

Collalba negra – *Oenanthe leucura* (Gmelin, 1789)

Juan Moreno
Departamento de Ecología Evolutiva
Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC)

Fecha de publicación: 19-01-2006

Versión 27-03-2008



© [Juan M. Varela](#).

Identificación

Pájaro claramente mayor que otras collalbas ibéricas (18 cm), de plumaje negro brillante en el macho y pardo oscuro en la hembra, que contrasta con el color blanco del obispillo, de las coberteras supra- e infracaudales y de la mayor parte de las rectrices (excepto sus extremos negros). El contraste blanco-negro en la cola tiene la forma de la característica T de la collalbas. Los juveniles de ambos sexos presentan un plumaje negro mate con tonos pardos en la región ventral posterior y un borde exterior gris ceniza en las coberteras caudales, así como un borde terminal blanco de unos 2 mm en los extremos negros de las rectrices. En plumaje de primer año, se diferencia de la collalba negra de Brehm *O. leucopyga* del norte de África por su tamaño algo mayor y por la banda negra terminal continua de la cola. En adultos, además por la mancha blanca de la cabeza en *O. leucopyga*. Otras collalbas son claramente de menor tamaño.

Voz

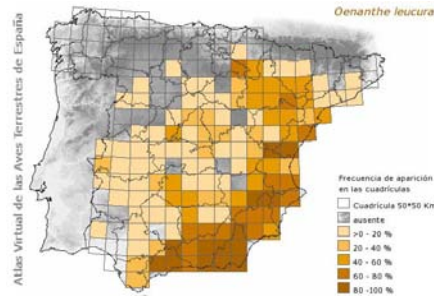
Las estrofas del canto territorial del macho son breves (aprox. 2 seg.), poco audibles y contienen junto a agradables silbidos y tonos aflautados muchos sonidos impuros y chirriantes. Durante el cortejo, pueden emitir un canto repleto de imitaciones (urracas, abejarucos) y de sonidos ásperos.

Estatus de conservación

Europeo: SPEC 3 (En Peligro). España: No Amenazada.

Distribución

Está distribuida por los sistemas montañosos mediterráneos, con penetraciones hacia el interior por el Sistema Ibérico hasta la Rioja y Navarra y por Sierra Morena hasta Extremadura. Distribución local y escasa en ambas mesetas. Sus mayores abundancias se dan en el Levante y el SE peninsular, en zonas cálidas y áridas desde el nivel del mar hasta 1.800 m en Sierra Nevada.



Los colores denotan la frecuencia de aparición de la especie en bloques UTM de 50X50km.

(Fuente: Enciclopedia Virtual de las Aves de España y Sociedad Española de Ornitología)

Hábitat

Se observa en zonas escarpadas, rocosas y desprovistas de vegetación como cortados fluviales, acantilados marinos, ramblas y todo tipo de formaciones calizas o arcillosas. Las densidades más altas se dan en áreas esteparias con ramblas y taludes del SE español.

Movimientos

Residente estricto. Incluso bajo condiciones invernales duras en zonas del interior, permanecen las parejas en sus territorios. Solo en zonas de montaña y durante olas de frío extremas se desplazan a altitudes más bajas. Los juveniles sin embargo se dispersan fuera de las zonas de reproducción, con individuos que aparecen ocasionalmente muy lejos del área de distribución. Estos desplazamientos no se pueden considerar migratorios sino dispersión a gran escala.

Ecología trófica

Tiene una dieta fundamentalmente de origen animal, aunque puede consumir pequeños frutos y bayas en otoño-invierno. El alimento animal comprende desde pequeñas hormigas hasta grandes escolopendras y pequeñas lagartijas, aunque se da una preponderancia de coleópteros e himenópteros. Rebusca presas en el suelo o las apresa volando desde posaderos.

Biología de la reproducción

Presenta normalmente dos puestas anuales de entre 3 y 6 huevos (media de 4) entre marzo y julio, aunque algunas parejas llegan a criar hasta tres nidadas consecutivas. Debido a la frecuente depredación, se dan frecuentes puestas de reposición, de forma que algunas parejas llegan a realizar hasta 5 intentos reproductivos en una misma temporada. Los huevos son blanquecinos con un leve tono azulado o verdoso y con pequeñas manchas rojizas en forma de cerco en el polo romo. Nidifica en pequeñas cavidades naturales en taludes y cantiles, pero también en todo tipo de construcciones humanas, desde paredes de cobertizos y corrales hasta nichos en cuevas anteriormente habitadas en ciertas zonas de España. Lo más característico de su nidificación es la gran cantidad de piedras con las que soportan, sujetan y rodean el nido, aunque muchas de estas piedras pueden ser transportadas a lugares totalmente inadecuados para la nidificación. Cría desde el primer año de vida dada su baja tasa de supervivencia adulta (aprox. 50%). Es una especie normalmente monógama, aunque se dan casos de poliginia. Tanto el macho como la hembra acarrear piedras al nido, aunque el macho es más activo en esta tarea, mientras es la hembra la que construye el nido propiamente dicho. La hembra incuba sola durante dos semanas, mientras ambos progenitores cuidan de los pollos durante unos 15 días y durante al menos otras dos semanas de los volantones fuera del nido.

Interacciones entre especies

Las collalbas negras suelen expulsar a otros túrdidos de sus territorios. En otoño e invierno pueden agregarse a las collalbas negras otras aves como colirrojo tizón, roquero solitario y algunas especies de urracas, aunque se desconoce la función de esta conducta. Entre los depredadores de nidos se encuentran culebras, lagartos ocelados, lirones, zorros y urracas.

Patrón social y comportamiento

Es estrictamente territorial también en invierno, aunque se pueden producir agregaciones transitorias en dormideros, aunque puede tratarse en estos casos de grupos familiares. Las parejas se forman en invierno y no siempre se conservan de un año para otro. El comportamiento territorial se puede observar durante todo el año. Los territorios

Moreno, J. (2006). Collalba negra – *Oenanthe leucura*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

pueden tener extensión muy variable y pueden aparecer agregados, especialmente en zonas con abundantes cuevas o construcciones humanas abandonadas.

Sistemática

Pertenece al amplio género de las collalbas *Oenanthe* (Panow, 1974), extendidas por las zonas abiertas y áridas de todo el Paleártico y la región Etiópica (la collalba gris se ha extendido incluso al Neártico boreal).

Las especies del género *Oenanthe* que viven en roquedos tienen tarsos cortos, dedos largos y uñas cortas. Entre las especies sedentarias que anidan en cavidades, *O. leucura* se caracteriza por su cola relativamente larga y su peso relativamente elevado (Kaboli et al., 2007).¹

Identificación y rasgos morfológicos

Claramente mayor que las collalbas gris y rubia, con una mayor cabeza y un pico más largo y robusto ([aspecto general 1](#) y [2](#)). Es imposible confundirlo con otras especies en la Península, aunque puede haber confusión con la Collalba Negra de Brehm (*O. leucopyga*) en el Norte de África ([foto](#)). El plumaje del macho adulto es negro azabache en cabeza, cuello, dorso y alas (excepto bordes pardos de terciarias y secundarias), en la parte posterior de vientre y flancos puede haber plumas con puntas blancas o claras. Las plumas del obispillo, las coberteras supra- e infracaudales así como puntas de las plumas ventrales más posteriores son blancas, con un claro borde entre plumaje negro y blanco. Las rectrices 1 y 2 son blancas con una banda terminal negra de 31-41 (media 35) mm, mientras las restantes son blancas con una banda terminal negra de 12-20 (media 15.7) mm. En ocasiones la banda terminal de algunas rectrices externas tiene un fino borde externo blanco. La parte inferior de las alas es pardogrisácea contrastando con las coberteras negras. En las hembras adultas, la cabeza, cuello, dorso y alas son pardo mate, bastante oscuro y monocromático en el dorso, más claro y con manchas difusas en cuello y vientre. Coberteras infra- y supra-caudales blancas, límite entre blanco y negro menos nítido que en el macho. El plumaje juvenil tanto de machos como de hembras es negro mate con tonos pardos en el vientre posterior y extremo gris ceniciento de las coberteras infra- y supracaudales. La banda negra terminal de las rectrices presenta un borde terminal blanco de unos 2 mm. Durante el primer invierno, los juveniles se distinguen de los adultos por las primarias, secundarias y coberteras pardas no mudadas. En todas las edades, pico y patas de color negro.

Biometría

En una muestra de ejemplares en piel de España, los machos tienen una longitud media del ala de 97,5 mm (rango = 94-100 mm, n = 15) y las hembras 93 mm (rango = 90,5-96,5 mm, n = 8). La longitud media del pico es en machos de 22,5 mm (rango = 21,4-24 mm, n = 15) y en hembras 23,5 mm (rango = 22,5-24,5 mm, n = 8) (Glutz von Blotzheim y Bauer, 1988).

Datos biométricos más precisos fueron obtenidos en un estudio realizado en la Hoya de Guadix (Granada) (Møller et al., 1995). Existe un claro dimorfismo sexual en tamaño: Las hembras son más pequeñas en todos los caracteres menos la longitud del pico y la carga alar (fuerza que soportan las alas por unidad de superficie) (Tabla 1).

Moreno, J. (2006). Collalba negra – *Oenanthe leucura*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

Tabla 1. Biometría de Collalba Negra (*Oenanthe leucura*) según ejemplares medidos (en vivo) en la Hoya de Guadix (Granada) (Møller et al., 1995). Los valores son medias (error estándar). Los estadísticos con asterisco son significativos según el test de la *t* de Student ($p < 0.05$).

	Machos (n = 134)	Hembras (n = 90)	<i>t</i>
Longitud ala (mm)	98,81 (0,23)	92,36 (0,37)	14,9*
Longitud cola (mm)	73,42 (0,38)	71,25 (0,60)	3,10*
Longitud tarso (mm)	31,16 (0,07)	30,53 (0,06)	7,08*
Longitud quilla (mm)	21,22 (0,06)	20,20 (0,06)	11,5*
Longitud pico (mm)	20,45 (0,22)	21,39 (0,19)	3,28*
Anchura pico (mm)	5,43 (0,03)	5,37 (0,04)	1,53
Altura pico (mm)	4,83 (0,02)	4,78 (0,03)	1,06
Peso (g)	38,15 (0,21)	35,55 (0,36)	6,34*
Envergadura (mm)	305,5 (0,5)	292,5 (0,5)	18,1*
Superficie alar (m ²)	0,021 (0,001)	0,019 (0,001)	14,1*
Carga alar (N/m ²)	19,15 (0,12)	20,91 (0,21)	7,15*

Variación geográfica

Se clasifica en dos subespecies no muy diferenciadas morfológicamente. *O. l. leucura* abarca a las poblaciones ibéricas mientras *O. l. syenitica* Heuglin, 1869 comprende a las poblaciones norteafricanas. Según Vaurie (1959), los machos de *syenitica* presentan un plumaje menos intensamente negro que los de *leucura* y una banda terminal negra más ancha en las retrices, mientras las hembras serían más pardas y menos oscuras que las de *leucura*.

Otras contribuciones: 1: Alfredo Salvador. 6-03-2008

Muda

La muda postnupcial de adultos es completa y descendiente para las primarias, y se produce entre julio y octubre (Witherby et al., 1938). Individuos capturados en la Hoya de Guadix en mayo-junio durante la reproducción no mudaban (J. Moreno, observación personal). La muda postjuvenil es parcial, mudándose las de la cabeza, cuerpo, las coberteras medianas y menores superiores, coberteras terciarias y en ocasiones algunas coberteras superiores mayores y alguna terciaria. Se completa antes de octubre (Witherby et al., 1938).

Preferencias de hábitat

Es un ave de zonas escarpadas, rocosas y vegetación rala como cortados fluviales, acantilados marinos, ramblas, taludes y barrancos de la España árida. También se presenta en edificios en ruinas, canteras, presas y otros lugares humanizados que ofrecen lugares para nidificar. Puede verse junto a pueblos y cortijos habitados y no desdeña utilizar construcciones humanas en uso para anidar (Valverde, 1957). Para una descripción de las características de su hábitat en un gradiente de estructura de la vegetación en el sector oriental de los Pirineos, véase Prodon y Lebreton (1981).

En Cataluña no sobrepasa la isoterma de 3º C en enero. Llega desde la costa hasta los 1.800 m de altitud en Sierra Nevada (Pleguezuelos, 1992). La aridez y los elementos verticales del paisaje definen el hábitat de esta especie. En África no se adentra en el desierto a diferencia de

su próximo pariente *O. leucopyga*. Presenta una convergencia en sus preferencias de hábitat con el género *Monticola* (Voous, 1960).

En Cataluña se ha comprobado la recolonización por parte de collalbas negras de territorios quemados con cobertura vegetal del 25% (Real, 2000). La desaparición de la especie en esta zona de Cataluña coincidió con el abandono de cultivos de montaña, carboneo y ganadería extensiva a finales de los años 50, regenerándose pinares y matorrales que no son nada propicios para la especie. La recolonización de territorios que han sufrido incendios al poco tiempo de producirse éstos indica que la especie tiene capacidad para crear nuevos núcleos poblacionales a, al menos, 30 km de zonas de reproducción ocupadas en cuanto la escasez de cobertura vegetal lo permite (Real, 2000).

Sus preferencias de hábitat durante el invierno son poco conocidas, aunque muy posiblemente coincidan con las que la especie manifiesta durante el período reproductor. Carrascal et al. (2002), para el Centro de España, indican que la Collalba Negra muestra una marcada preferencia por hábitats herbáceos-arbustivos, localizados a una altitud media de unos 800 m (dentro de un gradiente que va desde 500 a 2500 m) y con una cobertura de roca de un 68%. Además, en las localidades donde está presente, los riachuelos suelen estar presentes con una frecuencia del 38%. La especie no evita las zonas ligeramente arboladas si están cubiertas por árboles dispersos (p.e., encinas, sauces, chopos).⁽¹⁾

En comparación con las otras dos especies del género *Oenanthe* presentes en la Península Ibérica (véanse las figuras de las páginas 433, 435 y 437, y el Apéndice de las páginas 718-719 en Martí y del Moral 2003), la Collalba Negra ocupa hábitats con una estructura de la vegetación más simple que la Collalba Rubia (*O. hispanica*), y situados a menor altitud que la Collalba Gris (*O. oenanthe*). Su amplitud de hábitat y de distribución altitudinal es menor que el de estas otras dos especies de Collalba.⁽¹⁾

Abundancia

Se han citado poblaciones de no más de 25 parejas en Navarra (Elósegui, 1985), de un mínimo de 300 parejas en Aragón (Sampietro et al. 1998) y de un máximo de 350 parejas en Castilla y León (Sanz Zuasti y Velasco, 1999). Es abundante sobre todo en Andalucía oriental, Levante y algunas zonas montañosas de los sistemas Central e Ibérico, pero siempre en densidades bastante bajas. La media de densidades máximas observadas en la Península Ibérica es inferior a 0,5 aves/10 ha (Martí y del Moral, 2003). No obstante, es difícil hacer estimas de densidad dadas las preferencias de estas aves por roquedos, cantiles, taludes y ramblas, es decir hábitats de tipo lineal y de superficie vertical. La abundancia se ha estimado en tres zonas ligadas a cursos fluviales: una rambla rocosa de Almería (0,9 parejas/km de rambla; Richardson, 1965), un cantil de Madrid (1,4 parejas/km; Arroyo, 1977) y una rambla arcillosa de Guadix, Granada (3,8 parejas/km; M. Soler, com. pers.). La mayor densidad detectada en la comarca de Guadix posiblemente sea la consecuencia de la existencia de cuevas construidas por el hombre que ofrecen un emplazamiento más seguro para la construcción del nido (Moreno y Soler, 1995). En los Arribes del Duero (Salamanca), Carnero y Peris (1988) citan una densidad de 0,2 aves/10 ha. Para su conservación deberían protegerse los hábitats adecuados frente a la reforestación o los planes de regadío, pero también puede ser importante en ciertas comarcas proteger las cuevas o edificios abandonados que les suelen facilitar la nidificación.

Durante el invierno, la especie desaparece de algunas zonas ocupadas durante el período reproductor (p.e., Bárdenas Reales; Tellería et al. 1999). Las densidades máximas medidas durante el invierno en el Centro de España fueron de 1,3 aves/10 ha en roquedos montanos y de 0.3 aves/10 ha en sotos fluviales localizados en zonas bajas de áreas de montaña (Carrascal et al. 2002).¹

Moreno, J. (2006). Collalba negra – *Oenanthe leucura*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

En comparación con las otras dos especies del género *Oenanthe* presentes en la Península Ibérica (véanse las páginas 718-719 en Martí y del Moral 2003), la Collalba Negra es considerablemente más escasa que la Collalba Rubia (promedio de las densidades peninsular máximas: 2,4 aves/10 ha) y la Collalba Gris (8,3 aves/10 ha).¹

Estatus de conservación y amenazas

No globalmente amenazado. Comparativamente escaso en números globales. La población europea se estimaba en 2.000 entre 4.000 y 16.000 parejas ([ver ficha de especie](#)), de la cuales 50-500 en Portugal y el resto en España (Purroy, 1997; Martí y del Moral, 2003). La responsabilidad de España en la conservación de las poblaciones europeas es total y absoluta. Más recientemente se ha estimado una población mínima de 6.430 parejas (Martí y del Moral, 2003). El área de distribución en Francia ha disminuido marcadamente hasta la práctica desaparición de la especie al norte de los Pirineos en los últimos años en un lento proceso iniciado ya en el siglo XVIII por razones desconocidas. El declive parece también afectar a España, especialmente en Navarra, Andalucía occidental y Cataluña (Purroy, 1997). En Cataluña ha desaparecido en este siglo de comarcas enteras como el Bages y el Macizo de Montserrat y ha disminuido mucho en algunas zonas tradicionales de cría como el Garraf, Penedés, Bajo Ebro, etc. (Muntaner et al., 1983). En Castilla y León, cuya población se estimaba en 350 parejas (Sanz-Zuasti y Velasco, 2005) se estima actualmente en un máximo de 95 parejas para la región, con 25-50 parejas en Soria, 15-30 en Ávila y 10- 15 en Segovia (Víctor Salvador Vilariño, datos no publicados).²

Posibles causas de declive son la progresiva invasión de pastizales y otras zonas deforestadas por vegetación arbustiva. En las Bardenas Reales se detectó una disminución en la primera mitad de los ochenta (Elósegui, 1985). En general se ve afectada negativamente por la reforestación de zonas áridas y por el aumento de la cobertura arbustiva debido a la disminución de la ganadería extensiva y de la agricultura de montaña (Real, 2000). La revitalización de los usos tradicionales agrarios y ganaderos, así como la utilización de técnicas de gestión del hábitat que incorporen el uso del fuego pueden ser herramientas para su conservación (Real, 2000). Inviernos fríos pueden provocar extinciones locales (Tucker y Heath, 1994). Muchos nidos son depredados por zorros, ratas y culebras, dada su escasa altura sobre el suelo. El emplazamiento de los nidos a baja altura puede estar condicionado por el comportamiento de cortejo consistente en el acarreo de piedras (Moreno y Soler, 1995).

El programa SACRE de la Sociedad Española de Ornitología (SEO/BirdLife, 2004, y JC del Moral, com. pers.) muestra que la especie ha manifestado un ligero descenso poblacional (un 18% aproximadamente) desde 1996 a 2004, aunque con considerables oscilaciones de un año para otro.¹

Otras contribuciones: 1. L.M. Carrascal. 19-01-2006; 2. Víctor Salvador Vilariño. 27-03-2008

Distribución

Mundial: Presenta una distribución muy restringida ya que sólo existe en la península Ibérica y en Marruecos, Argelia, Túnez, antiguo Sáhara español y una pequeña zona en el extremo NO de Libia (Cramp, 1988). La población europea está limitada a España y Portugal.

España: Está ceñida a los sistemas montañosos mediterráneos, y penetra hacia el Norte por el Sistema Ibérico hasta las Bardenas Reales en Navarra y extremo oriental de La Rioja con presencia en zonas áridas del valle del Ebro como los Monegros. Presencia escasa en Sistema Central, Montes de Toledo y sierras extremeñas y más extendida en Sierra Morena. En la Meseta Norte, su presencia es testimonial (Arribes del Duero, Hoces del Riaza y Duratón) (Purroy, 1997; Martí y del Moral, 2003). Datos más recientes indican que en Castilla y León solamente nidifica en Soria, Segovia y Ávila (Víctor Salvador Vilariño, datos no publicados).²

Moreno, J. (2006). Collalba negra – *Oenanthe leucura*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

Los principales factores que afectan a la distribución de la Collalba Negra en la Península Ibérica (i.e., frecuencia de aparición en cuadrículas UTM de 10x10 km) son de índole geográfica y climatológica. Así, la especie es tanto más frecuente al sur y al este de la península, prefiriendo las áreas con mayor insolación anual y menor cantidad de precipitación (Carrascal y Palomino, MS). Un factor cuantitativamente menos importante, pero que también favorece su presencia, es la densidad de ríos y arroyos (i.e., km de cursos por 100 km²), quizás no tanto por su vinculación directa con los medios fluviales, sino por efectos geomorfológicos que favorecen la presencia de pequeños cortados rocosos en las proximidades de ríos y arroyos. El área de la Península Ibérica donde más frecuente es la especie es al sur de la latitud 37°30' Norte y al este de la longitud 5° Oeste. Su patrón de distribución en Iberia no se ve afectado:

1) ni por el efecto península (la abundancia o probabilidad de encontrar una especie disminuye conforme aumenta la distancia al istmo peninsular –Pirineos para el caso de la Península Ibérica-),

2) ni por la hipótesis de los centros de distribución (la abundancia de una especie disminuye según nos alejamos de su baricentro de distribución geográfica, en este caso del Paleártico Occidental).

3) ni por el patrón de distribución peninsular de las otras dos especies de Collalba (*Oenanthe oenanthe*, *Oenanthe hispanica*).¹

Otras contribuciones: 1. L.M. Carrascal. 19-01-2006; 2. Víctor Salvador Vilariño. 27-03-2008

Voz

Para sonogramas ver Cramp (1988).

Para escuchar la voz de la especie visita

[\[http://www.scricciolo.com/eurosongs/Oenanthe.leucura.wav\]](http://www.scricciolo.com/eurosongs/Oenanthe.leucura.wav)

Canto territorial:

Bastante diferente del canto de las otras collalbas ibéricas (Ferguson-Lees, 1960), en ocasiones similar al de *O. leucopyga*. El canto territorial del macho es emitido en posadero o vuelo de canto y ha sido descrito como un gorjeo breve, agradable, similar al del Roquero solitario, pero más apagado (Witherby et al., 1938), más entrecortado y suave (Ferguson-Lees, 1960), con tonos más agudos y más sonidos ásperos y chirriantes (König, 1966). Es apagado y suena distante incluso a corta distancia. Las estrofas tienen una duración de unos 2-4 s, excepcionalmente hasta 10-12 s, y emitidas a intervalos de 2-8 s (Richardson, 1965). Las estrofas iniciales y finales de una serie son, a menudo, silbantes, chirriantes o ásperas (Witherby et al., 1938; Ferguson-Lees, 1960). Muy variable en su composición y estructura. La reproducción artificial del canto parece estimular el canto tanto de conspecíficos como de machos de otras especies con las que cohabita (Møller, 1992).

Canto de cortejo:

Emitido por machos durante la exhibición de danza (König, 1966). Incorpora una serie de sonidos agudos, de ronroneo o carareo e imitaciones de otras especies (urracas, abejarucos).

Canto de la hembra:

Las hembras pueden en ocasiones emitir una versión más apagada y áspera del canto territorial del macho. También ocasionalmente puede emitir una versión áspera del canto de cortejo del macho, especialmente durante la construcción del nido (König, 1966).

Moreno, J. (2006). Collalba negra – *Oenanthe leucura*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

Infracanto ("Subsong"):

Gorjeo apagado y continuo, durante o fuera de la época reproductora (Richardson, 1965). Emitido por ambos sexos en situaciones de conflicto, frecuentemente en invierno y en ocasiones por machos mostrando lugares de nidificación a hembras (König, 1966). También descrito como como gorjeo chirriante con intervalos musicales que recuerda a la curruca común (Ferguson-Lees, 1960).

Reclamos de contacto:

Reclamos descritos como breves, suaves y rodantes, emitidos por adultos al aproximarse al nido o a pollos volados con alimento (Prodon, 1985).

Reclamos de excitación:

Sonidos agudos emitidos en estados de excitación y acompañados de flexiones de las patas (König, 1966).

Reclamos de alerta y alarma:

El reclamo de alerta es un sonido nasal lastimero similar al del pinzón emitido desde posadero o en despegue (König, 1966). Diversos sonidos de alarma emitidos ante la presencia de potenciales depredadores han sido descritos (König, 1966; Dorka et al., 1976). El más característico al ser molestado es el característico y repetido "chac" de las collalbas (Ferguson-Lees, 1960; König, 1966). También emiten un insistente y agudo "piii" durante disputas territoriales (Ferguson-Lees, 1960). Alarmados, emiten en ocasiones un rápidamente repetido "pi-pi-pi", interrumpido por el "chac". Un trisilábico y penetrante "pi-pi-pi" ha sido descrito también como reclamo de contacto entre miembros de la pareja.

Reclamos de pollos:

Pollos emiten un chirrido sonoro y agudo dentro y fuera del nido (Prodon, 1985). Los volantones solicitan alimento con reclamos similares a los sonidos de contacto de adultos y emiten el infracanto y el reclamo de alerta de adultos al poco de abandonar el nido.

Movimientos

Generalmente sedentaria, aunque algunos individuos se dispersan después de la reproducción, y se puede producir migración altitudinal parcial o total en algunas zonas de montaña como el Atlas o Sierra Nevada (Prodon, 1985). La dispersión juvenil ocurre en otoño (Prodon, 1985). Un estudio detallado de 7 parejas en Almería no encontró evidencias de dispersión entre años (Richardson, 1965). Solo dos informes sugieren migración desde la península: la mayoría de los reproductores en la provincia de Málaga desaparecían entre noviembre y febrero (Boxberger, 1934) y un paso en considerable número fue registrado en Algeciras el 20 de octubre (Stenhouse, 1921). Dada su naturaleza sedentaria, han aparecido individuos divagantes en puntos tan distantes de su área de distribución como Shetland, Noruega o Bulgaria. Se ha citado en Formentera, Mallorca y Menorca (Ferrer et al., 1986). La mayor parte de estos registros son de finales de agosto hasta enero. El origen de estos individuos es desconocido. Las fechas de aparición sugieren que se trata de juveniles dispersantes. Las poblaciones más norteñas de la Península Ibérica pueden realizar movimientos, desapareciendo de algunas áreas en esta estación (p.e., caso de las Bárdenas –Navarra-, Tellería et al. 1999).

Ecología trófica

El alimento se compone fundamentalmente de insectos. Las presas son normalmente capturadas en el suelo por la técnica de rebuscar desplazándose sobre el terreno mediante pequeños saltos. En ocasiones vuelan al suelo para atrapar a una presa desde posaderos como rocas o arbustos. Buscan en grietas y cavidades o rascando el suelo bajo arbustos. Se les ha visto capturar insectos en el aire mediante cortos vuelos desde el suelo. A veces extiende las alas durante la captura para impedir la huida de la presa. El largo y robusto pico probablemente sirve para procesar presas grandes. Las presas grandes son manipuladas mediante fuertes picotazos. Las plumas cortas y rígidas bajo el pico y en la frente probablemente ofrecen protección contra espinas y aguijones de himenópteros. Producen egagrópilas de aproximadamente 10-16 x 6-9 x 5-7 mm, n = 4 (Valverde, 1957; Richardson, 1965; Prodon, 1985).

La dieta se compone de ortópteros (Acrididae), mantis (Mantidae), hemípteros (Coccoidea), larvas y adultos de lepidópteros, moscas, himenópteros (Formicidae, Vespidae, abejas de la miel), coleópteros (Cicindelidae, Carabidae, Scarabeidae, Cerambycidae, Chrysomelidae), arañas (Araneae), milpies (Diplopoda), escorpiones y lagartijas. En otoño incluyen bayas de esparragera *Asparagus acutifolius*, agracejo *Berberis hispanica*, espino pudio *Rhamnus alpinus*, zarzamora *Rubus idaeus*, olivos y acebuches *Olea*, zarzaparrilla *Smilax aspera* y mirto *Myrtus communis* (Witherby et al., 1938; Blanchet, 1951; Ferguson-Lees, 1960; Voous, 1960; Géroudet, 1963; Richardson, 1965; Prodon, 1985).

Se ha observado a adultos alimentando a jóvenes con frutos de *Rhamnus lycioides* en Huesca (Bousquet, 2002).¹

Cerca de Almería, los análisis de excrementos y de algunas egagrópilas entre noviembre y abril revelaron sobre todo escarabajos adultos, especialmente *Chrysomela affinis* de unos 7 mm de largo, así como hormigas y abejas y algún milpiés. Estómagos de Trevélez colectados en febrero contenían restos de al menos 7 escarabajos (uno de 22 mm, otro de 25 mm de largo) y u saltamontes (Richardson, 1965). En la Hoya de Guadix, un estudio de 17 excrementos y 1 egagrópila recogidos en octubre mostró de un total de 86 presas animales un 76,7% de himenópteros, de los cuales solo los formícidos representaron un 58,1% y los ápidos un 11,3%, seguidos por los coleópteros con un 11,6%, de entre los que destacaron los tenebriónidos. Los ortópteros, heterópteros y diplópodos estuvieron escasamente representados. Un 5,8 % de las presas fueron gasterópodos (Soler et al., 1983). En el mismo estudio se observó el aporte de algunas lagartijas a los pollos, que eran ofrecidas enteras a pesar del pequeño tamaño de éstos. En un estudio basado en excrementos y egagrópilas realizado en la Hoya de Baza (Hódar, 1995) se comprobó la dominancia numérica de Formicidae en todas las épocas del año, mientras los ortópteros fueron las presas principales en términos de biomasa en todas las épocas menos primavera, en que hormigas y tenebriónidos fueron dominantes (Hódar, 1995). En verano-otoño, los frutos de alcaparrón *Capparis* y los ortópteros ocuparon cada uno un tercio de la biomasa consumida (Hódar, 1995). Los pollos en Almería reciben frecuentemente escorpiones y lagartijas (Ferguson-Lees, 1960). En otro lugar próximo, la dieta de los pollos incluía larvas de lepidópteros. Los pollos son cebados durante todas las horas del día, pero la actividad se inicia y termina en semioscuridad correspondiendo con la disponibilidad de escarabajos crepusculares, especialmente *Chrysomela affinis* (Richardson, 1965).

Biología de la reproducción

La madurez sexual se alcanza con un año en ambos sexos (J. Moreno, observación personal; Prodon, 1985). El sistema de apareamiento es fundamentalmente monógamo, aunque se dan algunos casos de poliginia, en que dos hembras pueden anidar en estrecha proximidad en una cueva controlada por un macho (J. Moreno, observación personal). Los vínculos de pareja se mantienen durante el año, aunque menos estrechos durante la época no reproductora (Richardson, 1965; König, 1966; Prodon, 1985). La tasa de divorcio (proporción de casos en

Moreno, J. (2006). Collalba negra – *Oenanthe leucura*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

que sobreviviendo ambos miembros de la pareja hasta el año siguiente cambian de pareja entre años) es del 15.4% (13 parejas-año) para una tasa de mortalidad entre años del 50.5% (J. Moreno, obs. personal).

Nido

Las características del nido se describen en el apartado de comportamiento social dada la elaborada conducta asociada a su construcción. Los nidos están formados por pajillas y fibras de esparto entretrejidas en la Hoya de Guadix (Soler et al., 1983). En algunos nidos se halló lana y otros materiales blandos en el fondo de la taza. El diámetro externo de 11 nidos fue de 18,5 cm y el interno de 9,9 cm con una profundidad media de la taza de 4,2 cm. Ambos sexos construyen el nido propiamente dicho (Richardson, 1965).

Puesta

Los huevos son blanquecinos con tintes azulados y verdosos. Pequeñas manchas pardo-rojizas rodean el polo ancho del huevo en forma de cerco, mientras en el resto de la superficie son más pequeñas, escasas o incluso ausentes. 107 huevos midieron en promedio 23,8 x 17,4 mm, con máximos de 27,0 x 17,6 y 26,4 x 19,2 y mínimos de 22,4 x 17,6 y 23,5 x 17,0 mm (Witherby et al., 1938; Soler et al., 1983). El peso fresco fue de 3,0-4,8 con una media de 24 huevos de 3,7 g (Soler et al., 1983) y el peso de la cáscara 0,18-0,24 con una media de 65 huevos de 0,215 g (Schönwetter, 1979). Tamaño de puesta 3-7, en Cataluña 4-5 con una media de 10 puestas de 4,3 huevos (Muntaner et al., 1983).

Cronología

El más temprano inicio de construcción del nido en España el 19 de febrero (Richardson, 1965). Inicio de puestas en Almería en marzo, en Guadix y en Cataluña en abril (Richardson, 1965; Soler et al., 1983; Muntaner et al., 1983). Los huevos son puestos a intervalos de un día y la incubación dura unos 14 días (Richardson, 1965; J. Moreno, obs. pers.). Solo las hembras incuban los huevos y empollan a los pollos, mientras los machos contribuyen a alimentar a los pollos y a la higiene del nido. Los machos acompañan a las hembras durante las pausas de incubación (Ferguson-Lees, 1960; Prodon, 1985). A los 5 días de vida, los pollos apenas necesitan ser empollados (Prodon, 1985). Los pollos permanecen en el nido 14-15 días (Richardson, 1965). Los adultos avisan de su llegada al nido mediante un canto, mientras los pollos mantienen sus reclamos de petición mientras los adultos se mantienen en la proximidad del nido (Ferguson-Lees, 1960; Prodon, 1985). Los pollos apenas vuelan al abandonar el nido y se esconden en cavidades próximas. Los pollos inician vuelos cortos al tercer día de abandonar el nido (Prodon, 1985). Comienzan a alimentarse por sí mismos a la semana. Son alimentados fuera del nido durante otras dos semanas. En cautividad pueden vivir hasta 8 años (Stöbener, 1979).

Crianza de los pollos

En el estudio más exhaustivo sobre la especie realizado entre 1988 y 1992 en la Hoya de Guadix, se siguió la reproducción en 24 áreas con 1-8 parejas reproductoras marcadas (Soler et al., 1995). Las collalbas negras sacaron delante de 0 a 3 nidadas por temporada pero iniciaron entre 1 y 5 intentos reproductores (Tabla 1).

Ni el tipo de puesta ni el tipo de lugar de nidificación (cueva humana o cavidad natural) afectaron significativamente al éxito reproductor.

Tabla 1. Éxito reproductor de Collalba Negra en la Hoya de Guadix. Se indican los datos (medias \pm desviación típica) con tamaños de muestra entre paréntesis. Las proporciones de huevos eclosionados (huevos eclosionados/huevos puestos) y pollos volados (pollos volados/pollos eclosionados) incluyen nidos abandonados y depredados, no así los éxitos de eclosión (huevos eclosionados/huevos puestos), de vuelo (pollos volados/pollos eclosionados) y reproductor (pollos volados/huevos puestos). La productividad se refiere a pollos volados por temporada. Tres terceras puestas (iniciadas después de dos intentos exitosos) no han sido incluidas (Soler et al., 1995).

	Puesta			
	Primera	Segunda	Repetición	Todas
Nº intentos				2,15 \pm 0,76; 1-5 (93)
% huevos eclos.	0,65 \pm 0,40 (81)	0,78 \pm 0,35 (44)	0,81 \pm 0,29 (27)	0,72 \pm 0,37 (155)
Éxito eclosión	0,84 \pm 0,21 (62)	0,88 \pm 0,21 (39)	0,88 \pm 0,18 (25)	0,86 \pm 0,20 (129)
% pollos volados	0,50 \pm 0,41 (85)	0,61 \pm 0,39 (47)	0,62 \pm 0,39 (29)	0,56 \pm 0,40 (164)
Éxito vuelo	0,92 \pm 0,17 (54)	0,90 \pm 0,16 (34)	0,90 \pm 0,19 (22)	0,91 \pm 0,17 (113)
Éxito reproductor	0,76 \pm 0,24 (54)	0,81 \pm 0,22 (35)	0,78 \pm 0,25 (23)	0,79 \pm 0,23 (115)
Nº nidadas criadas	.	.	.	1,42 \pm 0,71; 0-3 (100)
Nº pollos volados	1,94 \pm 1,68 (104)	2,45 \pm 1,78 (53)	2,08 \pm 1,61 (39)	2,14 \pm 1,70 (199)
Productividad	.	.	.	4,65 \pm 2,73; 0-13 (95)

En la Tabla 2 se presentan datos sobre fenología y tamaño de puesta y nidada.

Tabla 2. Supervivencia, abandono y depredación de puestas de Collalba Negra en la Hoya de Guadix. (Soler et al., 1995).

	Supervivientes	Abandonadas	Depredadas		
			Huevos	Pollos	Fase desconoc.
Primeras puestas	59	11	8	8	7
Segundas puestas	38	4	2	3	1
Puestas de repetición	23	3	3	2	3

Tabla 3. fenología y tamaño de puesta y nidada de Collalba Negra en la Hoya de Guadix (Soler et al., 1995). Para cada variable se indica la media \pm desviación típica, tamaño de muestra entre paréntesis y rango de variación. Fecha de puesta 1= 1 de enero. Intervalo de reposición y periodo de incubación en días.

	Primeras	Segundas	Repetición
Fecha puesta	112,6 \pm 15,0 (94) 64-156	155,9 \pm 14,3 (48) 118-189	147,2 \pm 26,4 (34) 102-193
Intervalo reposición	17,2 \pm 6,9; 7-31	.	.
Tamaño puesta	3,99 \pm 0,60 (87) 3-6	4,04 \pm 0,75 (47) 2-5	4,03 \pm 0,73 (29) 3-6
Periodo incubación	14,9 \pm 1,6 (44) 10-19	14,2 \pm 1,7 (30) 10-17	14,5 \pm 1,4 (17) 11-17
Tamaño nidada	3,43 \pm 0,95 (62) 1-5	3,74 \pm 1,12 (39) 1-5	3,48 \pm 0,92; 2-6

Los distintos tipos de puesta no difirieron significativamente en cuanto tamaño de puesta o de nidada. La variación en cuanto a productividad por temporada era sorprendente. Así mientras algunas parejas criaban 13 pollos por temporada, otras no sacaban adelante a ninguno a pesar de intentarlo repetidas veces. Algunas hembras solo ponían una puesta por temporada, mientras otras eran capaces de sacar adelante a tres nidadas en una temporada reproductora que se extendía de finales de marzo a mediados de agosto. El rango de variación en el inicio de la reproducción entre diferentes parejas a lo largo del estudio era de tres meses. Mientras

Moreno, J. (2006). Collalba negra – *Oenanthe leucura*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

algunas parejas comenzaban la puesta a principios de marzo, otras esperaban hasta junio. Dos variables explicaban más del 40% de la variación en la productividad, que eran el número de intentos reproductores iniciados y el éxito reproductor por puesta no depredada. El número de intentos reproductores depende significativamente de la fecha inicial de puesta, de forma que solo las parejas que empiezan pronto pueden realizar un mayor número de intentos. La productividad por temporada está positivamente correlacionada con el número de pollos posteriormente reclutados a la población como reproductores. La fecha de puesta de primeras puestas y la productividad anual difirieron según años pero no entre zonas de estudio. El tamaño de puesta aumentó significativamente con la fecha para primeras puestas y decreció para segundas puestas, mientras no hubo tendencia significativa para puestas de reposición. Para todas las puestas se dio una tendencia curvilínea cuadrática con un aumento entre primeros de abril y mediados de mayo y un descenso posterior. El número de pollos volados y los éxitos de eclosión y de vuelo no mostraron ninguna asociación con la fecha de puesta para ningún tipo de puestas, por lo que no hay ninguna indicación clara de que la eficacia reproductora varíe con la fecha, excepto por una tendencia negativa en el peso medio de los volantones de segundas puestas en el transcurso de la temporada. No hubo correlación entre el intervalo entre el abandono del nido de la primera nidada y la puesta de la segunda puesta y el tamaño de dicha puesta, es decir las hembras no requirieron una mayor pausa para mayores segundas puestas. Dichos intervalos tampoco estuvieron asociados con la fecha de abandono de las primeras nidadas. Tampoco hubo ninguna asociación estadística entre el tamaño de las primeras y segundas puestas o entre primeras y puestas de reposición.

La duración del período de incubación disminuyó con la fecha de puesta, probablemente debido al aumento estacional de la temperatura. La duración de dicho período también disminuyó significativamente con el tamaño de puesta. Puestas más pequeñas pueden enfriarse más rápidamente durante las ausencias de la hembra del nido debido a la mayor superficie expuesta de los huevos. El tipo de cavidad (cueva, natural) no afectó al período de incubación.

Durante el mismo estudio se registraron las visitas a 6 nidos de primeras puestas en 1989 cuando los pollos tenían 10 o más días durante períodos de 4 horas por la tarde (1600-2000 horas). Las concordancias entre parejas en el ordenamiento de las tasas de cebas de machos y hembras para períodos de 4, 3, 2 y una hora fueron altamente significativas, lo que indica que las observaciones durante períodos de una hora son suficientemente representativas para explorar la variabilidad entre parejas. Por tanto, en 1991 se observaron cebas a 7 nidadas de 10 o más días durante una hora por la tarde. En dicho año también se observaron cebas a pollos volados de 20-28 días en 10 territorios durante períodos de una hora.

Tabla 4. Tasa de cebas por hora de Collalba Negra en la Hoya de Guadix (Soler et al., 1995).

	Machos	Hembras	Totales
Tasa de cebas pollos nido	4,6 ± 3,2	4,6 ± 1,4	9,3 ± 3,9
Tasa de cebas pollos volados	7,8 ± 5,8	5,5 ± 2,6	21,2 ± 12,3

Los machos cebaron a los pollos tanto como las hembras tanto dentro como fuera del nido (Tabla 4). Las tasas de cebas no estuvieron significativamente asociadas con ninguna medida de éxito reproductor, excepto con la productividad por temporada. Las tasas de cebas en el nido y a pollos volados estuvieron positivamente correlacionadas, de forma que las parejas que cebaban mucho a pollos en el nido también lo hacían a pollos fuera del nido. La tasa de cebas a pollos volados tuvo un efecto negativo significativo sobre el intervalo hasta la puesta de la segunda puesta y estuvo asociado al éxito de vuelo de las primeras nidadas. Es decir, las parejas que ceban más a pollos en el nido son las más productivas, continúan cebando intensamente a los pollos después del abandono del nido y son capaces de reducir el período previo a la puesta de segundas puestas.

Las hembras emparejadas con machos de un año pusieron puestas significativamente más pequeñas (3,5±0,5 versus 4,1±0,6) y criaron nidadas significativamente menores (2,5±1,0

Moreno, J. (2006). Collalba negra – *Oenanthe leucura*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

versus $3,6 \pm 0,9$) que aquellas emparejadas con machos de más de un año. Hembras de más de un año criaron más pollos en primeras puestas que hembras de un año ($2,7 \pm 1,4$ versus $1,6 \pm 1,4$). También sufrieron menos depredación que hembras de un año (13,6% versus 25%). No hubo diferencias significativas en ningún parámetro reproductivo entre parejas recién formadas y parejas establecidas en la temporada previa. Las hembras que criaron por primera vez en un territorio pusieron su primera puesta dos semanas más tarde en promedio que las hembras que habían criado previamente en un territorio (15 de abril versus 1 de mayo). Ello conllevó una casi significativa diferencia en cuanto a productividad por temporada ($5,8 \pm 2,2$ versus $3,9 \pm 2,8$). No se detectó ningún efecto significativo de la residencia previa del macho en el territorio sobre parámetros de éxito reproductor. La proporción de individuos anillados que no fueron hallados en el territorio de un año para otro fue del 49,5% ($n=107$), 44,8% para machos ($n=58$) y 55,1% para hembras ($n=49$). Se desconoce si todos los casos de desaparición se deben a mortalidad o incluyen también dispersión, pero el carácter de residente estricto de la especie sugiere que se las desapariciones se deben en su mayoría a mortalidad durante el otoño/invierno.

Las discontinuidades en el patrón de bandas de crecimiento en las plumas que se observan a simple vista como bandas más claras en las plumas primarias pueden indicar una pobre condición nutricional durante la muda. El número de bandas claras en los machos tuvo una marcada asociación positiva con la duración del intervalo entre el abandono del nido por la primera nidada y la puesta de la segunda puesta. El número de bandas en las hembras tuvo una asociación negativa muy clara con el número de nidadas criadas y con la productividad anual. Parece pues que la condición durante la última muda del plumaje indica una reducida capacidad reproductora posterior en las hembras y una reducida capacidad de inducir segundas puestas en sus parejas por parte de los machos.

La consistencia o repetibilidad de la productividad anual se calculó para machos y hembras, incluyendo solo individuos para los que había más de un año en la muestra (12 machos y 10 hembras). Las repetibilidades no fueron significativas. La consistencia interanual de la productividad para los 13 territorios para los que se disponía de datos de más de un año tampoco fue significativa. La variación ambiental es más importante que la identidad de los reproductores o las características de sus territorios para explicar variación en productividad anual.

Interacciones con otras especies

La emisión de cantos de la Collalba Negra indujo respuestas de canto en 5 especies de paseriformes: Cogujada Común *Galerida cristata*, Colirrojo Tizón *Phoenicurus ochruros*, Curruca Cabecinegra *Sylvia melanocephala*, Curruca Colilarga *Sylvia undata*, Verderón Común *Carduelis chloris*, Verdecillo *Serinus serinus* y Calandria *Miliaria calandra* (Møller, 1992). Ello sugiere que los machos de otras especies con las que conviven responden territorialmente al canto de los machos de collalba negra, lo que indicaría territorialidad interespecífica. Alternativamente, los machos de otras especies se sentirían estimulados a cantar al oír el canto de machos de collalba normalmente realizado en lugares expuestos, ya que ello indicaría ausencia de predadores en la zona y por tanto menor riesgo a exponerse mediante conspicuas y localizables actividades canoras (Møller, 1992).

En Almería, son en ocasiones seguidas por currucas cabecinegras *Sylvia melanocephala*, currucas rabilargas *S. undata* y mosquiteros comunes *Phylloscopus collybita*, pero no parecía haber comensalismo (Richardson, 1965).

Durante la temporada reproductora, las parejas residentes muestran agresividad y son dominantes sobre otros túrdidos como los Roqueros Rojo *Monticola saxatilis* y Solitario *Monticola solitarius* y la Collalba Rubia *Oenanthe hispanica*, que son perseguidas con ahínco (König, 1966; Prodon, 1985).

Moreno, J. (2006). Collalba negra – *Oenanthe leucura*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

Depredadores

Se ha encontrado entre las presas del aguililla calzada (*Hieraaetus pennatus*) (1 ejemplar de un total de 1.105 presas) (García-Dios, 2006).¹

Depredadores potenciales de nidos son serpientes (*Elaphe scalaris*, *Malpolon monspessulanus*, *Hemorrhois hippocrepis*), agartos ocelados (*Lacerta lepida*), zorros, roedores como ratas *Rattus* o lirones (*Eliomys quercinus*) y la Urraca *Pica pica* (Glutz von Blotzheim y Bauer, 1988). A los 9 días de vida, los pollos se escabullen en fisuras de las cavidades cuando se les intenta capturar. Los reclamos de alarma parentales inducen a los volantones a esconderse. Las hembras en el nido sólo lo abandonan ante la inmediata proximidad del observador. Los machos avisan con reclamos a las hembras en el nido sobre la aproximación del observador (Ferguson-Lees, 1960). Cuando el observador manipula el nido con pollos, los adultos se aproximan mucho y manifiestan su ansiedad mediante exhibiciones, cantos y revoloteos (Prodon, 1985).

Parásitos

En el estudio de Soler et al. (1995) se detectaron malófagos en las plumas y garrapatas alrededor del pico y ojos de adultos. La presencia de garrapatas en las hembras no se asoció con un menor éxito reproductor. Sin embargo, la presencia de garrapatas en los machos estuvo asociada con un fuerte descenso en el número de pollos volados en las primeras puestas ($0,2 \pm 0,4$ versus $2,2 \pm 1,8$) y a una leve menor productividad anual ($2,0 \pm 2,8$ versus $5,4 \pm 2,6$). Ello sugiere que, aunque sean poco exitosos en primeras puestas, los machos de Collalba Negra pueden compensar algo haciendo repetidos intentos de reproducción en el mismo año, y que la parasitación por garrapatas no tiene un marcado efecto sobre el éxito reproductivo en segundas puestas.

Otras contribuciones: 1: Alfredo Salvador. 25-01-2007

Comportamiento social

Pernoctan en cavidades y cuevas, en primavera en parejas (Richardson, 1965), durante el invierno en grupos que pudieran ser grupos familiares (Dorka et al., 1976) o individualmente (Richardson, 1965). Más gregario y menos agresivo hacia conespecíficos que otras collalbas. Así, en Almería se observaron grupos de hasta 6 individuos alimentándose juntos en cualquier época del año (Richardson, 1965). Grupos de 3-5 individuos son probablemente grupos familiares (Prodon, 1985). Es difícil delimitar los límites territoriales debido a la escasez de interacciones territoriales (Richardson, 1965). En grupo, los individuos mantienen separaciones de 5-50 m pero se desplazan agrupados a nuevas zonas (Richardson, 1965).

En Almería, las parejas cantaban y se alimentaban principalmente cerca del nido, pero también a varios centenares de metros del mismo, con lo que solapaban con los territorios de otras parejas. Había 7 parejas en $2,25 \text{ km}^2$, con los nidos de distintas parejas a una distancia de 225-660 m (Richardson, 1965). En Huesca, 2 nidos a 150 m de distancia (Dorka et al., 1976). Al principio de la temporada reproductora aumentan las interacciones territoriales entre machos (Ferguson-Lees, 1960; Prodon, 1985). Ello puede expresarse como duelos canoros y persecuciones en los límites territoriales o junto a los nidos.

Es un ave tímida y asustadiza, aunque más fácil de observar durante la temporada reproductora. Cuando está alarmada, mueve la cola constantemente. Cuando se posan o mientras se desplazan por el suelo, ambos sexos levantan la cola lentamente y la despliegan, señalizando las partes blancas de las rectrices. La exhibición de vuelo de los machos es

Moreno, J. (2006). Collalba negra – *Oenanthe leucura*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

acompañada del canto territorial como en el caso de las bisbitas (género *Anthus*). Casi siempre inician el canto desde un posadero expuesto, luego ascienden con golpes de ala entrecortados, despliegan las alas y la cola y cantan mientras planean hasta un nuevo posadero (König, 1966). En ocasiones dejan colgar las patas durante estos vuelos. Después de posarse de nuevo realizan la exhibición de danza, acompañada del canto de cortejo (König, 1966). En Almería, el canto territorial se reducía en frecuencia en octubre, se interrumpía durante noviembre y comenzaba a escucharse esporádicamente en diciembre, y más frecuentemente a partir de enero. Los machos cantaban regularmente y durante períodos de hasta 20 minutos desde finales de enero y más intensamente en febrero (pico de la formación de parejas). Las hembras cantaban esporádicamente también (Richardson, 1965). Los machos cantan más al amanecer y al atardecer (Panow, 1974; Dorka et al., 1976).

Formación de parejas

La formación de parejas está íntimamente ligada cronológicamente con la conducta de enseñar lugares de nidificación. Las persecuciones heterosexuales se inician a finales de diciembre y las parejas aparecen como obviamente formadas en enero-febrero (Richardson, 1965). La exhibición de danza se inicia con la elevación lenta y el despliegue de la cola, mientras se sacude el plumaje del cuerpo. La cola verticalmente elevada y totalmente despegada es movida de arriba abajo, mientras las puntas de las alas plegadas son agitadas. Esta exhibición es acompañada por canto de cortejo y por una danza consistente en pequeños pasos sobre el mismo punto o desplazándose en arco. La cola es posteriormente plegada gradualmente y bajada lentamente y el plumaje pegado al cuerpo (König, 1966). El macho puede repetir esta exhibición de nuevo o volar a otro punto. La exhibición de danza descrita se suele repetir cada vez más próxima al lugar futuro de nidificación hasta terminar frente a la cavidad que se va utilizar. La hembra observa estas exhibiciones del macho durante algún tiempo antes de aproximarse y posarse junto a la entrada de la cavidad. El macho repite la exhibición de danza hasta finalmente introducirse por la abertura. El macho, al enseñar el nido, puede transportar algún material vegetal a la cavidad o dejarlo caer frente a la entrada. La hembra inspecciona la cavidad poco después y toma la decisión final por un lugar concreto. El macho puede enseñar varios lugares a la hembra, o la pareja ocupa el mismo lugar del año anterior sin ceremonias (König, 1966). En relación con estas exhibiciones se produce la conducta quizás más característica y espectacular de esta especie, el transporte de piedras.

Transporte de piedras

Las collalbas negras transportan en vuelo gran número de piedras a las cavidades del nido. Los nidos son contruidos encima de acúmulos de piedras. Esta actividad debe ser energéticamente costosa. Muchas piedras son depositadas incluso en lugares planos y protegidos o en lugares donde no se construyen posteriormente los nidos. Ya que los machos transportan piedras durante sus actividades de cortejo, Ferguson-Lees (1960) propuso que la recolección de piedras podría constituir una exhibición sexual. Richardson (1965) señaló que los machos eran más activos en esta conducta que las hembras y coincidió con Ferguson-Lees (1960) en que las piedras raramente servían para proteger el nido de agentes climáticos o depredadores. Aunque el acarreo de piedras ocurre después de la formación de parejas, podría haber surgido por selección sexual al demostrar el vigor de los machos e inducir a las hembras a invertir más en la reproducción con machos de mejor calidad genética o más dispuestas a ayudarla en la crianza de los pollos. Pero hay posibilidades alternativas a la de la exhibición de vigor seleccionada sexualmente, como son la de ofrecer soporte físico al nido (Panow 1974), proteger las cavidades de depredadores (Verner 1909, Brehm 1913, König 1966), proteger el nido del viento, la lluvia o el polvo, o la de moderar cambios bruscos de temperatura a lo largo del día.

Existen varios estudios sobre esta peculiar conducta de construcción del nido en esta especie (Richardson, 1965; Soler et al., 1983; Prodon, 1985; Perrin de Brichambaut, 1989). Sin duda los estudios más exhaustivos sobre esta conducta son los de Moreno et al. (1994) y Moreno y Soler (1995) realizados en la Hoya de Guadix en 1988-1992, estudiándose 24 áreas diferentes con 1-8 parejas reproductoras. Todos los individuos estuvieron anillados para su reconocimiento individual. Se visitaron lugares potenciales de nidificación, especialmente cuevas humanas abandonadas, para detectar la aparición de piedras recién depositadas. Para distinguirlas de piedras acumuladas en años anteriores, los montones antiguos se rociaron con un spray gris. Se contaron el número de piedras aportadas diariamente a los montones, marcándose las piedras acumuladas cada día con rotulador para distinguirlas de las nuevas. Al final de la temporada se pesaron todas las piedras en cada territorio según intento reproductor (primero, segundo, o repetición) y según si las piedras se hallaron junto al nido, en el suelo bajo el nido o en lugares no próximos al nido.

Se confirmó que las parejas ya están formadas cuando se realiza la conducta de acarreo de piedras, y que ésta se realiza antes de cada intento reproductor, aún cuando los cambios de pareja en medio de la temporada son raros (4 de 72 posibles casos). En 11 ocasiones se pudo observar la conducta de 8 parejas de forma directa. Colectaron piedras del suelo a menos de 10 m de la cavidad. Entre una y 82 piedras fueron transportadas en vuelo durante un período continuo de observación. Sólo el macho transportó piedras en 5 de las ocasiones, mientras las hembras participaron en tres ocasiones. La hembra siempre estaba presente y frecuentemente levantaba algunas de las piedras previamente transportadas por el macho y caídas al suelo y las soltaba inmediatamente. La proporción media de piedras transportadas por los machos durante estas observaciones fue del 87%. Las hembras transportaron piedras especialmente durante la construcción del nido propiamente dicha. El transporte de piedras se inició entre 21 y 3 días antes de la fecha de puesta (media $11,1 \pm 0,9$ días, $n=27$) y cesó entre 12 y 0 días antes de la puesta del primer huevo (media $4,0 \pm 0,8$ días, $n=23$). El acarreo de piedras intensivo, definido como la aparición de más de 5 piedras nuevas por día, fue realizado durante períodos de 2 a 19 días (media $6,9 \pm 0,8$ días, $n=25$). Las piedras fueron halladas en la cavidad del nido, en el suelo bajo la cavidad, y también frecuentemente en otros lugares del territorio de cría (ver Tabla 1). La suma de intentos por temporada (1989-1991) basado sólo en piedras en el nido y en el suelo bajo el nido fue de $316,2 + 31,1$ piedras (rango = 6-1.202, $n = 60$) con un peso total de $2.012 + 209$ g (rango = 46-7.481 g, $n = 56$). Si se incluyen las piedras acarreadas a otros lugares ajenos al nido, el número fue $503,4 \pm 57,3$ (rango = 62-1.366, $n = 34$), con un peso total de 3.093 ± 390 g (rango = 288-10.109, $n = 34$).

Tabla 1. Transporte de piedras por Collalba Negra al nido, suelo debajo de éste u otros lugares del territorio de cría en la Hoya de Guadix (Moreno et al., 1994). Para cada variable se indica la media \pm desviación típica, tamaño de muestra entre paréntesis y rango de variación.

	Nido	Suelo	Otros	Nº total	Peso total (g)
Primeras puestas	94,2 \pm 14,7	82,8 \pm 13,1	107,4 \pm 32,3	319,9 \pm 37,8	2019,4 \pm 270,4
Rango (n)	0-840 (79)	0-543 (74)	0-1300 (44)	47-1366 (43)	241-10109 (58)
Repetición primeras	32,3 \pm 9,7	58,6 \pm 20,6	20,7 \pm 12,4	124,6 \pm 120,0	820,3 \pm 715,3
Rango (n)	0-168 (24)	0-387 (24)	0-151 (14)	13-399 (12)	105-2232 (11)
Segundas puestas	70,8 \pm 15,4	52,2 \pm 10,3	72,8 \pm 29,3	253,9 \pm 42,2	1508,6 \pm 1282,4
Rango (n)	0-388 (40)	0-279 (39)	0-313 (13)	6-534 (15)	47-3363 (15)

Se transportaron significativamente más piedras antes de las primeras que de las segundas puestas, o que de puestas de repetición. La tasa de transporte diaria varió entre 3 y más de 70 piedras por nido ($21,0 \pm 3,5$, $n=25$) durante el período de acarreo intensivo. Las piedras pesaban desde menos de 1 g hasta 25 g, con un peso medio por intento reproductor de entre

3,4 y 8,2 g. Cada pareja transportó en promedio unos 3 kg de piedras por temporada. La altura de las cavidades a las que se transportaron las piedras varió entre el suelo y 3,6 m.

En tres de los 5 años de estudio hubo una consistencia o repetibilidad significativa entre el número de piedras transportado en distintos intentos reproductores de la misma temporada. El número de piedras transportado a los lugares de nidificación (excluyendo suelo y otros lugares) fue consistente entre años para los machos. Para las hembras la consistencia fue significativa para el número total de piedras transportadas por temporada a todos los lugares. Ello indica diferencias marcadas entre individuos en su propensión para transportar piedras. No se detectaron diferencias en el número de piedras transportadas entre individuos de un año y los de mayor edad.

Se evaluaron 5 hipótesis sobre la función del transporte de piedras. La hipótesis sobre las piedras como soporte del nido no fue apoyada por que las cavidades irregulares con una mayor necesidad de un soporte de piedras no tenían más piedras que las poyatas planas de cuevas humanas. Además muchas piedras eran transportadas a lugares donde no se ubicaban los nidos y ni siquiera era viable su instalación. Por último, algunos nidos no tenían ningún soporte de piedras. El éxito de eclosión tampoco estuvo relacionado con el número de piedras próximas al nido.

La hipótesis sobre la moderación de cambios de temperatura en el nido tampoco fue apoyada por que no había más piedras en cavidades naturales con mayores fluctuaciones térmicas que en poyatas de cuevas con gran estabilidad de la temperatura ambiental. En 19 nidos abandonados recientemente, se estimó el tiempo que tardaba una pequeña bolsa de agua caliente situada en el nido en enfriarse de 40 a 30°C con y sin piedras. Ello se hizo para comprobar la capacidad termoregulatoria de las piedras junto al nido. Este experimento de enfriamiento de bolsas de agua caliente no mostró diferencias en tasas de descenso térmico. La hipótesis sobre protección contra elementos climáticos no estuvo apoyada por la escasez de fracasos reproductores debido a inclemencias del tiempo (167 intentos reproductores registrados).

La hipótesis sobre defensa frente a predadores de huevos o pollos o de hembras en el nido (4 hembras fueron sorprendidas y depredadas en la cavidad del nido) no fue apoyada por que las cavidades más altas y por tanto más seguras frente a depredadores terrestres no son seleccionadas para nidificar (ninguna cavidad a una altura superior a 3,7 m fue seleccionada) probablemente por el elevado coste de transportar piedras hasta ellas. Además los montones de piedras junto al nido pueden hacer a los nidos más conspicuos, como se deduce del hecho de que los investigadores utilizaban dichos montones para buscar nidos. Además el riesgo de depredación fue de hecho más elevado en territorios con más piedras y los nidos que sufrieron depredación no tenían menos piedras que los demás.

Por último, la hipótesis de la exhibición sexual propone que los miembros de la pareja valoran el vigor de su 'partner' por medio de la conducta de acarreo y ajustan el esfuerzo reproductor en la puesta común en función de dicho vigor. El esfuerzo reproductor se puede medir por la fecha y el tamaño de puesta, por el número de puestas y por la intensidad del cuidado parental. De acuerdo con estas predicciones,

- 1) las parejas con fechas de puesta y eclosión más tempranas transportaron más piedras a lugares ajenos al nido,
- 2) las parejas con primeras puestas mayores transportaron más piedras a lugares ajenos al nido,
- 3) las parejas que no transportaron piedras produjeron menos pollos volantones por temporada que las que transportaron piedras,

- 4) las parejas que transportaron más piedras durante toda la temporada a lugares ajenos al nido sacaron adelante más pollos volantones por temporada, y
- 5) la tasa de cebas a los pollos por parte del macho estuvo positivamente asociada al número total de piedras transportadas al nido antes del intento reproductor, mientras que no se encontró dicha relación para las hembras.

La conclusión de este exhaustivo estudio (Moreno et al., 1994) es que la actividad de transporte de piedras, especialmente a lugares ajenos al nido, es un buen predictor de la inversión reproductora de la hembra y del éxito reproductor de la pareja. El transporte de piedras en la Collalba Negra puede ser considerado como una exhibición sexual posterior al emparejamiento asociada a un mayor esfuerzo reproductor a lo largo de prolongadas temporadas reproductoras. Además, el transporte refleja consistentemente la futura inversión del macho en el cuidado parental, ayudando así a las hembras a ajustar su nivel de inversión a la capacidad de contribuir de sus parejas.

En varios experimentos posteriores se comprobó si las piedras amontonadas o la conducta eran el factor crucial que modulaba la inversión reproductora (Soler et al., 1996). En primer lugar se comprobó si los montones de piedras transportadas y acumuladas en años precedentes tenían algún efecto sobre la inversión reproductora retirando todos los montones de piedras antiguas en la mitad de los territorios y comparando los parámetros reproductores de dichas parejas con los de parejas control en cuyos territorios no se retiraron piedras antiguas. En otro experimento, se duplicó cada dos días el número de piedras transportadas en algunos territorios aportando tantas piedras a los montones en proceso de formación como piedras habían aparecido desde la última visita, mientras en otros territorios se retiraban la mitad de las piedras amontonadas en visitas en días alternos. Cuando se duplicó periódicamente el número de piedras amontonadas, la actividad transportadora se redujo significativamente, mientras en los territorios donde se retiraban piedras la actividad aumentó hasta compensar la retirada de piedras. Ello indica que los individuos controlan los montones de piedras en sus territorios, y que el experimento consiguió aumentar la intensidad de la conducta, permitiendo diferenciar entre piedras amontonadas (manipuladas experimentalmente) y piedras realmente transportadas, cuyo número varió en función del tratamiento experimental. La fecha de puesta fue más temprana y la producción de volantones fue mayor cuando el número de piedras realmente transportadas aumentó, mientras el número de piedras amontonadas no tuvo ningún efecto. La inversión reproductora depende de la observación de la conducta y no del número de piedras amontonadas.

La evolución de la conducta de transporte de piedras puede haber afectado al dimorfismo sexual en esta especie (ver [Morfología](#)). Una superficie alar mayor en relación con el peso corporal permitiría a los machos transportar más peso (i.e., más y mayores piedras). El número y peso de las piedras transportadas estuvo inversamente asociado con la carga alar de los machos (peso en relación a superficie alar), lo que sugiere que una mayor superficie alar en los machos puede haber evolucionado como una adaptación para el transporte de piedras (Møller et al., 1995). Se realizó un experimento para comprobar esta idea: a unos machos se les redujo la superficie alar extrayéndoles dos primarias de cada ala, a otros se les cortó solo la punta de dichas plumas, mientras a otro grupo de machos se les capturó a principios de la temporada pero no se les modificó la superficie alar. El número y peso de las piedras transportadas estuvo inversamente relacionado con la superficie alar previa a la manipulación, y los machos con superficies alares mayores antes de la manipulación de reducción soportaron mejor la reducción en términos de piedras transportadas. Además, la reducción experimental de la superficie alar provocó una disminución en el número de piedras transportadas en relación al grupo control. Este experimento indica que el transporte de piedras es una señal honesta de la máxima capacidad de esfuerzo de los machos durante breves períodos, y que las diferencias intraespecíficas en la morfología alar permiten diferentes intensidades de exhibición.

En este estudio (Møller et al., 1995) se realizó una estima del esfuerzo físico que realiza una Collalba Negra al levantar piedras en vuelo. Si se mide como esfuerzo energético diario, transportar un promedio de 21 piedras una distancia media de vuelo de 3 m, a una velocidad

Moreno, J. (2006). Collalba negra – *Oenanthe leucura*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

de 3.9 m/s, implicaría sólo un 1% del gasto energético diario total del ave. Sin embargo, los vuelos cortos son energéticamente muy costosos (unas 23 veces la tasa metabólica basal de un pájaro de pequeño tamaño como la Collalba Negra). Una collalba gastaría unos 45,7 KJ por hora en esta actividad. Volar transportando cargas equivalentes a un 20-30% del peso corporal pueden hacer aumentar el gasto energético de vuelo en un 21-33%. Las collalbas negras frecuentemente transportan en vuelo piedras de 6 a 8 g (Moreno et al., 1994). Incorporando el suplemento de gasto de vuelo por carga implica un coste de 55 KJ/hora o 15,3 vatios. El gasto energético de vuelo de un colibrí ha sido estimado como 240 vatios por Kg. La estima para una Collalba Negra transportando piedras en vuelo equivale a 400 vatios por Kg, que se aproxima al límite máximo de la potencia que puede desarrollar cualquier tipo de músculo. Esto es, el acarreo de piedras en vuelo sería una actividad más próxima a la halterofilia que al maratón.

En otro estudio (Soler et al., 1999) se comprobó que los machos que transportaban piedras muy pesadas, algunas de un cuarto de su peso, mostraban una respuesta inmunitaria mediada por linfocitos T significativamente mayor que los que transportaban piedras más ligeras. Además, los machos que transportaban piedras más pesadas mostraban un menor hematocrito (proporción de volumen de sangre ocupado por glóbulos rojos), quizás como respuesta al mayor esfuerzo físico intenso que deben desarrollar. Los machos con mayores respuestas inmunitarias celulares sobrevivieron mejor entre temporadas. Por tanto, la exhibición de transportar piedras refleja el estatus inmunitario y de salud de los machos.

Apareamiento

Las cópulas se producen cerca de la cavidad del nido, danzando ambos individuos alrededor del otro (ceremonia de danza), especialmente durante la construcción del nido. La hembra emite previamente una diversidad de sonidos, mientras el macho emite el canto de cortejo. Estas exhibiciones suelen conducir, aunque no siempre, a la cópula en que el macho vuela repentinamente para posarse sobre la hembra (König, 1966). No se ha observado ceba de cortejo.

Bibliografía

- Arroyo, B. (1977). La avifauna de un cantil estepárico. *Ardeola*, 23: 41-47.
- Blanchet, A. (1951). Oiseaux de Tunisie. I. Région de Sousse et Sahel. *Mém. Soc. Sci. Nat. Tunisie*, I. xi + 107, 14 pls.
- Bousquet, J. F. (2002). Consommation de baies de *Rhamnus lycioides* par le traquet rieur *Oenanthe leucura*. *Pistrac*, 18: 122.
- Boxberger, L. von (1934). Beiträge zur Brutvogelfauna der Provinz Malaga. *J. Orn.*, 82 : 185-209.
- Brehm, A. (1913). Die Vögel. Vol. 4. Bibliographisches Institut, Leipzig.
- Carnero, J., Peris, S. J. (1988). *Atlas Ornitológico de la Provincia de Salamanca*. Diputación de Salamanca, Salamanca.
- Carrascal, L.M., Seoane, J., Alonso, C.L., Palomino, D. (2002). Estatus regional y preferencias ambientales de la avifauna madrileña durante el invierno. *Anuario Ornitológico de Madrid 2002*: 22-43.

- Cramp, S. (1988). *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic*. Vol. V. Tyrant Flycatchers to Thrushes. Oxford University Press, Oxford.
- Dorka, V., Dorka, U., Haas, V. (1976). Gemeinschaftliches Höhlennächtigen beim Trauersteinschmätzer *Oenanthe leucura* zur Nichtbrutzeit. *Verh. Orn. Ges. Bayern*, 22: 467-471.
- Elósegui, J. (1985). *Navarra. Atlas de las Aves Nidificantes*. Caja de Ahorros de Navarra, Pamplona.
- Ferguson-Lees, I. J. (1960). Studies of less familiar birds, 109. Black Wheatear. *British Birds*, 53: 553-558.
- Ferrer, X., Martínez i Vilalta, Montaner, J. (1986). *Historia natural del Paísos Catalans*. 12. Ocells. Enciclopedia Catalana, Barcelona.
- García-Dios, I. S. (2006). Dieta del aguililla calzada en el sur de Ávila: importancia de los passeriformes. *Ardeola*, 53 (1): 39-54.
- Géroudet, P. (1963). *La vie des oiseaux: les passereaux 2*. Niestlé, Neuchatel.
- Glutz von Blotzheim, U. N., Bauer, K. M. (1988). *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 11/I. Passeriformes (2. Teil). Turdidae. Aula Verlag, Wiesbaden.
- Hódar, J. A. (1995). Diet of the black wheatear *Oenanthe leucura* in two steppe shrub zones of southeastern Spain. *Alauda*, 63: 229-235.
- Kaboli, M., Aliabadian, M., Guillaumet, A., Roselaar, C. S., Prodon, R. (2007). Ecomorphology of the wheatears (genus *Oenanthe*). *Ibis*, 149 (4): 792-805.
- König, C. (1966). Zur Brutbiologie des Trauersteinschmätzers *Oenanthe leucura*. *Vogelwelt*, 87 : 182-188.
- Martí, R., del Moral, J. C. (2003) *Atlas de las Aves Reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Møller, A. P. (1992). Interspecific response to playback of bird song. *Ethology*, 90: 315-320.
- Møller, A. P., Lindén, M., Soler, J. J., Soler, M., Moreno, J. (1995). Morphological adaptations to an extreme sexual display, stone carrying in the black wheatear, *Oenanthe leucura*. *Behavioral Ecology*, 6: 368-375.
- Moreno, J., Soler, M. (1995). El acarreo de piedras en la Collalba Negra. *Quercus*, 114: 31-37.
- Moreno, J., Soler, M., Møller, A. P., Lindén, M. (1994). The function of stone carrying in the Black Wheatear, *Oenanthe leucura*. *Animal Behaviour*, 47: 1297-1309.
- Muntaner, J., Ferrer, X., Martínez-Vilalta, A. (1983). *Atlas dels ocells nidificants de Catalunya i Andorra*. Ketres Ed., Barcelona.
- Panow, E. N. (1974). *Die Steinschmätzer der nördlichen Paläarkt*. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- Perrin de Brichambaut, J. (1989). Sur la construction de "mur" du nid du Traquet rieur (*Oenanthe leucura*). *Alauda*, 57 : 226-227.

Moreno, J. (2006). Collalba negra – *Oenanthe leucura*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

- Pleguezuelos, J. M. (1992). *Avifauna nidificante de las Sierras Béticas Orientales y Depresiones de Guadix, Baza y Granada. Su cartografiado*. Servicio de Publicaciones Universidad de Granada, Granada.
- Prodon, R. (1985). Introduction à la biologie du Traquet rieur (*Oenanthe leucura*) en France. *Alauda*, 53 : 295-305.
- Purroy, F.J. (1997). *Atlas de las Aves de España*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Real, J. (2000). Los incendios pueden favorecer la recolonización de la collalba negra *Oenanthe leucura*. *Ardeola*, 47: 93-96.
- Richardson, F. (1965). Breeding and feeding habits of the black wheatear *Oenanthe leucura* in southern Spain. *The Ibis*, 107: 1-17.
- Sampietro, F. J., Pelayo, E., Hernández, F., Cabrera, M., Guiral, J. (1998). *Aves de Aragón. Atlas de especies nidificantes*. Diputación General de Aragón e IberCaja, Zaragoza.
- Sanz Zuasti, J., Velasco, T. (1999). *Guía de las Aves de Castilla y León*. Ed. Carlos Sánchez, Medina del Campo.
- Schönwetter, M. (1979). *Handbuch der Oologie*. Berlin
- SEO/BirdLife. (2004). Tendencias de las poblaciones de aves comunes reproductoras en España (1996-2003). Programa SACRE. Informe 2004. - SEO/BirdLife, Madrid.
- Soler, M., Zúñiga, J. M., Camacho, I. (1983). Alimentación y reproducción de algunas aves de la Hoya de Guadix (Sur de España). *Trab. Monogr. Dep. Zool. Univ. Granada (S.N.)*, 6: 27-100.
- Soler, M., Moreno, J., Møller, A. P., Lindén, M., Soler, J. J. (1995). Determinants of reproductive success in a Mediterranean multi-brooded passerine – the Black Wheatear *Oenanthe leucura*. *Journal für Ornithologie*, 136: 17-27.
- Soler, M., Soler, J. J., Møller, A. P., Moreno, J., Lindén, M. (1996). The functional significance of sexual display: stone carrying in the black wheatear. *Animal Behaviour*, 51: 247-254.
- Soler, M., Martín-Vivaldi, M., Marín, J. M., Møller, A. P. (1999). Weight lifting and health status in the black wheatear. *Behavioral Ecology*, 10: 281-286.
- Stenhouse, J. H. (1921). Bird notes from Southern Spain. *The Ibis*, 11: 573-594.
- Stöbener, N. F. (1979). Trauersteinschmätzer erfolgreich in Zimmervoliere gezüchtet. *Europ. Vogelwelt*, 4: 72-74 y 86-89.
- Tellería, J.L., Asensio, B., Díaz, M. (1999). *Oenante leucura*. Pp. 78-79 en *Aves Ibéricas. II. Paseriformes*. J.M. Reyero Editor, Madrid.
- Tucker, G. M., Heath, M. F. (1994). *Birds in Europe: their conservation status*. BirdLife International, Cambridge.
- Valverde, J. A. (1957). *Aves del Sáhara Español*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Vaurie, C. (1959). *The Birds of the Palearctic Fauna. A Systematic Reference. Order Paseriformes*. H.F. Witherby Ltd., London.

Moreno, J. (2006). Collalba negra – *Oenanthe leucura*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
<http://www.vertebradosibericos.org/>

Verner, W. (1909). *My Life among the Wild Birds in Spain*. Bale & Danielsson, London.

Voous, K.H. (1960). *Atlas of European Birds*. Nelson, Edimburgh.

Witherby, H. F., Jourdain, F. C., Ticehurst, N. F., Tucker, B. W. (1938). *The Handbook of British Birds*. Vol. 2. Witherby, London.

Revisiones: 25-01-2007; 6-03-2008; 27-03-2008