

Alcaudón dorsirrojo - *Lanius collurio* Linnaeus, 1758

José Luis Tellería

Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, Universidad Complutense

Alberto Lizarraga

Avda. de Barañáin, 22, 1º A, 31008 Pamplona (Navarra)

Ángel Hernández

Departamento de Ciencias Agroforestales, Universidad de Valladolid
Campus de Palencia

Versión 19-06-2020



© A. Galarza

Identificación

Pequeño alcaudón que se detecta posado a poca altura acechando a sus potenciales presas. Presenta un pico potente y algo ganchudo, adecuado para su dieta insectívora, así como un marcado dimorfismo sexual en la coloración del plumaje. El macho tiene la cabeza de un color gris claro que se extiende por la nuca y un antifaz negro. El dorso es de color castaño y contrasta con la mayor claridad o blancura de las partes inferiores (pecho, flancos y vientre). Su obispillo es de color gris. La cola es negra, con algunas rectrices externas de color blanco en su porción proximal. La hembra tiene la cabeza y el obispillo grisáceos y el dorso de color pardo con tonos canela. Presenta una ceja blanca y un antifaz marrón oscuro que no se extiende entre el ojo y el pico. La zona ventral es blanca, aunque presenta un suave barreado que alcanza la porción inferior de la cabeza. Cola similar al macho. Los jóvenes son semejantes a las hembras, aunque el barreado del plumaje se extiende al manto y la cabeza. En todos los casos, las rémiges primarias son más oscuras, alcanzando un color negro más intenso en los machos.

Tamaño

Según revisan Cramp y Perrins (1993) para los ejemplares adultos de diferentes poblaciones de la subespecie nominal en Europa (Francia, Alemania, Holanda, Hungría y Suecia), la longitud media del ala es de 94,9 mm (n = 54, rango 91-99) en los machos y 93,2 mm (n = 32, 89-98) en las hembras. La cola mide 75,5 mm (n = 23, 73-79) / 73,1 mm (n = 19, 69-79) y el tarso 24,0 mm (n = 27, 22,7-25,1) / 23,6 mm (n = 20, 22,3-24,4) en machos/hembras respectivamente. La longitud del pico hasta el arranque del cráneo es 18,5 mm (n = 61, 17,1-19,8) en machos y 18,2 mm (n = 34, 16,5-20,2) en hembras. Estas medidas sugieren que los machos son ligeramente mayores que las hembras. Lizarraga (2003) confirma este dimorfismo comparando las medidas de 69 hembras y 123 machos de Navarra (Tabla 1). Se ha comentado que las variaciones morfológicas entre las poblaciones europeas son muy poco marcadas (Cramp y Perrins 1993; ver Variación geográfica).

Masa corporal

El peso en las poblaciones europeas puede variar según el sexo y el momento del ciclo anual, y Lizarraga (2003) ha descrito la evolución de esta diferencia inter-sexual en los alcaudones dorsirrojos del Valle de Atez (Navarra; Tabla 1). La media ponderada del peso de los individuos adultos de una población del suroeste de Alemania medido en cuatro ocasiones a lo largo del periodo de reproducción (Jakober y Stauber, 1980 en Cramp y Perrins, 1993) fue de 28,34 g (n = 364, rango 22,5-34,5) en los machos y de 29,32 g (n = 262, 23,0-40,0) en las hembras. Estas diferencias entre machos y hembras pudieran deberse a los aumentos del peso de la hembra durante la vitelogénesis y a su menor actividad durante la reproducción (Lizarraga, 2003). En los días previos al inicio de la migración hacia África, los machos pesaron 32,0 g (n = 6, 28,5-35,0) y las hembras 32,0 g (n = 7, 29,0-37,0). Este incremento del peso pudiera reflejar la acumulación de reservas previa al inicio de los movimientos migratorios (Jakober y Stauber, 1980 en Cramp y Perrins, 1993).

Tabla 1. Diferencias biométricas (media \pm DE) entre machos y hembras nidificantes en Navarra. En las medidas lineales se indica el rango de variación y en el peso se representa su evolución a lo largo del periodo reproductor (según Lizarraga, 2003).

	Machos	n	Hembras	n
Medidas (mm)				
Ala	91,6 \pm 2,4 (87,0 - 97,0)	123	90,5 \pm 2,7 (83,5 - 96,0)	69
Cola	85,3 \pm 2,9 (79,9 - 93,0)	109	83,6 \pm 3,3 (80,0 - 91,5)	55
Tarso	23,44 \pm 0,67 (21,85 - 25,25)	123	23,46 \pm 0,61 (22,40 - 24,80)	69
Culmen	13,98 \pm 0,72 (12,05 - 16,55)	123	13,67 \pm 0,79 (12,05 - 15,75)	69
Peso (g)				
Pre-reproductor	28,5 \pm 1,7	47	31,8 \pm 2,7	21
Puesta	28,3 \pm 1,3	20	35,8 \pm 2,7	9
Incubación	28,5 \pm 1,7	18	32,1 \pm 3,0	4
Pollos	27,6 \pm 1,3	22	28,9 \pm 2,6	17
Post-reproductor	27,5 \pm 3,3	14	28,4 \pm 2,9	17

Variación geográfica

Especie polítipica de distribución paleártica occidental que en la Península Ibérica está representada por la forma nominal (*Lanius collurio collurio* Linnaeus, 1758). No cría en las islas Baleares y Canarias. El alcaudón dorsirrojo forma parte de un complejo de especies donde se incluyen también *Lanius isabellinus* y *Lanius arenarius*, de distribución más oriental. De hecho, es una especie que se cruza de forma relativamente frecuente con otros alcaudones (ver Reproducción), lo que refleja la existencia de unos mecanismos relativamente lábiles de aislamiento reproductor. La otra subespecie reconocida actualmente por las principales propuestas de clasificación de aves (ver: <https://avibase.bsc-eoc.org/avibase.jsp>) es *Lanius collurio kobylini* (Buturlin, 1906), que ocupa los sectores más orientales del área de distribución. Un reciente estudio sobre la estructura del ADN mitocondrial de 132 alcaudones dorsirrojos del Paleártico occidental (18 aves procedentes de España) ha reflejado la estrecha relación de la especie con *Lanius isabellinus* y la existencia de 76 haplotipos de los que 11 estaban presentes en las aves españolas. La estructura genética de los alcaudones dorsirrojos europeos da lugar a dos grupos principales que no presentan una separación geográfica clara, como consecuencia directa de las glaciaciones pleistocénicas y una aparente mezcla de linajes en los refugios (lugares que acogieron poblaciones relictas) (Pârâu et al., 2019). Estos resultados encajan bien con las pequeñas diferencias morfológicas entre poblaciones registradas hasta la fecha (ver Tamaño).

Muda

No hay datos ibéricos. Los adultos mudan parcialmente en julio-agosto antes de iniciar el viaje a los cuarteles de invernada africanos. Esta muda es muy variable y afecta principalmente a las plumas de la cabeza y del cuerpo, a veces a las coberteras y alguna rectriz central de la cola y, más excepcionalmente, a alguna rémige. La muda queda suspendida durante la migración postnupcial. Los pollos del año tienen una muda parcial similar a los adultos antes de la migración, que culminan en los cuarteles de invernada (Cramp y Perrins, 1993). Un estudio con pieles de museo y ejemplares capturados en África sugiere que la muda de las plumas de vuelo en latitudes subsaharianas dura unos 80-90 días por individuo (Bruderer, 2007). Comienza a finales de octubre y afecta al máximo número de alcaudones entre mediados de

noviembre y mediados de marzo. Ese mismo estudio indica que no hay diferencias en la evolución de la muda entre machos y hembras y que, pese a insinuarse un ligero adelanto de los adultos, no hay evidencias estadísticas que apoyen esa diferencia con los jóvenes. A finales de enero, el 50% de los jóvenes ha adquirido ya un plumaje diferenciado según sexos.

Voz

Emite unas cortas notas de alarma (una de tipo "gñeeek" y un cortante "tsek") que puede repetir más o menos frecuentemente según el estado de excitación. Los machos desarrollan un canto territorial bajo la forma de un gorjeo no muy intenso en donde es frecuente que introduzcan estrofas de otras especies (es una mimicria de canto "flexible"; Goller y Shizuka, 2018). Un estudio realizado en Ucrania por N.P. Knysh (Cramp y Perrins, 1993) sobre una población de 97 machos reflejó que imitaban los cantos de 33 especies de pájaros locales y que cada individuo era capaz de incorporar estrofas de 3,5 especies de media. En León, se apreciaron gorjeos en parte muy similares a los de pequeños pájaros abundantes en la zona, entre ellos acentor común (*Prunella modularis*), zarcero políglota (*Hippolais polyglotta*), pardillo común (*Linaria cannabina*) y verderón común (*Chloris chloris*) (A. Hernández, obs. pers.). También parece imitar a los grillos (Gryllidae) y otras especies de animales. En Xenocanto (<https://www.xeno-canto.org/>) pueden oírse cantos y reclamos de alcaudones dorsirrojos distribuidos por todo el Paleártico occidental, así como observarse sus respectivos sonogramas.

Hábitat

En todo el Paleártico occidental ocupa paisajes abiertos, con matorrales y posaderos adecuados para la reproducción o la caza al acecho sobre suelos relativamente despejados donde detectar a sus presas (Figura 1; Cramp y Perrins, 1993). En España evita los bosques densos y los terrenos totalmente deforestados y, comparativamente con otros alcaudones, parece preferir sectores con mayor cobertura arbustiva (Hernández, 1994a). Ocupa de forma preferente el clásico mosaico de prados y setos espinosos (*Rubus*, *Prunus*, *Crataegus monogyna*) de la campiña eurosiberiana y de las montañas mediterráneas del norte ibérico (Hernández, 1994a).

También ocupa pastizales y landas (*Erica* spp.) con arbustos dispersos que le sirvan para instalar el nido (Hernández, 1994a; Tellería et al., 1999). Lizarraga (2003) para el Valle de Atez señala que la densidad se asocia positivamente a la longitud de setos y vallas de alambre de espino y a las coberturas de pasto permanente. Si bien el alcaudón dorsirrojo escogió los setos vivos para construir el nido, estos no fueron los lugares en los que obtuvo un mayor éxito reproductor. De aquí se extrajo que en algunas campiñas se puede dar el fenómeno de que los hábitats más atractivos para las aves no son los de más calidad, es decir, los que mejoran el éxito reproductor (trampa ecológica; Gates y Gysel, 1978). En la montaña palentina es más numeroso en pastizales con matas y setos bien desarrollados (Fombellida, 2005). En la reserva de Urdaibai (Bizkaia), Llopis et al. (2014) señalan una clara preferencia de la especie por situar los nidos en terrenos cubiertos de pastizales con ganado. Según los autores, el ganado favorecería la existencia de hierba de poca altura, lo cual facilitaría la caza de insectos por parte del alcaudón, en especial himenópteros, ortópteros y coleópteros (ver, también, Golawski y Golawska, 2008). Durante la invernada en África prefiere ambientes arbustivos y de sabana semiáridos (Bruderer y Bruderer, 1993).

Abundancia

Su densidad en las campiñas cantábricas está habitualmente en el intervalo 3-4 aves/100 ha, pero en León se han documentado valores desde 5,6 hasta 30,4 aves/100 ha en ecotonos forestales mezclados con setos y prados (Hernández, 1994a). Lizarraga (2003) da una media de 9,4 parejas/100 ha en el área ocupada por la especie en Navarra, donde las densidades medias oscilan según comarcas entre las 2,9 y 25,7 parejas/100 ha. La densidad máxima encontrada en Navarra (30 parejas/100 ha) es similar a la hallada en los Alpes (Zöllinger y Zöllinger, 1999). En un área de 10 km² de la montaña de Palencia se localizaron 36 territorios seguros (Fombellida, 2005).

Tamaño de población

Se estima que la población europea es de 7,44-14,30 millones de parejas, lo que equivale a 14,9-28,6 millones de individuos adultos (BirdLife International, 2015). Como Europa constituye alrededor del 60% del área de distribución global de la especie durante el periodo de cría, se calcula que el tamaño de la población mundial de alcaudones dorsirrojos es de 24,8-47,7 millones de individuos maduros, aunque se necesita una validación rigurosa de estas estimas (BirdLife International, 2017a).

Se ha calculado que la población española de alcaudones dorsirrojos es de 131.500-246.000 parejas reproductoras, un 2% de la población europea (BirdLife International, 2017b).

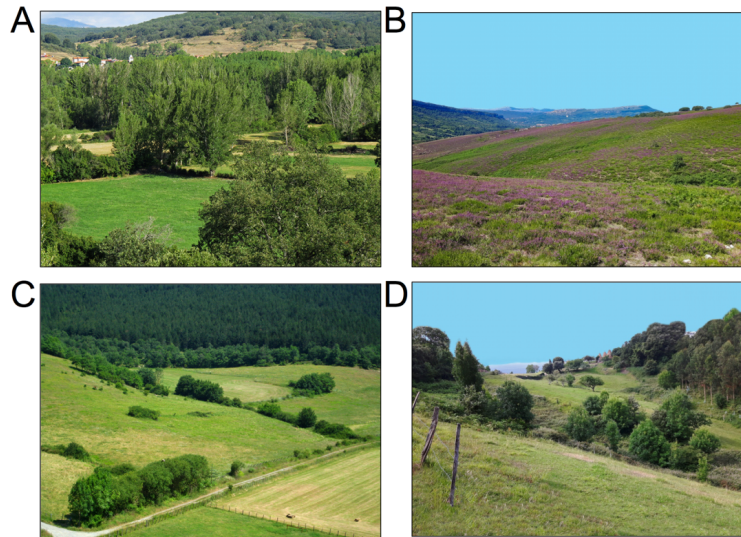


Figura 1. Hábitats ocupados por el alcaudón dorsirrojo en España. A. Campiña en las inmediaciones del río Torío (León). B. Brezal en el norte de Burgos. C. Campiña en el Valle de Atez (Navarra). D) Campiña en la costa vizcaína. Fotos: A. Hernández (A), A. Lizarraga (C) y J. L. Tellería (B y D).

Estatus de conservación

Categorías global IUCN (2017): Preocupación Menor LC (BirdLife International, 2017a).

Categoría España IUCN (2002): No Evaluado NE (Madroño et al., 2004).

En Europa está considerada como una especie con interés de conservación (SPEC 3) por BirdLife (BirdLife International, 2017b). Según el Pan-European Common Bird Monitoring Scheme (<https://pecbms.info/>), la población europea ha disminuido un 18% entre 1980 y 2016, pero entre 2007 y 2016 ha aumentado un 32%. Sin embargo, los índices numéricos obtenidos cada primavera sufren unas fuertes oscilaciones interanuales por lo que el patrón general es poco claro.

Este alcaudón está recogido en el Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial, pero no en el Catálogo de Especies Amenazadas (Real Decreto 139/2011). La información del programa de Seguimiento de Aves Comunes Reproductoras (SACRE) en España detecta un declive moderado entre 1998 y 2012 con una pérdida de prácticamente el 50% de efectivos desde 1998 (SEO-Birdlife, 2013; ver también BirdLife International, 2017b). Como en el caso europeo, los índices de abundancia sufren oscilaciones interanuales difíciles de explicar.

Amenazas

El alcaudón dorsirrojo es una especie migratoria transahariana (ver Movimientos) que reparte su ciclo anual entre las áreas de cría, los lugares de paso y los sectores de invernada. Esto complica el análisis de los factores que pudieran estar incidiendo en la conservación de sus poblaciones al impedir una interpretación directa de la relación causa-efecto entre los cambios ambientales en las áreas de cría españolas/europeas y sus cambios numéricos (Harrison et al., 2011). A su vez, su relación con áreas tan extensas y distantes la hace particularmente vulnerable a la alteración de cualquiera de los territorios conectados por sus desplazamientos anuales (Vickery et al., 2014). En este sentido, la información sobre la conectividad de las poblaciones españolas de alcaudones dorsirrojos (dónde invernán y por dónde pasan; ver Movimientos) es clave para diagnosticar las posibles amenazas en las áreas implicadas.

Por lo que se refiere al área de cría, pudiera ser sintomática la desaparición de ciertas poblaciones ubicadas en sectores periféricos del área de distribución, como la población reproductora en las islas británicas (Stanbury et al., 2017) o algunas poblaciones españolas de la cornisa cantábrica. Este es el caso de dos poblaciones del País Vasco donde, en los últimos 40 años, se ha perdido el 95% de las parejas reproductoras (Tellería, 2018a). Sin embargo, la expansión de los alcaudones dorsirrojos en otros sectores (como el Sistema Central; ver Distribución) no avala esa tendencia a la retracción periférica de la especie sino que sugiere, más bien, una dinámica de extinciones y recolonizaciones regionales en respuesta a los procesos locales de alteración de las condiciones ambientales. Esta interpretación, que propone la capacidad de los alcaudones de rastrear los sectores adecuados allí donde se dan las condiciones, pudiera venir avalada por su homogeneidad morfológica y estructura genética panmítica (ver Variación geográfica), así como por su poca filopatría (Lizarraga, 2003; Tryjanowski et al., 2007) y el activo papel de los inmigrantes en la configuración de sus poblaciones (Schaub et al., 2013).

Desde un punto de vista más general, es probable que la acelerada reducción de la abundancia de insectos (Hallmann et al., 2017) pudiera estar afectando la alimentación y éxito de cría de esta especie. Pero no hay datos sobre el particular y, además, este alcaudón parece ser capaz de ajustar su dieta a la disponibilidad de recursos (por ejemplo, aumentando la captura de micromamíferos y otros pequeños vertebrados; ver Ecología trófica). También pudiera verse afectado por los cambios en los ciclos de productividad de las áreas de cría y su retracción hacia las áreas de montaña (ver Distribución) resultado del cambio climático, aunque no hay datos claros que confirmen esta tendencia. Parecen más evidentes, sin embargo, las alteraciones del hábitat de cría producidas por el proceso de intensificación agraria y despoblamiento del medio rural tan marcados en Europa (Donald et al., 2001; Navarro y Pereira, 2012). La especie está muy vinculada a los paisajes agropecuarios donde cría en setos y arbustos dispersos (ver Hábitat). En este contexto, el uso de insecticidas, la intensificación de los cultivos, la desaparición de las pequeñas explotaciones ganaderas y la concentración parcelaria (desaparición de setos) parecen vincularse a su declive en muchas zonas de España (Hernández, 2003; Lizarraga, 2003; Tellería, 2018a). Algo similar ocurre con las poblaciones asentadas en brezales y pastizales donde la matorralización del paisaje y la expansión del bosque están reduciendo drásticamente la disponibilidad de terrenos abiertos donde cazar (Regos et al., 2016). Este avance del bosque (incluidas las repoblaciones de pinos y eucaliptos sobre prados y landas) pudiera ser una de las causas más claras, aunque no la única (Tellería, 2018a), de la reducción numérica de la especie en la cornisa cantábrica (Tellería, 2018b).

Por lo que concierne al efecto de las condiciones de las áreas de paso e invernada sobre la evolución de las poblaciones reproductoras, los resultados no son todavía muy concluyentes. En el caso de las poblaciones centroeuropeas, Schaub et al. (2011) señalan un fuerte efecto de las condiciones de las zonas de paso otoñales sobre la demografía de las poblaciones reproductoras, mientras que Pedersen et al. (2016) no detectan efecto de las condiciones de productividad de las áreas de invernada sobre el futuro rendimiento reproductor (tamaño de puesta).

Medidas de conservación

A la vista de lo comentado en los apartados anteriores y considerando sus requerimientos alimentarios y para la reproducción (ver Hábitat, Ecología trófica y Biología de la reproducción), se pueden sugerir algunas medidas locales con las que favorecer la conservación de la especie

a escala local. Se trata, básicamente, de favorecer un paisaje donde alternen pastizales y arbustos espinosos (tipo *Crataegus*, *Prunus*, *Rubus*...) en los que instalar nidos y despensas y donde abunden los ortópteros, himenópteros y coleópteros que constituyen la base de su dieta. La presencia de ganado parece favorecer a la especie al limpiar el pasto y aumentar la accesibilidad a las presas potenciales, algo clave en una especie que caza al acecho alrededor del nido. Estas condiciones se daban por doquier en el norte de España antes del avance de las repoblaciones, la eliminación de setos y la desaparición de las pequeñas explotaciones ganaderas.

Distribución geográfica

Su área de distribución reproductora se extiende por Europa y Asia, desde la Península Ibérica hasta el centro de Siberia, Turquía, Cáucaso e Irán (Yosef et al., 2020).

En la Península Ibérica se comporta como una especie de distribución eurosiberiana y de los pisos altos de la región mediterránea, que se reproduce desde el nivel del mar hasta los 1400 m (Hernández, 2003). Se instala también en los sectores más húmedos del piedemonte meridional de la cordillera cantábrica y de las montañas pre-pirenaicas de Aragón y Cataluña, así como en el Sistema Ibérico septentrional donde presenta una población disyunta a partir de los 800 m (Figura 2). La distribución potencial de la especie, calculada a partir de los datos del atlas de las aves reproductoras (Figura 2), predice la presencia de la especie en sectores del Sistema Central y Sistema Ibérico meridional donde alcanza Teruel, Castellón y Tarragona (Figura 2). Esto se corresponde con la acumulación de observaciones recogida en la base de datos de Global Biodiversity Information Facility (GBIF) en los últimos veinte años (Figura 2). Aunque el carácter no sistemático de estos datos exige una evaluación prudente de su patrón geográfico (podría haber más observaciones donde hay más observadores), su distribución refleja el asentamiento de la especie en el Sistema Central, la presencia dispersa en el Sistema Ibérico y una reducción de las observaciones en el oeste de la cornisa cantábrica. Esta pérdida de individuos en la parte más alejada del área de distribución de la especie se ha vinculado a los problemas de esas poblaciones para revertir los efectos de extinciones puntuales mediante la llegada de inmigrantes o el desarrollo de dinámicas regionales de intercambio de individuos (Reino et al., 2006; Tellería, 2018a).

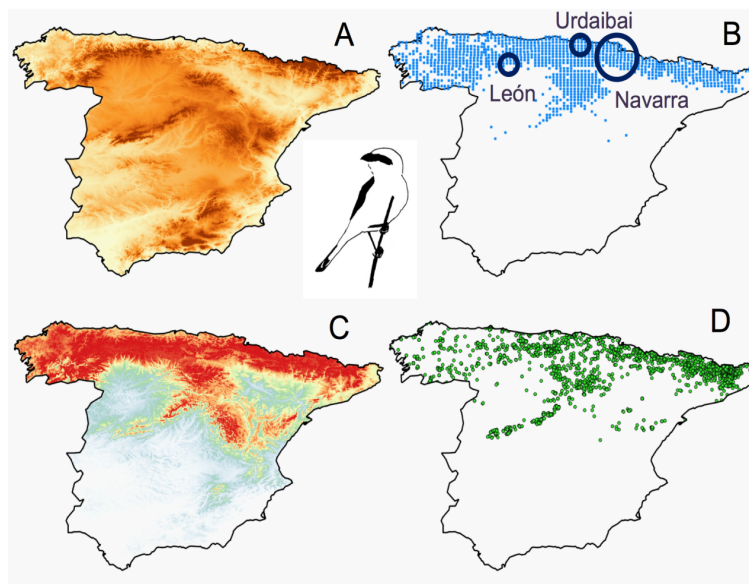


Figura 2. Distribución del alcaudón dorsirrojo en España peninsular. A) Distribución del relieve. Los sectores más oscuros representan las áreas con más de 1000 m sobre el nivel del mar. B) Distribución de la especie en cuadrículas UTM de 10 x 10 km según el Atlas de la Aves Reproductoras de España (Martí y del Moral, 2003). Se sitúan las tres zonas donde la especie ha sido estudiada de forma intensiva. C) Modelo de distribución de la adecuación potencial del hábitat para la especie resultante de cruzar las cuadrículas en B con la cobertura de bosque, la temperatura media y las precipitaciones medias del cuatrimestre más seco (Chelsa V1.2, Karger et al., 2017a, b). El modelo, construido con Maxent (versión 3.4.1; Phillips et al., 2017) explica bien la distribución del alcaudón (AUC = 0,90 sobre 1,00), que presenta una relación positiva con la cobertura de bosque y las precipitaciones y una relación negativa con las temperaturas. D) Localidades donde la especie ha sido citada entre mayo y julio en el periodo 2000-2019 según el Global Biodiversity Information Facility (GBIF.org, 14 Septiembre 2019 GBIF Occurrence Download, <https://doi.org/10.15468/dl.men3wa>).

Bajo escenarios climáticos disponibles para el siglo XXI, los modelos proyectan contracciones en la distribución potencial actual de la especie entre un 89% y un 92% en 2041-2070 y el nivel de coincidencia entre la distribución observada y potencial se reduce hasta un rango de entre un 6% y un 10% en 2041- 2070 (Araújo et al., 2011).

Movimientos

Es un migrante transahariano con banda migratoria de componente este por lo que su paso es poco apreciado en el centro y sur de la Península Ibérica (Bernis, 1971; Hernández, 1999a). Su circuito migratorio es en lazo, dado que presenta rutas de desplazamiento diferentes durante los pasos pre y postnupcial (Figura 3). Menudean las citas de aves en paso en Andalucía e islas españolas mediterráneas (Hernández, 1999a). Comienzan a llegar a sus territorios de cría a finales de abril y se marchan entre finales de agosto y primeros de septiembre (Tellería et al., 1999). En la península se han controlado aves nativas de Alemania (7), Suiza (3) y Francia (1), esta última fuera del periodo reproductor (Tellería et al., 1999). Las áreas de invernada de la especie se sitúan en el sur y sureste del continente africano, incluyendo algunos sectores más centrales al otro lado del Sáhara (Pedersen et al., 2019). Nueve alcaudones marcados con geolocalizadores en Dinamarca y Suecia emplearon 96 días (71 días sedimentados) en ir y 63 días (9 días sedimentados) en volver de sus áreas de invernada africana. Esto coincide con los periodos de sedimentación en ciertos puntos estratégicos del viaje, como Eilat, en la península de Sinaí. Los dorsirrojos recapturados durante la primavera permanecieron alimentándose de media (\pm DE) 1 ± 5 días ($n=12$) durante el paso primaveral, mientras que dedicaron $5 \pm 6,5$ días ($n=87$) durante el paso postnupcial (Tryjanowski y Yosef, 2002). Entre periodos de sedimentación, los alcaudones geolocalizados volaron más rápido en otoño (356 km/día) que en primavera (233 km/día). En conjunto, los alcaudones realizaron un itinerario anual de 22.000 km, con el viaje de vuelta un 22% más largo que el de ida (Tøttrup et al., 2011).

Por lo que concierne al vuelo migratorio de la población ibérica, seis individuos marcados con geolocalizadores en León volaron hacia el este de Europa para, desde allí, desarrollar dos rutas diferentes de ida y vuelta a los cuarteles africanos del sureste de África (Figura 3; Tøttrup et al., 2017). La migración postnupcial la realizaron a través de Europa hasta alcanzar la península balcánica. Se dirigieron luego hacia el sur cruzando el mar Mediterráneo y sobrevolando el desierto del Sahara al oeste del valle del Nilo hasta alcanzar una zona de sedimentación a la altura de Sudán. Desde allí viajaron a las áreas de invernada al oeste de Mozambique (Figura 3). La migración prenupcial hacia el norte sobrevoló Somalia y Etiopía, cruzó la península arábiga y alcanzó el este de Turquía desde donde se desplazó hacia el oeste hasta alcanzar, nuevamente, el área de cría española. Estos individuos iniciaron la migración postnupcial a principios de agosto (fecha media: 7 de agosto, rango: 1 de agosto a 23 de agosto) y llegaron al área de invernada de África (Mozambique) en noviembre/diciembre (media: 22 de noviembre, rango: 10 de noviembre a 7 diciembre). La migración prenupcial se inició desde el sur de África en marzo / abril (fecha media: 31 de marzo, rango: 20 de marzo a 9 de abril) y terminó en las zonas de reproducción en mayo / junio (fecha media: 27 de mayo, rango: 20 de mayo a 7 de junio; Tøttrup et al., 2017). En general, la fecha de partida parece ser muy repetible entre años, lo que sugiere una fuerte componente innata en esta decisión (Pedersen et al., 2018). En el Valle de Atez, Lizarraga (2003) observó que las aves que fracasaron en la reproducción iniciaron la dispersión/migración antes (10 de julio, n = 30) que las que obtuvieron éxito (24 de julio, n = 25). Así mismo, la filopatría alcanzó el 25% en aves adultas (n = 136) y el 0,6% en pollos anillados en el nido (n = 532).

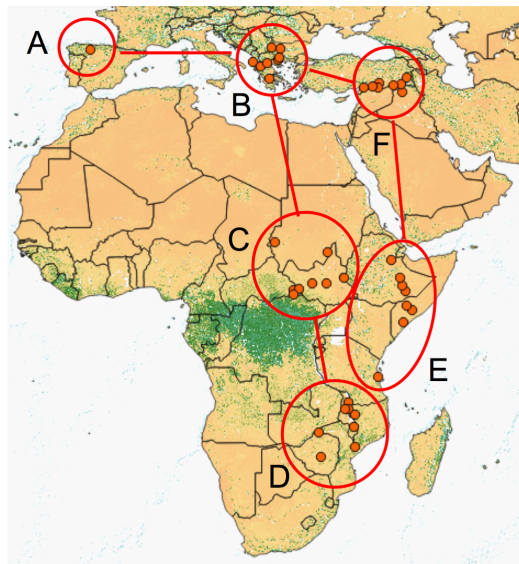


Figura 3. Migración en lazo de los alcaudones dorsirrojos ibéricos. Los resultados obtenidos de seis individuos (ocho seguimientos en total) marcados en León (A) reflejaron la presencia de zonas de sedimentación en la Península Balcánica (B) y África centro-oriental (C) antes de alcanzar las áreas de invernada (D). En la migración prenupcial, los alcaudones sedimentaron en el Este de África (E) y volaron sobre la Península Arábiga hasta el este de Turquía donde se calcula que corrigieron el vuelo a la altura de los puntos representados en F desde donde volaron al área de cría. Según Tøttrup et al. (2017).

Como el alcaudón dorsirrojo sufre una muda completa en la zona de invernada africana (Bruderer, 2007), es posible analizar los isótopos estables de sus plumas para relacionarlos con sus estrategias migratorias. El estudio de una población danesa de alcaudones dorsirrojos, donde se analizó su fenología migratoria con geolocalizadores y las condiciones de las zonas de invernada con los isótopos estables acumulados en las plumas, sugirió que los individuos invernantes en zonas más húmedas (menos $\delta^{13}C$) y norteñas iniciaban más tarde la migración prenupcial en la que, sin embargo, empleaban menos tiempo para llegar a las áreas de cría (Pedersen et al., 2016).

Ecología trófica

Modo de caza

Acecha a sus presas desde diferentes posaderos de su área de caza, para luego capturarlas en el suelo o al vuelo. En León, según observaciones efectuadas en agosto, al comienzo de la mañana el porcentaje de caza en el suelo es del 80-90%, pero va disminuyendo a lo largo del día hasta que al atardecer incluso es superado ligeramente por el porcentaje de caza aérea al ir aumentando progresivamente la temperatura y, en paralelo, la actividad de los insectos voladores; por otra parte, el número de ataques de caza por minuto fue mayor en las primeras horas de la mañana y las últimas de la tarde que durante la parte central del día (Hernández, 1995a). Un estudio sobre 199 posaderos en el sureste de Alemania reflejó que el 89 % estaban a menos de 3 m de altura (media 2,1 m). En general, preferían ramas horizontales (59%) de 1,3 cm de diámetro medio, sin hojas, ubicadas en puntos con buena visibilidad, pero no en la parte más alta de los arbustos (Höpfner, 1989 en Cramp y Perrins, 1993). Según revisan Cramp y Perrins (1993), la mayor parte de los intentos de caza se sitúan a menos de 10 m de la percha y las perchas se ubican a menos de 120 m del nido cuando alimentan a los pollos (de no ser así, se desplazan a 300 o más metros del nido). También usan como posaderos alambradas y tendidos eléctricos o del teléfono si no son muy altos. De 104 áreas de alimentación registradas en Alemania, el 64% lo fueron en herbazales, el 13 % en áreas cultivadas y el 13% en áreas cubiertas de pastos y matorrales (Höpfner, 1989 en Cramp y Perrins, 1993). Los alcaudones dorsirrojos de León regurgitan egagrópilas de 1,96 cm de largo, 8,44 mm de ancho y 0,21 g de peso seco, como valores medios (n = 177) (Hernández, 1995b).

Composición de la dieta

La especie se alimenta en el Paleártico occidental mayormente de insectos, y en mucha menor medida de otros artrópodos, sobresaliendo las arañas, de otros invertebrados como gasterópodos y de pequeños vertebrados (Cramp y Perrins, 1993). En León, mediante análisis de egagrópilas, los insectos representan casi el 90% de las presas en primavera (sobre 969 presas totales), sobre todo coleópteros, himenópteros y heterópteros, y aproximadamente el 95% en verano (sobre 2159 presas totales), sobre todo himenópteros, coleópteros y ortópteros, siendo el resto en ambas estaciones principalmente arañas, con aportación residual de otros grupos como isópodos, diplópodos y vertebrados (Hernández et al., 1993a). El tamaño de presa más frecuente (longitud corporal de invertebrados) es 10-15 mm, según el mismo estudio. En Orense, mediante regurgitados provocados con un emético a individuos capturados en agosto-septiembre, se obtienen resultados similares en cuanto a la identidad de las presas dominantes, aunque con mayor representación de los dípteros, probablemente relacionado con la mejor conservación de invertebrados blandos en regurgitados que en egagrópilas (Arcas, 1998). Hernández (1999b) compara varios métodos para el estudio de la alimentación de los alcaudones, considerando que cada uno ofrece cierta información complementaria al resto de ellos. Tryjanowski et al. (2003) han observado en campos de cultivo de Polonia que la dominancia de los insectos en la dieta del alcaudón dorsirrojo (97,7% de las presas) se ve alterada en periodos fríos y lluviosos en los que sube la presencia de vertebrados endotermos (26,5%), como ratones (*Mus*), topillos (*Microtus*), musarañas (*Sorex*) y algún paseriforme. En León, mediante varios métodos incluida la observación directa, se comprobó la captura de *Discoglossus galganoi* entre los anfibios, de lacértidos (*Podarcis* y *Psammotromus*), escíncidos (*Chalcides striatus*) y testimonialmente colúbridos entre los reptiles, y de seis especies de pequeños pájaros entre las aves (Hernández, 1995c). Con respecto a los micromamíferos, en León capturan preferentemente los asociados a bordes de bosque y zonas abiertas con matorral, tanto adultos como jóvenes de las especies más pequeñas (*Crocidura russula*), pero solo jóvenes de las más grandes (*Microtus* y *Apodemus*) (Hernández, 1996).

Cramp y Perrins (1993) revisan seis estudios realizados en Francia, Alemania (2), Rumanía, Ucrania y Rusia, mediante ligazón cervical de los pollos (permite controlar todas las presas recibidas por un pollo, incluidas las de menor tamaño y las más blandas), que ofrecen un total de 4385 presas. La contribución media ponderada en la dieta de los pollos fue de un 35,97 % de coleópteros (sobre todo Scarabaeidae y Carabidae), un 13,40 % de lepidópteros (con muchas larvas), un 12,04 % de ortópteros, un 11,60 % de dípteros, un 9,06 % de himenópteros, un 8,64 % de arañas y un 3,38 % de micromamíferos. Hernández (1993a) estudió en León la dieta de los pollos, principalmente mediante bolsas fecales, observando que, en general, consumen comparativamente proporciones mayores de presas más blandas, como las arañas, que los adultos (Tabla 2). No obstante, en su dieta tuvieron gran importancia los ortópteros (acrididos, tetigónidos, epigíridos y gríllidos), himenópteros (formícidos y

ápodos) y coleópteros (carábidos y melolóntidos). Además, la dieta de los pollos varió con la edad (presas más pequeñas y más blandas al inicio del crecimiento, entre ellas larvas de lepidópteros) y estacionalmente (reflejando la disponibilidad temporal de presas, destacando más ortópteros y menos himenópteros en verano que en primavera). Se analizaron también 24 restos de vertebrados encontrados en los nidos, con un 67% de reptiles (en especial lacértidos, aunque también eslizones tridáctilos *Chalcides striatus*) y un 33% de micromamíferos (*Crocidura russula*, *Microtus arvalis* y *M. lusitanicus*).

Tabla 2. Dieta de los alcaudones dorsirrojos de León registrada mediante bolsas fecales (pollos en nido), egagrópilas (adultos) y presas empaladas por adultos (Hernández, 1993a, 1995d, Hernández et al. 1993). Para bolsas fecales y egagrópilas los datos son solo de julio-agosto para permitir la comparación pollos-adultos, y para presas empaladas de mayo-agosto. Se representa el porcentaje de cada tipo de presa (%) sobre el total de presas identificado.

	Bolsas fecales (%)	Egagrópilas (%)	Presas empaladas (%)
Gastropoda			
Stylommatophora	-	-	0,2
Crustacea			
Isopoda	-	0,46	-
Diplopoda			
Julida	-	0,18	0,2
Insecta			
Coleoptera	18,84	25,24	9,2
Dermaptera	1,45	0,46	-
Dictyoptera	-	-	0,3
Diptera	-	0,23	0,7
Heteroptera	0,97	9,91	-
Homoptera	1,93	1,99	0,7
Hymenoptera	27,54	40,11	14,6
Lepidoptera	1,93	0,14	2,9
Neuroptera	-	0,05	-
Odonata	-	0,14	0,9
Orthoptera	22,7	16,21	66,4
Arachnida			
Araneae	24,64	4,58	0,9
Vertebrata			
Anura	-	-	0,2
Squamata	-	0,23	1,3
Passeriformes	-	-	0,3
Insectivora	-	0,05	0,3
Rodentia	-	-	0,9
Total de presas	207	2159	556

Como otros alcaudones del género *Lanius*, los dorsirrojos son capaces de almacenar presas, normalmente empalándolas en arbustos espinosos. Hernández (1995d) describe tal comportamiento para esta especie en León, dominando los insectos entre las presas almacenadas (96%, n=556), sobre todo ortópteros, himenópteros y coleópteros. La tasa de

almacenamiento aumentó al hacerlo el número de pollos por nido, almacenaron más presas durante las horas centrales del día (alta disponibilidad de presas), y la mayor utilización de las despensas sucedió en las siguientes 24 horas, especialmente al amanecer y al atardecer (alta demanda energética de los pollos). Usaron el 88% de las presas empaladas, y entre las no utilizadas sobresalieron, en contraste con su porcentaje de almacenamiento, orugas e himenópteros (*Bombus*) muy pilosos y escarabajos probablemente poco apetecibles (Meloidae). Un 6% de las presas fueron cleptoparasitadas por otras especies, sobre todo por avispa. Tendieron a no agrupar el alimento almacenado, con un número medio observado de presas guardadas a la vez en la misma despensa (arbusto) de 1,7 (máximo 7) y, en general, los almacenes se situaron cerca del nido (a menos de 50 m). Para la misma muestra de presas almacenadas (n=556), Hernández (1994b) analiza los métodos de sujeción empleados: el 95% de ellas se encontraron en arbustos espinosos (*Crataegus*, *Prunus*, *Rosa* y *Rubus*) y el resto en otras plantas leñosas y alambre de espino. Casi la totalidad de las presas almacenadas en plantas fueron empaladas (excepto un pájaro que fue colocado en una horquilla), sobre todo en espinas típicas (también pueden utilizar ramas). Las presas estaban mejor sujetas (completamente atravesadas) por las largas, delgadas y cilíndricas púas de *Crataegus* y *Prunus* (30-40% de los casos) que por las más cortas, comprimidas y anchas de *Rosa* y *Rubus* (0-10%). Esta dificultad les llevaba a preferir espinos y endrinos y a evitar rosas y zarzamoras como almacenes (Hernández, 1995d). Se ha propuesto que el origen de este comportamiento en los alcaudones es el empalamiento accidental de las presas al sujetarlas en horquillas para su mejor manejo, y que puede tener otras funciones además del almacenamiento con fines alimentarios, entre ellas el marcaje territorial, la selección sexual (atracción de hembras por los machos) y la disminución de la toxicidad de algunas presas pasado cierto tiempo después de su empalamiento (Yosef y Pinshow, 2005). En León, durante el cuidado de pollos y volanderos, ambos sexos pueden almacenar cantidades importantes de presas (Hernández, 1994c).

Biología de la reproducción

Emparejamiento

Es una especie monógama, con poliginia ocasional (Olsson, 2001), que permanece unida durante el periodo reproductor en el que es capaz de realizar puestas de reposición si es necesario. En general, la incubación corre por cuenta de la hembra quedando el macho a cargo de las labores de vigilancia y aporte de alimento. En ocasiones, a partir de julio, puede ser ayudado por otros machos no reproductores e incluso hembras que hayan perdido las puestas (Cramp y Perrins, 1993). El macho llega a las áreas de cría 1-3 días antes que la hembra y defiende activamente un territorio frente a otros machos. En el Valle de Atez (Navarra) los primeros machos llegaron el 28 de abril y las primeras hembras el 30 de abril. Por su parte, la fecha media (\pm DE) de llegada de los machos y el inicio del establecimiento de territorios fue el 15 ± 5 de mayo (n = 100) y la de las hembras el 17 ± 5 de mayo (n = 125) (Lizarraga, 2003). En León, Hernández (1993b) detectó la ocupación de los territorios de cría durante los seis primeros días de mayo, siendo los machos los primeros en ocuparlos. Una vez estabilizado el territorio y con la hembra ya presente, se ha visto que acosan a diferentes especies de aves, hasta del tamaño del mirlo común (*Turdus merula*) y la urraca (*Pica pica*). En estos casos particulares, los primeros pueden robar la comida de las despensas (Györfi, 1968 en Cramp y Perrins, 1993) y las segundas son, junto con otros córvidos, depredadoras de sus puestas o pollos (Lefranc, 1979 en Cramp y Perrins, 1993).

Tras la llegada del macho, este canta y realiza algunos vuelos de exhibición para atraer a las hembras. El cortejo visual consta de una serie de movimientos verticales y giros de la cabeza correspondidos por la hembra una vez se ha aproximado al macho. Las paradas nupciales suelen ser precedidas por una ceba de cortejo del macho a la hembra, y duran una media de 11 segundos (rango 4-30 s, n=14), según registró Hernández (1993b). Durante la construcción del nido continuaron las cebas de cortejo, pero no las paradas nupciales. Estos mecanismos de aislamiento reproductor no parecen ser suficientes para evitar su hibridación ocasional con otras especies (*Lanius senator*, *Lanius minor* y *Lanius cristatus*) y el cruce más frecuente con *Lanius isabellinus* en el extremo oriental de su área de distribución (Panov, 1983; Lefranc et al., 1989 en Cramp y Perrins, 1993; Lallemand y Riols, 2007).

Nido

La construcción del nido corre por cuenta de los dos sexos que se desplazan para buscar el material a 22 ± 24 m (n = 26) en el caso de los machos y a una distancia similar en el de las

hembras (23 ± 25 m, $n = 5$; Hernández, 1993b). En el Valle de Atez la construcción del nido se prolongó entre 4 y 5 días (variando entre 3 y 10 días, en función principalmente de la meteorología). Para las primeras puestas el tiempo medio invertido en la construcción del nido fue $4,9 \pm 1,6$ días ($n = 43$) y para las puestas de reposición $3,7 \pm 0,7$ días ($n = 22$). La etapa de construcción de los primeros nidos abarcó desde la primera decena de mayo hasta la primera decena de junio (Lizarraga, 2003). El nido está compuesto de un armazón externo de ramas, un forro interior compacto de raíces y ramitas y un cuenco construido de materiales vegetales finos y blandos, frecuentemente con musgo, plumón, plumas y pelos sobre el que descansarán los huevos.

Llopis et al. (2014) estudiaron el entorno inmediato de 26 nidos de alcaudones dorsirrojos en la Reserva de la Biosfera de Urdaibai (Bizkaia) durante la época de cría de 2012 y 2013. La zona está cubierta de prados, huertas y plantaciones de pinos y eucaliptos. Los alrededores de los nidos en un radio de 10 m estuvieron cubiertos de prados y pastos (64,9 % de la superficie; rango: 10,0-99,0) y setos (24,4%; rango 1,0-82,0) principalmente. Evitaron, en todo caso, los terrenos cultivados. En 18 nidos (69,2%) se registró la presencia de ganado en los alrededores durante el periodo de cría, un rasgo que los autores interpretan en términos de disponibilidad de alimento en la proximidad del nido (más insectos y más accesibles por la presencia de ganado y el pastado de la cubierta herbácea; ver Hábitat y Golawski y Golawska, 2008). En León, los usos del suelo en un radio de 150 m alrededor de 97 nidos estudiados por Hernández (1994a) estuvieron dominados (72,2%) por los ecotonos de los rebollares (*Quercus pyrenaica*), prados con setos (22,7%) y barbechos (3,1%). La presencia de algunos depredadores también parece determinar la ubicación de los nidos de estos alcaudones. Un estudio en un área agrícola de Suecia demostró que tendían a evitar las zonas ocupadas por urracas (*Pica pica*) y cornejas (*Corvus corone*), dos de sus principales depredadores de nidos (Roos y Pärt, 2004).

Los alcaudones dorsirrojos tienden a ubicar sus nidos en arbustos espinosos de porte medio (Tabla 3). La marcada selección hacia los arbustos espinosos parece una adaptación frente la depredación (véase Interacciones entre especies) (Farkas et al., 1997; Söderstrom et al., 1998; Tryjanowski et al., 2000). Los nidos de Navarra estudiados por Lizarraga (2003) se situaron a una altura media (\pm DE) de $1,25 \pm 0,46$ m ($n=224$) en arbustos de $2,20 \pm 0,46$ m ($n=177$) y a una profundidad media de la superficie de la planta de $0,42 \pm 0,22$ m ($n=177$). Los 26 nidos de Urdaibai estudiados por Llopis et al. (2014) se ubicaron en arbustos de $2,5 \pm 1,0$ m de altura media. En promedio, se situaron a $1,7 \pm 0,8$ m de altura desde el suelo y a $0,8 \pm 0,4$ m de distancia al borde exterior del arbusto. Los nidos del León se situaron sobre arbustos de $2,87 \pm 2,62$ m ($n=96$) donde ocuparon una altura media de $0,84 \pm 0,49$ m ($n=97$) y se ubicaron a $0,80 \pm 0,34$ m ($n=97$) del exterior del arbusto (Hernández, 1994a). En esta zona tienden a evitar la orientación noroeste, probablemente por estar más expuesta a los frentes lluviosos que llegan desde esa dirección.

Los 52 nidos medidos en León por Hernández (1993b) presentaron un diámetro medio (\pm DE) externo de $12,4 \pm 0,9$ cm, una altura externa de $8,7 \pm 1,0$ cm, y una cámara de incubación de diámetro $7,8 \pm 0,7$ cm y altura $4,8 \pm 0,8$ cm. Los nidos de Navarra estudiados por Lizarraga (2003) presentaron un diámetro medio (\pm DE) externo de $13,1 \pm 1,31$ cm ($n=166$), una altura externa de $8,73 \pm 1,53$ cm ($n=165$), y una cámara de incubación de diámetro $7,90 \pm 0,67$ cm ($n=166$) y altura $4,74 \pm 0,7$ cm ($n=164$). Las dimensiones de los 26 nidos de Urdaibai fueron: diámetro externo $14,6 \pm 1,4$ cm, altura de la estructura $8,4 \pm 1,2$ cm, diámetro de la cámara de incubación $8,2 \pm 1,0$ cm y altura de la cámara de incubación $4,8 \pm 1,2$ cm (Llopis et al., 2014). De media, los nidos de León pesaron $41,98 \pm 7,55$ g ($n=21$) (sin diferencias significativas entre primeras puestas y reposiciones), los de Navarra $42,12 \pm 10,41$ g ($n=198$) y los de Urdaibai $42,8 \pm 25,8$ g ($n=26$).

Tabla 3. Especies de árboles y arbustos donde se han encontrado nidos de alcaudón dorsirrojo en España.

	Pirineo de Navarra (Lizarraga, 2003)	Resto de Navarra (Lizarraga, 2003)	Urdaibai-Bizkaia (Llopis et al., 2014)	Río Torío - León (Hernández, 1994a)	Total (%)
<i>Rubus</i> spp.	11	119	24	43	197 (39,3)
<i>Prunus</i> spp.	2	111	1	4	118 (23,5)
<i>Crataegus</i> spp.	25	29	-	15	69 (13,8)
<i>Rosa</i> spp.	-	34	-	24	58 (11,6)
<i>Ligustrum vulgare</i>	1	10	-	2	13 (2,6)
<i>Cornus sanguinea</i>	-	12	-	-	12 (2,4)
<i>Buxus sempervirens</i>	12	-	-	-	12 (2,4)
<i>Adenocarpus</i> spp.	-	-	-	5	5 (1,0)
<i>Quercus</i> spp.	-	3	-	1	4 (0,8)
<i>Erica</i> spp.	-	-	-	3	3 (0,6)
<i>Corylus avellanus</i>	-	-	1	-	1 (0,2)
Otros	-	9	-	-	9 (1,8)
Total	51	327	26	97	501 (100)

Puesta, cebas, crecimiento de los pollos y éxito reproductor

En León, el periodo de reproducción del alcaudón dorsirrojo desde el comienzo de la construcción del nido hasta que los pollos salen de él empieza en mayo y termina a mediados de julio para las primeras puestas y comprende desde finales de mayo hasta mediados de agosto para las reposiciones (Hernández, 1993b). En esta misma zona, se ha observado que la duración de las diferentes fases de la reproducción parece reducirse en las puestas de reposición (Tabla 4). La fecha media de puesta hallada en el Valle de Atez fue el 2 de junio (n = 220). El periodo de puesta en este valle se extendió entre el 11 de mayo y el 6 de julio (Lizarraga, 2003).

La puesta oscila entre 3 y 7 huevos, si bien hay casos excepcionales de 2 huevos en puestas de reposición (Lizarraga, 2003). La media ponderada de 518 nidos de alcaudón dorsirrojo estudiados en Reino Unido, Francia, Rumanía y Finlandia fue de 4,88 huevos (Cramp y Perrins, 1993). El tamaño medio de la puesta (\pm DE) en el Valle de Atez (Navarra) fue de $5,08 \pm 0,95$ huevos (n=158) (Lizarraga, 2003). La puesta puede variar según años y condiciones ambientales. También suele decrecer a medida que avanza la estación de cría. Por ejemplo, la puesta media en una localidad alemana pasó de 6,05 huevos (n=22) en mayo, a 5,27 (n=48) en junio y 4,0 (n=8) en julio (Neuschulz, 1988 en Cramp y Perrins, 1993). En Navarra, según Lizarraga (2003), la puesta pasó de $5,51 \pm 0,78$ (n=75) huevos en mayo, a $4,85 \pm 0,82$ (n=75) huevos en junio y $3,60 \pm 0,97$ (n=10) huevos en julio. En León también se ha observado un proceso similar a lo largo de los meses (mayo $5,4 \pm 1,0$, n= 13; junio $5,0 \pm 0,9$, n= 8; julio $4,3 \pm 0,6$, n=3), considerando el año 1989 que ofrecía una mínima representación de nidos en los tres meses (Hernández, 1993b). Lizarraga (2003) señala la diferencia entre las primeras puestas ($5,38 \pm 0,85$, n=3) y las de reposición ($4,57 \pm 0,95$, n=60) en Navarra, algo también ilustrado por Hernández (1993b) para León (primeras puestas $5,5 \pm 1,0$, n=19; reposiciones $4,5 \pm 1,0$, n=18).

Tabla 4. Duración en días (media \pm DE) de las diferentes fases de la reproducción del alcaudón dorsirrojo en León (Hernández, 1993b).

	Construcción del nido	n	Incubación	n	Pollos en el nido	n
Año 1988						
Primera puesta	11,5 \pm 3,5	2	18,0 \pm 0,0	2	15,0 \pm 1,0	3
Reposición	8,3 \pm 0,6	3	17,3 \pm 0,6	3	14,0 \pm 0,7	5
Año 1989						
Primera puesta	10,7 \pm 1,5	4	17,6 \pm 0,9	5	14,0 \pm 0,8	4
Reposición	9,3 \pm 2,1	3	16,2 \pm 2,2	4	14,1 \pm 1,0	9

Los huevos tienen fondo siempre claro, con dominio del color crema y blanco (también los hay de tonos rosa, verde, amarillo, azul y otros; Hernández, 1993b). Presentan, además, una serie de manchas en el polo más ancho del huevo (casquete), una banda manchada transversal en la parte ancha (corona) sin cubrir el polo (Figura 4), o con más frecuencia casquete y corona a la vez (hay también otros patrones de coloración más minoritarios). Miden (media \pm DE) 2,19 \pm 0,08 cm (n=208) de longitud, 1,66 \pm 0,05 cm (n=208) de anchura y pesan 2,96 \pm 0,33 g (n=197) de peso, sin diferencias intermensuales significativas (Hernández, 1993b).

Los huevos son incubados por las hembras que permanecen quietas ante la presencia cercana de posibles depredadores. En León, se levantan a una distancia media (\pm DE) de 1 \pm 1 m (n=59) y abandonan el arbusto silenciosamente, aunque luego se paran a emitir reclamos de alarma con el macho a 30 o 40 m de distancia (Hernández, 1993b). Las hembras permanecen continuamente en el nido, con pequeños descansos de incubación que duran 5 \pm 2 minutos de media (n=8 descansos para dos nidos). Durante las fases de incubación y de pollos pequeños (todavía calentados por la hembra), tanto el macho, como la hembra en los descansos, pueden adoptar posturas crípticas (se agachan y se extienden a lo largo) si están cerca del nido y detectan a un depredador potencial acercándose a él (Hernández, 1993c). La incubación se inicia antes de que finalice la puesta con lo que, posteriormente, se dará una eclosión asincrónica que producirá pollos de diferentes edades en cada nido (Cramp y Perrins, 1993). Hernández (1993b) ha observado que las diferencias de peso entre los pollos durante el crecimiento son menores en las puestas menos numerosas, seguramente porque tales diferencias se compensan antes al competir menos por el alimento aportado por los adultos.

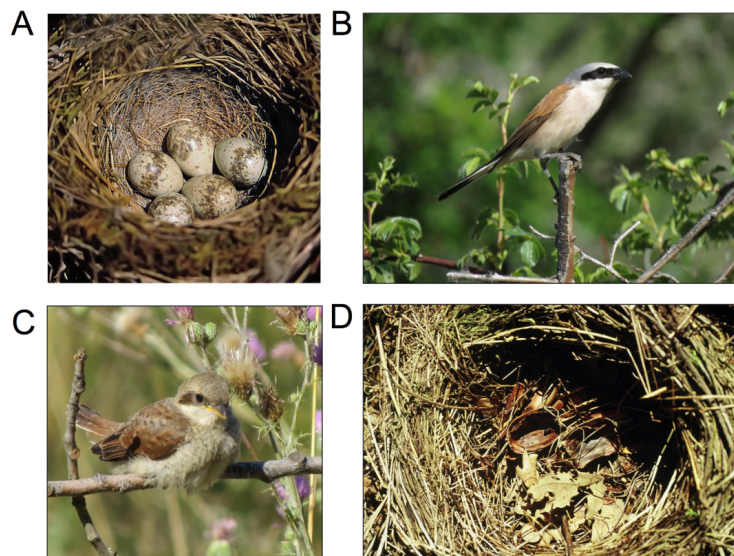


Figura 4. Huevos de alcaudón dorsirrojo en Navarra con la corona de manchas típica de la especie (A) y macho adulto posado sobre un rosal (B), uno de los arbustos espinosos seleccionados para la instalación del nido. Después de que los volanderos salen del nido (C), este puede ser utilizado por otras especies. En la foto (D) se observan los restos de una bellota comida por un roedor y uno de sus excrementos en un nido abandonado de León. Fotos: A. Lizarraga (A) y A. Hernández (B, C y D).

Los machos efectúan el mayor número de cebas desde el principio del aporte de alimento hasta pasados 6-8 días en que se incorpora la hembra tras dejar de sentarse sobre los pollos pequeños (en los primeros días los pollos todavía no regulan la temperatura de su cuerpo) (Cramp y Perrins, 1993; Lizarraga, 2003 para Navarra). En Navarra, aunque los machos efectuaron el 60% de las cebas, la participación de las hembras se igualó en la segunda mitad del periodo de estancia de los pollos en el nido. La distancia media al nido de las acciones de caza fue de 31 ± 29 m (n=15) en León, donde los alcaudones prepararon algunas presas antes de dárselas a los pollos: eliminaron las patas traseras de los ortópteros, las alas de las mariposas, los élitros de los coleópteros o los aparatos venenosos de algunos himenópteros (Hernández, 1993b). Luego, machos y hembras retiran las bolsas fecales de los pollos para dejar limpio el nido.

En Navarra (Lizarraga, 2003), el número medio (\pm DE) de visitas al nido por periodos de 15 minutos efectuado por los progenitores durante las cuatro primeras horas de la mañana osciló entre las $3,04 \pm 2,11$ (n=135) al principio de la ceba (días 3-5) y las $4,70 \pm 3,45$ (n=182) de los días finales (días 9-14). A su vez, el esfuerzo de ceba de la pareja reproductora vino muy condicionado por el número de pollos, con un progresivo incremento desde las $2,21 \pm 1,28$ visitas por 15 minutos (n= 93) en los nidos de dos pollos a $4,44 \pm 2,44$ (n= 73) visitas en los de seis pollos.

El estudio del crecimiento de los pollos en Navarra reveló que pesan unos 3 g al nacer, crecen rápidamente hasta el sexto día de edad, y presentan luego un crecimiento más gradual hasta el día 14 en que abandonan el nido pesando el 88% de los adultos (Figura 4). El ala de esos volantones mide el 56%, el culmen el 77% y el tarso el 100% del tamaño observado en los adultos (Lizarraga, 2003). Hernández (1993b) ha estudiado el crecimiento de los pollos en León (Tabla 5). Describe, además, otros cambios a lo largo de su desarrollo: abren los ojos a los 3-4 días y a los 11 se aprecia ya la pupila; el color de la cavidad bucal es primero amarilla, a los 2 días se vuelve naranja para, finalmente, terminar naranja-amarillenta; el pico cambia el color del culmen desde amarillo pálido (hasta los 3 días) a gris-oliváceo oscuro a los 9 y presenta vestigios del diente de eclosión mientras están en el nido; los tarsos son naranja pálido (1 día), naranja-rosáceo (2-4 días), rosa pálido (5-6 días), gris hueso (8-9 días) y gris azulado (desde los 10 días); finalmente, tras nacer prácticamente desnudos, aparecen los cañones de las plumas a los 4 días excepto pteryla capitalis, a los cinco surgen las plumas excepto en pteryla alaris y caudalis y aparecen los cañones en pteryla capitalis, y desde el día 6 el emplumado es total. En León, los pollos tienden a abandonar el nido hacia los 14-15 días de edad, pero pueden hacerlo a partir de los 8 días si hay un peligro inminente.

Tabla 5. Crecimiento con la edad de la masa corporal (g) y de las medidas (mm) corporales (media \pm DE, n) de los pollos de alcaudón dorsirrojo (según Hernández, 1993b).

Días	Masa corporal	Tarso	Culmen	Tercera primaria	Rectriz central
1	3,97 \pm 0,93, 3	7,27 \pm 0,91, 3	4,40 \pm 0,56, 3	0,00 \pm 0,00, 3	0,00 \pm 0,00, 3
2	7,77 \pm 0,61, 9	11,33 \pm 0,78, 9	5,97 \pm 0,46, 9	0,00 \pm 0,00, 9	0,00 \pm 0,00, 9
3	7,90 \pm 1,82, 5	11,46 \pm 1,71, 5	6,00 \pm 0,56, 5	0,00 \pm 0,00, 5	0,00 \pm 0,00, 5
4	9,82 \pm 1,34, 5	13,52 \pm 1,23, 5	6,82 \pm 0,33, 5	0,10 \pm 0,07, 5	0,00 \pm 0,00, 5
5	14,98 \pm 1,22, 4	17,38 \pm 0,57, 4	8,12 \pm 0,38, 4	1,95 \pm 0,61, 4	0,12 \pm 0,05, 4
6	16,26 \pm 2,08, 7	18,77 \pm 1,30, 7	8,14 \pm 0,48, 7	3,19 \pm 1,79, 7	0,61 \pm 0,56, 7
7	16,90 \pm 1,80, 3	18,80 \pm 0,90, 3	8,40 \pm 0,52, 3	5,23 \pm 2,91, 3	0,77 \pm 0,67, 3
8	21,35 \pm 0,35, 2	21,80 \pm 0,14, 2	-	9,20 \pm 0,85, 2	2,60 \pm 0,00, 2
9	22,40 \pm 2,66, 5	-	9,03 \pm 0,40, 7	14,64 \pm 3,80, 5	5,76 \pm 2,50, 5
10	24,93 \pm 1,44, 3	23,65 \pm 1,24, 8	9,47 \pm 0,29, 3	16,70 \pm 3,16, 3	6,53 \pm 2,25, 3
11	25,80 \pm 1,25, 5	-	9,78 \pm 0,33, 5	23,92 \pm 2,79, 5	12,38 \pm 2,40, 5
12	26,60 \pm 0,71, 2	25,20 \pm 1,28, 7	9,95 \pm 0,07, 2	24,75 \pm 2,62, 2	12,60 \pm 3,25, 2

La supervivencia de los pollos en el nido varía mucho según las circunstancias. Influye el clima, la acción humana y la depredación (sobre todo por córvidos). La media ponderada de 1857

huevos puestos y posteriormente controlados en Reino Unido, Francia y Rumanía dio un 67,04 % de pollos volados (Cramp y Perrins, 1993). En la revisión de Hemerik et al. (2015) sobre 18 poblaciones europeas (ninguna ibérica) se registra un éxito medio de 2,82 pollos por puesta (n=17, rango 1,3-6,7) lo que supone un porcentaje de supervivientes del 64,81% (n=16, rango 42-83). Por lo que concierne a España, en León se estimó un porcentaje de puestas con éxito (vuela al menos un pollo) que varió entre el 44 y el 60%, y un porcentaje de pollos volados con respecto al total de huevos puestos que osciló entre el 37 y el 60%, considerando en esas variaciones distintos años y distinguiendo entre primeras puestas y reposiciones (Hernández, 1993b). En esta zona, considerando 40 puestas totales sin éxito, el fracaso reproductor estuvo principalmente condicionado por la acción de los depredadores sobre huevos y pollos (42,9-66,7%, según años y primeras puestas/reposiciones) y el abandono del nido por los adultos (33,3-57,2%), asumiendo que a veces es difícil distinguir entre ambas causas (por ejemplo, un nido considerado depredado pudo ser antes abandonado por meteorología adversa). En Navarra, el porcentaje de puestas con éxito ascendió al 67,1% con fuertes oscilaciones interanuales, el éxito reproductor medio a $2,9 \pm 2,2$ pollos por puesta y el 67,2% de los 125 nidos fracasados lo fueron por acción de los depredadores (ver el apartado sobre las interacciones entre especies), observándose una mayor incidencia durante la fase de alimentación de los pollos en el nido (las cebas son muy ruidosas y detectables) que durante la puesta e incubación (Lizarraga, 2003).

En León, se observó división de la prole (una parte de los jóvenes va con el macho y la otra con la hembra, por separado) desde el noveno día después de salir del nido, y el periodo de dependencia, es decir, de acompañamiento por los adultos, osciló entre los 28 y los 40 días desde la salida del nido (Hernández, 1993b). En cambio, en Navarra el periodo de dependencia fue de $19,7 \pm 6,6$ días (n = 20).

Interacciones entre especies

Los alcaudones dorsirrojos, más allá de sus acciones de caza (véase Ecología trófica), mantienen interacciones agresivas variadas con otras especies de aves. Hernández (1993d) ha computado que el 16,3% de los 92 ataques llevados a cabo por los alcaudones dorsirrojos de León iban dirigidos a especies de tamaño similar o mayor al suyo, principalmente *Cuculus canorus* y *Pica pica*, potencialmente peligrosas para su puesta y pollada. El grueso de los ataques los recibieron pequeños pájaros a los que desplazaban de sus posaderos, siendo normalmente muy breves sin persecución o con persecución corta sin intención de captura, y sólo en el 7,6% de los casos demostraron propósito de captura incluyendo un único caso exitoso (un macho capturó un joven de *Sylvia borin*). Los intentos infructuosos de captura fueron hacia *Lullula arborea*, *Sylvia communis*, *Linaria cannabina* y *Serinus serinus*. Este autor apunta, además, que los alcaudones reales y comunes pueden desplazar al dorsirrojo de los posaderos.

Estrategias antidepredatorias

En un estudio realizado en la República Checa se observó que la intensidad de la defensa de los nidos ante modelos artificiales de diferentes depredadores de pollos (*Garrulus glandarius* y *Pica pica*) y adultos (*Accipiter nisus* y *Falco tinnunculus*) varió según el momento de la cría. La defensa, que incluyó el contacto directo de los dos sexos con los potenciales depredadores, fue mucho mayor en la fase de pollos que en la de huevos. Este patrón fue interpretado como una respuesta a la mayor vulnerabilidad de los pollos por su alta detectabilidad al ser alimentados por los padres (Strnadová et al., 2018).

Depredadores

Los depredadores producen pérdidas de huevos y pollos en los nidos (ver Puesta y éxito reproductor). Estudios en Reino Unido (Ash, 1970 en Cramp y Perrins, 1997) atribuían a los depredadores el 38% de las pérdidas (córvidos, *Natrix helvetica* y roedores del género *Apodemus*), el 20% a las interferencias humanas (como el robo de huevos) y el resto a la meteorología y causas menores y desconocidas. En Francia, el 60% de las pérdidas fueron debidas a los córvidos (*Pica pica* y *Garrulus glandarius*), el 12 % a otros depredadores (*Mustela nivalis* y *Mustela erminea*, *Vulpes vulpes*, *Natrix helvetica*), el 8% a interferencias humanas y el

resto a la meteorología (Lefranc, 1979 en Cramp y Perrins, 1993). En Rumanía, el 40% de las pérdidas fueron debidas a interferencias humanas, el 8% a comadrejas y armiños (género *Mustela*), el 22% a *Corvus corone*, el 9% a *Pica pica* y el 5% a *Muscardinus avellanarius* (Korodi, 1969 en Cramp y Perrins, 1993). Entre los depredadores del alcaudón dorsirrojo en España se cita el Halcón peregrino (*Falco peregrinus*) (Zuberogoitia, 2016) y el Gavilán común (*Accipiter nisus*) (Hernández, 2018).

Parásitos y patógenos

Hemoparásitos

No hay datos ibéricos. En 172 alcaudones adultos reproductores de la República Checa, se encontró que *Haemoproteus lanii* era el parásito más común (72,7%), y que la prevalencia de otros parásitos era más baja: *Plasmodium* sp. (2,8%), *Leucocytozoon* sp. (2,8%), *Trypanosoma* sp. (10,4%) y *Aproctella stoddardi* (6,8%) (Votýpka et al., 2003). Como revisan los autores, estos resultados concuerdan bien con estudios previos donde se había observado que el género *Haemoproteus* era el parásito más frecuente en esta especie. La prevalencia no varió entre sexos y no se detectó un efecto claro sobre la reproducción de estas aves. Se observó, sin embargo, que las hembras infectadas por *Haemoproteus lanii* se reproducían más tarde, aunque no diferían en condición corporal y puesta. Los machos infectados tenían más melanina en las plumas de la cola que los no infectados, un patrón a estudiar si se considera que la melanina implica unos costos adicionales de síntesis y se interpreta como una señal de buena condición física (Votýpka et al., 2003). Sin embargo, en un alcaudón dorsirrojo capturado en las costas rusas del Mar Báltico en 2010 se ha descrito *Plasmodium homocircumflexum*, una nueva especie de malaria aviar con efectos letales sobre las aves al producir anemia y otros problemas (Palinauskas et al., 2015; Ilgūnas et al., 2016).

Helmintofauna

No hay datos ibéricos. Hromada et al. (2000) han revisado la helmintofauna de esta especie encontrando la presencia de trematodos (*Brachylecithum asovi*, *B. laniicola*, *Laterotrema vexans*, *Leucochloridium cyanocittae*, *Lyperosomum collurionis*, *Plagiorchis loossi*, *P. maculosus*, *Prosthogonimus cuneatus*, *P. ovatus*, *Skrjabinus skrjabini*, *Strigea sphaerula*), cestodos (*Anomotaenia borealis*, *Biuterina colluriones*, *Deltokeras granatensis*, *Dictyuterina cholodkowskii*, *Passerilepis crenata*, *P. passeris*, *Paruterina parallelepipedata*, *P. purpurata*), nematodos (*Acuaria cordata*, *Diplotriaeana tridens*, *Hadjelia truncata*, *Oxyspirura petrowi*, *Parhamatospiculum cylindricum*, *Splendidofilaria pawlowskyi*, *S. travassosi*, *Syngamus trachea*, *Viguiera euryoptera*) y acantocéfalos (*Polymorphus contortus*). Se han encontrado también quistes del trematodo *Collyriclum faba* en la piel de alcaudones de la República Checa e Israel (Osoba et al., 2018). Los alcaudones son infectados, según grupos y especies de parásitos, en la piel, estómago, intestino, vesícula biliar y corazón.

Ectoparásitos

No hay datos ibéricos. Se han encontrado las siguientes especies de ácaros asociados al plumaje de los alcaudones dorsirrojos: *Brachychthonius berlesei*, *Camisia* sp., *Tectocephus velatus*, *Oppia* sp., *Oppiella nova*, *Nothrus silvestris*, *Trhypochthonius tectorum*, *Carabodes areolatus*, *Tectocephus velatus*, *Zygoribatula exilis*, *Parachipteria punctata* (Krivolutsky y Lebedeva, 2004).

Fauna asociada al nido

En un estudio realizado durante 1997-1998 sobre 28 nidos de Polonia (Tryjanowski et al., 2001) se detectaron 54 especies de invertebrados para un total de 2436 individuos recolectados. Los grupos más abundantes fueron los ácaros gamásidos (1303 individuos con, por lo menos, 23 especies entre las que destacaban *Proctofaelaps pygmaeus*, *Parasitus fimetorum*, *Trichouropoda ovalis*, *Alliphis siculus*, etc.) y oribátidos (920 individuos con al menos 21 especies, abundando *Chamobates voigtsi*, *Zygoribatula exilis*, *Trichoribates novus*, *Oribatella berlesei*, *Ceratoppia quadridentata*, etc.). Entre todos los artrópodos detectados, solo el díptero *Protocalliphora azurea* se conoce como parásito de las aves. Las otras especies eran saprófagas, fitófagas, consumidoras de hongos y depredadores de otros invertebrados, como las polillas y escarabajos. Algunos ácaros encontraron en el nido alimento (materia orgánica de los desechos) y lugares adecuados para la reproducción. Se supone que los artrópodos podrían haber sido introducidos en los nidos junto con el material de construcción o la comida

para los pollos. Kristofík et al. (2002) obtienen resultados diferentes, en parte debidos a las técnicas de análisis. Estos autores revisan en la literatura la presencia de pulgas en los nidos de estos alcaudones (*Dasypsyllus gallinulae*, *Ceratophyllus garci*, *C. gallinae*, *C. fringillidae*, *C. borealis*, *C. hirundinis*, *Monophysullus sciurorum*) y aportan datos de la entomofauna de 71 nidos de Eslovaquia. Entre los ácaros dominaba la especie hematófaga *Ornithonyssus sylviarum*, detectándose también la presencia de *Dermannyssus hirundinis*, *Paragarmanis dentritica* y *Pergamassus crassipes*, entre otros. El 50% de los nidos presentaron coleópteros de 44 especies diferentes. Destacaron por su prevalencia las especies *Haploglossa puncticollis* (estafilínido) y *Sitona lineatus* (curculiónido). Además, en once nidos se encontraron pseudoescorpiones (*Neobissium sylvaticum* y *Dactilocherifer latreillei*).

Con respecto a la Península Ibérica, se extrajeron e identificaron los invertebrados de 32 nidos de alcaudón dorsirrojo, después de ser usados por las aves, procedentes del valle del río Torío (León) (Vidal, 1995; Hernández et al., 1998). De un total de 1660 individuos, el 66,3% eran insectos, el 28,6% arácnidos (arañas y ácaros), el 4,8% miriápodos (diplópodos) y el 0,06% crustáceos (un isópodo). Se identificaron 14 órdenes de insectos, entre los que destacaron por su abundancia los psicópteros (comedores de hongos, líquenes y plantas secas) (19,3% del total de invertebrados) y los coleópteros (adultos y larvas) (18,2%), seguidos de los lepidópteros (larvas y pupas) (8,7%). Los coleópteros eran saprófagos, fitófagos o depredadores. También habitaban los nidos colémbolos, himenópteros, hemípteros, dípteros, rafidiópteros, dermápteros, dictiópteros, homópteros, tisanópteros y sifonápteros (pulgas). Las arañas, depredadoras, eran típicas del suelo o vegetación baja. Los ácaros eran ectoparásitos obligados, depredadores de vida libre o saprófagos. El pequeño diplópodo *Polyxenus lagurus*, típico del humus y el musgo, se encontró con cierta frecuencia en los nidos, seguramente porque los alcaudones dorsirrojos utilizan mucho musgo en su construcción. Un colémbolo extraído de uno de los nidos resultó ser una especie nueva: *Entomobrya leonensis* (Jordana y Baquero, 2005).

Los nidos de los alcaudones dorsirrojos también pueden servir como refugio y lugar de acopio y procesado de alimentos para ciertos micromamíferos, tal y como ha sido descrito por Hernández (1994d) en León (ver Figura 4D en Biología de la reproducción). El 80% de los nidos observados (52 de 65) mostraban señales de utilización por roedores en otoño. La mayoría de los nidos usados parecieron ser ocupados por *Apodemus sylvaticus* (el 96% de ellos), con una menor presencia de *Eliomys quercinus*. Además de excrementos típicos de roedores, los nidos albergaban frutos y semillas de *Rubus*, *Rosa*, *Crataegus* y *Quercus pyrenaica* transportados por estos animales, algunos almacenados enteros y otros ya trabajados. Un nido de alcaudón dorsirrojo ya no utilizado por las aves, ubicado en un rosal silvestre a un metro del suelo, fue ocupado en agosto al menos durante 11 días seguidos por una hembra de lagarto verdinegro *Lacerta schreiberi* que subía a él al atardecer y lo abandonaba a primeras horas de la mañana, utilizándolo aparentemente de dormitorio (Hernández, 1992).

Actividad

Hernández (1993b) ha descrito los patrones de actividad de la población de alcaudones dorsirrojos reproductores en León, una especie diurna que depende de la captura visual de los invertebrados activos para alimentarse. Tras llegar a las áreas de cría, se inician los cortejos. Los machos intensifican sus paradas nupciales y cebas de cortejo por la mañana y por la tarde, siendo menos frecuentes al amanecer y horas centrales, mientras que la actividad de captura e ingestión de presas tiene un patrón inverso en esos días. La construcción de los nidos se realiza sobre todo por las mañanas (entre las 8 y 10 horas solares) para incrementar posteriormente la actividad cazadora. Finalizada la incubación e incorporada la hembra a las actividades de ceba (ver Biología de la reproducción), ambos sexos aportan presas a las polladas, con máxima actividad durante la mañana y última hora de la tarde y actividad más ocasional en las horas centrales del día y media tarde. Al salir del nido, los jóvenes son cebados hasta 14 días después, a lo largo de todo el día, algo menos al amanecer, de forma que cada uno es alimentado a intervalos de 15 minutos aproximadamente (Hernández, 1993b).

Territorio

En las áreas de cría, el alcaudón dorsirrojo se comporta como una especie territorial. La media del tamaño de los territorios en varios países de Europa (Suecia, Polonia, antigua Checoslovaquia, Francia e Inglaterra) es de 1,5-1,6 ha (rango: 0,25-6,0 ha) (Cramp y Perrins, 1993), en coincidencia con lo estimado en León (Hernández, 1994a). El tamaño medio (\pm DE) de los territorios en Navarra fue de $0,785 \pm 0,265$ ha ($n = 71$; Lizarraga, 2003). En él realiza las actividades de cortejo, alimentación y cría. Estos tamaños pueden aumentar en terrenos más pobres en alimento o para aquellos machos territoriales sin pareja que no centran su actividad alrededor de un nido (Panov, 1983 en Cramp y Perrins, 1993). En zonas de alta densidad, los nidos pueden encontrarse muy próximos (20-30 m), aunque las parejas mantengan sus propias áreas de caza (Lefranc, 1979 en Cramp y Perrins, 1993). En León, Hernández (1994a) registra distancias medias entre nidos/territorios desde 64 m en algunas campiñas hasta 1230 m en zonas dominadas por agricultura intensiva. Lizarraga (2003) ha reflejado también una variación significativa del tamaño de los territorios en Navarra donde las áreas de mayores densidades tienden a presentar territorios de menor tamaño. Esta variabilidad del tamaño de los territorios hace que su densidad oscile mucho (ver Hábitat).

La ubicación de los nidos en el territorio de cría varió poco con las puestas de reposición en León, donde Hernández (1993b) encontró distancias medias (\pm DE) de 19 ± 17 m ($n = 12$) entre las primeras puestas y las primeras reposiciones, de 34 ± 24 m ($n=5$) entre las primeras y segundas reposiciones, y de 38 ± 26 m ($n=5$) entre primeras puestas y segundas reposiciones, con solo un caso donde la puesta y sus dos siguientes reposiciones tuvieran lugar en el mismo arbusto. En esta misma zona, la distancia media entre nidos de primera puesta localizados en el mismo territorio en 1988 y 1989 fue de 15 ± 16 m ($n=28$), ubicándose el 39,3% de las veces en el mismo arbusto.

Patrón social y comportamiento

Son aves territoriales y solitarias durante la época de la reproducción. Hernández (1993b) registró 25 interacciones agresivas intra-específicas a lo largo del periodo reproductor: 52% entre machos, 28% de macho a hembra, 8% de macho a joven, 4% entre hembras, 4% de hembra hacia macho y 4% de hembra hacia joven. Finalizada la reproducción, los jóvenes son cebados y protegidos por los adultos. Como se ha indicado en Emparejamiento (Biología de la reproducción), en estas actividades otros adultos que hayan perdido las puestas pueden colaborar. Este cuidado por parte de los adultos se reduce notablemente a los 10 días desde la salida del nido, y a los 15 días los jóvenes ya reaccionan habitualmente volando (no introduciéndose en la vegetación) ante la presencia de un depredador. Los adultos reclaman insistentemente y mueven el cuerpo y la cola a corta distancia del depredador siempre que no se trate de un gavilán. Entonces, adultos y jóvenes se ocultan entre la vegetación. Posteriormente, se disgregan los grupos familiares, pero pueden verse reuniones de hasta 5-6 jóvenes, a veces procedentes de polladas distintas, a distancias del nido progresivamente mayores (hasta 175-350 m entre los 25 y 40 días después de salir de él), antes de ya no ser vistos en el área de estudio, probablemente por haber iniciado una dispersión de mayor alcance o la migración postnupcial (Hernández, 1993b). Fuera del periodo reproductor, en sus cuarteles de invernada, tienden a ser menos territoriales pudiendo agruparse en determinadas áreas de alimentación (Cramp y Perrins, 1993).

Bibliografía

Araújo, M. B., Guilhaumon, F., Rodrigues Neto, D., Pozo Ortego, I., Gómez Calmaestra, R. (2011). *Impactos, vulnerabilidad y adaptación de la biodiversidad española frente al cambio climático. 2. Fauna de vertebrados*. Dirección general de medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid.

Arcas, J. (1998). Datos sobre la dieta del alcaudón dorsirrojo (*Lanius collurio* L.) en Orense (Galicia, noroeste de España). *Ardeola*, 45: 69-71.

Ash, J. S. (1970). Observations on a decreasing population of Red-backed Shrikes. *British Birds*, 63: 185-205, 225-238.

Bernis, F. (1971). *Aves migradoras ibéricas. Vol. II*. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.

- BirdLife International (2015). *European Red List of Birds*. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.
- BirdLife International (2017a). *Lanius collurio* (amended version of 2016 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T22705001A110988087. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-1.RLTS.T22705001A110988087.en>.
- BirdLife International (2017b). *European birds of conservation concern: populations, trends and national responsibilities*. BirdLife International, Cambridge.
- Bruderer, B. (2007). Notes on the moult of red-backed shrikes (*Lanius collurio*) in their non-breeding range. *Journal of Ornithology*, 148: 557-561.
- Bruderer, B., Bruderer, H. (1993). Distribution and habitat preference of Redbacked Shrikes *Lanius collurio* in southern Africa. *Ostrich*, 64: 141-147
- Cramp, S., Perrins C. M. (1993). *Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa, vol. VII*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Donald, P. F., Green, R. E., Heath, M. F. (2001). Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268: 25-29.
- Fombellida, I. (2005). Muestreo de la población de alcaudón dorsirrojo (*Lanius collurio*) en Cervera de Pisuerga (Palencia, N de España), verano de 2000. Pp. 297-302. En: Jubete, F. (Ed.). *Anuario ornitológico de Palencia (1998-2001)*. Asociación de Naturalistas Palentinos, Palencia.
- Gates, J. E., Gysel, L. W. (1978). Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology*, 59: 871-883.
- Golawski, A., Golawska, S. (2008). Habitat preference in territories of the Red- Backed Shrike *Lanius collurio* and their food richness in an extensive agriculture landscape. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 54: 89-97.
- Goller, M., Shizuka, D. (2018). Evolutionary origins of vocal mimicry in songbirds. *Evolution Letters*, 2: 417-426.
- Györfi, S. (1968). Beiträge zur Ökologie des Neuntöters (*Lanius collurio* L.). *Aquila*, 75: 179-192.
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmands, W., Müller, A., Sumser, H., Hörrén, T. Goulson, D., de Kroon, H. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS One*, 12: e0185809.
- Harrison, X. A., Blount, J. D., Inger, R., Norris, D. R., Bearhop, S. (2011). Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology*, 80: 4-18.
- Hemerik, L., Geertsma, M., Waasdorp, S., Middelveld, R. P., van Kleef, H., Klok, T. C. (2015). Survival, reproduction, and immigration explain the dynamics of a local Red-backed Shrike population in the Netherlands. *Journal of Ornithology*, 156: 35-46.
- Hernández, A. (1992). *Lacerta schreiberi* using a *Lanius collurio* nest as a sleeping site. *Amphibia-Reptilia*, 13: 79-80.
- Hernández, A. (1993a). Dieta de los pollos de tres especies simpátricas de alcaudones (*Lanius* spp.): variaciones con la edad, estacionales e interespecíficas. *Doñana Acta Vertebrata*, 20: 145-163.
- Hernández, Á. A. (1993b). Estudio comparado sobre la biología de la reproducción de tres especies simpátricas de alcaudones (real *Lanius excubitor*, dorsirrojo *L. collurio* y común *L. senator*). *Doñana Acta Vertebrata*, 20: 179-250.
- Hernández, A. (1993c). Las posturas crípticas del alcaudón dorsirrojo *Lanius collurio* L. como defensa del nido. *Doñana Acta Vertebrata*, 20: 69-73.

- Hernández, A. (1993d). Acerca del significado de los ataques de alcaudones *Lanius* spp. sobre aves. *Doñana Acta Vertebrata*, 20: 255-259.
- Hernández, A. (1994a). Selección de hábitat en tres especies simpátricas de alcaudones (real, *Lanius excubitor* L., dorsirrojo, *Lanius collurio* L. y común, *Lanius senator* L.): segregación interespecífica. *Ecología*, 8: 395-413.
- Hernández, A. (1994b). Métodos de sujeción utilizados por dos especies de alcaudones (*Lanius excubitor* y *L. collurio*) para almacenar alimento. *Doñana Acta Vertebrata*, 21: 143-151.
- Hernández, A. (1994c). Almacenamiento de alimento por el alcaudón dorsirrojo *Lanius collurio*: observaciones sobre el papel de machos y hembras. *Butlletí GCA*, 11: 65-67.
- Hernández, A. (1994d). Micromamíferos utilizando nidos abandonados de aves como almacenes de alimento y lugares-comedor. *Doñana Acta Vertebrata*, 21: 186-193.
- Hernández, A. (1995a). Comportamiento de caza del alcaudón dorsirrojo en verano: variación en el método y en la frecuencia de ataques durante el día, y relación con la disponibilidad de presas. *Ardeola*, 42: 91-95.
- Hernández, A. (1995b). Descripción de las egagrópilas de tres especies de alcaudones (real *Lanius excubitor* L., dorsirrojo *Lanius collurio* L. y común *Lanius senator* L.). *Ecología*, 9: 435-440.
- Hernández, A. (1995c). Depredación sobre anfibios, reptiles y aves por tres especies de alcaudones *Lanius* spp. en el noroeste de la Península Ibérica. *Ecología*, 9: 409-415.
- Hernández, A. (1995d). Temporal-spatial patterns of food caching in two sympatric shrike species. *The Condor*, 97: 1002-1010.
- Hernández, A. (1996). Prédation de la Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* sur des micro-mammifères. *Alauda*, 64: 368-369.
- Hernández, A. (1999a). La migración de los alcaudones *Lanius* spp. en la Península Ibérica. *Ecología*, 13: 289-302.
- Hernández, A. (1999b). Tres métodos para el estudio de la dieta de los alcaudones (*Lanius* spp.): ventajas e inconvenientes. *Chioglossa*, 1: 87-93.
- Hernández, A. (2003). Alcaudón Dorsirrojo *Lanius collurio*. Pp. 530-531. En: Martí, R., Del Moral, J. C. (Eds.). *Atlas de las Aves Reproductoras de España*, Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Hernández, A. (2018). Diet of Eurasian Sparrowhawks in a Northwest Iberian hedgerow habitat throughout the year. *Ornithological Science*, 17: 95 – 101.
- Hernández, A., Purroy, F. J., Salgado, J. M. (1993). Variación estacional, solapamiento interespecífico y selección en la dieta de tres especies simpátricas de alcaudones (*Lanius* spp.). *Ardeola*, 40: 143-154.
- Hernández, A., Vidal, E. M., Régil, J. A. (1998). Los nidos de las aves: ¿solo para sus huevos y pollos? *Quercus*, 152: 30-37.
- Höpfner, E. (1989). Zur Sitzwarte des Neuntötters. *Falke*, 36: 215-219.
- Hromada, M., Dudióák, V., Yosef, R. (2000). An inside out perspective of the true shrikes—a review of the helminthofauna. *Ring*, 22: 185-204.
- Ilgūnas, M., Bukauskaitė, D., Palinauskas, V., Iezhova, T. A., Dinhopl, N., Nedorost, N., Weissenbacher-Lang, C., Weissenböck, H., Valkiūnas, G. (2016). Mortality and pathology in birds due to *Plasmodium (Giovannolaia) homocircumflexum* infection, with emphasis on the exoerythrocytic development of avian malaria parasites. *Malaria Journal*, 15: 256. <https://doi.org/10.1186/s12936-016-1310-x>.

- Jakober, H., Stauber, W. (1980). Flügellängen und Gewichte einer südwestdeutschen Population des Neuntöters (*Lanius collurio*) unter Berücksichtigung der geschlechtsspezifischen Arbeitsteilung während der Brutperiode. *Vogelwarte*, 30: 198-208.
- Jordana, R., Baquero, E. (2005). A proposal of characters for taxonomic identification of *Entomobrya* species (Collembola, Entomobryomorpha), with description of a new species. *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz*, 76: 117-134.
- Karger, D. N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., Zimmermann, N. E., Linder, H. P., Kessler, M. (2017a). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4: 170122.
- Karger, D. N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., Zimmermann, N. E., Linder, H. P., Kessler, M. (2017b). Data from: Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Dryad Digital Repository*. <https://doi.org/10.5061/dryad.kd1d4>
- Korodi, J. G. (1969). Beiträge zur Kenntnis der Brutbiologie und Brutnahrung des Neuntöters. *Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden* 30: 57-82.
- Kristofík, J., Zbysek, S., Masan, P. (2002). Arthropods (Pseudoscorpionida, Acari, Coleoptera, Siphonaptera) in the nests of red-backed shrike (*Lanius collurio*) and lesser grey shrike (*Lanius minor*). *Biologia Bratislava* 57: 603-613.
- Krivolutsky, D. A., Lebedeva, N. V. (2004). Oribatid mites (Oribatei) in bird feathers: Passeriformes. *Acta Zoologica Lituanica*, 14: 19-38.
- Lallemant J. J., Riols R. (2007). Observations sur un couple mixte Pie-grièche écorcheur x Pie-grièche à tête rousse dans le Puy-de-Dôme, en juin-juillet 2007. *Le Grand Duc*, 71: 45-46.
- Lefranc, N. (1979). Contribution à l'écologie de la Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* L. dans les Vosges moyennes. *Oiseaux R.F.O.*, 49: 245-298.
- Lefranc, N., Boët, M., Boët, M. (1989). Observations de couples mixtes *Lanius senator* / *Lanius collurio* en France. Brève synthèse des cas d'hybridation connus chez les Laniidae d'Europe. *Alauda*, 57: 109-118.
- Lizarraga, A. (2003). *Ecología reproductiva del alcaudón dorsirrojo (Lanius collurio L.) en Navarra*. Tesis Doctoral. Universidad de Navarra, Pamplona.
- Llopis, F., Galarza, A., Arizaga, J. (2014). Características y localización del nido del alcaudón dorsirrojo *Lanius collurio* L., 1758 en un paisaje de campiña en la costa vasca. *Munibe*, 62: 103-115.
- Madroño, A., González, C., Atienza, J. C. (Eds.) (2004). *Libro rojo de las aves de España*. Dirección General para la Biodiversidad - SEO/Birdlife, Madrid.
- Martí, R., del Moral, J. C. (Eds.) (2003). *Atlas de las Aves reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Navarro, L. M., Pereira, H. M. (2012). Rewilding abandoned landscapes in Europe. *Ecosystems*, 15: 900-912.
- Neuschulz, F. (1988). Zur Synökologie von Sperbergrasmücke *Sylvia nisoria* (Bechst., 1975) und Neuntöter *Lanius collurio* (L., 1758). *Luchow-Dannenberger Orn. Jber.*, 11: 1-234.
- Olsson, V. (2001). Polygyny in the Red-backed Shrike *Lanius collurio*. *Ornis Svecica*, 11: 97-99.
- Osoba, V., Sedláček, J., Hanzlíková, M., Literák, I. (2018). Collyriclosis in Red-backed shrikes *Lanius collurio* from Israel and Czech Republic. *Helminthologia*, 55: 173-176.
- Palinauskas, V., Žiegytė, R., Ilgūnas, M., Iezhova, T. A., Bernotienė, R., Bolshakov, C., Valkiūnas, G. (2015). Description of the first cryptic avian malaria parasite, *Plasmodium homocircumflexum* n. sp., with experimental data on its virulence and development in avian hosts and mosquitoes. *International Journal for Parasitology*, 45: 51-62.

- Panov, E. N. (1983). *Die Würger der Paläarktis. Gattung Lanius*. Die Neue Brehm Bücherei. Wittenberg Lutherstadt, Ziemsen.
- Pârâu, L. G., Frias-Soler, R. C., Wink, M. (2019). High genetic diversity among breeding Red-Backed Shrikes *Lanius collurio* in the Western Palearctic. *Diversity*, 11: 31; doi:10.3390/d11030031
- Pedersen, L., Fraser, K. C., Kyser, T. K., Tøttrup, A. P. (2016). Combining direct and indirect tracking techniques to assess the impact of sub-Saharan conditions on cross-continental songbird migration. *Journal of Ornithology*, 157: 1037-1047.
- Pedersen, L., Jackson, K., Thorup, K., Tøttrup, A. P. (2018). Full-year tracking suggests endogenous control of migration timing in a long-distance migratory songbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72: 139.
- Pedersen, L., Thorup, K., Tøttrup, A. P. (2019). Annual GPS tracking reveals unexpected wintering area in a long-distance migratory songbird. *Journal of Ornithology*, 160: 265-270.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E., Blair, M. E. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, 40: 887-893.
- Regos, A., Domínguez, J., Gil-Tena, A., Brotons, L., Ninyerola, M., Pons, X. (2016). Rural abandoned landscapes and bird assemblages: winners and losers in the rewilding of a marginal mountain area (NW Spain). *Regional Environmental Change*, 16: 199-211.
- Reino, L., Beja, P., Heitor, A. C. (2006). Modelling spatial and environmental effects at the edge of the distribution: the red-backed shrike *Lanius collurio* in Northern Portugal. *Diversity and Distributions*, 12: 379-387.
- Roos, S., Pärt, T. (2004). Nest predators affect spatial dynamics of breeding red-backed shrikes (*Lanius collurio*). *Journal of Animal Ecology*, 73: 117-127.
- Schaub, M., Jakober, H., Stauber, W. (2011). Demographic response to environmental variation in breeding, stopover and non-breeding areas in a migratory passerine. *Oecologia*, 167: 445-459.
- Schaub, M., Jakober, H., Stauber, W. (2013). Strong contribution of immigration to local population regulation: evidence from a migratory passerine. *Ecology*, 94: 1828-1838.
- SEO/Birdlife (2013). *Resultados del programa SACRE 1996-2013*. SEO/Birdlife, Madrid.
- Söderstrom, B., Pärt, T., Rydén, J. (1998). Different nest predator faunas and nest predation risk on ground and shrub nests at forest ecotones: an experiment and a review. *Oecologia*, 117: 108-118.
- Stanbury, A., Brown, A., Eaton, M., Aebischer, N., Gillings, S., Hearn, R., Noble, D., Stroud, D., Gregory, R. (2017). The risk of extinction for birds in Great Britain. *British Birds*, 110: 502-517.
- Strnadová, I., Němec, M., Strnad, M., Veselý, P., Fuchs, R. (2018). The nest defence by the red-backed shrike *Lanius collurio* – support for the vulnerability hypothesis. *Journal of Avian Biology*, 49(5), doi: 10.1111/jav-01726.
- Tellería, J. L. (2018a). Distribution of the Red-backed Shrike *Lanius collurio* at its western range boundary: patterns and conservation prospects. *Ardeola*, 65: 221-233.
- Tellería, J. L. (2018b). Old counts suggest the collapse of two Red-backed Shrike *Lanius collurio* populations. *Ardeola*, 65: 283-290.
- Tellería, J. L., Asensio, B., Díaz, M. (1999). *Aves ibéricas. II. Paseriformes*. JM Reyero Editor, Madrid.
- Tøttrup, A. P., Klaassen, R. H., Strandberg, R., Thorup, K., Kristensen, M. W., Jørgensen, P. S., Fox, J., Afanasyev, V., Rahbek, C., Alerstam, T. (2011). The annual cycle of a trans-equatorial Eurasian–African passerine migrant: different spatio-temporal strategies for autumn and spring migration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279: 1008-1016.

- Tøttrup, A. P., Pedersen, L., Onrubia, A., Klaassen, R. H., Thorup, K. (2017). Migration of red-backed shrikes from the Iberian Peninsula: optimal or sub-optimal detour? *Journal of Avian Biology*, 48: 149-154.
- Tryjanowski, P., Kuzniak, S., Diehl, B. (2000). Does breeding performance of Red-backed shrike *Lanius collurio* depend on nest site selection? *Ornis Fennica*, 77: 137-141.
- Tryjanowski, P., Baraniak, E., Bajaczyk, R., Gwiazdowicz, D. J., Konwerski, S., Olszanowski, Z., Szymkowiak, P. (2001). Arthropods in nests of the red-backed shrike (*Lanius collurio*) in Poland. *Belgian Journal of Zoology*, 131: 69-74.
- Tryjanowski, P., Yosef, R. (2002). Differences between the spring and autumn migration of the Red-backed Shrike *Lanius collurio*: record from the Eilat stopover (Israel). *Acta Ornithologica*, 37: 85-90.
- Tryjanowski, P., Karg, M. K., Karg, J. (2003). Diet composition and prey choice by the red-backed shrike *Lanius collurio* in western Poland. *Belgian Journal of Zoology*, 133: 157-162.
- Tryjanowski, P., Goławski, A., Kuźniak, S., Mokwa, T., Antczak, M. (2007). Disperse or stay? Exceptionally high breeding-site infidelity in the red-backed shrike *Lanius collurio*. *Ardea*, 95: 316-320.
- Vickery, J. A., Ewing, S. R., Smith, K. W., Pain, D. J., Bairlein, F., Skorpilowa, J., Gregory, R. D. (2014). The decline of Afro-Palaeartic migrants and an assessment of potential causes. *Ibis*, 156: 1–22.
- Vidal, E. M. (1995). *Estudio preliminar de la fauna de artrópodos asociada a los nidos de alcaudones* (*Lanius collurio*, *L. excubitor* y *L. senator*). Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad de León.
- Votýpka, J., Šimek, J., Tryjanowski, P. (2003). Blood parasites, reproduction and sexual selection in the red-backed shrike (*Lanius collurio*). *Annales Zoologici Fennici*, 40: 431-439.
- Yosef, R., International Shrike Working Group, Christie, D. A. (2020). Red-backed Shrike (*Lanius collurio*). Version 1.0. En: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D. A., de Juana, E. (Eds.). *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.rebshr1.01>
- Yosef, R., Pinshow, B. (2005). Impaling in true shrikes (Laniidae): A behavioral and ontogenetic perspective. *Behavioural Processes*, 69: 363-367.
- Zuberogoitia, I. (2016). Halcón peregrino – *Falco peregrinus*. En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Salvador, A., Morales, M. B. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/> DOI: <http://dx.doi.org/10.20350/digitalCSIC/8858>