hábitats ($F=4.25$, g.l.=14, $p < 0.0001$). Un hecho significativo es que la interacción hábitat-fracción también es significativa, con lo cual existe una diferente evolución del tiempo medio de paso en cada hábitat. El mes de mayo presenta un tiempo medio de paso significativamente superior a junio, julio y septiembre, siendo estos tres últimos meses indistinguibles (prueba de Tukey, $p < 0.05$). En cuanto a las fracciones de noche, tan solo podemos diferenciar la fracción 0/10 y 1/10 de la 4/10 (Tukey, $p < 0.05$).

Por ser el arroyo el hábitat que más actividad presenta generamos un modelo en el que el mes (abril-septiembre) y la fracción de noche (0/10-5/10) eran los factores. El resultado fue significativo, siendo los dos factores y la interacción mes-fracción significativos ($F=4.12$, g.l.=28, $p < 0.0001$). En este caso son los meses de abril y mayo los que tienen pasos medios más largos que el resto (prueba de Tukey, $p < 0.05$). En lo referente a las fracciones de noche, la prueba *a posteriori*, detecta dos subgrupos, uno formado por las fracciones 0/10-3/10 con tiempos medios mayores y otro formado por las fracciones 3/10-5/10 (prueba de Tukey, $p < 0.05$).

Obviamente, todo este proceso de análisis a distintos niveles, para atender los requisitos del procedimiento estadístico dado el tamaño muestral, supone una pérdida de información (grados de libertad), por lo cual los resultados deben ser considerados con cautela. Sin embargo, todo este procedimiento puede servir para sugerirnos que el tiempo medio de paso varíe con respecto a los factores fracción de noche, mes y hábitat. A pesar de que los resultados son a veces complejos y poco claros parece que existe una

tendencia a que los pasos sean más largos cuando la actividad es mayor.

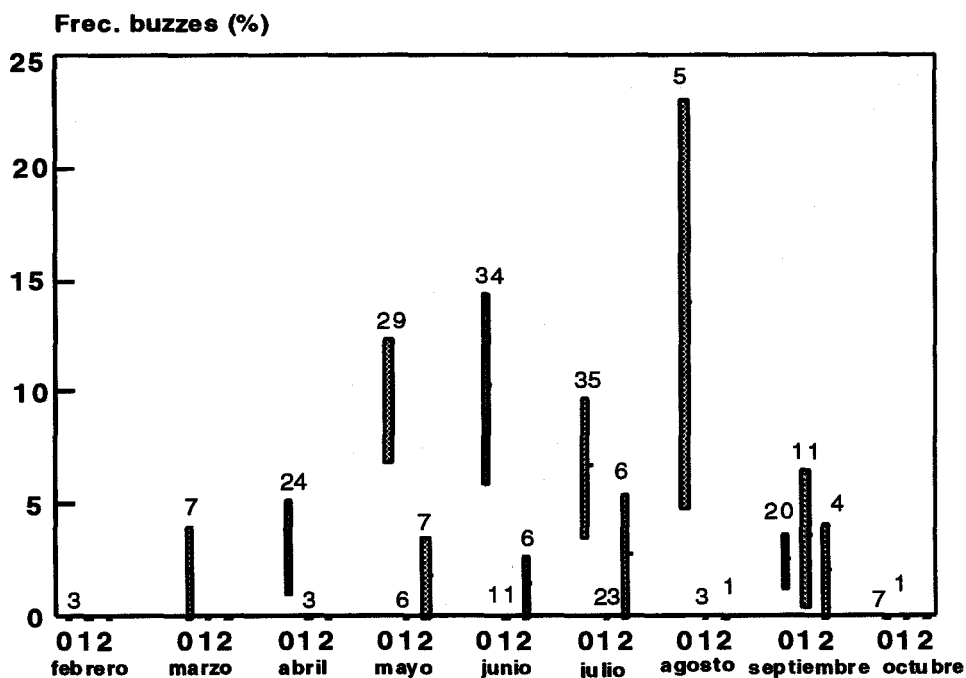


Figura 5.15.- Variación de la frecuencia media de "buzzes" (± 1 error estándar) a lo largo de los tres períodos de la noche (0, 1 y 2) en los meses en que hay actividad. Los tamaños de las muestras aparecen encima de los valores medios.

5.3.3.3 Actividad de caza

En la figura 5.15 vemos la evolución de la frecuencia de "buzzes" durante el año y durante la noche (como el número de detecciones de los "buzzes" es relativamente bajo, se ha optado por agrupar las muestras horarias en tres períodos: el primero comprendería las dos primeras horas tras la puesta del sol, el segundo durante las tres horas a partir de la media noche y el tercero 45 minutos antes de la salida del sol). La caza esta restringida a los períodos primero y tercero (hasta la fracción 2/10 de la noche se registran el 84% de todos los "buzzes"), con excepción de septiembre donde es posible escuchar algún "buzz" en el período central de la noche. En mayo y junio las diferencias entre el primer y el tercer período son mayores, reduciéndose en los meses

de julio y septiembre. Las oscilaciones que sufre el primer período a lo largo del año son superiores a las del tercero. La frecuencia de "buzzes" aumenta hasta el mes de junio, para después empezar a descender (el tamaño muestral y el enorme error de la media del mes de agosto nos hace desestimar los datos de este mes). No obstante, si comparamos las medias de la frecuencia de "buzzes" del primer período de la noche a lo largo del año, el resultado es que no se detectan diferencias ($F=1.63$, $g.l.=6$, $p=0.1418$). Hay que destacar que las desviaciones de las medias son importantes, los coeficientes de variación oscilan entre 145-326%, con un valor medio de 237%.

La evolución antes descrita varía en cada uno de los hábitats considerados (figura 5.16). Con la excepción del mes de septiembre, tan sólo en el arroyo es posible escuchar algún "buzz" durante el tercer período de la noche. En septiembre, en el arroyo y el eucaliptar los "buzzes" se detectan durante el primer y segundo período, mientras que en el olivar ésto ocurre durante el primero y el tercero. En el cereal la actividad de caza está limitada al primer período de los meses mayo, junio y julio (no tenemos datos de agosto), además ésta es muy variable. Un análisis de varianza no paramétrico donde los factores del modelo son el período de la noche (primero y segundo), el mes (mayo, junio, julio y septiembre) y el hábitat detecta diferencias significativas ($F=4.17$, $g.l.=7$, $p=0.0003$), aunque sólo en el factor período. Sin embargo, si en el modelo la variable dependiente es el número de "buzzes", las diferencias significativas se detectan en los factores hábitat y período ($F=4.98$, $g.l.=7$, $p<0.0001$).

La frecuencia de "buzzes" aumenta conforme es mayor el tiempo medio de cada paso ($r=0.2811$, $p<0.0001$, $N=228$).

El número de "buzzes" está relacionado con el número de pasos registrados en los períodos primero ($r_s=0.566$, $p<0.0001$, $N=166$) y tercero ($r_s=0.602$, $p=0.0019$, $N=24$), pero no con el segundo período de la noche ($r_s=0.210$, $p=0.1138$, $N=58$). Si además consideramos cada hábitat, observaremos que mientras en el arroyo ($r_s=0.797$, $p<0.0001$, $N=53$), el eucaliptar ($r_s=0.437$, $p=0.0054$, $N=39$) y el olivar ($r_s=0.535$, $p=0.0005$, $N=38$) sí que existe correlación en la primera parte de la noche, ésta no se da en el cereal ($r_s=0.068$, $p=0.6915$, $N=36$). En el resto de combinaciones períodos-hábitats no se determinan correlaciones significativas.

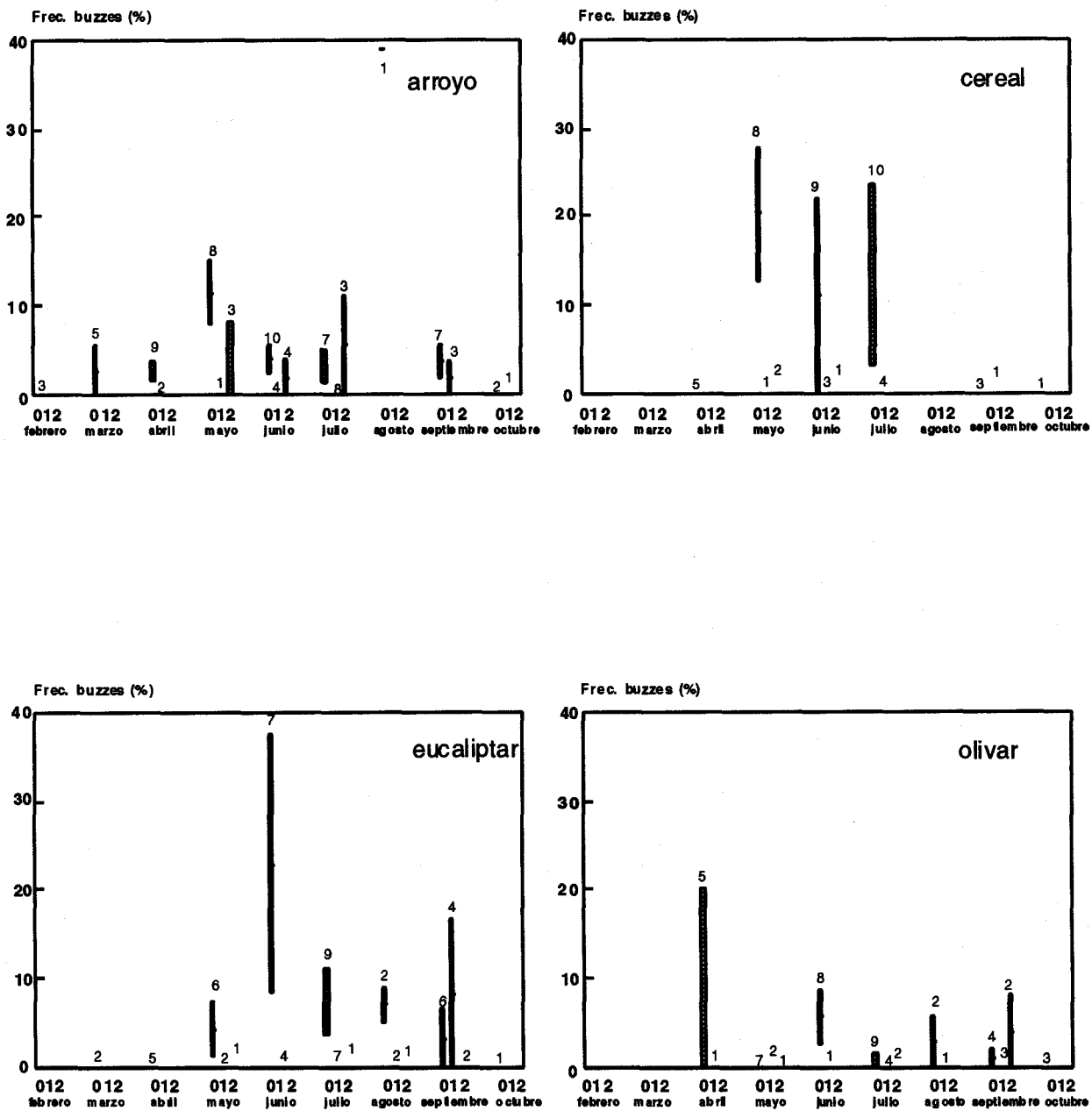


Figura 5.16.- Variación de la frecuencia media de "buzzes" (± 1 error estandar) a lo largo de los tres periodos de la noche (0, 1 y 2) en los meses en que hay actividad y en los diferentes hábitats. Los tamaños de las muestras aparecen encima de los valores medios.

5.3.4 Variaciones individuales en la actividad

El tiempo que cada individuo está volando durante el primer máximo de actividad depende de la estación del año y del individuo (anova encajado; $F=6.1$, $g.l.=61$, $p<0.0001$). En este primer análisis general y para cumplir con los requisitos del anova hemos tenido que agrupar los meses por estaciones, como ya explicamos en Material y Métodos; sin embargo, a partir de este momento nos referiremos al mes. Este período oscila entre los 25 minutos del mes de marzo hasta las 3h 25' en agosto (tabla 5.5; en esta tabla sólo se han incluido aquellos días de los que tenemos la certeza de cuando empieza y acaba la actividad de vuelo). La edad, el otro factor del modelo, no parece condicionar el tiempo de actividad. No obstante, cabe decir que el tamaño muestral de la clase subadulta es muy pequeño y que, aunque las medias no sean significativamente diferentes, sí que parecen observarse ciertas diferencias (tabla 5.5 y figura 5.17).

En la figura 5.17 se puede observar como evoluciona el tiempo medio de vuelo, en el primer período, de las hembras adultas y de las subadultas. En la clase de edad subadulta el tiempo aumenta de forma continua conforme avanza el año, mientras que en la clase adulta, aunque también se alarga la duración de la actividad, la curva sufre una inflexión en el mes de junio (las hembras marcadas con radio-emisor presentaban un estado de gestación bastante avanzado). Con excepción de los meses abril y mayo, en el resto de los meses, en que se llevó a cabo un seguimiento con radio-telemetría, las hembras subadultas tenían un período medio de actividad mayor (figura 5.17). En marzo y junio hemos incluido en la clase subadulta a dos hembras que tienen menos de dos años de edad y que nunca se habían reproducido (nº 863 y 1133 de la tabla 5.5). Además, el individuo 1133 tiene una media muy similar a la del subadulto 1425. En julio la media de actividad de dos hembras subadultas que eran lactantes es ligeramente mayor que el de las hembras lactantes adultas y muy similar al ejemplar juvenil y al subadulto marcados con radio-emisor (tabla 5.6 y figura 5.17). En septiembre, aunque no conocemos con certeza cuál es el tiempo de actividad de dos ejemplares juveniles, sí que se puede asegurar que el período mínimo que estuvieron volando en dos días de muestreo es superior a la media de los adultos (ejemplar 1421 actividad mínima= 2h 55' y 2h 10'; ejemplar 1442 actividad mínima=2h y 2h 12').

Tabla 5.5.- Duración media (horas expresadas en unidades centesimales) del primer período de actividad nocturna de todos los animales marcados con radio-emisor. (Adultos=ad, subadultos=subad, juveniles=juv; REP=estado reproductor, ges=gestación, lac=lactancia; N=número de días de seguimiento en los que han mantenido actividad de caza).

MES	EDAD	REP	EJEMPLAR	N	MEDIA	STDERR	DT	CV
ENERO	ad		302	4	0.417	0.081	0.162	38.89
MARZO	ad		302	4	0.270	0.050	0.101	37.28
			813	8	0.324	0.024	0.068	20.88
			863	9	0.453	0.051	0.152	33.62
ABRIL	subad		928	7	0.621	0.052	0.136	21.97
			1105	1	0.500	.	.	.
	ad		315	4	0.685	0.138	0.277	40.43
			332	5	0.466	0.058	0.129	27.67
			562	9	1.009	0.104	0.311	30.86
			580	10	1.147	0.125	0.394	34.38
	856	10	0.792	0.095	0.302	38.12		
MAYO	subad		949	8	1.022	0.135	0.382	37.39
			506	8	1.435	0.251	0.709	49.40
	ad		897	8	1.532	0.187	0.530	34.61
			939	8	1.092	0.159	0.449	41.14
JUNIO	subad		1425	6	1.333	0.324	0.794	59.54
			504	6	0.848	0.067	0.165	19.46
	ad	ges	510	4	0.997	0.233	0.466	46.75
		ges	582	3	1.027	0.330	0.571	55.62
		ges	807	6	0.888	0.163	0.399	44.97
		ges	825	4	0.560	0.053	0.106	18.95
			1133	2	1.375	0.795	1.124	81.78
JULIO	juv		949	5	1.936	0.217	0.485	25.05
			829	5	1.900	0.249	0.557	29.34
	subad	lac	1413	2	2.295	0.705	0.997	43.44
		lac	1444	4	1.502	0.189	0.378	25.18
	ad	lac	516	4	1.667	0.224	0.449	26.92
		lac	517	2	1.585	0.505	0.714	45.06
		lac	563	1	1.080	.	.	.
		lac	832	5	1.820	0.154	0.345	18.95
		lac	919	4	1.917	0.224	0.449	23.41
	macho		79v	3	2.000	0.438	0.759	37.97
AGOSTO	ad		567	1	3.420	.	.	.
SEPTIEMBRE	ad		564	1	1.090	.	.	.
			892	4	2.087	0.251	0.501	24.02

En cuanto al nivel de actividad que presentan los machos, tan sólo hemos marcado dos: uno en junio y otro en julio. El ejemplar del mes de junio se mantuvo activo al menos 55 minutos, con lo cual el tiempo de actividad puede ser similar o superior al de las hembras adultas. El macho seguido en julio estuvo activo una media

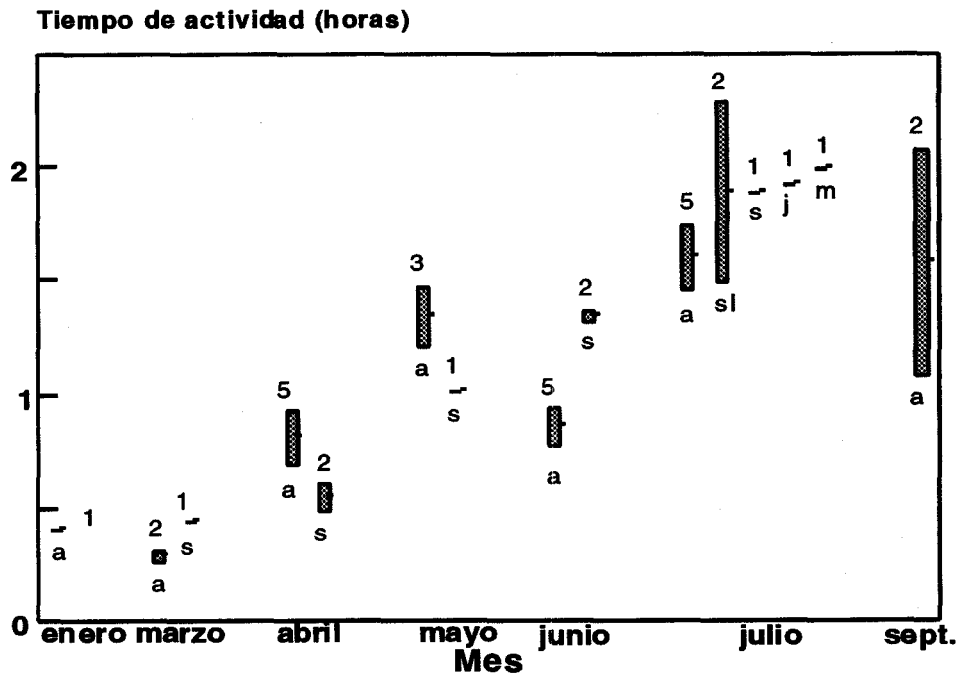


Figura 5.17.- Variaciones de la media (± 1 error estandar) de la duración del primer período de actividad por clases de edad en los meses en que se hizo radio-seguimiento. El tamaño de la muestra indica el número de individuos controlados. a=hembra adulta, s=hembra subadulta, sl=hembra subadulta dando leche, j=hembra juvenil, m=macho adulto.

de dos horas, una medida algo superior a la media de las hembras lactantes, aunque no diferente (tabla 5.5).

Sí analizamos el coeficiente de variación de cada murciélago (tabla 5.5), observaremos que: es relativamente grande; en el mes de julio el valor de dicho coeficiente oscila menos y es, en conjunto, menor al de otros meses; en el resto de los meses los valores son bastante similares; en junio las diferencias en el C.V. entre un murciélago y otro son muy grandes.

Una vez finalizado el primer período de caza el murciélago puede volver al refugio que utiliza durante el día u ocupar otro refugio de forma temporal, denominado nocturno, para después volver a cazar o regresar directamente a su refugio diurno. Estos refugios nocturnos pueden ser las otras grietas que presenta el Puente, una serie de lascas que se forman en las pizarras de los alrededores del Puente (<500 m) o bien, otras fisuras localizadas a mayor distancia del Puente (>2 km). El 69% (25) de los 36

marcajes a hembras utilizaron algún tipo de refugio nocturno en alguna ocasión. De éstas, el 88% (22) utilizaron refugios nocturnos en el mismo Puente, el 20% (5) refugios cercanos al Puente y el 4% (1) refugios lejanos (algunas hembras ocuparon varios tipos de refugio). La hembra que utilizó ese refugio nocturno lejano es adulta y lo ocupó en el mes de septiembre. Probablemente se utilizaron un mayor número de refugios lejanos, pero no nos fue posible averiguarlo.

Aunque el muestreo realizado a partir de que finalizase el primer período de actividad es poco riguroso, al menos, de forma relativa se pueden extraer algunas tendencias observando la tabla 5.6. Cuando sólo era posible apreciar si un murciélago marcado cambiaba de refugio se consignaba una "c" y cuando se podía controlar que mantenía actividad de vuelo, distinta del mero desplazamiento entre refugios, se consignaba una "a"; si se determinaba que existía "a" se soslayaba la posible existencia de un cambio de refugio. Hay que apuntar que cuando un murciélago cambia de refugio no tiene porqué significar siempre que haya realizado una actividad de búsqueda y captura de presas y tampoco es necesario que aún habiendo salido de caza, haya cambiado de refugio. Dicho esto, podemos concluir que la actividad, fuera del primer período, es mayor en julio, seguida por septiembre, mayo y junio. En el resto de los meses no se detecta nunca actividad, aunque es posible que en abril haya existido en alguna ocasión. En enero y marzo todos los cambios de refugio acaecían dentro de un intervalo inferior a las dos horas después de que los murciélagos hubiesen finalizado su actividad de caza y siempre eran vuelos rápidos y directos a ese segundo refugio. Otro hecho destacable es que, siempre las hembras adultas mantienen en un mayor número de ocasiones actividad después del primer pico. En julio, las hembras subadultas que están dando leche son las que presentan mayor actividad, seguidas por las hembras adultas; al ejemplar subadulto y el juvenil nunca se les detectó ningún segundo período de actividad (tabla 5.6).

En los párrafos anteriores hemos determinado cuánto tiempo dura el primer período de actividad, cuando éste existe. Sin embargo, en los meses de enero, marzo y abril los murciélagos marcados no mantuvieron actividad de caza durante todos los días de seguimiento. Así, en enero el único animal marcado estuvo activo el 57% de los días (N=7). En marzo el porcentaje medio fue del 67% (ejemplar 302: 66%, N=6; ejem. 813:

Tabla 5.6.- Número de cambios de refugio (c) y número de fases de actividad (a) efectuados después de haber finalizado el primer período de caza. (Todas las cantidades se refieren a murciélagos-día).

MES	HEMRAS ADULTAS	HEMRAS SUBAD		HEMRAS JUVENILES	MACHO
		LACT	NO LACT		
ENERO	0 c 0 a N=4				
MARZO	3 c 0 a N=8		1 c 0 a N=13		
ABRIL	14 c 0 a N=39		0 c 0 a N=18		
MAYO	11 c 7 a N=24		2 c 0 a N=8		
JUNIO	7 c 1 a N=30		3 c 0 a N=10		
JULIO	1 c 7 a N=22	0 c 5 a N=8	4 c 0 a N=6	2 c 0 a N=6	1 c 2 a N=4
SEPTIEMBRE	0 c 2 a N=7		0 c 0 a N=9		

62%, N=13; ejem. 863: 69%, N=13). En abril el porcentaje medio fue del 74% (ejem. 315: 66%, N=6; ejem. 332: 83%, N=6; ejem. 562: 90%, N=10; ejem. 580: 73%, N=15; ejem. 856: 83%, N=12; ejem. 1105: 50%, N=6). En los restantes meses estuvieron activos el 100% de los días de seguimiento.

5.3.5 Relaciones del nivel de actividad con variables meteorológicas y con la disponibilidad de presas

5.3.5.1 Sonidos

La correlación entre el número total de pasos diarios y las temperaturas máxima y mínima es significativa ($r_s=0.566$, $r_s=0.533$, $p<0.0001$, $N=296$). Aunque a nivel general

existe correlación actividad-temperatura, también se detecta una componente estacional importante. Durante la primavera la actividad es mayor que en otoño para temperaturas similares. Así, en octubre el número de pasos es menor que en abril, (aunque no significativamente diferente), a pesar de ser la media de las temperaturas máximas ($\bar{X}=26$, $DT=3.9$; $\bar{X}=22.5$, $DT=4.3$, respectivamente) significativamente mayores ($F=25.27$, $g.l.=3$, $p<0.0001$; prueba de Tukey, $p<0.05$). En noviembre la temperatura es similar a la de marzo ($\bar{X}=19.9$, $DT=3.9$; $\bar{X}=21$, $DT=3.9$, respectivamente), mientras que la actividad es semejante a la de febrero.

Esta relación (pasos-temperatura máxima), que se mantiene en todos los hábitats, es algo menor en el arroyo, aunque sólo es significativamente diferente del cereal ($Z_{0.05(2)}=2.058$, $p<0.05$) y del olivar ($Z_{0.05(2)}=2.495$, $p<0.05$). La correlación entre la temperatura máxima y el número de pasos en cada uno de los hábitats es la siguiente: arroyo, $r_s=0.431$, $p<0.0001$, $N=80$; cereal, $r_s=0.670$, $p<0.0001$, $N=66$; eucaliptar, $r_s=0.604$, $p<0.0001$, $N=73$; olivar, $r_s=0.700$, $p<0.0001$, $N=77$.

Cabe decir que, la correlación entre el número total de pasos diarios y la temperatura máxima en aquellas estaciones de escucha que tenían o no tenían una trampa de insectos cercana son similares a la obtenida para el conjunto de los datos ($r_s=0.511$, $r_s=0.629$, $p<0.0001$, $N=148$) y no son significativamente diferentes entre si ($Z_{0.05(2)}=1.640$, $p>0.05$).

La cantidad de pasos diarios también aumenta conforme aumenta el 'número de insectos' capturados ($r_s=0.602$, $p<0.0001$, $N=148$). Lo mismo ocurre en cada hábitat, siendo mayor la correlación en el olivar y el cereal (aunque no significativamente mayores): arroyo, $r_s=0.581$, $p<0.0001$, $N=43$; cereal, $r_s=0.644$, $p<0.0001$, $N=30$; eucaliptar, $r_s=0.535$, $p=0.0011$, $N=34$; olivar, $r_s=0.690$, $p<0.0001$, $N=41$.

La temperatura máxima no parece que condicione más el nivel de actividad que la cantidad de insectos capturados. Así, en la correlación múltiple entre las variables pasos, temperatura máxima e insectos capturados, la correlación parcial de las variables pasos y temperatura máxima es $r_s=0.321$ ($p<0.0001$, $N=148$), mientras que la correlación parcial de las variables pasos y 'número de insectos' es $r_s=0.231$ ($p=0.0049$, $N=148$). Si realizamos este análisis para cada hábitat observaremos que la correlación parcial de las variables pasos y temperatura máxima sólo es significativa en el cereal ($r_s=0.559$,

$p=0.0016$, $N=30$) y en el olivar ($r_s=0.501$, $p=0.001$, $N=41$), mientras que la correlación parcial de las variables pasos y 'número de insectos' sólo es significativa en el arroyo ($r_s=0.386$, $p=0.0117$, $N=43$).

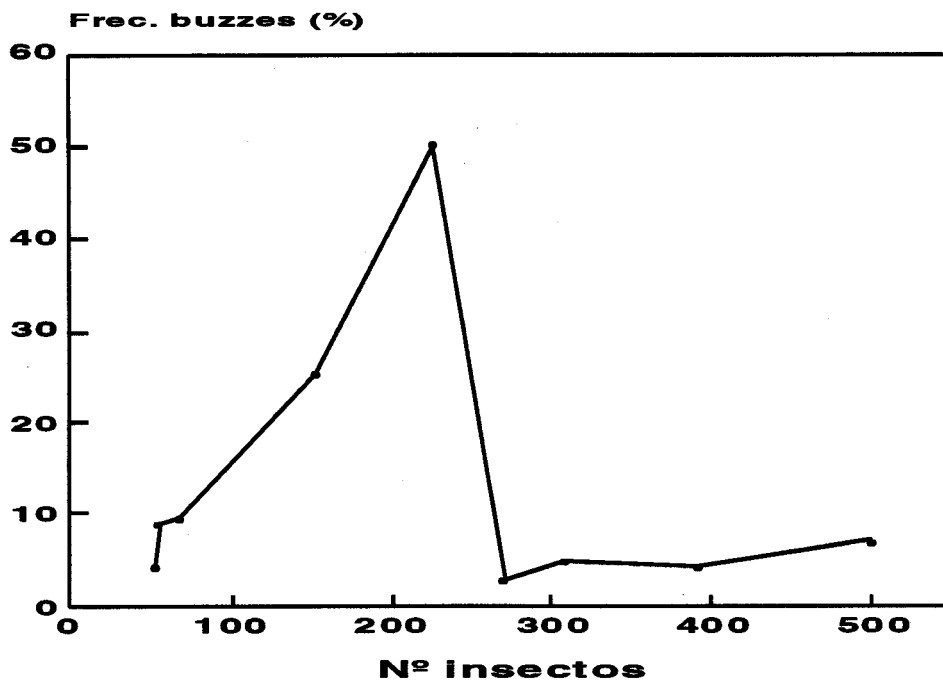


Figura 5.18..- Relación entre la frecuencia de "buzzes" y el número de insectos obtenidos en las mismas estaciones de muestreo durante el primer período de la noche.

En la figura 5.18 observamos que, cuando se detectan "buzzes", la frecuencia de "buzzes" en el primer período de la noche es pequeña cuando lo es el 'número de insectos' presentes en el medio en ese mismo intervalo de tiempo; que ésta alcanza un máximo cuando la cantidad de insectos capturados asciende a unos 200 individuos y que a partir de esta cifra desciende. El porcentaje de ocasiones en los que no se escucha ningún "buzz" también desciende paulatinamente hasta alcanzar la cifra de 300 insectos (tabla 5.7). A partir de este momento el comportamiento de la curva no está claro, siendo el tamaño muestral muy pequeño.

Tabla 5.7.- Relación entre el número de insectos capturados y el porcentaje de muestras con actividad y sin "buzzes"

Número de Insectos	Frecuencia de muestras sin buzzes	N
0	100	9
100	75	12
200	78	9
300	67	6
400	100	1
500	50	2

5.3.5.2 Radio-seguimiento

Los datos obtenidos con radio-seguimiento presentan un inconveniente: la falta de independencia. Así, y con objeto de estudiar si el tiempo de actividad de los murciélagos radio-muestreados también depende de la temperatura y de la disponibilidad de presas, se consignó para cada animal marcado, si dicho tiempo de actividad presentaba, a lo largo del período de estudio, una tendencia positiva o negativa conforme aumentaba la temperatura o el 'número de insectos' presentes en el medio. La mayoría de los murciélagos radio-marcados manifestaron un aumento de la actividad conforme aumentaba la temperatura máxima ($\chi^2=10.625$, g.l.=1, $p<0.005$) y el 'número de insectos' presentes en las trampas ($\chi^2=3.846$, g.l.=1, $p<0.05$).

5.4 DISCUSION

5.4.1 Uso del tiempo

5.4.1.1 Hibernación

La temperatura ambiente es un factor crucial en el control de los ciclos naturales de la fauna de zonas templadas. Mantener actividad durante el período de bajas temperaturas y conseguir un rendimiento energético positivo es muy difícil, ya sea por la disminución en la disponibilidad de presas (como vimos en el Capítulo Insectos, la relación entre los insectos y la temperatura es muy estrecha y durante los meses

invernales la presencia de éstos es muy reducida) y/o por el incremento del coste energético que supone mantener una temperatura corporal constante (Speakman y Racey, 1989). Hay tres estrategias para solucionar este problema: emigrar, almacenar energía o reducir el gasto de energía mediante modificaciones fisiológicas (hipotermia). Una suma de estas dos últimas estrategias es la que siguen la mayoría de los murciélagos de zonas templadas (Speakman y Racey, 1989). En el Capítulo Colonia vimos como *E. serotinus* empieza a recuperar el peso perdido durante la fase de hibernación a partir del mes de marzo. Posteriormente después de la crianza va aumentando de peso hasta alcanzar el máximo en el mes de octubre (aunque no tenemos datos de los dos meses siguientes). La actividad anual medida con los detectores empieza en marzo al mismo tiempo que los *E. serotinus* llegan a la colonia del Puente (ver Capítulo Colonia). Los murciélagos comienzan a abandonar la colonia en septiembre, terminando a primeros de octubre, fecha en la que los niveles de actividad se reducen considerablemente. Durante el mes de septiembre la actividad es similar a la del período abril-julio, esto indica que los murciélagos permanecen activos en el área aunque una parte de la colonia haya cambiado de refugio. Aunque carecemos de información al respecto, con toda seguridad este cambio de comportamiento está relacionado, al igual que ocurre con otros vespertilionidos no cavernícolas europeos (*Nyctalus noctula*, *Pipistrellus pipistrellus*, *P. nathusii*, *P. kuhlii*) (Racey y Tam, 1974; Bradbury, 1977), con el apareamiento que tiene que producirse en estas fechas. Toda esta información y el hecho de que *E. serotinus* sea una especie de costumbres sedentarias, sugieren que la hibernación se inicia durante el mes de octubre y finaliza en marzo, alcanzando su fase más profunda durante los meses de diciembre y enero.

La hibernación supone un período de tiempo muy importante de la vida de los murciélagos de zonas templadas (hasta de más de la mitad de la vida), por lo tanto no es de extrañar que haya numerosos estudios sobre distintos aspectos de la hibernación (fisiología, selección de refugios, termopreferencia, selección de refugios, gregarismo, actividad invernal, etc.). Es por esto que resulta sorprendente la escasa información sobre las fechas de inicio y finalización del proceso y por lo tanto de su duración. Esto es especialmente cierto para especies no cavernícolas de las que se conocen refugios invernales en muy raras ocasiones. Sluiter y van Heerdt (1966) caracterizan los meses

de noviembre-abril como aquellos durante los cuales *Nyctalus noctula* hiberna en Holanda (aunque cita la posibilidad de que algunos ejemplares emigren). Funakoshi y Uchida (1978) limitan el período de hibernación de *Pipistrellus abramus* a los meses de noviembre-marzo (latitud 33°N en Japón). Sin embargo, Racey (1973) apunta que *Pipistrellus pipistrellus* no ocupa los refugios invernales hasta diciembre. Funakoshi y Uchida (1978) arguye que el grado de tolerancia a las bajas temperaturas y la capacidad de mantenerse inactivo durante más o menos tiempo es la causa de este diferente comportamiento entre ambas especies del género *Pipistrellus*. Sin embargo, los murciélagos cambian de refugio invernal dependiendo de las necesidades y las condiciones climáticas de cada mes, estando estos desplazamientos condicionados por la selección de una temperatura adecuada en el refugio (Ransome, 1968). Por lo tanto, determinar que la hibernación se inicia cuando los murciélagos abandonan el refugio estival o cuando llegan al de hibernación (caso de Racey) puede inducir a error, pues puede quedar un lapso de tiempo de dudosa clasificación. Sin duda son métodos más correctos el controlar el número de entradas y salidas de un refugio invernal ocupado por quirópteros (Funakoshi y Uchida, 1978) o el utilizado por primera vez en este trabajo con detectores de ultrasonidos que permite una cuantificación objetiva.

Si en los países centroeuropeos se mantiene la coincidencia entre el inicio de la actividad y la llegada al refugio de cría y entre la partida y la entrada a la hibernación, la duración del período de hibernación de *E. serotinus* será sensiblemente menor en nuestras latitudes (Glas, 1981; Degn, 1983; Labeo y Voûte, 1983).

5.4.1.2 Actividad invernal

Pero la hibernación no es simplemente una fase de estática (Ransome, 1968). Incluso durante este período es posible encontrar algún *E. serotinus* activo: se detectan pasos durante los meses de noviembre y febrero y el animal marcado con radio-emisor en el mes de enero estuvo activo más de la mitad de los días de seguimiento. Otros autores también han descrito este comportamiento (O'Farrell y Bradley, 1970; Daan, 1973; Avery, 1985 y 1986a). Algunos han establecido umbrales de temperatura a partir de los cuales la actividad cesa. Así, éste sería de 10.5°C para *Antrozous pallidus*

(O'Shea y Vaughan, 1977) y 5°C para *Pipistrellus pipistrellus* (Venables, 1943). Avery (1985) comenta que por debajo de los 8-10°C salir del refugio es poco rentable. Se ha aducido que la necesidad de conseguir alimento es la causa de dicha actividad invernal (Avery, 1985; Brigham, 1987). Speakman y Racey (1989) infieren que, a pesar de que los murciélagos vuelan más conforme aumenta la temperatura ambiental y que durante estas fases de actividad se detectan "buzzes" (Avery, 1985), la sed es la causa de este comportamiento (un murciélago muere antes por deshidratación que por falta de alimento). De esta manera, la pérdida de energía que supone el salir de la hipotermia y volar se vería subsanado por este alimento extra (Speakman y Racey, 1989). La bajísima frecuencia de "buzzes" en invierno podría indicar que efectivamente la principal actividad de los *E. serotinus* es para beber, aunque también puede deberse a que escuchar un "buzz" es un suceso raro y dado los bajos niveles de actividad en esas fechas la probabilidad de registrar uno es muy pequeña. Otras especies parece que no actúan movidas por la necesidad. Así, Hays *et al.* (1992) llegan a la conclusión que *Plecotus auritus* no sólo sale de su refugio invernal cuando le es fisiológicamente necesario.

Como ya hemos dicho antes, Avery (1985) postuló que por encima de los 8-10°C volar le puede resultar rentable a *P. pipistrellus*. La temperatura media entre los meses de noviembre-marzo en nuestra zona de estudio es de 12.8°C (muy superior a la media en el sur de Gran Bretaña). Consiguientemente puede suponerse que en nuestras latitudes, *E. serotinus*, tiene más posibilidades de que volar le sea energéticamente rentable y que, por lo tanto, la hibernación no sea tan estricta como en las poblaciones más septentrionales. Además, puesto que las limitaciones termorreguladoras y la estacionalidad de los recursos tróficos son los determinantes más importantes del crecimiento y supervivencia de los quirópteros de zonas templadas (Tuttle y Stevenson, 1982), es obvio pensar que, para estrategias similares, unas condiciones climáticas más adecuadas promuevan una probabilidad de supervivencia mayor.

5.4.1.3 Entrada y salida de la hibernación

Teniendo en cuenta que la actividad está muy relacionada con la temperatura y

la abundancia de insectos, resultan especialmente llamativos los bajos niveles de actividad de octubre y prácticamente nulos de noviembre con temperaturas superiores a abril y similares a las de marzo respectivamente y disponibilidades de insectos mayores a las de abril y similares a los de marzo respectivamente. Sin duda este hecho se debe a la existencia de ritmos endógenos circanuales (Funakoshi y Uchida, 1982) que en este caso regulan la entrada y salida de la hibernación por el fotoperíodo. El inicio y la finalización de la hibernación coinciden con bastante precisión con los equinoccios de otoño y primavera respectivamente.

Después de terminar la crianza de los jóvenes y posiblemente mientras tiene lugar el apareamiento, las hembras comienzan a almacenar reservas grasas hasta alcanzar unos niveles determinados tras lo cual entran en hibernación al margen de la condiciones ambientales. Este descenso de actividad se vería al menos en parte favorecido por el importante aumento de peso (ver Capítulo Colonia) que reduce la capacidad de maniobra en vuelo del individuo y que, además, el desplazar este peso adicional le supone un aumento del gasto energético (Speakman y Racey, 1987). De esta manera desaprovechan o les sobran los meses de octubre y noviembre en los que la temperatura y disponibilidad de insectos son bastante favorables. La benignidad climatológica permitiría asegurar la entrada a la hibernación en buenas condiciones a la práctica totalidad de la población. Los *E. serotinus* en nuestras latitudes tienen un estrategia de comienzo a la hibernación muy conservadora. Esta estrategia puede ser mala si se alarga el invierno y la primavera es fría.

5.4.1.4 Período de actividad (abril-septiembre)

El aumento en el nivel de actividad que se produce durante los meses de abril-julio está relacionado con los mayores requerimientos energéticos de las hembras adultas debidos a la gestación y, sobre todo, a la lactancia (Speakman y Racey, 1987; Brigham, 1991; Rydell, 1993); y de los machos, a causa del inicio de la muda y la espermatogénesis (Kunz, 1974). Las hembras subadultas también aumentan su período de actividad durante estos meses y como no tienen especiales limitaciones reproductivas, es posible que ya vayan haciendo acopio de reservas para recuperar las pérdidas sufridas

durante la hibernación y para prepararse al siguiente período de descanso invernal. Esta tendencia a aumentar el tiempo de actividad, en dicho período, no es constante en el caso de las hembras gestantes, que sufren una inflexión durante el mes de junio (mes en que el desarrollo fetal es máximo). Podría pensarse que el peso del emisor, añadido al del feto, ocasionase esta reducción temporal en el período de caza. Sin embargo, Kunz (1974) encuentra que en las fases tardías de la gestación, estas hembras consumen menos cantidad de alimento cada noche y Rydell (1993) también anota como el tiempo dedicado a volar se reduce conforme el feto se desarrolla. El incremento en peso que supone el feto (casi el 50%) implica, como ya hemos comentado en párrafos anteriores, doblar el coste que supone volar (Speakman y Racey, 1987), así como una posible reducción en la maniobrabilidad y en la eficacia de caza. Todo esto puede llevar a que el rendimiento energético durante esta fase llegue a ser negativo (Speakman y Racey, 1987). Ransome (1973) sugiere que *Rhinolophus ferrumequinum* podría entrar en torpor en los últimos días de la gestación con objeto de reducir gasto. Sin embargo, Racey (1982) comenta que esta estrategia no es energéticamente adecuada, pues podría retrasar el desarrollo fetal y, consiguientemente, la fecha de emancipación de los juveniles, por lo que se reducirían sus posibilidades de supervivencia al no conseguir suficientes reservas para el invierno.

En zonas templadas si la hembra está gestando o dando leche y la temperatura ambiental baja y la densidad de alimento decae, los murciélagos cesan su actividad y entran en torpor, produciéndose un retraso en el desarrollo del feto o de la cría (Racey, 1982). En nuestros datos podemos observar como el nivel de actividad durante estas fases del ciclo reproductor es del 100%. Esto supone que las crías se independizen antes, que dispongan de más tiempo para prepararse para la hibernación y que, consiguientemente, aumenten sus probabilidades de supervivencia.

Las diferencias en el tiempo que dedican a cazar entre las hembras adultas y subadultas-juveniles se explica por razones energéticas (Speakman y Racey, 1987) y por la habilidad y la experiencia en la caza (Kunz, 1973). Así, las hembras en edad reproductora necesitan hacer más acopio de alimento durante las primeras fases de la gestación (abril-mayo), mientras que las hembras subadultas no tienen esa premura. Sin embargo, durante los meses previos a la hibernación (septiembre en nuestro caso) y los

que siguen a la salida de ésta (marzo en nuestro caso), todos los individuos tienen las mismas necesidades, por lo que la menor experiencia de las hembras subadultas explicaría el que necesiten de más tiempo. Durante la lactancia (julio), también las hembras subadultas lactantes tienen un período de actividad mayor que las adultas lactantes. Sin embargo, cabría esperar que las hembras lactantes tuviesen que dedicar más tiempo a cazar (Speakman y Racey, 1987), mientras que observamos como los individuos subadultos que no dan leche y el juvenil están más tiempo volando durante el primer período de la noche. Posiblemente, el tiempo del primer período no refleje las necesidades reales de la clase lactante, ya que otro tipo de limitaciones, como son tener que amamantar a sus crías o el hecho de que su estómago ya esté completamente lleno (Erkert, 1982; Rydell, 1993), les obligue a volver al refugio. Consiguientemente, la energía que les resta por obtener la podían conseguir en posteriores salidas, que como de hecho ocurre, siendo las lactantes subadultas las que se les detecta mayor número de salidas, seguidas por las adultas, mientras que la subadulta no lactante y el juvenil no parece que tengan más de una salida.

Este patrón de actividad bimodal, con picos de actividad tras la puesta del sol y antes de su salida, es muy común entre los quirópteros insectívoros (ver revisión en Erkert, 1982). Este ritmo refleja la actividad de los insectos (Swift, 1980; Racey y Swift, 1985; Taylor y O'Neill, 1988; ver Capítulo Insectos), además de las limitaciones digestivas y reproductivas ya citadas en el párrafo anterior. Sin embargo, el patrón de actividad no se mantiene bimodal a lo largo de todo el año. Funakoshi y Uchida (1978), Swift (1980) y Maier (1992), entre otros, también han descrito que durante la primavera y el otoño los patrones de actividad son unimodales, con un pico tras la puesta del sol, mientras que durante el verano son bimodales. Como ya hemos dicho, la gestación y la lactancia en las hembras y la muda y la espermatogénesis en los machos son los períodos en los que los requerimientos energéticos son máximos. Para incrementar el número de presas capturadas, *E. serotinus*, al igual que otros muchos murciélagos insectívoros, no opta por mantenerse activo continuamente, sino que restringe sus períodos de caza a aquellos momentos en que los condicionantes antes expuestos (nivel de presas y limitaciones digestivas y reproductivas) no le supongan un déficit energético u otro tipo de problemas. El hecho de que el ritmo sea unimodal durante los meses

febrero-abril y octubre-noviembre también refleja una estrategia de minimizar el tiempo que se dedica a la búsqueda de alimento y que permita obtener la energía que se necesita (Schoener, 1971; Pyke *et al.*, 1977). De esta forma, cuando la temperatura es baja y/o la cantidad de presas disponibles es escasa, se reduce la actividad, eliminándose en primer término aquellos períodos de vuelo que se producen tras el primer pico de actividad. Kronwitter (1988) apuntó que cuando la temperatura baja de un cierto nivel, *Nyctalus noctula*, que tiene tres picos de actividad, elimina primero el de la medianoche, luego el de antes de la salida del sol y finalmente reduce la longitud del primer máximo. Anthony *et al.* (1981) también describe como *Myotis lucifugus* pasa más tiempo descansando en los refugios nocturnos cuando la temperatura y el número de insectos son bajos. Al ahorro energético que supone no volar cuando las condiciones no son las adecuadas, hay que añadirle el ahorro que se produce cuando el murciélago entra en torpor. Studier y O'Farrell (1972) observaron que *M. lucifugus* se comportaba como heterotermo hasta las últimas fases de la gestación, convirtiéndose entonces en homeotermo hasta el total desarrollo de las crías. A partir de este momento volvía a escoger la estrategia heteroterma.

Entre los dos picos suele existir un cierto grado de actividad. En numerosos trabajos, basados en el control de los refugios, aunque se establecen patrones de actividad bimodal, se describen continuas entradas y salidas de individuos (ejem.: Swift, 1980; McAney y Fairley, 1988a; Rydell, 1993). Sin embargo, esta metodología no permite conocer que es lo que están haciendo los murciélagos. Con nuestros datos, aunque no podemos establecer con seguridad qué es lo que hacen, sí que sabemos que en ningún caso, con excepción del mes de septiembre, se detectan "buzzes" durante la medianoche y que el tiempo medio de los pasos, en ese mismo período, es más corto que el correspondiente a los picos de actividad. Además, la emisión de "buzzes" está relacionada con tiempos medios de paso largos. Stutz y Haffner (1986) describe un comportamiento similar en un estudio sobre los patrones de actividad de *Nyctalus noctula*. Por ello, podemos deducir que la actividad que *E. serotinus* efectúa entre los dos máximos de actividad debe ser principalmente de desplazamiento.

La actividad en el mes de septiembre también muestra una cierta peculiaridad. El segundo máximo, que se produce tras la puesta del sol y que está solapado con el

primero, se caracteriza por un tiempo medio de paso corto. Aunque es posible escuchar algún "buzz" durante dicho período, es difícil creer que *E. serotinus* necesite tanto tiempo para cazar, puesto que, además, la cantidad de insectos presentes en el medio es muy grande (Capítulo Insectos). Gould (1955) encontró que los murciélagos son cazadores muy eficientes. Kunz (1974) apunta que *Myotis velifer* consigue el 80% del alimento que necesita durante las dos primeras horas de actividad. Nosotros también hemos descrito como *E. serotinus* emite el 84% de todos los "buzzes" en las primeras 2/10 partes de la noche. Kunz (1974) encuentra que *M. velifer* consume menor cantidad de insectos durante el otoño, consiguiendo además, acumular grasa para pasar el invierno. Además, por todo lo dicho con anterioridad, alargar el tiempo de vuelo para conseguir más alimento no parece una estrategia muy rentable. Teniendo en cuenta que, como dijimos en el Capítulo Colonia, la cópula se lleva a cabo durante el otoño, podemos deducir que ese segundo pico de actividad está relacionado con el cortejo. Esta conclusión está apoyada por el hecho de que sólo en septiembre se detectó el uso de un refugio nocturno alejado del Puente y que fue una hembra adulta la que lo utilizó.

Nuestros datos sobre los ritmos de actividad circadianos de *E. serotinus* son similares a los descritos para otras especies de quirópteros de zonas templadas. Para la mayoría de las especies, períodos de 2-3 horas de actividad nocturna son muy corrientes (ejem.: *Pipistrellus pipistrellus*, Swift (1980); *Eptesicus fuscus*, Brigham (1991); *Eptesicus nilssonii*, Rydell (1993)). Para otras especies se han descrito tiempos más dilatados (ejem.: *Lasiurus cinereus*, Barclay (1989); *Myotis myotis*, Audet (1990)).

La disparidad en el tiempo que dura el primer pico de actividad, obtenido a partir de los datos procedentes de las grabaciones de ultrasonidos u obtenido a partir del radio-seguimiento puede ser debido a la diferencia de tiempo que existe entre el primer murciélago que sale y el último, a que las muestras de sonidos sean de períodos de 15 minutos y/o a la variación intra e interindividual en el tiempo dedicado a volar (que como hemos visto es importante). Podría pensarse que el radio-emisor ocasionase algún tipo de efecto sobre la actividad, sin embargo, en repetidas ocasiones se ha puesto en evidencia que los emisores, cuyo peso suponga menos del 5% del peso del animal, no afectan de forma notoria el comportamiento del murciélago (ejem.: Brigham y Fenton, 1986; Kronwitter, 1988). No obstante, Aldridge y Brigham (1988) estimaron que los

Myotis yumanensis que transportaban un emisor, de un 5% de su peso, experimentaban una pérdida de maniobrabilidad del 5%. En nuestro caso tampoco hemos notado ningún efecto importante, ya que los individuos marcados no sólo no perdían peso, sino que en determinadas ocasiones lo ganaban. Otro efecto colateral del marcaje, como es la pérdida de pelo en la zona donde se pega el emisor, también ha sido observado por varios autores, entre los que se encuentran alguno de los antes citados, y todos han constatado que dicho pelo se recupera con rapidez y sólo si el emisor se pega varias veces al mismo animal puede ocasionar una pérdida total del mismo (Wilkinson y Bradbury, 1988).

5.4.1.5 Inicio de la actividad

El momento en el cual los murciélagos se despiertan de su descanso diario esta controlado por un ritmo endógeno sincronizado por la oscilación diaria de las 24 horas. En numerosos trabajos se ha puesto de manifiesto que el patrón de salidas del refugio corre más o menos paralelo a la evolución de la puesta del sol, aunque, realmente dicho patrón está correlacionado con la intensidad lumínica (ver revisión en Erkert, 1982). La hora a la que salen los *E. serotinus* del refugio está más o menos dentro de lo descrito por otros autores para esta misma especie (Glas, 1981; Degn, 1983). Otras especies salen de sus refugios mucho más tarde (*Myotis daubentoni*, 105 minutos después de la puesta del sol) estando la explicación de este comportamiento, según Swift y Racey (1983), en un intento de evitar competencia interespecífica y/o adaptarse al ritmo circadiano de sus presas. Incluso dentro de la misma especie se han descrito patrones de salida diferentes dependiendo del estado reproductor y de la edad. Así, Kunz (1974) describe como las hembras lactantes salen más tarde de los refugios con objeto de evitar que las salidas del resto de los miembros de la colonia ocasionen caídas en sus crías y como los adultos salen antes que los jóvenes, porque estos últimos todavía tienen leche en sus estómagos y se encuentran menos hambrientos que los adultos. El hambre también ha sido utilizada como explicación de los pequeños períodos de actividad diurna que presentan algunas especies (Degn, 1983; Kronwitter, 1988).

Como hemos comentado en el anterior párrafo, el patrón de salida del primer

individuo está más o menos correlacionado con la puesta del sol. En diversas especies se ha descrito como este patrón se retrasa ligeramente durante la época de partos y de lactancia (Kunz, 1974; Kronwitter, 1988; McAney y Fairley, 1988a). Estos autores aducen que en la mayor longitud del crepúsculo en las noches cercanas al solsticio de verano se encuentra la explicación a dicho fenómeno. Sin embargo, nosotros hemos encontrado un comportamiento totalmente opuesto. Podría esperarse que conforme las noches son más cortas, la limitación en el tiempo disponible para cazar obligase a los murciélagos a salir antes. No obstante, ésto supondría que el animal empezase a volar con niveles de luz más altos, lo que podría aumentar el riesgo de predación por rapaces diurnas (Erkert, 1982). La limitación en el tiempo disponible no debe ser un factor importante ya que la casi totalidad de casos conocidos en que se retrasa el inicio de la actividad se refieren a latitudes mayores y por tanto con noches más cortas que en nuestro caso. McAney y Fairley (1988a) apuntaron que el factor social condicionaba el patrón de salida. Ellos encontraron que la hora media a la cual salía la colonia se atrasaba conforme aumentaba el número de murciélagos presentes en la misma. Cabe pensar que para colonias numerosas la dificultad de salir del refugio (dificultad que no existía en el trabajo suscrito por estos últimos autores) provoque un retraso en la salida de todos los individuos y, consiguientemente, ésto suponga una limitación al reducirse el tiempo disponible para conseguir alimento. Esto podría obligar a que el primer murciélago saliese antes. Sin embargo, en nuestro caso, aunque el tamaño del grupo está relacionado con el tiempo en que tarda en salir toda la colonia, éste no parece condicionar la salida del primer individuo. Avery (1986b) también describió que el tiempo de emergencia medio de la colonia estaba correlacionado con el número de murciélagos presentes en el refugio, pero que de este último factor no dependía la hora a la cual salía el primer ejemplar. Diversos factores meteorológicos, como la lluvia, la temperatura, el viento o el grado de cobertura del cielo por las nubes afectan en mayor o menor grado la hora de salida (ejem.: Kunz, 1974; McAney y Fairley, 1988a). Nosotros no controlamos con precisión todas estas variables, aunque en ningún caso las condiciones fueron extremas. No obstante, cabe pensar que su efecto se diluya en la muestra a causa del azar y que, además, es difícil pensar que el efecto de tantas variables produzcan una tendencia tan clara. Es posible que elegir la salida del primer

murciélago como indicativo del patrón de salida no sea un método muy adecuado, aunque éste haya sido utilizado con mucha profusión (Erkert, 1982). En nuestro caso, los meses en que la media de salida del primer individuo es más temprana, es más alto el coeficiente de variación.

5.4.2.USO DEL HABITAT

E. serotinus caza mayoritariamente en zonas de pasto, grupos de árboles y bordes de bosques (Degn, 1983; Hutson, 1991). En nuestro estudio *E. serotinus* usa todos los hábitats considerados, aunque el arroyo fue el más utilizado en general (tanto en intensidad como en número de meses) y como zonas de caza (frecuencia y número de "buzzes"). En numerosos trabajos se ha puesto en evidencia como diversas especies de murciélagos utilizan especialmente zonas con vegetación de ribera (ejem: Racey y Swift, 1985; McAney y Fairley, 1988b; Rachwald, 1992). Tales áreas presentan densidades de insectos muy elevadas (Racey y Swift, 1985). En el Capítulo Insectos vimos como el arroyo es el hábitat que presenta la relación 'número de insectos'-peso medio más alta, mientras que la peor corresponde al cereal. Hay que resaltar que la relación existente entre el uso de los diferentes hábitats por parte de los murciélagos y la abundancia de insectos en cada hábitat es menor de lo que se podría esperar. De hecho la diferencia en el uso de los hábitats es mayor que la encontrada en la distribución de los insectos.

En varios trabajos se sugiere la idea de que la asociación especie-hábitat no es muy específica en la mayoría de los quirópteros insectívoros (Kunz, 1973; Fenton y Thomas, 1980; Furlonger *et al.*, 1987). Racey y Swift (1985) concluyeron que la existencia de concentraciones de insectos adecuadas es la causa de la presencia de *Pipistrellus pipistrellus* en un determinado hábitat, no el hábitat en si mismo. *P. kuhli* (Barak y Yom-Tov, 1989), *Lasiurus borealis* (Hickey y Fenton, 1990), *Nyctalus noctula* (Kronwitter, 1988) y *E. serotinus* (Catto *et al.*, 1993) cazan habitualmente en las concentraciones de insectos que se producen en las cercanías de las luces, concentraciones que funcionan como parches más o menos predecibles. No obstante, la menor dependencia de los niveles de actividad en el arroyo con respecto a las variables temperatura y cantidad de insectos, parece sugerir que *E. serotinus* visita este hábitat

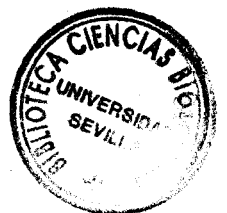
con más frecuencia de la que cabría esperar según lo dicho antes. Por ello, debe existir alguna otra razón que explique este mayor número de visitas. Así, la morfología alar y el diseño de las señales ecolocadoras son determinantes en el comportamiento de caza y en la selección del hábitat (Miller y Degn, 1981; Aldridge y Rautenbach, 1987; Norberg y Rayner, 1987; Neuweiler, 1990). La forma de las alas de *E. serotinus* (Norberg y Rayner, 1987) y el tipo de sonidos que emite (Miller y Degn, 1981) le permiten moverse y cazar en zonas abiertas próximas a la vegetación (Neuweiler, 1990). Entre los hábitats considerados todos tienen estas características con la excepción del eucaliptar. Quizás sea esta la razón de que sea utilizado menos de lo que podría esperarse de acuerdo a la disponibilidad de insectos que ofrece.

La disponibilidad de refugios adecuados también condiciona la distribución de los quirópteros (Furlonger *et al.*, 1987). Brigham (1991) encuentra que *Eptesicus fuscus* utiliza hábitats y diferentes estrategias de caza en dos zonas de Canadá en las que dicha especie ocupa diferentes tipos de refugios. Jones y Morton (1992) observan que *Rhinolophus ferrumequinum* utiliza hábitats diferentes en primavera y en otoño y apuntan como una posible causa de este cambio el hecho de que dicha especie utilice, en dichas épocas, refugios situados en zonas diferentes. Si *E. serotinus* caza donde hay suficientes insectos, cabe pensar que, como la distribución de los insectos es espacialmente heterogénea y muy variable (Capítulo Insectos), también lo sea la distribución de *E. serotinus*. Como hemos visto los coeficientes de variación del número de pasos por día son muy altos en todos los hábitats.

El significado de la variación del tiempo medio de paso a lo largo de la noche y entre hábitats tiene, como ya hemos indicado, una obvia explicación, y que es su correspondencia con períodos de caza. Sin embargo, ésta no es tan inmediata en el caso de la variación intermensual. Puede deberse a que el área de campeo de cada murciélago sea más extensa en los meses en que el tiempo medio de paso es menor, y consiguientemente el tiempo que un murciélago permanece en el rango de detección de la estación de escucha sea menor. Si esto fuese así, cabría esperar que la probabilidad de que un detector registrase una señal fuese mayor, con lo cual la variación del número de pasos por día en cada mes fuese menor. Esto parece apoyarse por el hecho de que las desviaciones intermensuales son significativamente diferentes. Además, podemos

observar como durante el mes de julio las diferencias entre los niveles de actividad de cada hábitat se reducen. Esto último enlaza con lo dicho en el párrafo anterior y que puede estar en relación con una más amplia y/o más impredecible distribución de los insectos presa (ver Capítulo Insectos).

CAPITULO 6:
USO DEL ESPACIO



6.1 INTRODUCCION

Al estudiar las características de los movimientos de los murciélagos hay que tener presente que, como ya se mencionó en el Capítulo de Actividad, la actividad nocturna de estos animales está casi exclusivamente destinada a la búsqueda de alimento. Por lo tanto al hablar del uso del espacio nos referiremos a este aspecto.

Las teorías de forrajeo asumen que los animales son eficientes a la hora de conseguir su alimento e intentan predecir, con una serie de limitaciones, los comportamientos que maximizan la tasa energética u otro tipo de nutrientes. Identificar y explicar las limitaciones que condicionan las estrategias de búsqueda de alimento es muy importante a la hora de desarrollar modelos de forrajeo (Krebs y McCleery, 1984). Factores intrínsecos y extrínsecos pueden condicionar la conducta de forrajeo individual. Factores intrínsecos incluyen la edad, el sexo, el estado reproductor y el estatus social. En los factores extrínsecos se incluye la localización y las tasas de renovación del recurso trófico, el comportamiento de búsqueda de alimento de las especies competidoras y el riesgo de predación.

Las estrategias de uso del refugio de las especies de quirópteros gregarios, como es el caso de *Eptesicus serotinus*, es un ejemplo claro de "modalidades de refugiarse" ("refuging systems"), las cuales Hamilton y Watt (1970) define como "la dispersión y el reagrupamiento rítmico de un grupo de animales a partir de un punto fijo en el espacio" (que en este caso sería el refugio diurno de la colonia). En la mayoría de especies que utilizan esta estrategia la densidad de forrajadores declina conforme nos alejamos del refugio (Hamilton y Watt, 1970). Existe un compromiso entre la distancia a recorrer y el grado de competencia intraespecífica.

En este capítulo se pretende describir con detalle cómo explota el espacio una especie colonial y cómo factores extrínsecos: la estacionalidad y disponibilidad o distribución de recursos tróficos, y factores intrínsecos: la edad y el estado reproductor condicionan el comportamiento de forrajeo de *E. serotinus*.

6.2 MATERIAL Y METODOS

El estudio del uso del espacio se ha llevado a cabo con individuos provistos de radio-emisor. La metodología de captura, marcaje y seguimiento de los animales radio-muestreados, así como el tamaño muestral vienen descritos en el Apartado Material y Métodos del Capítulo Actividad.

A la hora de analizar los datos, primero se estimó cual era el error de las localizaciones. Para ello se construyó un polígono con la intersección de los intervalos de confianza (95%) de los rumbos de cada una de las estaciones de escucha. La desviación típica del error que nosotros cometemos al estimar la dirección de la señal que procede del murciélago radio-marcado es de 2.55. Posteriormente se eliminaron todas aquellas localizaciones cuyo polígono de error tuviese un área superior a los 0.5 km². El resultado fue que de 1654 localizaciones iniciales quedaron 1197, de las cuales el 80% tenían un error inferior a los 0.2 km² ($\bar{X}=0.122$, $DT=0.118$).

En primer lugar se estimaron las áreas de campeo, entendidas como la zona geográfica que utiliza normalmente un individuo a lo largo de un período de tiempo (Burt, 1943), a partir del método de la Media Armónica (Dixon y Chapman, 1980) para el 90% de las localizaciones (MA-90) obtenidas en el seguimiento de cada murciélago. Para establecer el área que usan más intensamente se utilizó la Media Armónica para el 50% de las localizaciones (MA-50) que otros autores denominan centro de actividad (Hayne, 1949) y que aquí denominaremos área de uso del 50%. Para conocer como se va ampliando diariamente el área de campeo de cada individuo se utilizó el método del Mínimo Polígono Convexo (Mohr, 1947).

Posteriormente en un mapa se representaron todas las localizaciones, más sus polígonos de error, de cada uno de los murciélagos marcados con radio-emisor para cada uno de los días de seguimiento. Junto a estas localizaciones se escribía la hora en que éstas habían sido tomadas. Todas aquellas localizaciones que, además de presentar una proximidad geográfica, eran consecutivas en el tiempo, se agruparon y se les denominó centros de actividad (CA). Así, en este trabajo entendemos que un CA es una entidad espacio-temporal. El resto de las localizaciones se entendía que significaban desplazamientos. Todas las localizaciones corresponden al primer período de actividad.

El hecho de utilizar estaciones fijas de radio-seguimiento impone una serie de limitaciones, como son la existencia de unas zonas en las que el error en la determinación de las localizaciones es excesivo, o perder al animal debido a la orografía del terreno y a la imposibilidad de desplazar el equipo de seguimiento. Parte de estos problemas se solucionaron alternando las estaciones de seguimiento y para ello se tuvo en cuenta los movimientos que el murciélago había tenido en el día o en días precedentes. Aún así, debido a éste y a otros problemas, no siempre fue posible mantener contacto todo el tiempo con el animal marcado. Sin embargo, este sistema de seguimiento es mucho más adecuado que el método que implica seguir los desplazamientos del animal. La razón de ello está en la considerable velocidad de los murciélagos, su corto período de actividad, la escasez de carreteras que faciliten el acceso a las zonas ocupadas por los animales marcados y además, la necesidad de mantener entre el emisor y el receptor de radio, una altura relativa que posibilite una fácil y más segura detección de la señal.

En algunas ocasiones se escuchaba la señal de radio desde una sola de las estaciones. Si el rumbo coincidía espacial y temporalmente con un CA, se incluía el rumbo como localización en dicho CA. Si no existía CA y una serie de rumbos consecutivos en el tiempo apuntaban en un sentido común, se consideraba que existía un CA, aunque no se conociese su ubicación.

Considerando todas las localizaciones y aquellos rumbos a los que hemos hecho mención en el párrafo anterior, se pudo mantener un buen contacto con los murciélagos marcados en un 78% de las 2925 localizaciones que se deberían haber obtenido durante todo el período de estudio.

Para caracterizar la conducta de los *E. serotinus* marcados con radio-emisor se utilizaron los siguientes parámetros:

- Extensión ocupada por las áreas de campeo.
- Número de CA por noche de seguimiento.
- Extensión de los CA (calculada con el método de Mínimo Polígono Convexo.
- Tiempo que cada animal permanece en cada CA (medido como el número de períodos de cinco minutos).

-Porcentaje del período de actividad diario que cada murciélago permanece en sus CA (medido como el número total de períodos de cinco minutos que pasa en los CA dividido por el número total de períodos de cinco minutos que tiene su fase de actividad).

-Distancia del centro del CA al refugio diurno.

-Distancia total recorrida (la suma de la distancia del refugio al primer CA, más la distancia del refugio al último CA, más los desplazamientos entre los distintos CA).

Para estudiar el grado de solapamiento de los CA utilizados por un individuo en días sucesivos se crearon dos sencillos índices: índice de repetición e índice de cambio. Si el murciélago utilizaba alguno de los CA del día anterior se le daba valor 1 a la variable repetición, si no el 0; si utilizaba algún CA distinto del día anterior se le da valor 1 a la variable cambio, si no el 0. Puede darse la combinación que utilice un CA nuevo y que además repita otro del día anterior. Entonces, para calcular cada uno de los índices se suman los valores 0 y 1 y se divide por el número de días de seguimiento. Sólo se utilizaron aquellos murciélagos de los que se disponía de un número adecuado de días consecutivos de seguimiento.

Con objeto de normalizar alguna de las variables se realizaron las siguientes transformaciones:

-Número de centros: la raíz cuadrada del valor más $3/8$ (Zar, 1984).

-Área de los CA: la raíz cuadrada del valor.

-Porcentaje del tiempo en CA: el arcoseno de la raíz cuadrada de cada valor.

Como valores medios de estas variables se dan los inversos de los transformados y entre paréntesis la media de la transformada y su desviación típica.

Las medias de todas las variables se calculan de la siguiente manera: primero se estima la media para cada murciélago marcado y después se estima la media de estos valores.

Para poder contar con una muestra suficiente para los análisis estadísticos se agruparon los meses de los diferentes años por estaciones, quedando de la siguiente

manera:

-Primavera: meses abril y mayo.

-Verano: meses junio y julio.

-Otoño: mes septiembre.

El invierno no se considera debido a la escasa fiabilidad de los datos.

Con las localizaciones obtenidas con el radio-seguimiento no se ha realizado ningún análisis de uso de hábitats porque los polígonos de error superaban frecuentemente el tamaño de las parcelas de los distintos hábitats.

Para los análisis estadísticos de los datos se ha utilizado un modelo mixto de análisis de varianza encajado con repetición, donde los factores fijos del modelo son la estación del año y la edad del individuo y donde el individuo se considera como factor aleatorio. Los cálculos se llevaron a cabo con el procedimiento PROC GLM del SAS (1989).

6.3 RESULTADOS

6.3.1 Area de campeo

Para poder estimar correctamente el área de campeo de un animal hay que contar con un número suficiente de localizaciones que abarquen el territorio por el que normalmente se mueve. Analizando las curvas de la frecuencia acumulada de aumento del área de campeo en los sucesivos días que se realizó el seguimiento (método del mínimo polígono convexo), se observa que estos períodos son demasiado cortos para obtener un área de campeo completa ya que al terminar los seguimientos el área de campeo todavía sigue creciendo sin que se asintote (figura 6.1).

A pesar de esta limitación, impuesta por las características del grupo estudiado, y teniéndola en cuenta, los valores obtenidos sirven como una primera aproximación con estimas de las áreas de campeo menores de las reales pero que nos permiten comparar los resultados entre diferentes meses y edades.

El área de campeo tiende a aumentar a lo largo del año, sin embargo, durante el mes de junio, en las hembras gestantes aparece una inflexión en dicha tendencia

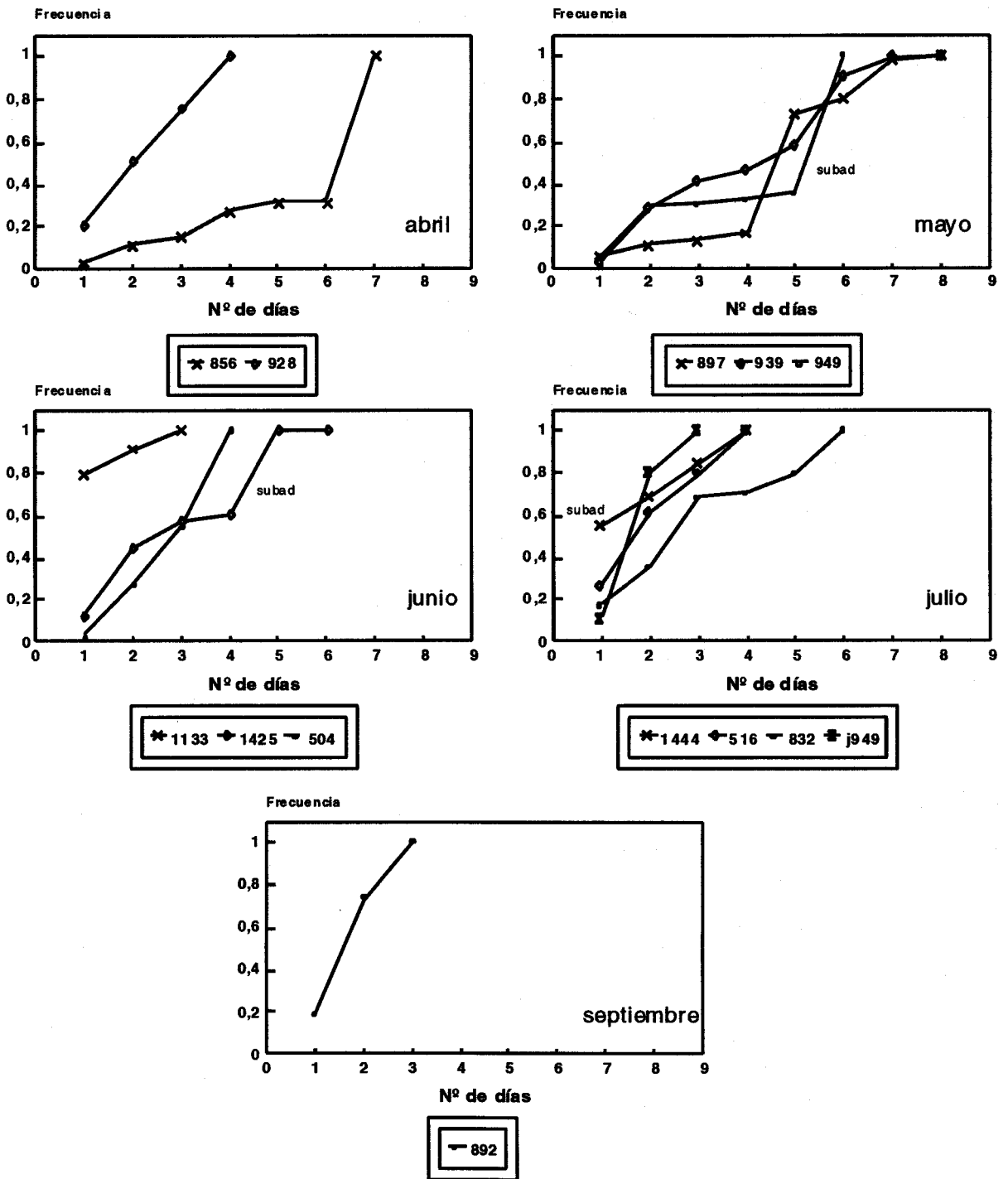


Figura 6.1.- Curvas de frecuencia acumulada de las áreas de campeo en días sucesivos de seguimiento para los individuos radio-marcados de los que se dispone de suficiente información. Se agrupan por meses. Todos los casos son adultos excepto los señalados como subadultos (subad).

(tabla 6.1). En ese mismo mes, una hembra adulta no gestante presenta un valor muy superior. Lo mismo ocurre con una hembra subadulta (tabla 6.1). En el mes de julio las áreas de campeo alcanzan, en conjunto, valores máximos; las hembras lactantes, junto con una subadulta, son las que presentan áreas de campeo de extensión mayor (tabla 6.1). En los meses de abril y mayo no parece observarse una diferencia entre las hembras adultas y las subadultas (tabla 6.1). De todas formas el tamaño muestral para comparar las dos clases de edad es muy pequeño.

En la tabla 6.1 también aparecen reflejados las estimaciones de la isolínea del 50% de las localizaciones, valor que hemos denominado área de uso del 50%.

Tabla 6.1.- Estimación de la extensión ocupada por las áreas de campeo (Media Armónica 90%) y las áreas del 50% (Media Armónica 50%) (expresadas en km²) de aquellos animales marcados con radio-emisor de los que se tienen buenos datos. (Adultos=ad, subadultos=subad, juveniles=juv; REP=estado reproductor, ges=gestación, lac=lactancia).

MES	EDAD	REP	EJEMPLAR	MA-90	MA-50
ABRIL	subad		928	4.3	1.0
		ad	315	1.2	0.1
			332	0.9	0.1
			856	5.1	1.2
MAYO	subad		949	9.1	0.9
	ad		897	8.9	1.5
			939	9.7	1.4
JUNIO	subad		1425	11.0	4.4
	ad	ges	504	3.7	0.8
		ges	510	3.3	0.5
		ges	582	2.6	0.6
		ges	825	6.6	0.9
			1133	15.6	3.9
JULIO	juv		949	8.9	2.3
	subad	lac	1444	13.8	3.4
	ad	lac	516	15.2	2.2
		lac	832	9.9	1.5
SEPTIEMBRE	ad		892	7.9	2.1

En la figura 6.2 se han dibujado las áreas de uso del 50% (MA-50) de los 20 individuos que fueron seguidos satisfactoriamente a lo largo de todo el período de estudio. El solapamiento entre todas estas áreas se ha estimado como la suma de

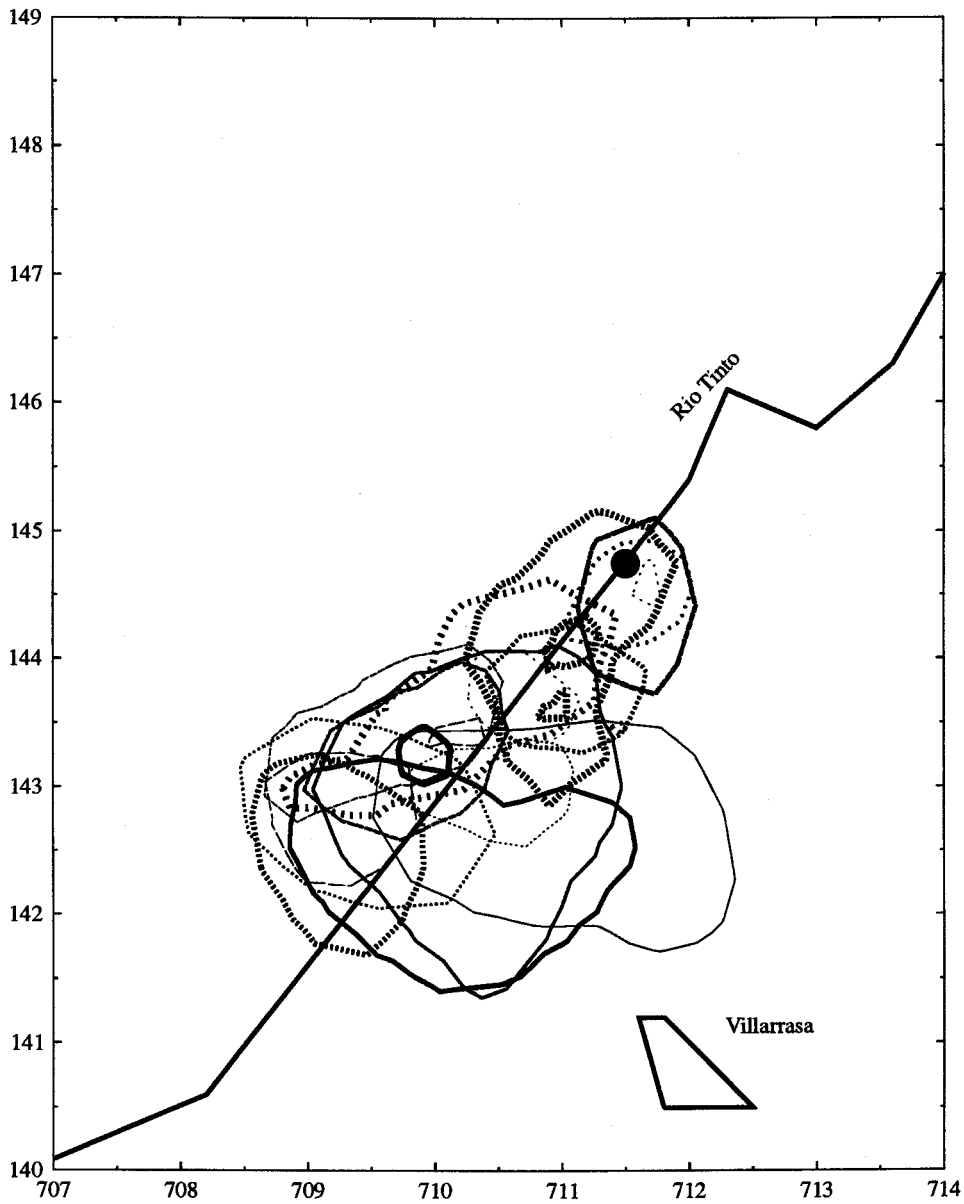


Figura 6.2.- Areas de uso del 50% de 20 individuos seguidos satisfactoriamente. El punto negro es el refugio del Puente. Las coordenadas son UTM, la distancia entre dos coordenadas sucesivas es 1 km.

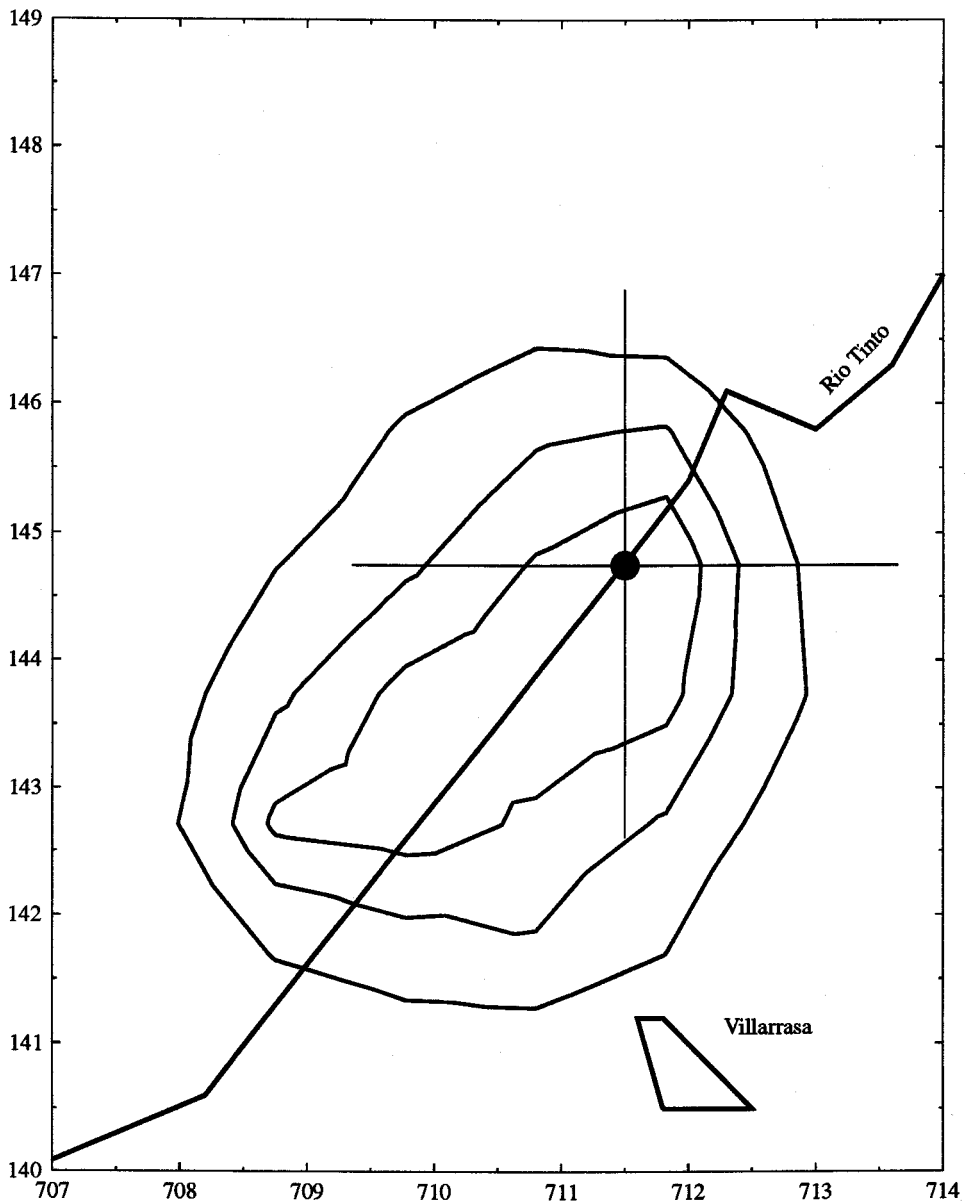


Figura 6.3.- Area de influencia de la colonia. La isolínea exterior está calculada para el 90% de las localizaciones (MA-90) y las siguientes para el 75% (MA-75%) y 50% (MA-50) respectivamente. Escala y símbolos como en figura 6.2.

superficies compartidas por cada uno de los individuos con cada uno de los restantes dividido por el área del individuo en cuestión. Este índice de solapamiento puede variar entre 0 (sin solapamiento) y N (solapamiento completo entre los N individuos). Los valores encontrados varían de 0 hasta 5.5, siendo el valor medio de 1.32 y la DT=1.34.

El área de campeo global para todos los individuos radio-marcados, o área de influencia de la colonia es de 18.7 km² (MA-90) o de 4.7 km² (MA-50) (figura 6.3).

6.3.2 Centros de Actividad (CA)

Eptesicus serotinus no utiliza uniformemente toda su potencial área de campeo, sino que, cada día, restringe sus movimientos a pequeños centros de actividad (CA). En la figura 6.4 podemos observar algunos patrones de uso del espacio. Así, un *E. serotinus* puede utilizar un solo CA durante toda su período de actividad de caza (figura 6.4a) o más de uno (figuras 6.4b-c). O bien, el murciélago está utilizando un CA, realiza una corta excursión fuera de dicho CA y posteriormente vuelve a él (figura 6.4d). Otro patrón supone la existencia de dos o más CA entre los que el animal realiza diversos desplazamientos (figura 6.4e). Por último, también puede ocurrir que el murciélago no use ningún CA, sino que se desplace de forma continuada (figura 6.4f).

6.3.2.1 Número y tamaño de los centros de actividad

El número de CA que utiliza un individuo en una noche varía a lo largo de las estaciones, siendo mayor durante el verano y el otoño ($F=1.63$, $g.l.=52$, $p=0.0228$). Así, durante la primavera es de 1.26 ($\bar{X}=1.28$, $DT=0.11$), en el verano es de 1.64 ($\bar{X}=1.42$, $DT=0.20$) y de 2.75 durante el otoño ($\bar{X}=1.77$, $DT=0.18$).

La edad no influye en la cantidad de CA. Tampoco se observan diferencias entre los individuos muestreados, ni diferencias intraindividuales.

El mayor número de CA que tuvo un murciélago (ejemplar 892) en una noche fue cinco y ocurrió durante el mes de septiembre. También en este mes y el mismo murciélago utilizó, tras todo el período de seguimiento, la mayor cantidad de CA distintos, cuyo cantidad asciende a nueve CA tras cinco días de marcaje.

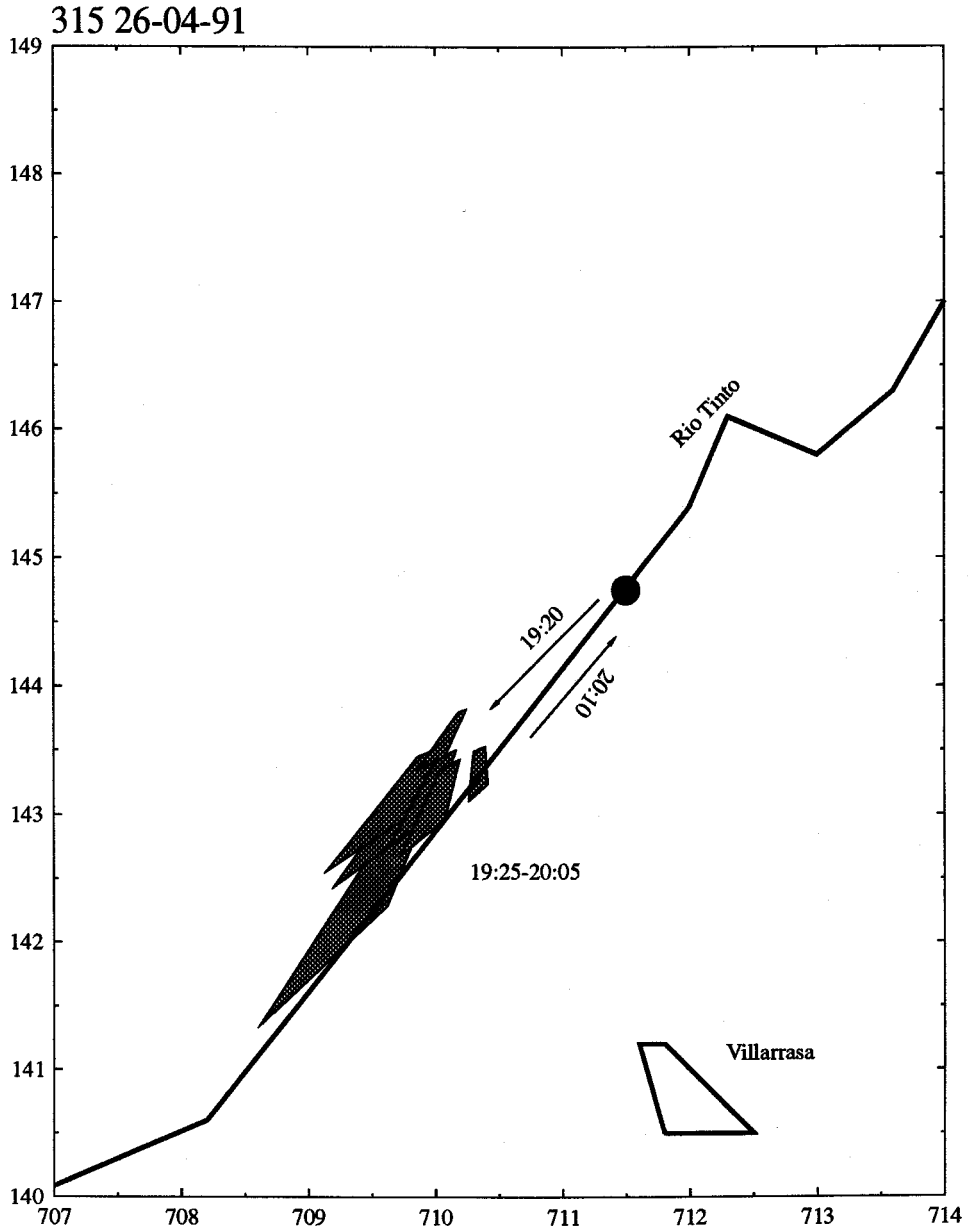


Figura 6.4a.- Seguimiento de un individuo en una noche que utilizó un sólo CA. El individuo (315) y la fecha (26-04-91) aparecen en la esquina superior izquierda. El Puente (refugio) es el punto negro. Se indican las horas de comienzo y finalización de la actividad así como de permanencia en el CA y el itinerario esquemático seguido. El CA está representado por los polígonos de error de las localizaciones (ver Material y Métodos). La escala es la misma de la figura 6.2.

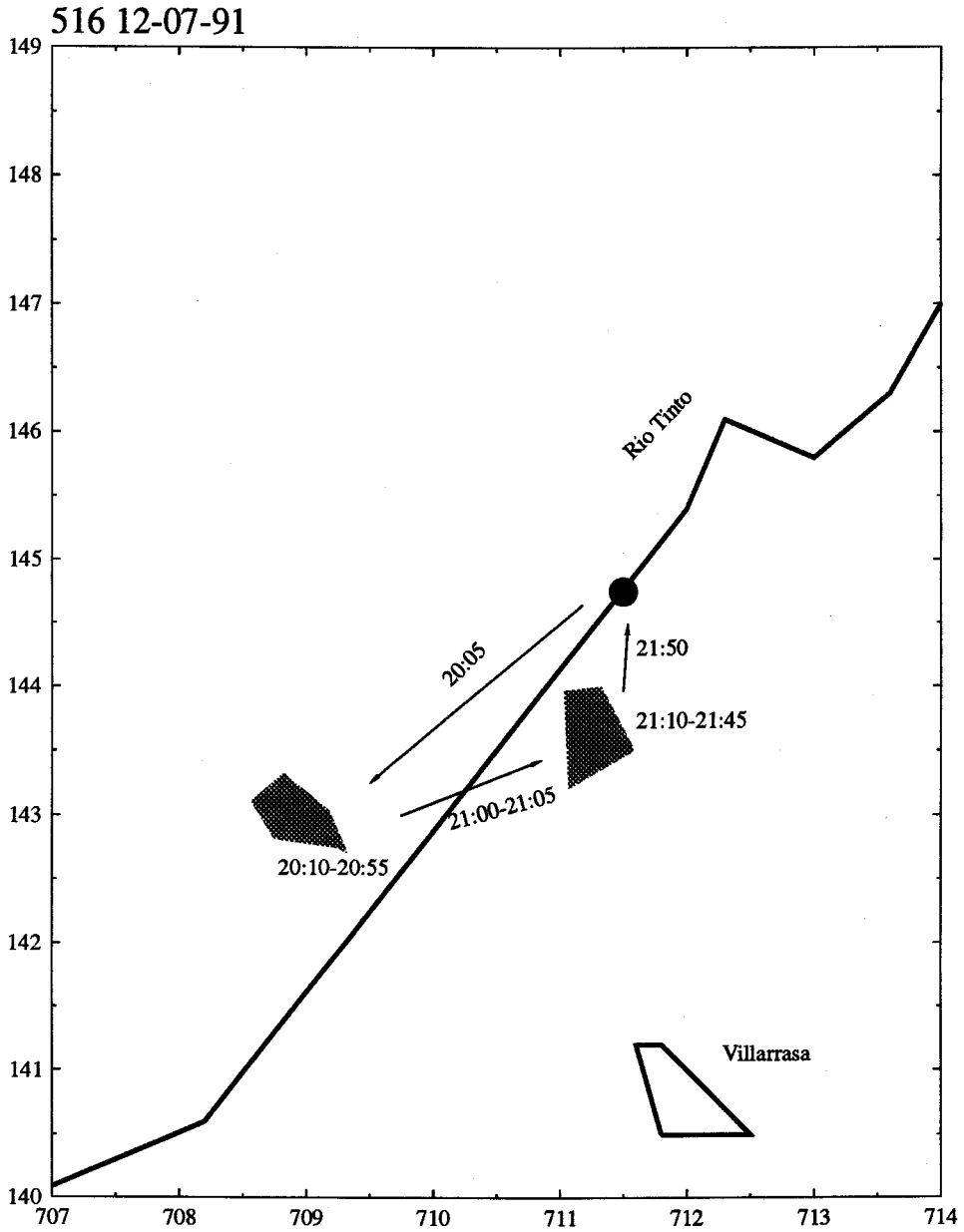


Figura 6.4b.- Seguimiento de un individuo en una noche que utilizó dos CA. Leyenda igual a figura 6.4a excepto que los CA están representados por el mínimo polígono convexo.

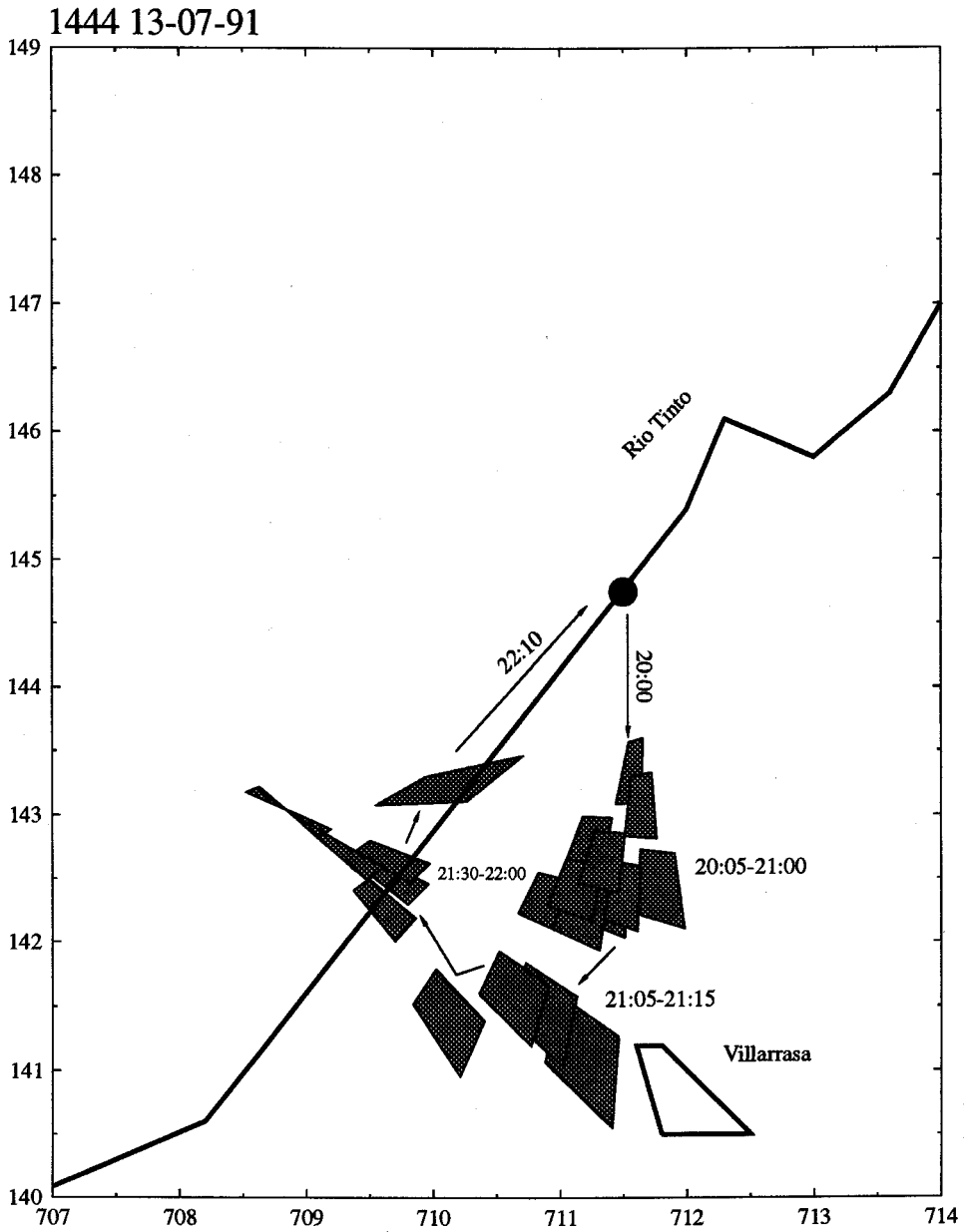


Figura 6.4c.- Seguimiento de un individuo en una noche que utilizó tres CA. Leyenda igual a figura 6.4a.



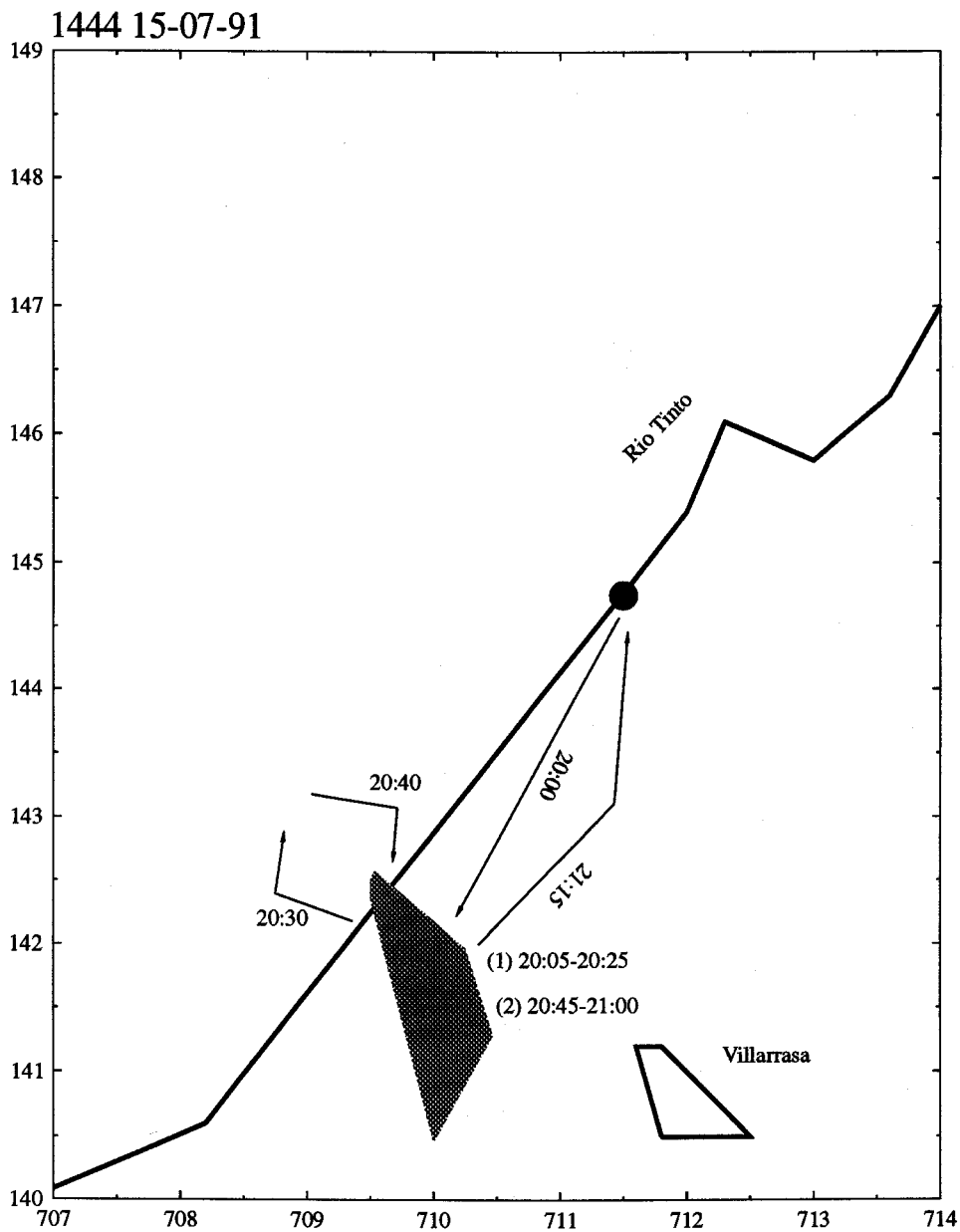


Figura 6.4d.- Seguimiento de un individuo en una noche que utilizó un mismo CA en dos ocasiones separadas por una corta excursión. Leyenda igual a figura 6.4b.

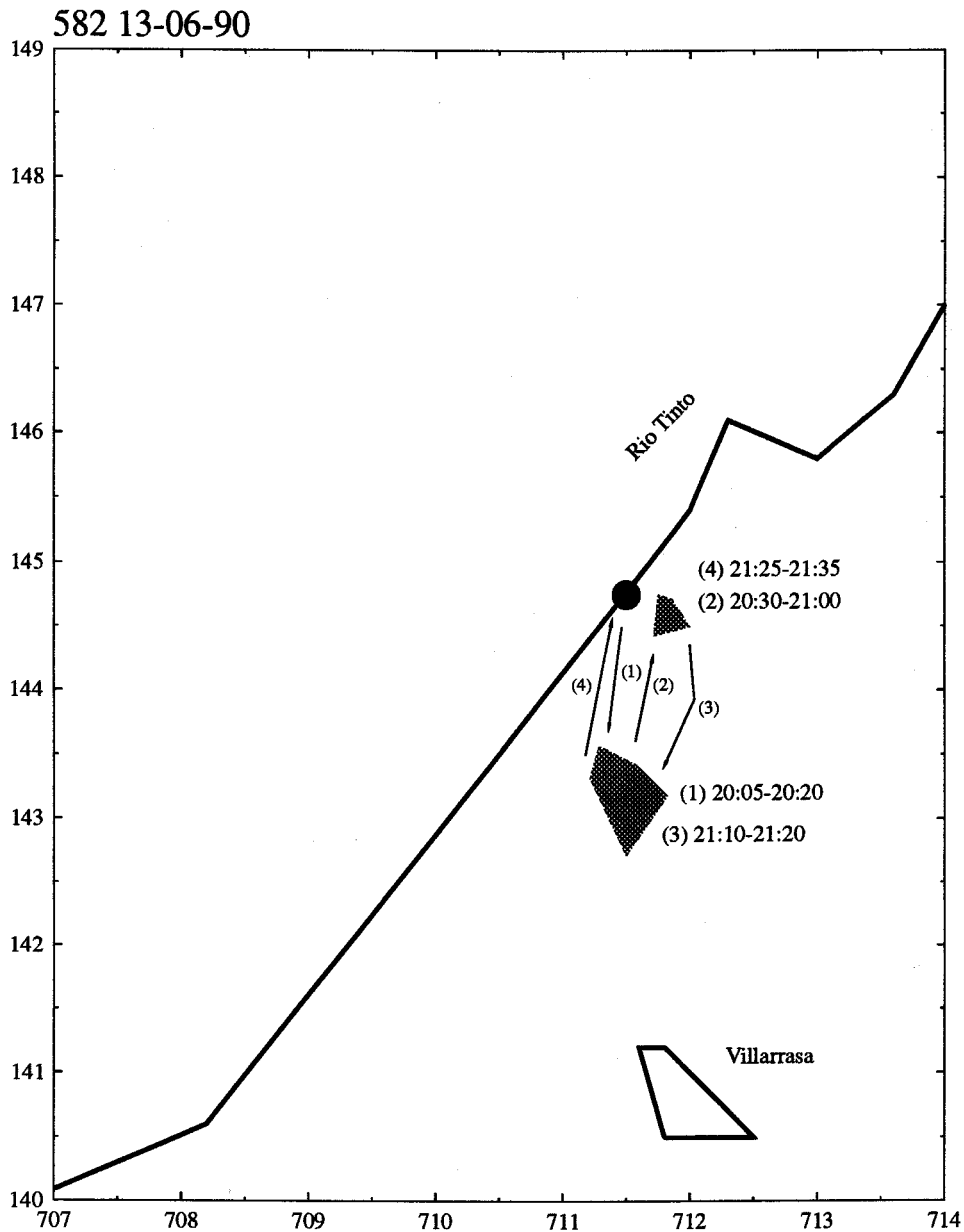


Figura 6.4e.- Seguimiento de un individuo en una noche que utilizó dos CA uno de ellos en dos ocasiones. Leyenda igual a figura 6.4b.

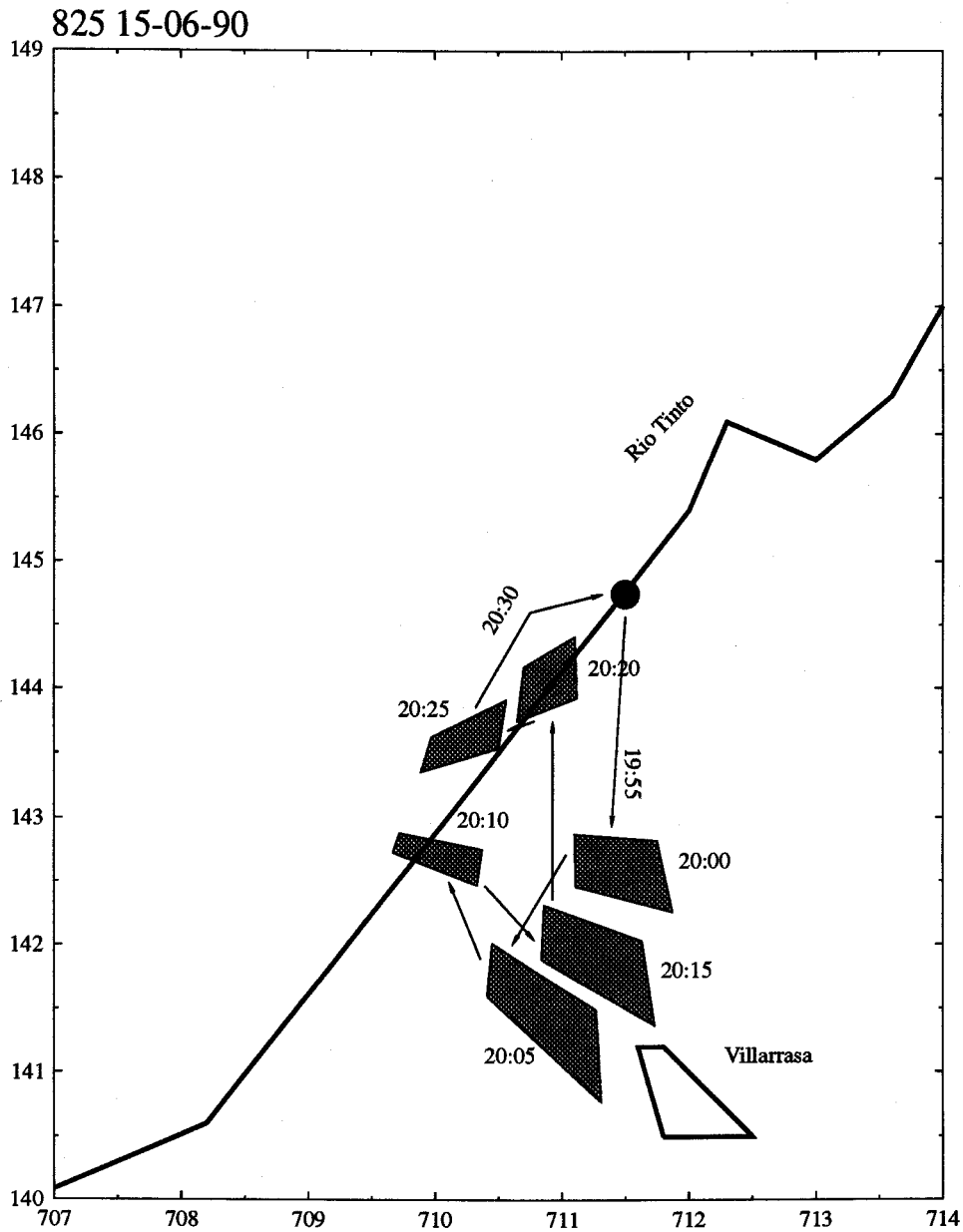


Figura 6.4f. - Seguimiento de un individuo en una noche en que se desplazó de forma continuada sin utilizar CA. Leyenda igual a figura 6.4a.

El tamaño de estos CA también varía con la estación del año ($F=2.12$, g.l.=47, $p=0.0047$). Durante el verano el área es de 0.32 km^2 ($\bar{X}=0.56$, $DT=0.19$), mientras que durante la primavera y el otoño es de 0.15 km^2 ($\bar{X}=0.38$, $DT=0.09$) y 0.03 km^2 (un sólo murciélago) respectivamente. Tampoco en este caso la edad, ni el individuo, ni la variación intraindividual afectan de forma significativa al tamaño del CA. Estos valores sólo tienen valor relativo puesto que el error en la localización del murciélago es superior al área ocupada por estos CA.

La superficie de los CA es inferior a la estimada para las áreas de uso del 50% (MA-50). La causa de esta disparidad es, además del diferente método para estimar el área (los CA se estimaron con el método del Mínimo Polígono Convexo) el hecho de utilizar el método de la Media Armónica sólo tienen en consideración el factor geográfico, obviando el temporal. Así, en una de estas áreas de uso del 50% se pueden incluir varios CA de un mismo día o de diferentes días.

La densidad por km^2 de los CA que conocemos con exactitud su posición ($N=189$) decrece conforme nos alejamos del refugio diurno. Así, en un radio de 1 km la densidad es de 9.5 CA, en el anillo comprendido entre 1-2 km ésta es de 5.7, en los sucesivos anillos la densidad es de: 2.0, 2.8 y 0.4.

La distribución de estos CA no es uniforme en la zona de influencia de la colonia (figura 6.3). Así, si tomamos como centro el refugio diurno, la mayoría de los CA se localizan en el tercer cuadrante (SW) (53%, $N=253$). En este cuadrante se localiza el río (que presenta un nivel de contaminación muy elevado) y la práctica totalidad de la zona cultivada. Los CA restantes se distribuyen por partes iguales entre los otros cuadrantes. Cabe decir que la proporción de CA en los cuadrantes primero y cuarto debe de ser un poco mayor, ya que esa zona presenta una orografía más accidentada y en alguna de las ocasiones en las que el murciélago marcado realizaba incursiones por las mismas era imposible localizarlo. De todas formas la información sobre densidad de CA y su distribución debe ser considerada de forma cualitativa, puesto que las muestras no son independientes.

6.3.2.2 Uso de los centros de actividad

El tiempo que pase el murciélago en un CA y el porcentaje del tiempo de actividad diario que el animal pase en los CA pueden ser una respuesta a la distribución espacial de los recursos tróficos y/o una estrategia de forrajeo. Así, en el caso de la primera variable, el modelo resulta significativo ($F=2.35$, $g.l.=47$, $p=0.0021$). Los factores estación y edad no son significativos, siendo el tiempo medio de permanencia en un CA de unos 30 minutos. Sin embargo, la variación intraindividual y las diferencias entre los murciélagos marcados, una vez controlada la varianza explicada por los otros factores, sí que lo son. Además, la interacción entre la variación intraindividual y la edad roza la significación ($p=0.0694$). Por consiguiente, las diferencias encontradas son atribuibles al individuo, a las condiciones diarias y, esto último dependería de la edad del ejemplar.

En cuanto al porcentaje de tiempo que el murciélago pasa en los CA, el modelo también resulta ser significativo ($F=1.7$, $g.l.=43$, $p=0.0402$), aunque en este caso sí que se observan diferencias estacionales, siendo la primavera y el otoño las épocas en las que el animal permanece porcentualmente más tiempo a los CA, 81% ($\bar{X}=1.13$, $DT=0.18$) y 89% ($\bar{X}=1.23$, $DT=0.48$) respectivamente, mientras que durante el verano este porcentaje es del 64% ($\bar{X}=0.93$, $DT=0.17$). El resto de los factores del modelo no son significativos, sólo la variación intraindividual presenta una probabilidad algo baja ($p=0.0826$) y que, como en el caso de la variable anterior, podría ser atribuible a las condiciones diarias.

Otro factor importante a la hora de intentar comprender cómo *E. serotinus* utiliza el espacio es el grado de fidelidad a sus CA. Si estudiamos el número de CA utilizados por un *E. serotinus* observaremos que éstos aumentan con el paso de los días (figura 6.5). En dicha figura podemos observar como algunos ejemplares parecen muy fieles a sus CA, y esto es cierto si consideramos el seguimiento en su conjunto, sin embargo, esto no quiere decir que día tras día estén utilizando el mismo CA sino que puede que alternen su uso. Para obviar esto utilizaremos el índice de cambio y el de repetición que ya hemos descrito en el Apartado Material y Métodos. Durante el verano se cambia con más frecuencia de CA. Así, el índice medio de cambio de la primavera es del 0.52,

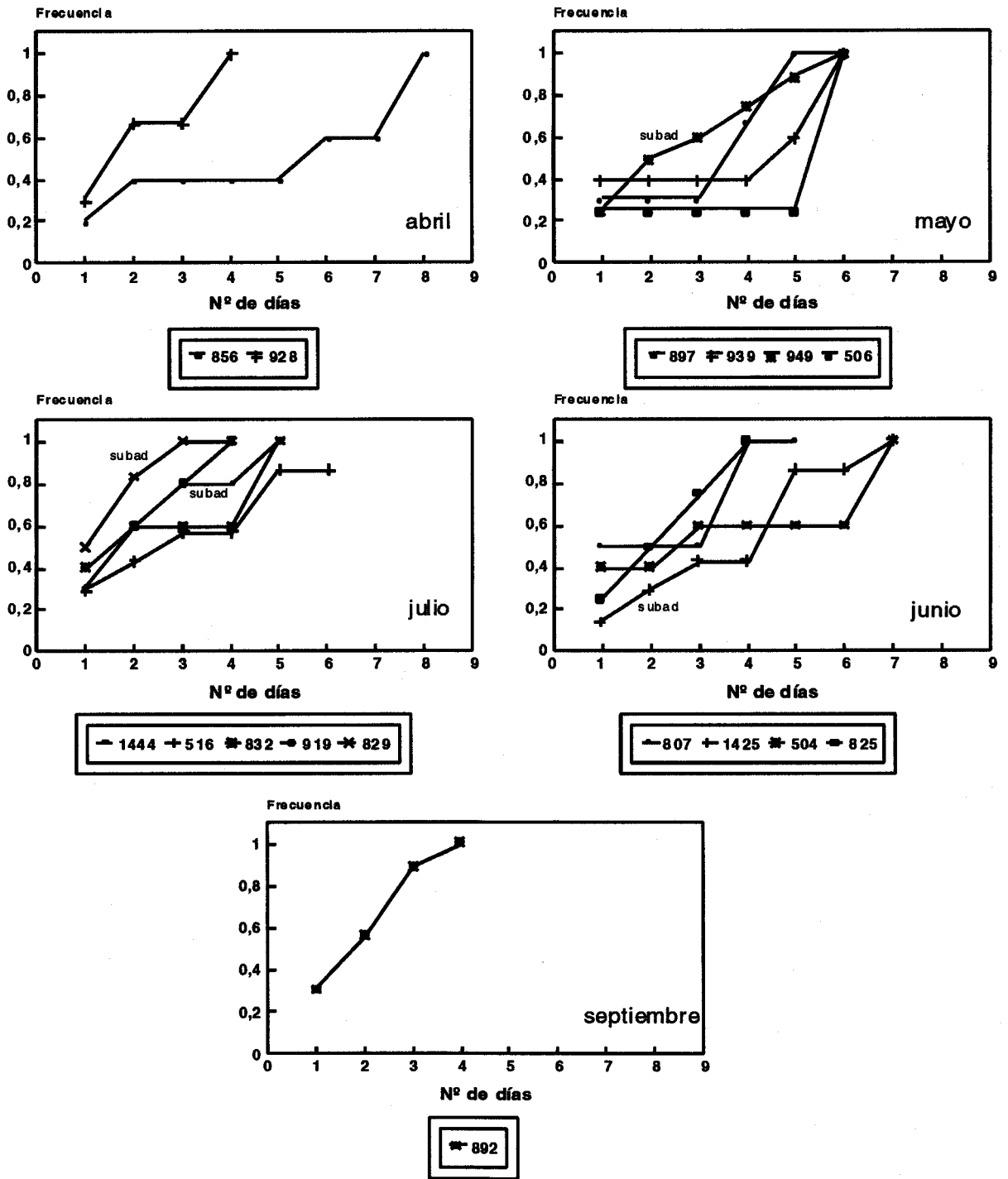


Figura 6.5.- Crecimiento porcentual del número de CA a lo largo del seguimiento de diversos individuos agrupados por meses. Todos son adultos excepto los subadultos señalados con subad.

mientras que el del verano es de 0.78. Con el índice medio de repetición ocurre a la inversa, el de la primavera es de 0.65 y el del verano es de 0.44. La edad no parece influir en el patrón de uso de los CA. Sin embargo, sí que parece existir una importante variabilidad interindividual.

6.3.2.3 Desplazamientos

Podemos distinguir dos componentes en estos desplazamientos: uno sería el desplazamiento es sí mismo y supondría recorrer la distancia desde el refugio hasta el CA; y otro sería la distancia total recorrida y que ya ha sido descrita en Material y Métodos.

La distancia de los CA al refugio diurno muestra diferencias significativas ($F=2.34$, $g.l.=67$, $p<0.0001$), sin embargo, ni la edad, ni la estación, ni la variación intraindividual han resultado significativas. No obstante, una vez controlada toda la variación de estos factores, todavía se detectan diferencias significativas entre los individuos que se muestrearon. Por consiguiente, debe haber algún factor no considerado en este modelo que explique dicha variación, o bien, no existe ningún factor y las diferencias individuales por sí mismas son un elemento determinante. Los valores medios, en todas las estaciones, oscilan entre los 1.2 km y los 2.5 km. El CA más alejado del refugio diurno estuvo a 5 km y ocurrió en el mes de julio.

El modelo factorial en el que la distancia total recorrida es la variable dependiente también muestra diferencias significativas ($F=1.65$, $g.l.=47$, $p=0.0407$). En este caso, las diferencias estacionales sí que son significativas, aumentando la distancia recorrida desde la primavera hasta el otoño. Así, en primavera la media de la distancia total recorrida por un murciélago en un noche es de 5.3 km ($DT=2.82$), en verano es de 8.3 km ($DT=2.99$) y en otoño es de 9.4 km ($DT=1.85$). En este modelo la edad, la variación intraindividual y las diferencias interindividuales no son significativas, aunque este último factor tiene una probabilidad próxima a la significación ($p=0.0620$).

6.4 DISCUSION

Las dificultades del radio-seguimiento de los murciélagos se pone de manifiesto al observar que la mayoría de los trabajos publicados en los que se ha utilizado esta técnica se limitan a ofrecer los resultados de una manera descriptiva (Neuweiler *et al.*, 1987; Kronwitter, 1988; Krull *et al.*, 1991; Fuhrmann y Seitz, 1992; Jones y Morton, 1992). Son muy escasos los que dan información cuantificada que incluya área de campeo, longitud de desplazamientos, etc., y con tamaños de muestra (al menos número de individuos) suficientes (Heithaus y Fleming, 1978; Clark *et al.*, 1993; Adam *et al.*, 1994).

6.4.1 Areas de campeo y distribución de los CA

El valor del solapamiento entre las áreas de campeo de los distintos individuos probablemente está muy infravalorado puesto que se refiere a una pequeña fracción de la colonia que además han sido controlados un insuficiente número de días. Todo apunta a que la hipótesis avanzada por Degn (1983) es cierta y todos los miembros de la colonia se mueven por un gran área general de influencia del grupo. La densidad de *E. serotinus* en la colonia estudiada (140 individuos) calculada a partir del área de influencia de la colonia es de 7.5 individuos/km² muy similar a la encontrada por Degn (1983) en Dinamarca por observación directa para una colonia de 20 murciélagos de la misma especie (10 individuo/km²).

Cabría esperar que, con objeto de reducir la distancia entre el refugio diurno y los CA, éste debería ocupar una posición central respecto a la distribución de los CA. Sin embargo, ni Degn (1983) ni nosotros encontramos este comportamiento. La causa podría estar en la escasez de refugios adecuados o en que el Puente es un refugio de características muy buenas que permite albergar una colonia muy grande (la mayor de las citadas en la bibliografía). En cualquier caso a los murciélagos les compensa el tener que aumentar la distancia de los desplazamientos (siempre más de 1 km de valor medio) respecto a los de Dinamarca estudiados por Degn (1983) que nunca se alejan más de 1 km. Otras especies utilizan estrategias diferentes para minimizar el gasto por

desplazamientos, así, las zonas de forrajeo de *Artibeus jamaicensis* se encuentran en las inmediaciones de sus refugios, y para ello, el individuo cambia constantemente de refugio diurno (Morrison, 1978).

El hecho de que la densidad de CA se reduzca conforme nos alejamos del refugio está de acuerdo con el modelo de "óptima eficiencia de forrajeo" (Hamilton y Watt, 1970). Existe un compromiso entre disponer de unos recursos que se encuentran alejados del refugio diurno y el mayor gasto energético que supone recorrer esas mayores distancias.

Esa distribución de los CA en el espacio reduciría la competencia intraespecífica por el alimento (Hamilton *et al.*, 1967).

La información disponible sobre áreas de campeo para otras especies de murciélagos insectívoros son muy escasas y están estimadas con métodos muy heterogéneos que no permiten establecer comparaciones.

6.4.2 Centros de Actividad y desplazamientos

La existencia de CA del tipo de los detallados en este trabajo para *E. serotinus*, han sido descritos también para varias especies de quirópteros insectívoros (*Pipistrellus pipistrellus* (Racey y Swift, 1985), *Nyctalus noctula* (Kronwitter, 1988), *Plecotus auritus* (Fuhrmann y Seitz, 1992), *Nycticeius humeralis* (Wilkinson, 1992)) y aves insectívoras: *Delichon urbica* (Bryant, 1973), *Hirundo pyrrhonota* (Brown, 1988), *H. rustica* (Hebblethwaite y Shields, 1990). Este comportamiento también ha sido descrito en quirópteros frugívoros (*Artibeus jamaicensis* (Morrison, 1978), *Carollia perspicillata* (Heithaus y Fleming, 1978), *Artibeus lituratus* y *Vampyroides caraccioli* (Morrison, 1980)). Brown (1988) describe cómo grupos de *H. pyrrhonota* se concentran en pequeñas áreas, cómo permanecen allí unos 30-45 minutos y cómo luego se dispersan y vuelven a reagruparse 100-500 metros más allá. Hebblethwaite y Shields (1990) apuntan que los CA de *H. rustica* deben cambiar diariamente e incluso dentro de un mismo día y que, como en el caso anterior, la explicación se encuentra en que ambas especies cazan en agregaciones temporales de insectos voladores. En el caso de los murciélagos frugívoros se debe a la distribución en "parches" de las plantas de cuyos

frutos se alimentan (Heithaus y Fleming, 1978). Para los murciélagos insectívoros se ha insinuado también que la existencia de CA se debe a la existencia de concentraciones temporales de insectos aunque únicamente Wilkinson (1992) aporta pruebas de su existencia. Los "parches" de insectos nocturnos encontrados por este autor permanecen varias noches (1-3), son utilizados por los murciélagos y se deben a emergencias masivas de mosquitos, efémeras y frigaenas en charcas. Según Catto *et al.* (1993) *E. serotinus* también caza en concentraciones temporales de insectos.

El tiempo medio que un *E. serotinus* permanece en un CA es de unos 30 minutos. Este no varía con las estaciones y, sin embargo, sí que existe variación intraindividual durante los días de seguimiento. Degn (1983) también encuentra que *E. serotinus*, en Dinamarca, permanece en áreas de forrajeo hasta 30 minutos. Racey y Swift (1985) comenta que *P. pipistrellus* permanece 20-30 minutos cazando en una pequeña zona y luego se dirige a otra. Además, añaden que cuando un individuo llega a una determinada localidad no permanece en ésta más de un minuto si la densidad de insectos es baja. Es difícil encontrar una explicación a la falta de variación en la duración de la permanencia y a la coincidencia en la duración en todos los casos conocidos (incluidos las aves). No parece posible que sea por el agotamiento del recurso ya que se produciría una variación importante dependiendo de la cantidad de insectos y predadores.

Teniendo en cuenta que el tiempo que permanecen en los CA no varía estacionalmente y que la variación de la distancia al refugio de los CA no tiene una componente estacional, al aumentar el período de actividad (ver Capítulo Actividad) parece lógico que aumente, a lo largo del año, el número de CA, la distancia total recorrida y posiblemente el área de campeo. El crecimiento de estos parámetros se puede justificar de manera similar al del aumento de la actividad a lo largo del año. La causa de este comportamiento radica en las mayores necesidades energéticas impuestas por la gestación y la lactancia (ver Capítulo Actividad). Audet (1990), Clark *et al.* (1993), Law (1993), Adam *et al.* (1994) también encuentran aumentos significativos en las distancias recorridas o en la distancia de los CA al refugio diurno. Estos autores han argüido diversas razones para explicar este comportamiento. Así, Audet (1990) comenta que los desplazamientos de los murciélagos están condicionados por la temperatura,

realizando menores recorridos cuando la temperatura es baja. Clark *et al.* (1993) y Adam *et al.* (1994) explican que la distancia recorrida está limitada por el número de visitas que las hembras lactantes deben realizar a su refugio y por la estrategia de reducir la competencia intraespecífica. Así, durante la primera fase de la lactancia la distancia recorrida sería menor porque deben de realizar mayor número de visitas al refugio, mientras que durante las últimas fases, los juveniles ya empezarían a volar y las hembras se alejarían más del refugio. Nosotros no hemos encontrado que la distancia a los CA varíe conforme pasan las estaciones.

Ante la falta de una explicación satisfactoria a la estabilidad de la permanencia en los CA y sus implicaciones en las restantes variables se podría pensar que sean otros factores los que justifiquen las variaciones de los parámetros antes referidos. Un factor importante podría ser la distribución espacio-temporal de los recursos tróficos.

Heithaus y Fleming (1978) encuentran que *C. perspicillata* utiliza más CA durante la época seca que durante la húmeda y que la razón es la distribución de las especies frutales las cuales son más heterogéneas en la época seca.

La menor fidelidad de los *E. serotinus* a los CA durante el verano puede explicarse por el comportamiento espacial de los insectos. Así, es posible que esta fidelidad tenga que ver con una menor persistencia de las agregaciones de insectos durante dicha estación. Como vimos en el Capítulo Insectos, parece que aún habiendo mayor número de insectos durante el verano, su localización es menos predecible. Esto también podría explicar el menor porcentaje del tiempo de actividad que los murciélagos pasan en sus CA durante el verano. El porcentaje que resta lo dedica el murciélago a desplazarse entre los CA y a realizar pequeñas excursiones por los alrededores de sus CA. Así, las excursiones desde los CA podrían significar búsquedas de otras agregaciones de insectos.

La fidelidad a los CA que presentan diferentes especies de murciélagos estudiados depende en gran medida en la predecibilidad en la distribución de los recursos tróficos. En el caso de especies frugívoras, como *A. jamaicensis* (Morrison, 1978) y *C. perspicillata* (Heithaus y Fleming, 1978), en las que el alimento permanece fijo durante un cierto tiempo la fidelidad es alta. Lo mismo sucede con el hematófago *Desmodus rotundus* (Wilkinson, 1985) cuando se alimenta sobre ganado que duerme en

lugares fijos. Con especies insectívoras que cazan en agregaciones temporales de insectos la fidelidad es generalmente baja, como ocurre con *E. serotinus* (este trabajo), *Noctilio albiventris*, *Eptesicus fuscus* y *Scotophilus borbonicus* (Fenton *et al.*, 1993). Sin embargo, *Lasiurus borealis* (Hickey y Fenton, 1990), *Myotis myotis* (Audet, 1990) y *Rhinolophus rouxi* (Neuweiler *et al.*, 1987) son muy fieles a sus CA. En la primera de estas especies se justifica por que el estudio se llevó a cabo con individuos habituados a cazar los insectos atraídos por las farolas. La presencia de insectos en las inmediaciones de las farolas es bastante predecible. *M. myotis* y *R. rouxi* no toman sus presas en agregaciones, así, el primero preda sobre insectos terrestres y el segundo caza al acecho desde perchas.

El mayor tamaño de los CA durante el verano podría guardar relación con el seguimiento que los murciélagos realizarían tras las nubes de insectos. Este aumento de la extensión de los CA y de las áreas de campeo apoya la hipótesis lanzada en el Capítulo Actividad y que intentaba explicar la evolución anual del tiempo medio de cada paso por el aumento del tamaño del área de campeo de *E. serotinus*.

Todo lo dicho hasta ahora estaría de acuerdo con las teorías energéticas (Hamilton y Watt, 1970; Schoener, 1971; Pyke *et al.*, 1977). Sin embargo, ciertas conductas como el hecho de repetir alternativamente la presencia en dos CA (figura 1e), parece contradecirlas. Cabría esperar que el murciélago utilizase un "parche" hasta que se agotase, pasando entonces a buscar otro. Heithaus y Fleming (1978) también describen esta conducta en el frugívoro *Carollia perspicillata*. Este comportamiento sería propio de animales territoriales. Sin embargo, *C. perspicillata* no es territorial (Heithaus y Fleming, 1978). Estos autores concluyen que la causa de este comportamiento está en la estrategia anti-predadora de dicha especie. Nuestros resultados parecen sugerir que *E. serotinus* no es territorial. Además, en diversas ocasiones hemos visto varios individuos cazando en un mismo lugar y en los análisis de las grabaciones realizadas con las estaciones automáticas (ver Capítulo Actividad) también de vez en cuando se escuchan dos *E. serotinus* cazando juntos. No se sabe si presenta algún tipo de estrategia anti-predadora. En las zonas tropicales existe una presión predadora apreciable (Heithaus y Fleming, 1978; Morrison, 1980), sin embargo, en las zonas templadas, ésta se considera fortuita (Speakman, 1991).

Para ciertas especies de quirópteros se han descrito comportamientos territoriales: *Myotis daubentoni* (Wallin, 1961), *Eptesicus nilssoni* (Rydell, 1986), *Nyctalus noctula* (Kronwitter, 1988). Otras cazan en grupos (ver revisión en Bradbury, 1977). Otras especies como *C. perspicillata* (Heithaus y Fleming, 1978) y *R. rouxi* (Neuweiler *et al.*, 1987) utilizan CA individuales, pero no los defienden ante la presencia de otros congéneres. Racey y Swift (1985) documenta cómo *Pipistrellus pipistrellus* caza en grupo cuando la densidad de presas es alta y que cuando ésta se reduce, se detecta un incremento en el número de disputas intraespecíficas. Como podemos observar, la diversidad de estrategias es grande. Además, es posible que el comportamiento de caza de muchas de las especies de quirópteros insectívoros de zonas templadas sea flexible, dependiendo de la dinámica de los insectos presa. Brigham (1991), documenta cómo *E. fuscus* muestra una marcada flexibilidad en su estrategia de forrajeo, atribuyendo este comportamiento a la distribución y disponibilidad de los refugios y del recurso alimenticio. Krull *et al.* (1991) explican como *Myotis emarginatus* modifica su forma de cazar dependiendo de dónde y cómo encuentre a sus presas.

Razones intrínsecas, como la edad, el sexo y el estado reproductor, también condicionan la estrategia de forrajeo (Fleming, 1988). Así, se incluiría en esta categoría la reducción del área de campeo de las hembras gestantes. Las posibles causas de esta menor extensión pueden ser las mismas que las que explican la reducción en el tiempo de actividad y que ya discutimos en el Capítulo Actividad. Adam *et al.* (1994) también observan esta reducción del área de campeo en *Plecotus townsendii*. En *C. perspicillata* se ha visto un diferente comportamiento según sea el estado reproductor de las hembras (Fleming, 1988). Sin embargo, en nuestros resultados la edad no parece influir en la conducta de caza, aunque hay que considerar que la muestra de subadultos es muy pequeña.

En este trabajo se pone de manifiesto que el individuo es un elemento importante a la hora de explicar el comportamiento de búsqueda de alimento. Como vimos en el Capítulo Actividad, esto también ocurre en el período de actividad. Es posible que esta variación pueda ser explicada por algún otro factor no considerado en este trabajo. No obstante, Heithaus y Fleming (1978), que tuvieron en cuenta un mayor número de factores, también encontraron una importante variación interindividual. Bryant y

Westerterp (1982) también ponen en evidencia la existencia de importantes diferencias individuales en la eficiencia de caza del avión común (*Delichon urbica*).

Como resumen podría decirse que el comportamiento espacial de *E. serotinus* parece estar determinado, entre otros factores, por la dinámica de los insectos, los requerimientos energéticos, la disponibilidad de refugios, el individuo y su estado reproductor y que, al contrario que ocurre en especies tropicales, el riesgo de predación no parece condicionar el patrón de uso.

Estudiar que efecto tiene la colonialidad y la posible competencia intraespecífica en el patrón de uso del espacio, así como conocer cómo se distribuye espacialmente el recurso trófico es de suma importancia para comprender muchas de las conductas de *E. serotinus*. Todo lo considerado en este trabajo se basa en seguimientos de animales marcados durante un período de tiempo muy corto, por lo tanto no sabemos cómo evolucionarían estos comportamientos en un marco temporal más dilatado.

CONCLUSIONES



CONCLUSIONES GENERALES

1.- Las poblaciones de insectos sufren variaciones muy importantes a lo largo del año. El mayor número de insectos, que por su tamaño pueden ser presas potenciales de *E. serotinus*, se captura durante el verano y el otoño.

2.- El eucaliptar es el hábitat que presenta un mayor número de insectos y unas variaciones menos acusadas. En el arroyo la relación número de insectos-tamaño medio es superior a la del resto de hábitats considerados. No obstante, el hábitat tiene un escaso efecto sobre las diferencias encontradas en el número de insectos.

3.- La presencia de insectos, en un determinado lugar, parece ser menos predecible durante el verano y el otoño.

4.- El número de insectos durante las primeras horas de la noche es sensiblemente superior al del resto de la noche.

5.- Las variaciones medio ambientales afectan tanto a la condición física media de *E. serotinus* como a su rango de variación (aunque en menor grado).

6.- El índice de condición física y la frecuencia de nacimientos varían muy poco durante el período de estudio.

7.- Las fluctuaciones ambientales afectan de forma distinta a cada clase de edad, los juveniles presentan variaciones mayores, luego las hembras adultas y para finalizar las subadultas. El efecto de éstas también es diferente dependiendo de la etapa del ciclo reproductivo, menor efecto sobre la gestación y la lactancia y mayor en la etapa de dispersión.

8.- El estado físico del animal depende más de las condiciones cambiantes que se produzcan en un momento dado en el medio que de la condición física precedente.

9.- Unas peores condiciones medio ambientales no parecen implicar una falta de sincronización en el desarrollo de los juveniles.

10.- El Puente es utilizado durante gran parte del año y sólo por hembras. Tan sólo la cópula y la hibernación se desarrollan en otros refugios.

11.- El período de hibernación se inicia durante el mes de octubre y finaliza en marzo, alcanzando su fase más profunda durante los meses de diciembre y enero. Aunque la duración de este período parece ser inferior al de poblaciones más

septentrionales, éste podría ser todavía mucho más corto dadas las condiciones de temperatura y disponibilidad de alimento en la zona de estudio en otoño.

12.- Los niveles de actividad aumentan conforme lo hacen los requerimientos energéticos de *E. serotinus*, siendo la actividad máxima durante el mes de julio, mes en que transcurre la lactancia.

13.- El patrón de actividad de *E. serotinus* evoluciona a lo largo del año, pasando de presentar un solo pico de actividad tras el ocaso durante los meses febrero-abril y octubre-noviembre, a dos picos durante los meses mayo-septiembre. Siendo esta la forma que tienen de alargar el período de actividad.

14.- El primer máximo de actividad engloba la práctica totalidad de la actividad nocturna. Este supone, como mínimo, un 61% de la actividad y en él se desarrollan el 84% de los intentos de caza ("buzzes"). 2 h 15' es la máxima duración media del primer pico de actividad.

15.- El ritmo circadiano de actividad de las poblaciones de insectos, las limitaciones físicas impuestas por el aumento de peso del feto, limitaciones digestivas, la obligación de amamantar a las crías y la edad condicionan la duración y el patrón de la actividad.

16.- El arroyo es el hábitat que relativamente más se utiliza. La presencia de *E. serotinus* en este hábitat y en el eucaliptar parece depender menor de la cantidad de insectos disponibles. No obstante, hay que resaltar que la relación existente entre el uso de los diferentes hábitats por parte de los murciélagos y la abundancia de insectos en cada hábitat es menor que lo que se podría esperar. De hecho la diferencia en el uso de los hábitats es mayor que la encontrada en la distribución de los insectos.

17.- El área de influencia de la colonia es de 18.7 km². La densidad es de 7.5 individuos/km². Parece que todos los individuos utilizan conjuntamente toda esta área de influencia.

18.- El área de campeo de cada individuo aumenta a lo largo de los meses, alcanzando su máximo tamaño durante el mes de julio. Lo mismo ocurre con la distancia diaria recorrida por cada animal.

19.- *E. serotinus* no utiliza uniformemente toda su potencial área de campeo, sino que, cada día, restringe sus movimientos a pequeños centros de actividad (CA). El

número medio de estos CA varía entre 1.26 en primavera y 2.75 en otoño. El área de estos CA también varía, siendo mayor en verano.

20.- *E. serotinus* cambia constantemente de CA, siendo este cambio más importante durante los meses estivales.

21.- La densidad por km² de los CA decrece conforme nos alejamos del refugio diurno. Además, su distribución no es uniforme alrededor del refugio diurno de la colonia.

22.- El factor individual es un elemento importante a la hora de comprender los patrones de uso de tiempo y del espacio.

23.- El comportamiento espacial de *E. serotinus* parece estar determinado, entre otros factores, por la dinámica de los insectos, los requerimientos energéticos, la disponibilidad de refugios, el individuo y su estado reproductor.

BIBLIOGRAFIA

BIBLIOGRAFIA

- Adam, M.D., Lacki, M.J. y Barnes, T.G. 1994. Foraging areas and habitat use of the virginia big-eared bat in Kentucky. *J. Wildl. Manage.*, 58:462-468.
- Ahlén, I. 1990. Identification of bats in flight. Swedish Society for Conservation of Nature & The Swedish Youth Association for Environmental Studies and Conservation.
- Aldrige, H.D.J.N. y Brigham, R.M. 1988. Load carrying and maneuverability in a insectivorous bat: a test of the 5% "rule" of radio-telemetry. *J. Mamm.*, 69:379-382.
- Aldridge, H.D.J.N. y Rautenbach, I.L. 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *J. Anim. Ecol.*, 56:763-778.
- Anthony, E.L.P. 1988. Age determination in bats. Pp. 47-58, *in* Ecological and behavioral methods for the study of bats (Kunz, T.H., ed.). Smithsonian Institution Press, Washington.
- Anthony, E.L.P., Stack, M.H. y Kunz, T.H. 1981. Night roosting and the nocturnal time budget of the little brown bat, *Myotis lucifugus*: effects of reproductive status, prey density, and environmental conditions. *Oecologia*, 51:151-156.
- Audet, D. 1990. Foraging behavior and habitat use by a gleaning bat, *Myotis myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae). *J. Mamm.*, 71:420-427.
- Avery, M.I. 1985. Winter activity of pipistrelle bats. *J. Anim. Ecol.*, 54:721-738.
- Avery, M.I. 1986a. The winter activity of noctule bats (*Nyctalus noctula*). *J. Zool.*, 209:296-299.
- Avery, M.I. 1986b. Factors affecting the emergence times of pipistrelle bats. *J. Zool.*, 209:293-296.
- Baagøe, H.J. y Jensen, B. 1973. The spread and present occurrence of the serotine (*Eptesicus serotinus*) in Denmark. *Period. Biol.*, 75:107-109.
- Barak, Y. y Yom-Tov, Y. 1989. The advantage of group hunting in Kuhl's bat *Pipistrellus kuhli* (Microchiroptera). *J. Zool.*, 219:670-675.
- Barclay, R.M.R. 1989. The effect of reproductive condition on the foraging behavior of female hoary bats, *Lasiurus cinereus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24:31-37.

- Barclay, R.M.R. y Bell, G.P. 1988. Marking and observational techniques. Pp. 59-76, *in* Ecological and behavioral methods for the study of bats (T.H. Kunz, ed.). Smithsonian Inst. Press, Washington.
- Block, G. 1950. Sur une maternité de sérotines *Eptesicus serotinus* près de Wavre (Brabant). *Mammalia*, 23:374-377.
- Bradbury, J.W. 1977. Social organization and communication. Pp. 2-72, *in* Biology of bats (Wimsatt, W.A., ed). Academic Press, New York.
- Bradbury, J.W. y Vehrencamp, S.L. 1976. Social organization and foraging in Emballonurid bats. I. Field studies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1:337-381.
- Bradshaw, W.E. 1974 . Phenology and seasonal modeling in insects. Pp. 127-137, *in* Phenology and seasonality modeling (H. Lieth, ed.). Springer-Verlag, Berlin.
- Brigham, R.M. 1987. The significance of winter activity by the big brown bat (*Eptesicus fuscus*): the influence of energy reserves.
- Brigham, R.M. 1990. The diet of big brown bats (*Eptesicus fuscus*) in relation to insect availability in Southern Alberta, Canada. *Northwest Sci.* 64:7-10.
- Brigham, R.M. 1991. Flexibility in foraging and roosting behavior by the big brown bat (*Eptesicus fuscus*). *Can. J. Zool.*, 69:117-121.
- Brigham, M. y Fenton, M.B. 1986. The influence of roost closure on the roosting behaviour of *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae. *Can. J. Zool.*, 64:1128-1133.
- Brown, C.R. 1988. Social foraging in cliff swallows: local enhancement, risk sensitivity, competition and the avoidance of predators. *Anim. Behav.*, 36:780-792.
- Bryant, D.M. 1973. The factors influencing the selection of food by the house martin (*Delichon urbica*(L.)). *J. Anim. Ecol.*, 42:539-564.
- Bryant, D.M. y Westerterp, K.R. 1982. Evidence for individual differences in foraging efficiency amongst breeding birds: a study of house martins *Delichon urbica* using the doubly labelled water technique. *Ibis*, 124:187-192.
- Burnett, C.D. y August, P.V. 1981. Time and energy budgets for dayroosting in a maternity colony of *Myotis lucifugus*. *J. Mamm.*, 62:758-766.
- Burt, W.H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J. Mamm.*, 24:346-352.

- Catto, C.M., Racey, P.A. y Hutson, T.M. 1993. The ecology and behaviour of the serotine bat *Eptesicus serotinus*. Abstract, The 23rd Annual North American Symposium on Bat Research.
- Clark, B.S., Leslie, D. M. Jr. y Carter, T.S. 1993. Foraging activity of adult female ozark big-eared bats (*Plecotus townsendii ingens*) in summer. *J. Mamm.*, 74:422-427.
- Daan, S. 1973. Activity during hibernation in three species of vespertilionid bats. *Nether. J. Zool.*, 23:1-71.
- Daan, S. 1980. Long term changes in bat populations in the Netherlands: a summary. *Lutra*, 22:95-105.
- Davidson, J. y Andrewartha, H.G. 1978. The influence of rainfall, evaporation and atmospheric temperature on fluctuations in the size of a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera). *J. Anim. Ecol.*, 17:200-222.
- Degn, H.J. 1983. Field activity of a colony of serotine bats. (*Eptesicus serotinus*). *Nyctalus*, 6:521-530.
- Dixon, K.R. y Chapman, J.A. 1980. Harmonic mean measure of animal activity areas. *Ecology*, 61:1040-1044.
- Douthwaite, R.J. 1978. Some effects of weather and moonlight on light-trap catches of the armyworm *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera, Noctuidae) at Muguga, Kenya. *Bull. Ent. Res.*, 68:533-542.
- Eisenberg, J. 1966. The social organization of mammals. *Handb. Zool.*, 10:1-92.
- Elton, C.S. 1973. The structure of invertebrate populations inside neotropical rain forest. *J. Anim. Ecol.*, 42:55-104.
- Erkert, H.G. 1982. Ecological aspects of bat activity rhythms. Pp. 201-242, *in Ecology of bats* (Kunz, T.H., ed.). Plenum Press, New York.
- Fellers, J.H. 1989. Daily and seasonal activity in woodland ants. *Oecologia*, 78:69-76.
- Fenton, M.B. 1982. Echolocation, insect hearing, and feeding ecology of insectivorous bats. Pp. 261-286, *in Ecology of bats* (Kunz, T.H., ed.). Plenum Press, New York.
- Fenton, M.B. 1988. Detecting, recording, and analyzing vocalizations of bats. Pp. 91-104, *in Ecological and behavioral methods for the study of bats* (T.H. Kunz,

- ed.). Smithsonian Inst. Press, Washington.
- Fenton, M.B. y Thomas, D.W. 1980. Dry-season overlap in activity patterns, habitat use, and prey selection by sympatric african insectivorous bats. *Biotropica*, 12:81-90.
- Fenton, M.B., Audet, D., Dunning, D.C., Long, J., Merriman, C.B., Pearl, D., Syme, D.M., Adkins, B., Pedersen, S. y Wohlgenant, T. 1993. Activity patterns and roost selection by *Noctilio albiventris* (Chiroptera:Noctilionidae) in Costa Rica. *J. Mamm.*, 74:607-613.
- Fleming, T.H. 1988. The short-tailed fruit bat. A study in plant-animal interactions. The University Chicago Press, Chicago.
- Fuhrmann ,M. y Seitz, A. 1992. Nocturnal activity of the brown long-eared bat (*Plecotus auritus* L., 1758): data from radio-tracking in the Lenneberg forest near Mainz (Germany). Pp. 538-548, *in* Wildlife telemetry. Remote monitoring and tracking of animals (Priede, I.G. y Swift, S.M., eds.). Ellis Horwood, New York.
- Funakoshi, K. y Uchida, T.A. 1978. Studies on the physiological and ecological adaptation of temperate insectivorous bats. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.*, 23:95-115.
- Funakoshi, K. y Uchida, T.A. 1982. Annual cycles of body weight in the Namie's frosted bat, *Vespertilio superans superans*. *J.Zool.*, 196:417-430.
- Furlonger, C.L., Dewar, H.J. y Fenton, M.B. 1987. Habitat use by foraging insectivorous bats. *Can. J. Zool.*, 65:284-288.
- Glas, G.H. 1981. Activities of serotine bats (*Eptesicus serotinus*) in a nursing-roost. *Myotis*, 19:164-167.
- Gould, E. 1955. The feeding efficiency of insectivorous bats. *J. Mamm.*, 36:399-406.
- Green, G.W. 1962. Flight and dispersal of the European Pine Shoot Moth, *Rhyacionia buoliana* (Schiff). I. Factors affecting flight, and the flight potential of females. *Can. Ent.*, 94:282-299.
- Griffin, D.R., Webster, F.A. y Michael, C.R. 1960. The echolocation of flying insects by bats. *Anim. Behav.*, 8:141-154.
- Hamilton, W.J.,III, Gilbert, W.M., Heppner, F.H. y Planck, R.J. 1967. Starling roost dispersal and a hypothetical mechanism regulating rhythmical animal movement

- to and from dispersal centers. *Ecology*, 48:825-833.
- Hamilton, W.J., III, y Watt, K.E.F. 1970. Refuging. *Ann. Rev. Ecol. System.*, 1:263-286.
- Handley, C.O., Jr. 1967. Bats of the canopy of an Amazonian forest. *Atas do Simposio sobre Biota Amazonica (Zoologia)*, 5:211-215.
- Haufe, W.O. y Burgess, L. 1956. Development of *Aedes* (Diptera: Culicidae) at Fort Churchill, Manitoba, and prediction of dates of emergence. *Ecology*, 37:500-519.
- Hayne, D.W. 1949. Calculation of size of home range. *J. Mamm.*, 30:1-18.
- Hays, G.C., Speakman, J.R. y Weeb, P.I. 1992. Why do brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) fly in winter? *Physiol. Zool.*, 65:554-567.
- Hebblethwaite, M.L. y Shields, W.M. 1990. Social influences on barn swallow foraging in the Adirondacks: a test of competing hypotheses. *Anim. Behav.*, 39:97-104.
- Heithaus, E.R. y Fleming, T.H. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). *Ecol. Monog.*, 48:127-143.
- Herreid, C.F., II y Davis, R.B. 1966. Flight patterns of bats. *J. Mamm.*, 47:78-86.
- Herrera, C.M. 1980. Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de Passeriformes. *Doñana Acta Vert.*, 7:1-340.
- Hickey, M.B.C. y Fenton, M.B. 1990. Foraging by red bats (*Lasiurus borealis*): do intraspecific chases mean territoriality? *Can. J. Zool.*, 68:2477-2482.
- Hill, J.E. y Smith, J.D. 1984. Bats, a natural history. British Museum (Natural History), London.
- Hutson, A.M. 1991. *Eptesicus serotinus*. Pp. 81-145, in *The handbook of British mammals*, 3^aed (Corbet, G.B. y Stephen, H. eds.). Blackwell Scientific Publications. Oxford
- Ibáñez, C. y Valverde, J.A. 1985. Taxonomic status of *Eptesicus platyops* (Thomas, 1901) (Chiroptera, Vespertilionidae). *Z. Säugetierkunde*, 50:241-242.
- Janzen, D.H. y Schoener, T.W. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology*, 49:96-110.
- Jones, G. y Morton, M. 1992. Radio-tracking studies on habitat use by greater horseshoe bats (*Rhinolophus ferrumequinum*). Pp. 521-537, in *Wildlife telemetry. Remote monitoring and tracking of animals* (Priede, I.G. y Swift, S.M., eds.). Ellis Horwood, New York.

- Jordano, P. 1984. Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del área de Doñana. Tesis Doctora, Universidad de Sevilla.
- Kleiman, D.G. 1969. Maternal care, growth rate, and development in the noctule (*Nyctalus noctula*), pipistrelle (*Pipistrellus pipistrellus*), and serotine (*Eptesicus serotinus*) bats. *J. Zool.*, 157:187-211.
- Koopman, K.F. 1982. Biogeography of the bats of South America. Pp. 273-302, in *Mammalian biology in South America* (M.A. Mares and H.H. Genoways, eds.). Spec. Publ. Ser., Pymatuning Lab. Ecol. 6:1-539.
- Krebs, J.R. y McCleery, R.H. 1984. Optimization in behavioural ecology. Pp. 91-121, in *Behavioural ecology* (Krebs, J.R. y Davies, N.B., eds). Sunderland Mass, Sinauer.
- Kronwitter, F. 1988. Population structure, habitat use and activity patterns of the noctule bat, *Nyctalus noctula* Schreb., 1774 (Chiroptera: Vespertilionidae) revealed by radio-tracking. *Myotis*, 26:23-85.
- Krull, D., Schumm, A., Metzner, W. y Neuweiler, G. 1991. Foraging areas and foraging behavior in the notch-eared bat, *Myotis emarginatus* (Vespertilionidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 28:247-253.
- Kunz, T.H. 1973. Resource utilization: temporal and spatial components of bat activity in central Iowa. *J. Mamm.*, 54:14-32.
- Kunz, T.H. 1974. Feeding ecology of a temperate insectivorous bat (*Myotis velifer*). *Ecology*, 55:693-711.
- Kunz, T.H. (ed.) 1988. Ecological and behavioral methods for the study of bats. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Kunz, T.H. y Brock, C.E. 1975. A comparison of mist nets and ultrasonic detectors for monitoring flight activity of bats. *J. Mamm.*, 56:907-911.
- Kurta, A., Bell, G.P., Nagy, K.A. y Kunz, T.H. 1989. Energetics of pregnancy and lactation in free-ranging little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Physiol. Zool.*, 62:645-651.
- Labee, A.H. y Voûte, A.M. 1983. Voedselkeuze van een kolonie laatvliegers *Eptesicus serotinus*. *Lutra*, 26:12-19.
- Law, B.S. 1993. Roosting and foraging ecology of the queensland blossom bat

- (*Syconycteris australis*) in North-eastern New South Wales: flexibility in response to seasonal variation. *Wildl. Res.*, 20:419-431.
- Limpens, H.J.G.A., Helmer, W., van Winden, A. and Mostert, K. 1989. Vleermuizen (Chir.) en lintvormige landschapselementen. *Lutra*, 32:1-20.
- López-Archilla, A., Moreira, D., Marín, I. y Amils, R. 1994. El río Tinto, un curso de agua vivo pero con mala fama. *Quercus*, 103:19-22.
- Maier, C. 1992. Activity patterns of pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) in Oxfordshire. *J. Zool.*, 228:69-80.
- McAney, C.M. y Fairley, J.S. 1988a. Activity patterns of the lesser horseshoe bat *Rhinolophus hipposideros* at summer roosts. *J. Zool.*, 216:325-338.
- McAney, C.M. y Fairley, J.S. 1988b. Habitat preference and overnight and seasonal variation in the foraging activity of lesser horseshoe bats. *Acta Theriol*, 33:393-402.
- Miller, L.A. y Degn, H.J. 1981. The acoustic behavior of four species of vespertilionid bats studied in the field. *J. Comp. Physiol.*, 142:67-74.
- Mills, R.S., Barrett, G.W. y Farrell, P. 1975. Population dynamics of the big brown bat (*Eptesicus fuscus*) in southwestern Ohio. *J. Mam.*, 56:591-604.
- Mohr, C.O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *Am. Midl. Nat.*, 37:223-249.
- Morrison, D.W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*, 59:716-723.
- Morrison, D.W. 1980. Foraging and day-roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. *J. Mamm.*, 61:20-29.
- Muirhead-Thomson, R.C. 1991. Trap responses of flying insects. The influence of trap design on capture efficiency. Academic Press, London.
- Neuweiler, G. 1990. Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats. *Physiol. Rev.*, 70:615-641.
- Neuweiler, G., Metzner, W., Heilmann, U., Rübsamen, R., Eckrich, M. y Costa, H.H. 1987. Foraging behaviour and echolocation in the rufous horseshoe bat (*Rhinolophus rouxi*) of Sri Lanka. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 20:53-67.
- Norberg, U.M. y Rayner, J.M.V. 1987. Ecological morphology and flight in bats

- (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 316:335-427.
- O'Farrell, M.J. y Bradley, W.G. 1970. Activity patterns of bats over a desert spring. *J. Mamm.*, 51:18-26.
- O'Farrell, M.J. y Studier, E.H. 1975. Population structure and emergence activity patterns in *Myotis thysanodes* and *M. lucifugus* (Chir.: Vespertilionidae) in Northeastern New Mexico. *Am. Midl. Nat.*, 93:368-376.
- O'Shea, T.J. y Vaughan, T.A. 1977. Nocturnal and seasonal activities of the pallid bat, *Antrozous pallidus*. *J. Mamm.*, 58:269-284.
- Obeso, J.R. 1985. Comunidades de Passeriformes y frugivorismo en altitudes medias de la Sierra de Cazorla. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.
- Pérez-Jordá, J.L., Ibáñez, C. Muñoz-Cervera, M. y Téllez, A. En prensa. Epidemiology of rabies in *Eptesicus serotinus* (Chiroptera:Vespertilionidae): a preliminary assessment. *J. Wild. Dis.*
- Peters, R.H. 1983. The ecological implications on body size. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press. Cambridge. United Kingdom.
- Pyke, G.H., Pulliman, H.R. y Charnov, E.L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Rev. Biol.*, 51:137-154.
- Racey, P.A. 1973. The time of onset of hibernation in pipistrelle bats, *Pipistrellus pipistrellus*. *J. Zool.*, 171:449-473.
- Racey, P.A. 1982. Ecology of bat reproduction. Pp. 57-104, in *Ecology of bats* (Kunz, T.H., ed.). Plenum Press, New York.
- Racey, P.A. y Tam, W.H. 1974. Reproduction in male *Pipistrellus pipistrellus* (Mamm: Chir.). *J. Zool.*, 172:101-122.
- Racey, P.A. y Swift, S.M. 1985. Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. I. Foraging behaviour. *J. Anim. Ecol.*, 54:205-215.
- Rachwald, A. 1992. Habitat preference and activity of the noctule bat *Nyctalus noctula* in the Bialowieza Primeveal Forest. *Acta Theriol.*, 37:413-422.
- Ransome, R.D. 1968. The distribution of the greater horse-shoe bat, *Rhinolophus ferrum-equinum*, during hibernation, in relation to environmental factors. *J.*

- Zool., 154:77-112.
- Ransome, R.D. 1973. Factors affecting the timing of births of the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*). *Period. Biol.*, 75:169-175.
- Rivas-Martínez, S. 1982. Etages bioclimatiques, secteurs chronologiques et series de végétation de l'Espagne mediterrannée. *Ecol. Med.*, 8:275-288.
- Rydell, J. 1986. Feeding territoriality in female northern bats. *Eptesicus nilssoni*. *Ethology*, 72:329-337.
- Rydell, J. 1993. Variation in foraging activity of an aerial insectivorous bat during reproduction. *J. Mamm.*, 74:503-509.
- SAS. 1989. SAS Institute Inc., SAS/STAT User's guide, version 6, fourth edition, Cary NC: SAS Institute Inc.
- Schlitter, D.A. y Aggundey, I.R. 1986. Systematics of african bats of the genus *Eptesicus* (Mammalia: Vespertilionidae). 1. Taxonomic status of the large serotines of eastern and southern Africa. *Cimbebasia*, ser. A, 8:161-174.
- Schober, W. y Grimmberger, E. 1989. A guide to bats of Britain and Europe. Hamlyn, Londres
- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2:369-404.
- Schowalter, D.B. y Gunson, J.R. 1979. Reproductive biology of the big brown bat (*Eptesicus fuscus*) in Alberta. *Can. Fiel. Nat.*, 93:48-54.
- Simmons, J.A., Fenton, M.B., Ferguson, W.R., Jutting, M. y Palin, J. 1979. Apparatus for research on animal ultrasonic signals. Life Sciences Miscellaneous Publications. Royal Ontario Museum.
- Sluiter, J.W. y van Heerdt, P.F. 1966. Seasonal habits of the noctule bat (*Nyctalus noctula*). *Arch. Néerl. Zool.*, 16:423-439.
- Sluiter, J.W., Heerdt, P.F. van y Voûte, A.M. 1971. Contribution to the population biology of the pond bat, *Myotis dasycneme*. *Dechen.-Beih.*, 18:1-44.
- Sokal, R.R. y Braumann, C.A. 1980. Significance tests for coefficients of variation and variability profiles. *Syst. Zool.*, 29:50-66.
- Southwood, T.R.E. 1978. Ecological methods. Methuen, London.
- Speakman, J.R. 1991. The impact of predation by birds on bat populations in the British Isles. *Mamm. Rev.*, 21:123-142.

- Speakman, J.R. y Racey, P.A. 1987. The energetics of pregnancy and lactation in the brown long-eared bat, *Plecotus auritus*. Pp. 367-393, in *Recent advances in the study of bats* (M.B. Fenton, P.A. Racey y M.V. Rayner, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Speakman, J.R. y Racey, P.A. 1989. Hibernation ecology of the pipistrelle bat: energy expenditure, water requirements and mass loss, implications for survival and the function of winter emergence flights. *J. Anim. Ecol.*, 58:797-813.
- Strelkov, P. 1969. Migratory and stationary bats (Chir.) of the European part of the Soviet Union. *Act. Zool. Crac.*, 14:393-439.
- Studier, E.H. y O'Farrell, M.J. 1972. Biology of *Myotis thysanodes* and *M. lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae)-I. Thermoregulation. *Comp. Biochem. Physiol.*, 41A:567-595.
- Stutz, H.P. y Haffner, M. 1986. Activity patterns of non-breeding populations of *Nyctalus noctula* (Mammalia, Chiroptera) in Switzerland. *Myotis*, 23,24:131-136.
- Swift, S.M. 1980. Activity patterns of Pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) in north-east Scotland. *J. Zool.*, 190:285-295.
- Swift, S.M. y Racey, P.A. 1983. Resource partitioning in two species of vespertilionid bats (Chiroptera) occupying the same roost. *J. Zool.*, 200:249-259.
- Tauber, M.J., Tauber, C.A. y Masaki, S. 1986. *Seasonal adaptations of insects*. Oxford University Press, N.Y.
- Taylor, L.R. 1963. Analysis of the effect of temperature on insects in flight. *J. Anim. Ecol.*, 32:99-117.
- Taylor, L.R. 1973. Monitoring change in the distribution and abundance of insects. *Rep. Rothamsted Exp. Stn. for 1973*, 202-239.
- Taylor, R.J. y O'Neill, M.G. 1988. Summer activity patterns of insectivorous bats and their prey in Tasmania. *Aust. Wildl. Res.*, 15:533-539.
- Thomas, D.W. 1988. The distribution of bats in different ages of Douglas-fir forests. *J. Wildl. Manage.*, 52:619-626.
- Thomas, D.W. y West, S.D. 1989. Sampling methods for bats. Pp. 1-20, in *Wildlife-Habitat relationships: sampling procedures for Pacific Northwest vertebrates* (A.B. Carey y L.F. Ruggiero, eds.). Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-243.

- Tuttle, M.D. y Stevenson, D. 1982. Growth and survival of bats. Pp. 105-150, *in* Ecology of bats (Kunz, T.H., ed.). Plenum Press, New York.
- Vaishampayan, S.M. 1985. Factors affecting the light trap catches of insects with emphasis on design aspects. *In* Use of traps for pest/vector research and control, Pp. 152-155, Proc. Nat. Seminar, Mohanpur, West Bengal.
- Varley, G.C., Gradwell, G.R. y Hassell, M.P. 1973. Insect population ecology. Blacwell Scientific Publications, Oxford.
- Venables, L.S.V. 1943. Observations at a pipistrelle bat roost. *J. Anim. Ecol.*, 12:19-26.
- Voûte, A.M., Sluiter, J.W. y Grimm, M.P. 1974. The influence of the natural light-dark-cycle on the activity rhythm of pond bats (*Myotis dasycneme* Boie, 1825) during summer. *Oecologia*, 17:221-243.
- Wallin, L. 1961. Territorialism on the hunting ground of *Myotis daubentoni*. *Saeugetierkd. Mitt.*, 9:156-159.
- Wilkinson, G.S. 1985. The social organization of the common vampire bat. I. Pattern and cause of association. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17:111-121.
- Wilkinson, G.S. 1992. Information transfer at evening bat colonies. *Anim. Behav.*, 44:501-518.
- Wilkinson, G.S. y Bradbury, J.W. 1988. Radiotelemetry: techniques and analysis. Pp. 105-124, *in* Ecological and behavioral methods for the study of bats (T.H. Kunz, ed.). Smithsonian Inst. Press, Washington.
- Williams, C.B. 1936. The influence of moonlight on the activity of certain nocturnal insects, particularly of the family Noctuidae, as indicated by a light trap. *Phil. Trans. R. Soc.*, 226:357-389.
- Williams, C.B. 1940. An analysis of four years captures of insects in a light trap. Part II. *Trans R. Ent. Soc. Lond.*, 90:227-306.
- Williams, C.B. 1961. Studies in the effect of weather conditions on the activity and abundance of insect populations. *Phil. Trans. B.*, 244:331-378.
- Williams, C.B. y Osman, M.F.H. 1960. A new approach to the problem of the optimum temperature for insect activity. *J. Anim. Ecol.*, 29:187-90.
- Zamora, R. 1987. Dinamica temporal y selección de hábitat de los Passeriformes de la alta montaña de Sierra Nevada. Tesis Doctoral, Universidad de Granada.

Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis (2^a ed). Prentice-Hall International, Inc. New Jersey.

APENDICES



Apéndice 1.- Valores medios del número de pasos a lo largo de la noche y por meses. Se dan los tamaños muestrales, el error estandar (ERRSTD) y la desviación típica (DT).

MES	HORA	N	MEDIA	ERRSTD	DT
2	-0.10	4	0.000	0.000	0.000
2	-0.05	18	0.000	0.000	0.000
2	0.00	55	0.127	0.090	0.668
2	0.05	59	0.101	0.052	0.402
2	0.10	62	0.032	0.022	0.178
2	0.15	66	0.015	0.015	0.123
2	0.20	64	0.015	0.015	0.125
2	0.25	59	0.000	0.000	0.000
2	0.30	60	0.000	0.000	0.000
2	0.35	68	0.000	0.000	0.000
2	0.40	47	0.000	0.000	0.000
2	0.45	70	0.000	0.000	0.000
2	0.50	52	0.000	0.000	0.000
2	0.55	65	0.000	0.000	0.000
2	0.60	63	0.000	0.000	0.000
2	0.65	53	0.000	0.000	0.000
2	0.70	66	0.000	0.000	0.000
2	0.75	60	0.000	0.000	0.000
2	0.80	58	0.000	0.000	0.000
2	0.85	58	0.000	0.000	0.000
2	0.90	67	0.000	0.000	0.000
2	0.95	52	0.000	0.000	0.000
2	1.00	46	0.000	0.000	0.000
2	1.05	9	0.000	0.000	0.000
3	-0.10	3	0.000	0.000	0.000
3	-0.05	25	0.000	0.000	0.000
3	0.00	42	0.023	0.023	0.154
3	0.05	43	0.348	0.128	0.841
3	0.10	42	0.071	0.040	0.260
3	0.15	35	0.085	0.048	0.284
3	0.20	39	0.051	0.035	0.223
3	0.25	34	0.088	0.049	0.287
3	0.30	28	0.071	0.049	0.262
3	0.35	45	0.044	0.031	0.208
3	0.40	34	0.000	0.000	0.000
3	0.45	47	0.000	0.000	0.000
3	0.50	38	0.000	0.000	0.000
3	0.55	40	0.000	0.000	0.000
3	0.60	41	0.000	0.000	0.000
3	0.65	40	0.000	0.000	0.000
3	0.70	42	0.000	0.000	0.000
3	0.75	39	0.000	0.000	0.000
3	0.80	44	0.000	0.000	0.000
3	0.85	41	0.000	0.000	0.000
3	0.90	38	0.000	0.000	0.000
3	0.95	42	0.000	0.000	0.000
3	1.00	38	0.000	0.000	0.000
3	1.05	18	0.000	0.000	0.000
3	1.10	1	0.000	.	.
4	-0.15	1	0.000	.	.
4	-0.10	13	0.000	0.000	0.000
4	-0.05	46	0.000	0.000	0.000
4	0.00	65	0.600	0.321	2.590
4	0.05	74	3.000	0.734	6.322
4	0.10	71	2.281	0.627	5.286
4	0.15	66	1.666	0.492	4.001
4	0.20	65	0.707	0.303	2.447

Apéndice 1.- Continuación.

MES	HORA	N	MEDIA	ERRSTD	DT
4	0.25	73	0.315	0.173	1.480
4	0.30	74	0.067	0.055	0.477
4	0.35	62	0.016	0.016	0.127
4	0.40	61	0.114	0.057	0.450
4	0.45	60	0.050	0.037	0.286
4	0.50	64	0.000	0.000	0.000
4	0.55	68	0.014	0.014	0.121
4	0.60	59	0.016	0.016	0.130
4	0.65	66	0.030	0.021	0.172
4	0.70	63	0.015	0.015	0.125
4	0.75	62	0.000	0.000	0.000
4	0.80	67	0.000	0.000	0.000
4	0.85	56	0.000	0.000	0.000
4	0.90	60	0.000	0.000	0.000
4	0.95	53	0.000	0.000	0.000
4	1.00	53	0.000	0.000	0.000
4	1.05	25	0.000	0.000	0.000
4	1.10	6	0.000	0.000	0.000
4	1.15	1	0.000	.	.
5	-0.20	10	0.000	0.000	0.000
5	-0.15	20	0.000	0.000	0.000
5	-0.10	38	0.000	0.000	0.000
5	-0.05	51	0.000	0.000	0.000
5	0.00	65	0.661	0.355	2.862
5	0.05	63	1.873	0.596	4.733
5	0.10	65	1.092	0.289	2.336
5	0.15	57	0.947	0.221	1.673
5	0.20	60	1.250	0.584	4.530
5	0.25	59	0.186	0.091	0.706
5	0.30	59	0.135	0.119	0.918
5	0.35	63	0.126	0.057	0.457
5	0.40	66	0.030	0.021	0.172
5	0.45	66	0.015	0.015	0.123
5	0.50	66	0.000	0.000	0.000
5	0.55	66	0.015	0.015	0.123
5	0.60	66	0.015	0.015	0.123
5	0.65	65	0.030	0.021	0.174
5	0.70	64	0.046	0.046	0.375
5	0.75	59	0.000	0.000	0.000
5	0.80	61	0.016	0.016	0.128
5	0.85	60	0.050	0.028	0.219
5	0.90	60	0.183	0.084	0.650
5	0.95	59	0.288	0.149	1.145
5	1.00	45	0.000	0.000	0.000
5	1.05	22	0.000	0.000	0.000
5	1.10	4	0.000	0.000	0.000
6	-0.30	2	0.000	0.000	0.000
6	-0.25	4	0.000	0.000	0.000
6	-0.20	18	0.000	0.000	0.000
6	-0.15	40	0.000	0.000	0.000
6	-0.10	63	0.000	0.000	0.000
6	-0.05	88	0.011	0.011	0.106
6	0.00	90	0.644	0.201	1.915
6	0.05	65	1.046	0.217	1.753
6	0.10	43	1.372	0.445	2.919
6	0.15	50	1.220	0.416	2.943
6	0.20	49	0.408	0.172	1.206
6	0.25	53	0.396	0.214	1.560
6	0.30	60	0.133	0.055	0.430

Apéndice 1.- Continuación.

MES	HORA	N	MEDIA	ERRSTD	DT
6	0.35	67	0.119	0.049	0.409
6	0.40	59	0.084	0.036	0.280
6	0.45	46	0.260	0.100	0.681
6	0.50	75	0.013	0.013	0.115
6	0.55	80	0.000	0.000	0.000
6	0.60	82	0.060	0.031	0.287
6	0.65	80	0.012	0.012	0.111
6	0.70	79	0.037	0.028	0.250
6	0.75	64	0.062	0.030	0.243
6	0.80	47	0.021	0.021	0.145
6	0.85	74	0.013	0.013	0.116
6	0.90	74	0.229	0.104	0.899
6	0.95	69	0.275	0.183	1.523
6	1.00	29	0.034	0.034	0.185
6	1.05	4	0.000	0.000	0.000
7	-0.30	1	0.000	.	.
7	-0.25	4	0.000	0.000	0.000
7	-0.20	4	0.000	0.000	0.000
7	-0.15	13	0.000	0.000	0.000
7	-0.10	30	0.000	0.000	0.000
7	-0.05	64	0.000	0.000	0.000
7	0.00	72	0.138	0.063	0.538
7	0.05	75	1.973	0.427	3.705
7	0.10	70	2.114	0.343	2.876
7	0.15	72	1.180	0.180	1.532
7	0.20	67	0.746	0.131	1.077
7	0.25	65	0.476	0.129	1.047
7	0.30	69	0.579	0.223	1.858
7	0.35	68	0.220	0.054	0.452
7	0.40	67	0.208	0.075	0.616
7	0.45	68	0.426	0.119	0.982
7	0.50	71	0.225	0.060	0.512
7	0.55	53	0.132	0.054	0.394
7	0.60	66	0.212	0.073	0.595
7	0.65	63	0.158	0.056	0.447
7	0.70	65	0.092	0.042	0.341
7	0.75	67	0.179	0.055	0.458
7	0.80	65	0.123	0.046	0.375
7	0.85	63	0.238	0.083	0.665
7	0.90	60	0.600	0.225	1.748
7	0.95	56	0.964	0.471	3.526
7	1.00	36	0.000	0.000	0.000
7	1.05	14	0.000	0.000	0.000
7	1.10	3	0.000	0.000	0.000
8	-0.05	2	0.000	0.000	0.000
8	0.00	10	5.800	3.140	9.930
8	0.05	10	7.800	2.965	9.378
8	0.10	10	3.100	1.320	4.175
8	0.15	8	1.750	0.940	2.659
8	0.20	8	0.375	0.182	0.517
8	0.25	6	0.166	0.166	0.408
8	0.30	6	0.000	0.000	0.000
8	0.35	6	0.833	0.542	1.329
8	0.40	6	1.333	0.557	1.366
8	0.45	7	0.857	0.340	0.899
8	0.50	8	0.625	0.323	0.916
8	0.55	6	0.333	0.333	0.816
8	0.60	6	0.333	0.333	0.816
8	0.65	6	0.000	0.000	0.000

Apéndice 1.- Continuación.

MES	HORA	N	MEDIA	ERRSTD	DT
8	0.70	6	0.166	0.166	0.408
8	0.75	6	0.166	0.166	0.408
8	0.80	6	1.500	1.118	2.738
8	0.85	6	1.166	0.600	1.471
8	0.90	6	1.333	0.714	1.751
8	0.95	4	0.500	0.500	1.000
8	1.00	1	0.000	.	.
9	-0.15	1	0.000	.	.
9	-0.10	8	0.000	0.000	0.000
9	-0.05	23	0.000	0.000	0.000
9	0.00	54	0.518	0.170	1.255
9	0.05	58	0.965	0.262	1.999
9	0.10	59	1.169	0.298	2.290
9	0.15	60	0.733	0.188	1.459
9	0.20	47	0.553	0.151	1.038
9	0.25	57	0.508	0.162	1.226
9	0.30	39	0.794	0.335	2.092
9	0.35	49	0.795	0.291	2.041
9	0.40	45	0.777	0.364	2.448
9	0.45	43	0.813	0.406	2.665
9	0.50	50	0.540	0.219	1.554
9	0.55	43	0.209	0.186	1.225
9	0.60	63	0.095	0.043	0.346
9	0.65	44	0.068	0.038	0.254
9	0.70	44	0.045	0.031	0.210
9	0.75	61	0.032	0.032	0.256
9	0.80	48	0.041	0.041	0.288
9	0.85	53	0.075	0.036	0.266
9	0.90	40	0.025	0.025	0.158
9	0.95	47	0.617	0.291	1.995
9	1.00	19	0.157	0.157	0.688
10	0.00	13	0.000	0.000	0.000
10	0.05	23	0.130	0.095	0.457
10	0.10	21	0.142	0.078	0.358
10	0.15	24	0.250	0.108	0.531
10	0.20	22	0.136	0.074	0.351
10	0.25	21	0.095	0.095	0.436
10	0.30	24	0.041	0.041	0.204
10	0.35	18	0.055	0.055	0.235
10	0.40	25	0.120	0.087	0.439
10	0.45	17	0.000	0.000	0.000
10	0.50	23	0.043	0.043	0.208
10	0.55	17	0.000	0.000	0.000
10	0.60	24	0.000	0.000	0.000
10	0.65	16	0.000	0.000	0.000
10	0.70	21	0.000	0.000	0.000
10	0.75	15	0.066	0.066	0.258
10	0.80	19	0.000	0.000	0.000
10	0.85	16	0.000	0.000	0.000
10	0.90	17	0.000	0.000	0.000
10	0.95	13	0.000	0.000	0.000
10	1.00	6	0.000	0.000	0.000
10	1.05	2	0.000	0.000	0.000
11	-0.05	9	0.000	0.000	0.000
11	0.00	21	0.095	0.095	0.436
11	0.05	52	0.000	0.000	0.000
11	0.10	46	0.021	0.021	0.147
11	0.15	54	0.000	0.000	0.000
11	0.20	56	0.017	0.017	0.133

Apéndice 1.- Continuación.

MES	HORA	N	MEDIA	ERRSTD	DT
11	0.25	60	0.000	0.000	0.000
11	0.30	50	0.000	0.000	0.000
11	0.35	43	0.000	0.000	0.000
11	0.40	52	0.000	0.000	0.000
11	0.45	48	0.000	0.000	0.000
11	0.50	44	0.000	0.000	0.000
11	0.55	36	0.000	0.000	0.000
11	0.60	48	0.000	0.000	0.000
11	0.65	48	0.000	0.000	0.000
11	0.70	40	0.000	0.000	0.000
11	0.75	44	0.000	0.000	0.000
11	0.80	44	0.000	0.000	0.000
11	0.85	37	0.000	0.000	0.000
11	0.90	36	0.000	0.000	0.000
11	0.95	34	0.000	0.000	0.000
11	1.00	9	0.000	0.000	0.000

Apéndice 2.- Valores medios del tiempo medio de paso a lo largo de la noche y por meses. Se dan los tamaños muestrales, el error estandar (ERRSTD) y la desviación típica (DT).

MES	HORA	N	MEDIA	ERRSTD	DT
2	0.0	4	0.155	0.021	0.042
2	0.1	5	0.110	0.029	0.066
2	0.2	1	0.210	.	.
3	0.0	4	0.133	0.046	0.092
3	0.1	11	0.111	0.014	0.049
3	0.2	5	0.112	0.038	0.086
3	0.3	5	0.094	0.021	0.047
3	0.4	4	0.070	0.013	0.050
4	0.0	26	0.118	0.007	0.038
4	0.1	45	0.108	0.005	0.034
4	0.2	28	0.149	0.008	0.043
4	0.3	7	0.113	0.023	0.062
4	0.4	5	0.107	0.019	0.043
4	0.5	2	0.060	0.010	0.014
4	0.6	2	0.040	0.010	0.014
4	0.7	2	0.100	0.020	0.028
5	0.0	27	0.108	0.008	0.043
5	0.1	54	0.124	0.007	0.054
5	0.2	27	0.137	0.009	0.048
5	0.3	9	0.110	0.018	0.056
5	0.4	5	0.133	0.047	0.105
5	0.5	1	0.050	.	.
5	0.6	2	0.070	0.000	0.000
5	0.7	3	0.062	0.023	0.040
5	0.8	2	0.080	0.025	0.035
5	0.9	14	0.143	0.012	0.045
5	1.0	1	0.149	.	.
6	0.0	35	0.114	0.007	0.041
6	0.1	35	0.113	0.010	0.059
6	0.2	20	0.071	0.007	0.032
6	0.3	10	0.065	0.005	0.017
6	0.4	12	0.090	0.016	0.058
6	0.5	6	0.057	0.015	0.037
6	0.6	5	0.097	0.022	0.051
6	0.7	5	0.153	0.011	0.026
6	0.8	2	0.150	0.050	0.070
6	0.9	12	0.121	0.014	0.049
6	1.0	1	0.030	.	.
7	0.0	18	0.101	0.011	0.048
7	0.1	89	0.105	0.006	0.058
7	0.2	61	0.088	0.007	0.057
7	0.3	33	0.096	0.008	0.049
7	0.4	23	0.095	0.013	0.062
7	0.5	24	0.081	0.011	0.057
7	0.6	18	0.097	0.009	0.039
7	0.7	13	0.084	0.010	0.039
7	0.8	19	0.098	0.011	0.049
7	0.9	21	0.121	0.009	0.044
7	1.0	20	0.140	0.014	0.041
8	0.0	10	0.147	0.039	0.123
8	0.1	15	0.144	0.026	0.100
8	0.2	5	0.055	0.011	0.026
8	0.3	2	0.067	0.017	0.024
8	0.4	6	0.096	0.025	0.061
8	0.5	7	0.077	0.010	0.028
8	0.6	1	0.065	.	.
8	0.7	2	0.065	0.035	0.049

Apéndice 2. - Continuación.

MES	HORA	N	MEDIA	ERRSTD	DT
8	0.8	5	0.091	0.026	0.059
8	0.9	5	0.066	0.019	0.042
8	1.0	1	0.065	.	.
9	0.0	22	0.113	0.012	0.059
9	0.1	43	0.122	0.014	0.093
9	0.2	30	0.068	0.006	0.037
9	0.3	21	0.089	0.025	0.117
9	0.4	20	0.061	0.010	0.045
9	0.5	16	0.067	0.017	0.071
9	0.6	8	0.081	0.013	0.037
9	0.7	3	0.068	0.028	0.050
9	0.8	3	0.093	0.034	0.060
9	0.9	6	0.130	0.020	0.049
9	1.0	5	0.177	0.018	0.040
10	0.1	7	0.057	0.010	0.028
10	0.2	6	0.056	0.023	0.058
10	0.3	2	0.050	0.020	0.028
10	0.4	2	0.055	0.005	0.007
10	0.5	1	0.020	.	.
10	0.8	1	0.050	.	.
11	0.0	1	0.140	.	.
11	0.1	1	0.150	.	.
11	0.2	1	0.070	.	.

Apéndice 3.- Valores medios del número de pasos a lo largo de la noche, por meses y por hábitats (arroyo: 1; cereal: 2; eucaliptar:3; olivar: 4). Se dan los tamaños muestrales, el error estandar (ERRSTD) y la desviación típica (DT).

MES	HABITAT	HORA	N	MEDIA	ERRSTD	DT
4	1	-0.10	3	0.000	0.000	0.000
4	1	-0.05	12	0.000	0.000	0.000
4	1	0.00	17	1.764	1.183	4.880
4	1	0.05	20	9.700	2.080	9.302
4	1	0.10	19	8.052	1.774	7.735
4	1	0.15	18	5.722	1.429	6.066
4	1	0.20	16	2.687	1.113	4.453
4	1	0.25	16	1.250	0.750	3.000
4	1	0.30	17	0.000	0.000	0.000
4	1	0.35	14	0.071	0.071	0.267
4	1	0.40	14	0.214	0.154	0.578
4	1	0.45	14	0.000	0.000	0.000
4	1	0.50	15	0.000	0.000	0.000
4	1	0.55	16	0.062	0.062	0.250
4	1	0.60	14	0.071	0.071	0.267
4	1	0.65	16	0.125	0.085	0.341
4	1	0.70	15	0.066	0.066	0.258
4	1	0.75	15	0.000	0.000	0.000
4	1	0.80	15	0.000	0.000	0.000
4	1	0.85	12	0.000	0.000	0.000
4	1	0.90	13	0.000	0.000	0.000
4	1	0.95	12	0.000	0.000	0.000
4	1	1.00	12	0.000	0.000	0.000
4	1	1.05	5	0.000	0.000	0.000
4	2	-0.10	5	0.000	0.000	0.000
4	2	-0.05	12	0.000	0.000	0.000
4	2	0.00	16	0.250	0.170	0.683
4	2	0.05	18	0.555	0.231	0.983
4	2	0.10	17	0.176	0.176	0.727
4	2	0.15	17	0.176	0.128	0.528
4	2	0.20	17	0.176	0.095	0.392
4	2	0.25	19	0.052	0.052	0.229
4	2	0.30	19	0.052	0.052	0.229
4	2	0.35	16	0.000	0.000	0.000
4	2	0.40	15	0.000	0.000	0.000
4	2	0.45	14	0.000	0.000	0.000
4	2	0.50	15	0.000	0.000	0.000
4	2	0.55	16	0.000	0.000	0.000
4	2	0.60	14	0.000	0.000	0.000
4	2	0.65	16	0.000	0.000	0.000
4	2	0.70	15	0.000	0.000	0.000
4	2	0.75	15	0.000	0.000	0.000
4	2	0.80	17	0.000	0.000	0.000
4	2	0.85	14	0.000	0.000	0.000
4	2	0.90	15	0.000	0.000	0.000
4	2	0.95	13	0.000	0.000	0.000
4	2	1.00	13	0.000	0.000	0.000
4	2	1.05	9	0.000	0.000	0.000
4	2	1.10	3	0.000	0.000	0.000
4	3	-0.15	1	0.000	.	.
4	3	-0.10	3	0.000	0.000	0.000
4	3	-0.05	13	0.000	0.000	0.000
4	3	0.00	16	0.250	0.193	0.774
4	3	0.05	18	0.666	0.255	1.084
4	3	0.10	18	0.277	0.135	0.574
4	3	0.15	15	0.200	0.106	0.414
4	3	0.20	14	0.000	0.000	0.000

Apéndice 3.- Continuación.

MES	HABITAT	HORA	N	MEDIA	ERRSTD	DT
4	3	0.25	19	0.105	0.105	0.458
4	3	0.30	19	0.210	0.210	0.917
4	3	0.35	16	0.000	0.000	0.000
4	3	0.40	16	0.250	0.170	0.683
4	3	0.45	16	0.062	0.062	0.250
4	3	0.50	17	0.000	0.000	0.000
4	3	0.55	18	0.000	0.000	0.000
4	3	0.60	16	0.000	0.000	0.000
4	3	0.65	19	0.000	0.000	0.000
4	3	0.70	17	0.000	0.000	0.000
4	3	0.75	17	0.000	0.000	0.000
4	3	0.80	19	0.000	0.000	0.000
4	3	0.85	16	0.000	0.000	0.000
4	3	0.90	17	0.000	0.000	0.000
4	3	0.95	14	0.000	0.000	0.000
4	3	1.00	14	0.000	0.000	0.000
4	3	1.05	6	0.000	0.000	0.000
4	3	1.10	1	0.000	.	.
4	4	-0.10	2	0.000	0.000	0.000
4	4	-0.05	9	0.000	0.000	0.000
4	4	0.00	16	0.062	0.062	0.250
4	4	0.05	18	0.333	0.140	0.594
4	4	0.10	17	0.058	0.058	0.242
4	4	0.15	16	0.062	0.062	0.250
4	4	0.20	18	0.000	0.000	0.000
4	4	0.25	19	0.000	0.000	0.000
4	4	0.30	19	0.000	0.000	0.000
4	4	0.35	16	0.000	0.000	0.000
4	4	0.40	16	0.000	0.000	0.000
4	4	0.45	16	0.125	0.125	0.500
4	4	0.50	17	0.000	0.000	0.000
4	4	0.55	18	0.000	0.000	0.000
4	4	0.60	15	0.000	0.000	0.000
4	4	0.65	15	0.000	0.000	0.000
4	4	0.70	16	0.000	0.000	0.000
4	4	0.75	15	0.000	0.000	0.000
4	4	0.80	16	0.000	0.000	0.000
4	4	0.85	14	0.000	0.000	0.000
4	4	0.90	15	0.000	0.000	0.000
4	4	0.95	14	0.000	0.000	0.000
4	4	1.00	14	0.000	0.000	0.000
4	4	1.05	5	0.000	0.000	0.000
4	4	1.10	2	0.000	0.000	0.000
4	4	1.15	1	0.000	.	.
5	1	-0.20	4	0.000	0.000	0.000
5	1	-0.15	6	0.000	0.000	0.000
5	1	-0.10	10	0.000	0.000	0.000
5	1	-0.05	14	0.000	0.000	0.000
5	1	0.00	18	1.277	1.220	5.176
5	1	0.05	17	4.294	2.050	8.454
5	1	0.10	18	3.277	0.843	3.577
5	1	0.15	17	2.294	0.586	2.417
5	1	0.20	17	4.235	1.914	7.894
5	1	0.25	17	0.529	0.298	1.230
5	1	0.30	18	0.388	0.388	1.649
5	1	0.35	18	0.222	0.152	0.646
5	1	0.40	18	0.055	0.055	0.235
5	1	0.45	18	0.000	0.000	0.000
5	1	0.50	18	0.000	0.000	0.000

Apéndice 3.- Continuación.

MES	HABITAT	HORA	N	MEDIA	ERRSTD	DT
5	1	0.55	18	0.000	0.000	0.000
5	1	0.60	18	0.000	0.000	0.000
5	1	0.65	18	0.055	0.055	0.235
5	1	0.70	18	0.000	0.000	0.000
5	1	0.75	17	0.000	0.000	0.000
5	1	0.80	17	0.000	0.000	0.000
5	1	0.85	17	0.000	0.000	0.000
5	1	0.90	17	0.294	0.142	0.587
5	1	0.95	17	0.705	0.490	2.023
5	1	1.00	13	0.000	0.000	0.000
5	1	1.05	6	0.000	0.000	0.000
5	1	1.10	2	0.000	0.000	0.000
5	2	-0.15	1	0.000	.	.
5	2	-0.10	8	0.000	0.000	0.000
5	2	-0.05	11	0.000	0.000	0.000
5	2	0.00	15	0.200	0.200	0.774
5	2	0.05	16	1.250	0.460	1.843
5	2	0.10	15	0.266	0.153	0.593
5	2	0.15	12	0.416	0.193	0.668
5	2	0.20	14	0.000	0.000	0.000
5	2	0.25	13	0.000	0.000	0.000
5	2	0.30	13	0.000	0.000	0.000
5	2	0.35	15	0.066	0.066	0.258
5	2	0.40	14	0.000	0.000	0.000
5	2	0.45	14	0.000	0.000	0.000
5	2	0.50	14	0.000	0.000	0.000
5	2	0.55	14	0.000	0.000	0.000
5	2	0.60	14	0.000	0.000	0.000
5	2	0.65	14	0.000	0.000	0.000
5	2	0.70	14	0.000	0.000	0.000
5	2	0.75	12	0.000	0.000	0.000
5	2	0.80	13	0.076	0.076	0.277
5	2	0.85	13	0.076	0.076	0.277
5	2	0.90	13	0.461	0.332	1.198
5	2	0.95	13	0.230	0.166	0.599
5	2	1.00	10	0.000	0.000	0.000
5	2	1.05	5	0.000	0.000	0.000
5	2	1.10	1	0.000	.	.
5	3	-0.20	2	0.000	0.000	0.000
5	3	-0.15	9	0.000	0.000	0.000
5	3	-0.10	11	0.000	0.000	0.000
5	3	-0.05	9	0.000	0.000	0.000
5	3	0.00	12	1.250	0.538	1.864
5	3	0.05	11	1.454	0.545	1.809
5	3	0.10	12	0.500	0.194	0.674
5	3	0.15	10	0.800	0.326	1.032
5	3	0.20	12	0.166	0.112	0.389
5	3	0.25	12	0.083	0.083	0.288
5	3	0.30	11	0.000	0.000	0.000
5	3	0.35	12	0.166	0.166	0.577
5	3	0.40	16	0.062	0.062	0.250
5	3	0.45	16	0.000	0.000	0.000
5	3	0.50	16	0.000	0.000	0.000
5	3	0.55	16	0.062	0.062	0.250
5	3	0.60	16	0.062	0.062	0.250
5	3	0.65	16	0.000	0.000	0.000
5	3	0.70	16	0.000	0.000	0.000
5	3	0.75	16	0.000	0.000	0.000
5	3	0.80	15	0.000	0.000	0.000

Apéndice 3.- Continuación.

MES	HABITAT	HORA	N	MEDIA	ERRSTD	DT
5	3	0.85	15	0.000	0.000	0.000
5	3	0.90	15	0.000	0.000	0.000
5	3	0.95	14	0.071	0.071	0.267
5	3	1.00	10	0.000	0.000	0.000
5	3	1.05	5	0.000	0.000	0.000
5	4	-0.20	4	0.000	0.000	0.000
5	4	-0.15	4	0.000	0.000	0.000
5	4	-0.10	9	0.000	0.000	0.000
5	4	-0.05	17	0.000	0.000	0.000
5	4	0.00	20	0.100	0.068	0.307
5	4	0.05	19	0.473	0.221	0.964
5	4	0.10	20	0.100	0.068	0.307
5	4	0.15	18	0.111	0.076	0.323
5	4	0.20	17	0.058	0.058	0.242
5	4	0.25	17	0.058	0.058	0.242
5	4	0.30	17	0.058	0.058	0.242
5	4	0.35	18	0.055	0.055	0.235
5	4	0.40	18	0.000	0.000	0.000
5	4	0.45	18	0.055	0.055	0.235
5	4	0.50	18	0.000	0.000	0.000
5	4	0.55	18	0.000	0.000	0.000
5	4	0.60	18	0.000	0.000	0.000
5	4	0.65	17	0.058	0.058	0.242
5	4	0.70	16	0.187	0.187	0.750
5	4	0.75	14	0.000	0.000	0.000
5	4	0.80	16	0.000	0.000	0.000
5	4	0.85	15	0.133	0.090	0.351
5	4	0.90	15	0.000	0.000	0.000
5	4	0.95	15	0.066	0.066	0.258
5	4	1.00	12	0.000	0.000	0.000
5	4	1.05	6	0.000	0.000	0.000
5	4	1.10	1	0.000	.	.
6	1	-0.25	2	0.000	0.000	0.000
6	1	-0.20	4	0.000	0.000	0.000
6	1	-0.15	8	0.000	0.000	0.000
6	1	-0.10	13	0.000	0.000	0.000
6	1	-0.05	20	0.000	0.000	0.000
6	1	0.00	22	1.000	0.534	2.507
6	1	0.05	15	2.800	0.648	2.512
6	1	0.10	11	4.363	1.356	4.500
6	1	0.15	12	4.416	1.389	4.813
6	1	0.20	13	1.384	0.572	2.063
6	1	0.25	17	1.117	0.641	2.642
6	1	0.30	19	0.315	0.153	0.671
6	1	0.35	21	0.047	0.047	0.218
6	1	0.40	17	0.117	0.080	0.332
6	1	0.45	13	0.307	0.208	0.751
6	1	0.50	21	0.000	0.000	0.000
6	1	0.55	22	0.000	0.000	0.000
6	1	0.60	22	0.136	0.099	0.467
6	1	0.65	22	0.000	0.000	0.000
6	1	0.70	22	0.136	0.099	0.467
6	1	0.75	17	0.117	0.080	0.332
6	1	0.80	13	0.076	0.076	0.277
6	1	0.85	20	0.000	0.000	0.000
6	1	0.90	20	0.550	0.311	1.394
6	1	0.95	17	1.058	0.724	2.988
6	1	1.00	4	0.000	0.000	0.000
6	1	1.05	1	0.000	.	.

Apéndice 3.- Continuación.

MES	HABITAT	HORA	N	MEDIA	ERRSTD	DT
6	2	-0.20	5	0.000	0.000	0.000
6	2	-0.15	9	0.000	0.000	0.000
6	2	-0.10	18	0.000	0.000	0.000
6	2	-0.05	22	0.045	0.045	0.213
6	2	0.00	22	0.090	0.090	0.426
6	2	0.05	17	0.470	0.174	0.717
6	2	0.10	14	0.285	0.163	0.611
6	2	0.15	20	0.150	0.081	0.366
6	2	0.20	18	0.000	0.000	0.000
6	2	0.25	18	0.000	0.000	0.000
6	2	0.30	18	0.000	0.000	0.000
6	2	0.35	20	0.050	0.050	0.223
6	2	0.40	16	0.062	0.062	0.250
6	2	0.45	14	0.000	0.000	0.000
6	2	0.50	21	0.000	0.000	0.000
6	2	0.55	22	0.000	0.000	0.000
6	2	0.60	24	0.041	0.041	0.204
6	2	0.65	24	0.041	0.041	0.204
6	2	0.70	24	0.000	0.000	0.000
6	2	0.75	18	0.055	0.055	0.235
6	2	0.80	15	0.000	0.000	0.000
6	2	0.85	22	0.000	0.000	0.000
6	2	0.90	22	0.090	0.090	0.426
6	2	0.95	22	0.045	0.045	0.213
6	2	1.00	7	0.000	0.000	0.000
6	2	1.05	2	0.000	0.000	0.000
6	3	-0.30	1	0.000	.	.
6	3	-0.25	1	0.000	.	.
6	3	-0.20	5	0.000	0.000	0.000
6	3	-0.15	15	0.000	0.000	0.000
6	3	-0.10	20	0.000	0.000	0.000
6	3	-0.05	24	0.000	0.000	0.000
6	3	0.00	24	0.541	0.282	1.382
6	3	0.05	17	0.470	0.244	1.007
6	3	0.10	10	0.000	0.000	0.000
6	3	0.15	12	0.416	0.193	0.668
6	3	0.20	11	0.090	0.090	0.301
6	3	0.25	10	0.100	0.100	0.316
6	3	0.30	11	0.090	0.090	0.301
6	3	0.35	16	0.312	0.176	0.704
6	3	0.40	15	0.133	0.090	0.351
6	3	0.45	11	0.727	0.304	1.009
6	3	0.50	20	0.050	0.050	0.223
6	3	0.55	20	0.000	0.000	0.000
6	3	0.60	20	0.050	0.050	0.223
6	3	0.65	20	0.000	0.000	0.000
6	3	0.70	20	0.000	0.000	0.000
6	3	0.75	18	0.055	0.055	0.235
6	3	0.80	12	0.000	0.000	0.000
6	3	0.85	20	0.050	0.050	0.223
6	3	0.90	20	0.000	0.000	0.000
6	3	0.95	18	0.000	0.000	0.000
6	3	1.00	11	0.000	0.000	0.000
6	3	1.05	1	0.000	.	.
6	4	-0.30	1	0.000	.	.
6	4	-0.25	1	0.000	.	.
6	4	-0.20	4	0.000	0.000	0.000
6	4	-0.15	8	0.000	0.000	0.000
6	4	-0.10	12	0.000	0.000	0.000

Apéndice 3.- Continuación.

MES	HABITAT	HORA	N	MEDIA	ERRSTD	DT
6	4	-0.05	22	0.000	0.000	0.000
6	4	0.00	22	0.954	0.540	2.535
6	4	0.05	16	0.625	0.314	1.258
6	4	0.10	8	0.875	0.515	1.457
6	4	0.15	6	0.000	0.000	0.000
6	4	0.20	7	0.142	0.142	0.377
6	4	0.25	8	0.125	0.125	0.353
6	4	0.30	12	0.083	0.083	0.288
6	4	0.35	10	0.100	0.100	0.316
6	4	0.40	11	0.000	0.000	0.000
6	4	0.45	8	0.000	0.000	0.000
6	4	0.50	13	0.000	0.000	0.000
6	4	0.55	16	0.000	0.000	0.000
6	4	0.60	16	0.000	0.000	0.000
6	4	0.65	14	0.000	0.000	0.000
6	4	0.70	13	0.000	0.000	0.000
6	4	0.75	11	0.000	0.000	0.000
6	4	0.80	7	0.000	0.000	0.000
6	4	0.85	12	0.000	0.000	0.000
6	4	0.90	12	0.333	0.333	1.154
6	4	0.95	12	0.000	0.000	0.000
6	4	1.00	7	0.142	0.142	0.377
7	1	-0.10	6	0.000	0.000	0.000
7	1	-0.05	15	0.000	0.000	0.000
7	1	0.00	17	0.176	0.176	0.727
7	1	0.05	18	3.166	1.341	5.690
7	1	0.10	13	3.846	1.572	5.669
7	1	0.15	11	1.636	0.636	2.110
7	1	0.20	9	0.888	0.454	1.364
7	1	0.25	8	1.125	0.854	2.416
7	1	0.30	11	1.818	1.299	4.308
7	1	0.35	12	0.250	0.179	0.621
7	1	0.40	13	0.461	0.268	0.967
7	1	0.45	16	0.875	0.436	1.746
7	1	0.50	19	0.315	0.153	0.671
7	1	0.55	15	0.200	0.106	0.414
7	1	0.60	18	0.388	0.230	0.978
7	1	0.65	17	0.411	0.149	0.618
7	1	0.70	17	0.117	0.080	0.332
7	1	0.75	17	0.176	0.128	0.528
7	1	0.80	16	0.250	0.144	0.577
7	1	0.85	16	0.500	0.288	1.154
7	1	0.90	15	1.400	0.803	3.112
7	1	0.95	16	2.750	1.512	6.049
7	1	1.00	11	0.000	0.000	0.000
7	1	1.05	7	0.000	0.000	0.000
7	1	1.10	2	0.000	0.000	0.000
7	2	-0.25	2	0.000	0.000	0.000
7	2	-0.20	1	0.000	.	.
7	2	-0.15	5	0.000	0.000	0.000
7	2	-0.10	8	0.000	0.000	0.000
7	2	-0.05	17	0.000	0.000	0.000
7	2	0.00	20	0.050	0.050	0.223
7	2	0.05	20	1.400	0.613	2.741
7	2	0.10	20	1.750	0.339	1.517
7	2	0.15	21	1.047	0.262	1.203
7	2	0.20	20	0.600	0.168	0.753
7	2	0.25	20	0.200	0.091	0.410
7	2	0.30	22	0.272	0.117	0.550

Apéndice 3.- Continuación.

MES	HABITAT	HORA	N	MEDIA	ERRSTD	DT
7	2	0.35	20	0.050	0.050	0.223
7	2	0.40	19	0.263	0.168	0.733
7	2	0.45	18	0.277	0.135	0.574
7	2	0.50	18	0.055	0.055	0.235
7	2	0.55	13	0.000	0.000	0.000
7	2	0.60	16	0.000	0.000	0.000
7	2	0.65	15	0.000	0.000	0.000
7	2	0.70	16	0.000	0.000	0.000
7	2	0.75	16	0.125	0.085	0.341
7	2	0.80	16	0.000	0.000	0.000
7	2	0.85	15	0.066	0.066	0.258
7	2	0.90	14	0.000	0.000	0.000
7	2	0.95	11	0.000	0.000	0.000
7	2	1.00	8	0.000	0.000	0.000
7	2	1.05	3	0.000	0.000	0.000
7	3	-0.30	1	0.000	.	.
7	3	-0.25	2	0.000	0.000	0.000
7	3	-0.20	3	0.000	0.000	0.000
7	3	-0.15	8	0.000	0.000	0.000
7	3	-0.10	10	0.000	0.000	0.000
7	3	-0.05	19	0.000	0.000	0.000
7	3	0.00	20	0.25	0.160	0.71
7	3	0.05	20	1.40	0.549	2.45
7	3	0.10	20	1.95	0.393	1.76
7	3	0.15	22	1.31	0.396	1.86
7	3	0.20	20	0.70	0.206	0.92
7	3	0.25	20	0.50	0.170	0.76
7	3	0.30	20	0.55	0.223	0.99
7	3	0.35	19	0.42	0.116	0.50
7	3	0.40	18	0.16	0.090	0.38
7	3	0.45	18	0.44	0.145	0.61
7	3	0.50	18	0.33	0.140	0.59
7	3	0.55	12	0.33	0.188	0.65
7	3	0.60	17	0.29	0.113	0.46
7	3	0.65	17	0.00	0.000	0.00
7	3	0.70	17	0.23	0.136	0.56
7	3	0.75	18	0.27	0.108	0.46
7	3	0.80	18	0.16	0.090	0.38
7	3	0.85	18	0.16	0.090	0.38
7	3	0.90	18	0.22	0.152	0.64
7	3	0.95	17	0.05	0.058	0.24
7	3	1.00	11	0.00	0.000	0.00
7	3	1.05	1	0.00	.	.
7	4	-0.10	6	0.00	0.000	0.00
7	4	-0.05	13	0.00	0.000	0.00
7	4	0.00	15	0.06	0.066	0.25
7	4	0.05	17	2.05	0.788	3.24
7	4	0.10	17	1.41	0.343	1.41
7	4	0.15	18	0.88	0.227	0.96
7	4	0.20	18	0.88	0.332	1.40
7	4	0.25	17	0.47	0.193	0.79
7	4	0.30	16	0.18	0.100	0.40
7	4	0.35	17	0.17	0.095	0.39
7	4	0.40	17	0.00	0.000	0.00
7	4	0.45	16	0.12	0.085	0.34
7	4	0.50	16	0.18	0.100	0.40
7	4	0.55	13	0.00	0.000	0.00
7	4	0.60	15	0.13	0.090	0.35
7	4	0.65	14	0.21	0.154	0.57

Apéndice 3.- Continuación.

MES	HABITAT	HORA	N	MEDIA	ERRSTD	DT
7	4	0.70	15	0.00	0.000	0.00
7	4	0.75	16	0.12	0.125	0.50
7	4	0.80	15	0.06	0.066	0.25
7	4	0.85	14	0.21	0.113	0.42
7	4	0.90	13	0.84	0.355	1.28
7	4	0.95	12	0.75	0.664	2.30
7	4	1.00	6	0.00	0.000	0.00
7	4	1.05	3	0.00	0.000	0.00
7	4	1.10	1	0.00	.	.
8	1	0.00	1	21.00	.	.
8	1	0.05	2	24.00	4.000	5.65
8	1	0.10	2	9.50	4.500	6.36
8	3	0.00	4	7.00	6.670	13.34
8	3	0.05	4	4.75	2.495	4.99
8	3	0.10	4	2.00	0.707	1.41
8	3	0.15	4	3.25	1.600	3.20
8	3	0.20	4	0.25	0.250	0.50
8	3	0.25	4	0.25	0.250	0.50
8	3	0.30	4	0.00	0.000	0.00
8	3	0.35	4	1.25	0.750	1.50
8	3	0.40	4	2.00	0.577	1.15
8	3	0.45	4	1.250	0.478	0.957
8	3	0.50	6	0.833	0.401	0.983
8	3	0.55	4	0.500	0.500	1.000
8	3	0.60	4	0.000	0.000	0.000
8	3	0.65	4	0.000	0.000	0.000
8	3	0.70	4	0.000	0.000	0.000
8	3	0.75	4	0.250	0.250	0.500
8	3	0.80	4	2.250	1.600	3.201
8	3	0.85	4	1.750	0.750	1.500
8	3	0.90	4	2.000	0.912	1.825
8	3	0.95	2	1.000	1.000	1.414
8	4	-0.05	2	0.000	0.000	0.000
8	4	0.00	5	1.800	1.356	3.033
8	4	0.05	4	2.750	1.314	2.629
8	4	0.10	4	1.000	0.707	1.414
8	4	0.15	4	0.250	0.250	0.500
8	4	0.20	4	0.500	0.288	0.577
8	4	0.25	2	0.000	0.000	0.000
8	4	0.30	2	0.000	0.000	0.000
8	4	0.35	2	0.000	0.000	0.000
8	4	0.40	2	0.000	0.000	0.000
8	4	0.45	3	0.333	0.333	0.577
8	4	0.50	2	0.000	0.000	0.000
8	4	0.55	2	0.000	0.000	0.000
8	4	0.60	2	1.000	1.000	1.414
8	4	0.65	2	0.000	0.000	0.000
8	4	0.70	2	0.500	0.500	0.707
8	4	0.75	2	0.000	0.000	0.000
8	4	0.80	2	0.000	0.000	0.000
8	4	0.85	2	0.000	0.000	0.000
8	4	0.90	2	0.000	0.000	0.000
8	4	0.95	2	0.000	0.000	0.000
8	4	1.00	1	0.000	.	.
9	1	-0.15	1	0.000	.	.
9	1	-0.10	4	0.000	0.000	0.000
9	1	-0.05	8	0.000	0.000	0.000
9	1	0.00	17	0.647	0.296	1.221
9	1	0.05	16	2.000	0.790	3.162

Apéndice 3.- Continuación.

MES	HABITAT	HORA	N	MEDIA	ERRSTD	DT
9	1	0.10	17	3.470	0.781	3.223
9	1	0.15	17	1.941	0.496	2.045
9	1	0.20	14	0.857	0.375	1.406
9	1	0.25	17	0.941	0.326	1.344
9	1	0.30	10	1.800	1.123	3.552
9	1	0.35	10	2.400	1.240	3.921
9	1	0.40	11	2.181	1.406	4.665
9	1	0.45	11	2.272	1.459	4.839
9	1	0.50	14	1.214	0.720	2.694
9	1	0.55	11	0.727	0.727	2.412
9	1	0.60	15	0.000	0.000	0.000
9	1	0.65	10	0.000	0.000	0.000
9	1	0.70	10	0.000	0.000	0.000
9	1	0.75	15	0.000	0.000	0.000
9	1	0.80	9	0.000	0.000	0.000
9	1	0.85	13	0.153	0.104	0.375
9	1	0.90	8	0.125	0.125	0.353
9	1	0.95	8	0.000	0.000	0.000
9	1	1.00	2	0.000	0.000	0.000
9	2	-0.05	1	0.000	.	.
9	2	0.00	6	0.166	0.166	0.408
9	2	0.05	8	0.250	0.163	0.462
9	2	0.10	9	0.222	0.146	0.440
9	2	0.15	10	0.400	0.400	1.264
9	2	0.20	6	0.333	0.210	0.516
9	2	0.25	8	0.125	0.125	0.353
9	2	0.30	6	0.000	0.000	0.000
9	2	0.35	8	0.000	0.000	0.000
9	2	0.40	6	0.333	0.333	0.816
9	2	0.45	4	0.250	0.250	0.500
9	2	0.50	5	0.000	0.000	0.000
9	2	0.55	4	0.000	0.000	0.000
9	2	0.60	9	0.111	0.111	0.333
9	2	0.65	6	0.000	0.000	0.000
9	2	0.70	6	0.000	0.000	0.000
9	2	0.75	8	0.000	0.000	0.000
9	2	0.80	7	0.000	0.000	0.000
9	2	0.85	8	0.000	0.000	0.000
9	2	0.90	6	0.000	0.000	0.000
9	2	0.95	7	0.000	0.000	0.000
9	2	1.00	3	0.000	0.000	0.000
9	3	-0.10	1	0.000	.	.
9	3	-0.05	7	0.000	0.000	0.000
9	3	0.00	16	0.312	0.176	0.704
9	3	0.05	18	0.555	0.201	0.855
9	3	0.10	19	0.263	0.128	0.561
9	3	0.15	20	0.100	0.068	0.307
9	3	0.20	16	0.250	0.144	0.577
9	3	0.25	19	0.052	0.052	0.229
9	3	0.30	13	0.153	0.104	0.375
9	3	0.35	17	0.117	0.080	0.332
9	3	0.40	15	0.133	0.090	0.351
9	3	0.45	15	0.000	0.000	0.000
9	3	0.50	17	0.235	0.136	0.562
9	3	0.55	15	0.000	0.000	0.000
9	3	0.60	20	0.100	0.068	0.307
9	3	0.65	14	0.142	0.097	0.363
9	3	0.70	14	0.071	0.071	0.267
9	3	0.75	19	0.000	0.000	0.000

Apéndice 3.- Continuación.

MES	HABITAT	HORA	N	MEDIA	ERRSTD	DT
9	3	0.80	16	0.000	0.000	0.000
9	3	0.85	17	0.000	0.000	0.000
9	3	0.90	14	0.000	0.000	0.000
9	3	0.95	17	0.470	0.258	1.067
9	3	1.00	7	0.428	0.428	1.133
9	4	-0.10	3	0.000	0.000	0.000
9	4	-0.05	7	0.000	0.000	0.000
9	4	0.00	15	0.733	0.482	1.869
9	4	0.05	16	0.750	0.403	1.612
9	4	0.10	14	0.214	0.154	0.578
9	4	0.15	13	0.384	0.212	0.767
9	4	0.20	11	0.727	0.359	1.190
9	4	0.25	13	0.846	0.529	1.908
9	4	0.30	10	1.100	0.585	1.852
9	4	0.35	14	0.928	0.339	1.268
9	4	0.40	13	0.538	0.268	0.967
9	4	0.45	13	0.692	0.429	1.548
9	4	0.50	14	0.428	0.227	0.851
9	4	0.55	13	0.076	0.076	0.277
9	4	0.60	19	0.157	0.115	0.501
9	4	0.65	14	0.071	0.071	0.267
9	4	0.70	14	0.071	0.071	0.267
9	4	0.75	19	0.105	0.105	0.458
9	4	0.80	16	0.125	0.125	0.500
9	4	0.85	15	0.133	0.090	0.351
9	4	0.90	12	0.000	0.000	0.000
9	4	0.95	15	1.400	0.844	3.268
9	4	1.00	7	0.000	0.000	0.000

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Reunido el Tribunal integrado por los abajo firmantes
en el día de la fecha, para juzgar la Tesis Doctoral de
D. JUAN LUIS PEREZ TORDA
titulada ECOLOGIA DEL MURCIANO TORREANO
EPITERUS SCROTINUS EN ANDALUCIA
acordó otorgarle la calificación de APTO "CUM LAUDE"

Sevilla, 14 de DICIEMBRE 1994

El Vocal,

El Vocal,

El Vocal,

El Presidente

El Secretario,

El Doctorado,

M. y C. Ochoa

L. J. Pérez

J. Pascual

[Signature]



500585572

FBI E TD-308

12856



585572