

Ecoetologia i biologia de l'esquirol (*Sciurus vulgaris*, Linnaeus, 1758) en dos hàbitats de predictibilitat alimentària contínua que difereixen en l'abundància d'aliment

Josep Piqué i Vilar

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (www.tesisenxarxa.net) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (www.tesisenred.net) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (www.tesisenxarxa.net) service has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized neither its spreading and availability from a site foreign to the TDX service. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service is not authorized (framing). This rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

ECOETOLOGIA I BIOLOGIA DE L'ESQUIROL
(*Sciurus vulgaris*, Linnaeus, 1758)
EN DOS HÀBITATS DE
PREDICTIBILITAT ALIMENTÀRIA
CONTÍNUA QUE DIFEREIXEN
EN L'ABUNDÀNCIA D'ALIMENT

Josep Piqué i Vilar
Setembre de 1997

què l'aliment és menys predictable en el temps (10 mesos; Wauters & Dhondt, 1992).

4.3. Alimentació. Preferències, diversitat, inversió de temps, substrats, comportament d'amagar llavors i selecció de pins.

4.3.1. Preferències

Quan a la primavera-estiu els esquiroles del parc han menjat totes o una gran part de les pinyes de l'any disponibles i quan encara són immadures (verdes) les noves pinyes de l'any, cerquen altres fonts d'alimentació (escasses), i en aquesta època adults en males condicions físiques (pes corporal d'adult, \bar{x} = 211 g, ♀ núm. 25) poden consumir restes deixades per l'home (ex. poma, obs. pers.).

Els gàlbuls de xiprer tenen importància en la dieta en determinades estacions (tardor-91 i primavera-92), quan l'aliment principal (pinya de pi blanc, *P. halepensis*) ja s'ha exhaurit a causa de la pressió alimentària ocasionada per les elevades densitats d'esquiroles (Taula 19 del Cap. 1) i quan encara no estan madures les noves pinyes de l'any (Fig. 1 del Cap. 0; Taula 6 i Fig. 10). Tenen una dieta d'alt valor calòric al llarg de tot l'any formada per llavors de *P. halepensis* que, quan manquen, són substituïdes per les de *P. pinea* i *C. sempervirens* (Fig. 10b).

La preferència per les llavors de pinàcies s'explica pel seu elevat valor calòric (Taula 2 del Cap. 0), i la menor preferència pels ítems de pi pinyer respecte dels de pi blanc s'explica perquè els esquiroles no poden accedir als pinyons de pi pinyer si abans no s'ha produït l'obertura natural de les bràctees de la pinya, que els permeti accedir als pinyons (Cap. 0). Quan falten són substituïdes per les llavors de xiprer amb valor calòric menor (Taula 2 del Cap. 0). Les glans d'alzina i roure mai són preferides, probablement perquè quan estan disponibles a la tardor, coincideixen amb la màxima abundància de pinyes (Fig. 1 del Cap. 0) i a causa dels tanins que contenen (Steele & Smalwood, 1994), que poden ser tòxics en concentracions elevades.

4.3.2. Ítems d'aliment

Els esquiroles arborícoles holàrtics com *T. hudsonicus* (Smith, 1968) *S. niger* i *S. carolinensis* (Korschgen, 1981), *S. vulgaris* (Purroy & Rey, 1974; Grönwall, 1982; Tonkin, 1983; Moller, 1983, 1986; Pulliainen & Jussila, 1995; Wauters & Dhondt, 1987; Wauters et al., 1992) i fins i tot els voladors com *Petaurista leucogenys* (Kawamichi, 1997) prefereixen

llavors d'alt poder energètic d'arbres de la F. *Pinaceae* i F. *Fagaceae*, i d'alta digestibilitat (Havera & Smith, 1979) i baix contingut en tanins (Steele & Smalwood, 1994), que poden ser tòxics en concentracions elevades, però també mengen aliments d'origen animal com insectes i larves, cargols i ous d'ocells (Korschgen, 1981; Grönwald, 1982; Wauters & Dhondt, 1987; Wauters et al., 1992), bolets (Keith, 1965; Purroy & Rey, 1974; Grönwald, 1982; Moller, 1983, 1986; Pulliainen & Jussila, 1995; Sulkava & Nyholm, 1987; Wauters & Dhondt, 1987; Wauters et al., 1992) i líquens (Purroy & Rey, 1974; Grönwald, 1982).

En la seva distribució per Europa occidental *S. vulgaris* prefereix llavors d'alt poder energètic, independentment de la latitud.

En latituds septentrionals (67° N) s'alimenten principalment de llavors de coníferes (*P. abies* i *P. sylvestris*) (98.6%) (Pulliainen & Jussila, 1995), a 66° N, de llavors de coníferes i bolets (Sulkava & Nyholm, 1987), i a 59° N, de llavors de *P. abies*, *P. sylvestris*, bolets i brots i, temporalment, avellanes (79%), i es produeix una marcada variació estacional: a la primavera la dieta bàsica està formada per bolets a diferència de la tardor-hivern que ingereixen llavors de coníferes i bolets (Grönwald, 1982). Els bolets són força importants en la seva dieta, especialment quan manquen les llavors de coníferes, i han desenvolupat l'estratègia d'emmagatzemar-los en les branques d'arbres a 1-2 m del terra, per conservar-los i tenir-los disponibles (Sulkava & Nyholm, 1987).

En latituds centrals i meridionals s'alimenten principalment de llavors de coníferes, i a la tardor, de fagàcies. La dieta bàsica és de llavors de *P. sylvestris* (57° N; Moller, 1986; 52° N; Wauters & Dhondt, 1987; Wauters et al., 1992; 43° N amb un 65.5 %; Purroy & Rey, 1974) o de llavors de *P. halepensis* (41° N, amb un 77.24%; present estudi). Quan manquen les llavors de coníferes, generalment a finals de primavera-principis d'estiu, diversifiquen en totes les latituds i hàbitats les fonts d'alimentació. En hàbitats de caducifolis, a 54° N, s'alimenten durant l'any de llavors de fagàcies i d'avellanes (*C. avellanus*) als arbres i a terra, juntament amb fruits de teix (*T. baccata*) (Tonkin, 1983), i a 52° N, d'inflorescències i brots de caducifolis (Wauters et al., 1992) i a 43° N, d'avellanes i glans (Purroy & Rey, 1974).

Quan manca l'aliment d'alt poder energètic consumeixen bolets, líquens i altre aliment d'origen vegetal i animal disponible a l'hàbitat. D'entre els bolets en consumeixen de diferents espècies (Purroy & Rey, 1974; Grönwald, 1982; Moller, 1983, 1986; Pulliainen & Jussila, 1995; Sulkava & Nyholm, 1987; Wauters & Dhondt, 1987; Wauters et al., 1992), però mai el pet de llop, *Lycoperdum perlatum*, ni *Hydnum imbricatum* que no són tòxics per a l'home, ni la farinera borda, *Amanita phalloides* (Grönwald, 1982), amb principis tòxics mortals per a l'home (Llimona et al., 1991), tot i que consumeixen espècies que contenen atropina i muscarina (reig bord, *A. muscaria*) que són al·lucinògenes i tòxiques per a l'home

(Llimona et al., 1991) sense cap efecte tòxic aparent en ells (Grönwald, 1982). També consumeixen inflorescències, gemmes i brots (Purroy & Rey, 1974; Grönwald, 1982; Tonkin, 1983; Moller, 1983, 1986; Wauters & Dhondt, 1987; Wauters et al., 1992), alguns d'ells (*T. baccata*, present estudi) amb un alt contingut de taxina i molt tòxics, fins arribar a ser mortals, per a l'home (Font i Quer, 1981), i líquens de diferents espècies (Purroy & Rey, 1974; Grönwald, 1982; Moller, 1983). Entre els aliments d'origen vegetal consumeixen fruits de baix valor calòric com l'aril carnós que envolta parcialment el fruit del teix, *T. baccata*, el fruit del nabiu, *Vaccinium myrtillus*, maduixes, *Fragaria vesca*, i mores i gerds, *Rubus* spp. (Purroy & Rey, 1974; Grönwald, 1982; Tonkin, 1983; Pulliainen & Jussila, 1995; Wauters & Dhondt, 1987; Wauters et al., 1992). Entre els d'origen animal consumeixen insectes i les seves larves (Purroy & Rey, 1974; Grönwald, 1982; Wauters & Dhondt, 1987), cargols (Purroy & Rey, 1974) i ous i pollets (Grönwald, 1982), que en el present estudi (animals no marcats) eren ous de gafarró, *Serinus serinus* i pollets de merla, *Turdus merula* (obs. pers.) i de papamosques gris, *Muscicapa striata* (Batllori, com. pers.), que ingerien totalment o parcialment després de foragitar la mare del niu (obs. pers.).

Es pot concloure que la dieta de l'esquirol està constituïda en totes les latituds d'Europa occidental per aliment d'alt poder energètic i quan manca, a finals de primavera-principis d'estiu, és substituït per aliment de baix valor energètic, que en les latituds septentrionals està representat principalment pels bolets (alguns, com *Amanita muscaria*, amb principis al·lucinògens i tòxics per a l'home que podria evitar si no ingerís la pell, on es localitzen els principis actius; Font i Quer, 1981) i en les latituds meridionals per brots (alguns amb principis tòxics mortals per a l'home, com el teix, *T. baccata*), inflorescències i aliment d'origen animal. La toxicitat dels principis actius dels brots de teix afecta de manera diferent els diferents grups de mamífers i el grup dels rosegadors n'estaria, juntament amb els remugants, menys afectat (Font i Quer, 1981).

4.3.3. Temps invertit

El temps dedicat a diferents activitats per part dels esquirols arborícoles holàrtics varia estacionalment (Tonkin, 1983; Moller, 1986; Wauters et al., 1987; Wauters et al., 1992; Jodice & Humprey, 1992), i també varia el temps que inverteixen en comportament alimentari, ja que quan l'aliment és escàs el busquen amb més freqüència però menys eficientment (Koprowski, 1991). Quan hi ha poc aliment o és molt dispers i de baix valor calòric, cap a finals de primavera-principis d'estiu (Thompson & Thompson, 1980; Wauters et al., 1987; Koprowski, 1991; Wauters et al., 1992), inverteixen molt de temps alimentant-se (Tonkin, 1983; Moller, 1983, 1986), i quan hi ha molt aliment molt concentrat i d'alt valor calòric (setembre-desembre), contràriament al que és esperable també hi dediquen molt de temps (Degn, 1974; Purroy & Rey, 1974; Zwahlen, 1975; Thompson & Thompson, 1980;

Tonkin, 1983; present estudi), que pot allargar-se fins la nit (present estudi). Els resultats suggereixen que aquesta dedicació intensiva a alimentar-se, en un període de màxima abundància d'aliment d'alt valor calòric, constitueix una estratègia adaptativa per recuperar-se del desgast energètic causat pel període reproductor anterior i preparar-se per al següent amb un increment de pes corporal, que indirectament provoca l'inici de la maduració de les glàndules sexuals (Cap. 2).

4.3.4. Substrat d'alimentació aeri o terrestre

En hàbitats de caducifolis d'Anglaterra, *S. vulgaris* (cicle anual) dedica menys temps a alimentar-se a terra ($\bar{x} = 33\%$) que l'esquirol gris, *S. carolinensis* ($\bar{x} = 86\%$) (Kenward & Tonkin, 1986), i en hàbitats de coníferes i de caducifolis, *S. vulgaris* resta menys temps a terra en els primers hàbitats, i això suggereix que dedica menys temps a alimentar-se en aquest substrat quant més predictable és l'hàbitat, alimentàriament (Wauters et al., 1992). En hàbitats de coníferes a Escòcia, a dedica un 60% del temps buscar aliment a terra del maig al juliol, quan manca l'aliment d'alt valor calòric (Moller, 1986), i inverteix més temps en alimentar-se a terra (cicle anual) en aquest tipus d'hàbitat ($\bar{x} = 12.49\%$; Wauters & Dhondt, 1987) que en els de caducifolis ($\bar{x} > 20\%$; Wauters et al., 1992). Hi ha una dependència molt alta de la pinya de *P. halepensis*, que només deixa de ser consumida quan, a causa de les altes densitats d'esquirols (Cap. 3), s'exhaureixen a finals de primavera-principis d'estiu.

Es pot concloure que aquest comportament de recerca d'aliment a terra, n'omes es produeix quan manca l'aliment al substrat arbori, especialment en els hàbitats de caducifolis.

4.3.5. Substrats d'alimentació als arbres

Està determinat pel tipus d'aliment, ja que l'esquirol generalment el cerca als extrems de les branques on està ubicat, que són branques primes (s'hi està més del 60% del temps d'alimentació; Wauters & Dhondt, 1987). Després de tallar la pinya retrocedeix i busca un lloc proper i segur per extraure les llavors (Moller, 1986; obs. pers.). Aquest lloc és una branca del mateix arbre amb diàmetre inferior a 20 cm, i a alçades superiors als 10 m, i sempre són rebutjats els arbres petits i baixos (pins), probablement a causa de la seva baixa productivitat (Eis et al., 1965; Cap. 0).

Aquest comportament suggereix que no es produeix una veritable selecció del lloc que utilitza per ingerir l'aliment, sinó que se situa en el lloc estable més proper respecte on ha trobat l'item d'aliment.

4.3.6. Comportament d'amagar llavors

El comportament d'amagar aliment gairebé no es produeix en el present estudi (juny 91-maig 93, parc urbà, hàbitat de coníferes $\bar{x} = 0.13\%$), en contraposició a altres hàbitats (Bèlgica, 1986 i 1987: hàbitat de coníferes, $\bar{x} = 1.18\%$; hàbitat de caducifolis, $\bar{x} = 1.12\%$) (Wauters et al., 1992; Wauters et al., 1995; Wauters & Casale, 1996), i s'associa a la predictibilitat contínua d'aliment (d'alt poder energètic) i a l'elevada abundància d'aliment de l'hàbitat del parc urbà (Cap. 0).

En l'hàbitat estudiat s'han localitzat magatzems amb avellanes (en caixes niu d'ocells) de les que s'utilitzaven per encebar les trampes, però aquest comportament d'emmagatzemar es comú a diferents espècies d'esquirols arborícoles neàrtics, com *S. carolinensis* i *T. hudsonicus* (Thompson & Thompson, 1980; Hurly & Robertson, 1987), i paleàrtics. En *S. vulgaris* s'ha observat en diferents hàbitats del centre i nord de l'àrea de distribució d'Europa occidental (Tonkin, 1983; Moller, 1986; Wauters & Dhondt, 1987; Wauters et al., 1992; Wauters et al., 1995; Wauters & Casale, 1996) i és una estratègia adaptativa que possibilita que els animals que més amaguen i recuperen tinguin majors possibilitats de supervivència i reproducció (Wauters et al., 1995). Presenta una notable estacionalitat que s'inicia quan l'aliment és més abundant i és recuperat quan l'aliment és escàs al medi (Thompson & Thompson, 1980; Wauters & Casale, 1996). Aquest comportament i el d'emmagatzemar bolets a les branques dels arbres, descrit en l'apartat d'ítems d'aliment, respondrien a una estratègia adaptativa per disposar d'aliment en les estacions amb poc aliment i incrementar les possibilitats de supervivència i reproducció.

Se suggereix que aquesta estratègia adaptativa no es produeix en hàbitats d'elevada abundància d'aliment predictable al llarg de tot l'any (excepte si les elevades densitats d'alguns anys, exhaureixen les pinyes disponibles).

4.3.7. Selecció de pins i pinyes

Els esquirols poden seleccionar determinats arbres a causa de la qualitat de material nutritiu (Grönwald, 1982) o de la quantitat del material nutritiu de les llavors, expressat per un major nombre de llavors viables o per altres factors, com la duresa de la coberta o la talla i simetria de les pinyes (Smith, 1968, 1970; Elliot, 1974; Moller, 1986).

4.4. Índex d'energia ingerida

La ingesta energètica per unitat de temps és constant en *S. vulgaris* en hàbitats amb ítems d'aliment semblants (pinyes de *Pinus* spp.), ja que en hàbitats de coníferes d'Europa central és de 64-77 kJ per hora d'activitat (Wauters et al., 1992) i en el present estudi, on les coníferes també predominen (54% de cd 2 i 3), és de 72 kJ per hora d'activitat.

Òbviament, varia el nombre de pinyes ingerides per dia, fins i tot d'una mateixa espècie de llavors, depenent de la qualitat (Grönwald, 1982) i de la quantitat del material nutritiu (Grönwald, 1982; Moller, 1986), que pot ser diferent entre arbres. Les necessitats energètiques diàries d'esquirols que viuen en una mateixa latitud poden variar entre estacions, entre edats (Grönwald, 1982) i entre animals amb diferent estat d'activitat sexual (Smith, 1968). *S. vulgaris* consumeix en valors mitjans i seguint una relació decreixent latitudinalment: 59° N, 30 pinyes per dia de *P. abies*, amb un temps mitjà de consum per pinya de 6.3 min (Grönwald, 1982); a 58° N, 100-150 pinyes de *P. sylvestris* (Tittensor, 1975, citat per Grönwald, 1982); a 43° N, 33 pinyes de *P. sylvestris* (a partir del pes estomacal mitjà de 50 esquirols caçats; Purroy & Rey, 1974), i a 41° N, 7.9 pinyes de *P. halepensis* menjades completament (10 pinyes menjades totalment o parcialment), en les quals inverteix una mitjana de 17 min 30 s en el consum de cada pinya, en el present estudi.

El valor calòric mitjà de l'aliment ingerit per dia és relativament semblant i es produeix un cert decreixement latitudinal. A 59° N en hàbitats de coníferes el rang és de 333 kJ per dia (Danilov, 1938, citat per Grönwald, 1982) a 392 kJ per dia (Grönwald, 1982); a 58° N en hàbitats de coníferes és de 354 kJ per dia (Tittensor, 1975); a 52° N en hàbitats de coníferes és de 338 kJ per dia, i en hàbitats de caducifolis és de 419 kJ per dia (Wauters et al., 1992); a 43° N és de 280 kJ per dia (extret a partir del pes fresc mitjà del contingut estomacal de 50 esquirols caçats; Purroy & Rey, 1974), i a 41° N en hàbitats de coníferes (present estudi) és de 288 kJ per dia.

Es pot concloure que la ingesta energètica per unitat de temps és constant en hàbitats amb ítems d'aliment semblants (pinyes de coníferes), i que la ingesta energètica diària pot variar a causa de la despesa energètica ocasionada en cercar els ítems d'aliment i ingerir-los (Wauters & Dhondt, 1992), i també segons l'estació, entre edats (Grönwald, 1982), entre animals amb diferent estat d'activitat sexual (Smith, 1968), i entre latituds quan s'associen a condicions meteorològiques diferents.

5. SUMARI

1. Durant tot l'any els esquirols tenen activitat diürna. Poden tenir activitat d'alimentació nocturna almenys durant novembre i desembre.

2. Hi ha un ritme d'activitat diürn diari bimodal asimètric (desembre-febrer) que progressivament es va transformant fins a ser bimodal perfecte (març-novembre). La bimodalitat màxima s'assoleix el juny, coincidint amb la màxima durada del dia.

3. Durant el matí (cicle anyal) els mascles estan actius més temps que les femelles, perquè aquestes es dediquen durant el període reproductor a la cura i alletament de les cries.

4. Es produeix un increment (en ambdós sexes) del temps d'activitat (associat a alimentació i desplaçaments) dedicat a alimentar-se (matí i tarda) durant agost-desembre (màxima abundància d'aliment). S'associa al fet que el cicle reproductor de l'esquirol s'ha sincronitzat amb el cicle de fructificació del pi blanc per recuperar-se del període reproductor anterior i preparar-se per al següent.

5. L'activitat alimentària nocturna està causada per la menor durada del dia i per les altes densitats d'esquirols de l'hàbitat, que incrementen la competència intraespecífica per l'aliment i provoquen una baixa condició física, que s'estableix a partir del pes corporal. Afectaria especialment els animals de baix estatus social (subadults i població flotant) i els mascles (subdominants enfront de les femelles del mateix pes corporal ja que, a diferència de les femelles, no defensen àrees nuclears).

Permetria que aquests esquirols assolissin un pes corporal òptim, semblant al de la resta de la població, i possibilitaria l'inici simultani o amb poc endarreriment de la maduració sexual, que els ha de permetre estar en bones condicions reproductores en el següent període reproductor.

Està potenciada per la lluminositat de les fases llunars, per la llum difosa nocturna típica d'una gran ciutat, i pel baix índex de depredadors nocturns.

6. El temps dedicat als comportaments d'alimentació, desplaçament i autocondícia no varia estacionalment (tardor-hivern enfront de primavera-estiu). La major part del temps (\bar{x} = 92.01%) el dediquen a alimentar-se (\bar{x} = 44.82%) i als desplaçaments (\bar{x} = 47.19%).

7. El temps que dediquen a alimentar-se i desplaçar-se experimenta una alteració periòdica anyal cap a finals de primavera-estiu (juny-agost), coincidint amb el cicle de fructificació del pi blanc. En aquesta època, a causa del consum de pinyes que s'ha produït des de l'agost anterior, gairebé no queden pinyes i això fa que el temps dedicat als desplaçaments assoleixi els valors més elevats.

8. La pinya de pi blanc (excepte quan s'esgota a causa del consum provocat per altes densitats d'esquirols, primavera 92) és l'aliment seleccionat i més consumit ($\bar{x} = 77.24\%$) al llarg del cicle anyal. Només quan les pinyes escassegen són seleccionats els pinyons de pi pinyer i els gàlbuls de xiprer.

9. Ingereixen 396.74 pinyons (7.9 pinyes consumides totalment) de pi blanc per dia hivernal, que són obtinguts de 10 pinyes consumides totalment ($n = 7$) o parcialment ($n = 3$), i suposen una ingesta energètica de 288 kJ per dia. El temps mitjà de consum total d'una pinya ($n = 7$) és de 17 min 30 s.

10. El comportament d'alimentació a terra és inapreciable ($\bar{x} = 2.73\%$) i s'associa a l'elevada abundància d'aliment predictible situat als arbres. El comportament d'amagar llavors és inapreciable ($\bar{x} = 0.10\%$) i s'associa a l'elevada abundància d'aliment predictible.

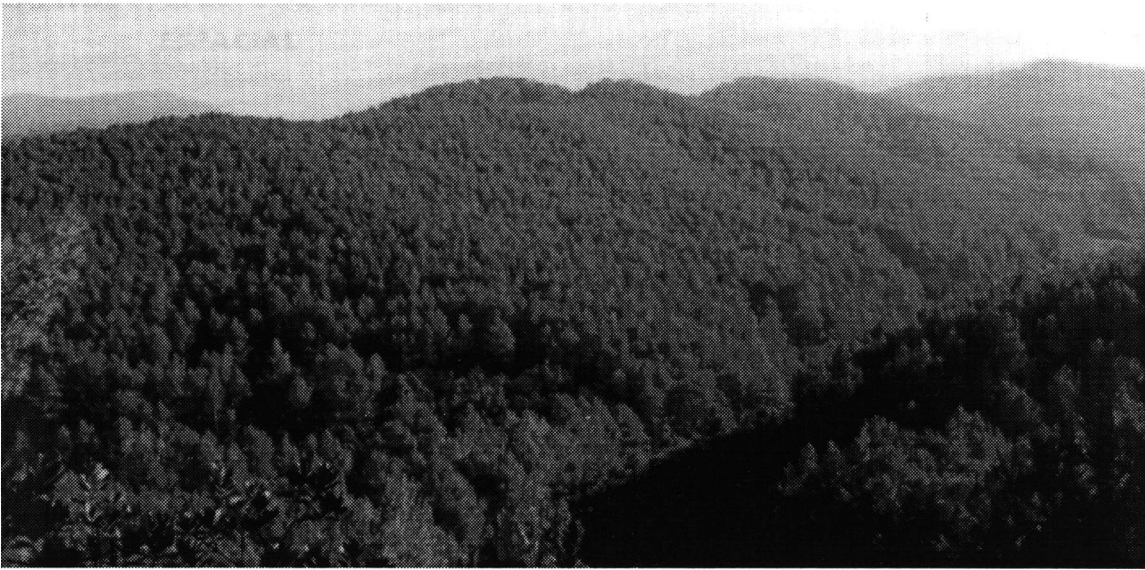
11. Durant el temps d'activitat diürn diari estan molt poc a terra ($\bar{x} = 2.93\%$) i molt als arbres ($\bar{x} = 97.07\%$). Del temps que estan actius als arbres, on estan més temps és al pi blanc ($\bar{x} = 53.01\%$), i això s'associa al fet que té una elevada abundància relativa d'aliment (46.46%) i proporciona gairebé la totalitat de l'aliment predictible (períodes 92-94 = 89.87%; Taula 3 del Cap. 0).

12. El substrat més utilitzat per alimentar-se són les branques primes i mitjanes ($\bar{x} = 84.45\%$). En les primes és on està situat l'aliment, i les branques mitjanes constitueixen el lloc més estable pròxim a l'aliment que li permet manipular-lo per menjar-se'l. Tenint en compte les variables de substrat estudiades, el terra és molt poc utilitzat ($\bar{x} = 3.49\%$).

13. L'alçada a la qual se situen per alimentar-se és sempre superior a 10 m ($\bar{x} = 82.54\%$), cosa que s'associa amb la ubicació de l'aliment (pinyes). Tenint en compte les alçades estudiades, el terra és molt poc utilitzat ($\bar{x} = 3.07\%$).

14. La mida dels arbres en els quals s'alimenten presa segons el perímetre del tronc (> 40 cm), permet determinar que realitzen aquest comportament en arbres mitjans o grans ($\bar{x} = 98.68\%$). La mida s'associa amb la producció de pinyes.

15. La mida dels arbres en els quals s'alimenten supera els 10 m d'alçada ($\bar{x} = 96.68\%$), i s'associa amb la producció de pinyes.



CAPÍTOL 6

**Efecte de l'abundància d'aliment
en el comportament espacial**

CAPÍTOL 6. EFECTE DE L'ABUNDÀNCIA D'ALIMENT EN EL COMPORTAMENT ESPACIAL

1. INTRODUCCIÓ

El comportament espacial dels mamífers al llarg del cicle anual i, per extensió, de *S. vulgaris*, està en relació al tipus d'hàbitat i al sexe (Wauters & Dhondt, 1992; Wauters et al., 1994; Andrén & Delin, 1994).

En relació al tipus d'hàbitat, depèn de la predictibilitat en el temps i en l'espai de les llavors d'arbres de les quals s'alimenta (Wauters & Dhondt, 1992), que subministren els recursos energètics vitals que li han de permetre subsistir al llarg del cicle anual (McNab, 1963; Hixon, 1980; Gurnell, 1984; Otsfeld, 1985). Aquest comportament pot ser alterat per la pressió de depredació (Clutton-Brock & Harvey, 1977), la intensitat i la tipologia de competició intraespecífica (Smith, 1968; Rubenstein & Wrangham, 1986) i, en alguns casos, per la competició interespecífica (Smith, 1968). Es pot predir estabilitat territorial quan hi ha una predictibilitat moderada-alta dels recursos alimentaris i de la densitat dels mateixos (Gurnell, 1987). Si la predictibilitat dels recursos alimentaris es manté alta, però la seva densitat és baixa, es pot predir l'existència d'àrea d'activitat (Gurnell, 1987), ja que la seva rendibilitat no justifica que sigui defensada. La variació intraespecífica del comportament espacial de *S. vulgaris* en diferents hàbitats ha estat estudiada en boscos de pícees madures disperses (Andrén & Delin, 1994), en boscos fragmentats de caducifolis i mixtos de caducifolis-coníferes (Wauters et al., 1994) i en boscos continus de coníferes i de caducifolis (Tonkin, 1984; Wauters & Dhondt, 1992). En els boscos continus les àrees d'activitat fluctuen estacionalment a causa de la manca d'aliment (primavera-estiu), que provoca dues estratègies diferents: reducció de l'àrea d'activitat per buscar aliments alternatius més minuciosament (Tonkin, 1984), o bé augment de la mateixa per cercar ítems d'aliment alternatius (Wauters & Dhondt, 1992). La predictibilitat dels recursos alimentaris (d'alt poder energètic) al llarg del cicle anual (10 mesos) causa diferències en el comportament espacial (Wauters & Dhondt, 1992). No s'ha estudiat, però, com queda afectat el comportament espacial quan la predictibilitat dels recursos alimentaris (d'alt poder energètic) al llarg del cicle anual és màxima (14 mesos) en hàbitats que difereixen en la quantitat d'aliment disponible en l'espai (\times períodes 92-93, relació parc:bosc, 1:0.69; Taula 8 del Cap. 0) i en l'índex d'agregació dels pins blancs madurs cd 3 (relació parc:bosc, 1:0.68; Taula 8 del Cap. 0), que proporcionen pinyes que són l'aliment preferit (Taula 7 del Cap. 5), disponibles al llarg de tot l'any (Fig. 1 del Cap. 0).

Pel que fa al sexe, el comportament espacial s'associa al sistema d'aparellament (Wauters & Dhondt, 1992). Els mamífers promiscus o poligínics com *S. vulgaris* (Wauters et al., 1990) utilitzen els recursos diferencialment per incrementar el seu èxit reproductor (Clutton-Brock et al., 1982; Wauters & Dhondt, 1992). La variació entre sexes del

comportament espacial ha estat estudiada en relació a l'àrea d'activitat al llarg del cicle anual en diferents hàbitats i s'han establert diferències en l'àrea d'activitat entre sexes (Tonkin, 1984; Wauters & Dhondt, 1992; Wauters et al., 1994; Andrén & Delin, 1994), que no es produeixen en relació a l'àrea nuclear (Wauters & Dhondt, 1992; Wauters et al., 1994). D'una banda, s'ha estudiat en els esciúrids en quin període del cicle reproductor concret (Michener, 1979; Festa-Bianchet, 1981) i per quines causes (Festa-Bianchet & Boag, 1982) es produeixen les diferències entre sexes, i d'una altra s'ha estudiat si durant els períodes d'inactivitat sexual es mantenen les diferències espacials entre sexes en relació a l'àrea d'activitat (assegurarien un potencial reproductor òptim) o bé es relaxen a causa de la manca de reproducció.

La hipòtesi és que en hàbitats amb predictibilitat d'aliment (d'alt poder energètic) contínua (14 mesos), l'abundància espacial d'aliment (parc urbà; Taula 3 del Cap. 0) deu ser un factor clau que determina l'ús diferencial de l'espai entre hàbitats, i que en aquests hàbitats (I) no deu haver-hi diferències entre sexes en el comportament espacial en l'estació d'inactivitat sexual.

Es pot predir que com que són hàbitats amb predictibilitat d'aliment continu (Cap. 0) (II) no hi deu haver variacions estacionals en l'ús de l'espai, i com que difereixen en l'abundància d'aliment en l'espai i en l'índex d'agregació espacial dels pins madurs cd 3 (Cap. 0) que proporcionen l'aliment preferit (Cap. 5) deuen diferir en (III) la mida de l'àrea d'activitat i de l'àrea nuclear (Tamura et al., 1989; Boutin, 1990; Wauters & Dhont, 1992). Això es pot predir (IV) especialment en les femelles, a causa de la defensa entre elles d'àrees nuclears exclusives (Wauters & Dhondt, 1992; Wauters et al., 1994), (V) que ha de mantenir-se durant la reproducció, i (VI) ser menys acusat en els mascles a causa de l'absència de defensa d'àrees nuclears exclusives (Wauters & Dhondt, 1992; Wauters et al., 1994). A més, a causa de les elevades densitats del parc urbà (\bar{x} períodes 92-93, relació parc:bosc, 1:0.56; Taula 3 del Cap. 3), provocades per l'abundància d'aliment en l'espai, hi ha menor disponibilitat d'aliment predictable per esquirol (\bar{x} períodes 92-93, relació parc:bosc, 1:1.20; Taula 19 del Cap. 1), cosa que podria causar, en les femelles durant l'estació de cria, (VII) una interacció més gran entre les residents indicada pel grau de solapament de les àrees nuclears.

2. MATERIAL I MÈTODES

2.1. Manejament i marcatge individual

Els esquirols van ser manipulats sense anestèsia i van ser marcats individualment amb una grapa numerada fixada a cada orel·la, que en permetia el reconeixement visual individual per el mètode de *CMR* (Material i mètodes generals). Cada vegada que era capturat un animal se n'anotava el pes corporal, la morfometria i l'estatus reproductor (Material i mètodes generals).

2.1.1. Sexe i grup d'edat

Es determinava el sexe per observació directa dels genitals externs de l'animal, i se'n coneixia el grup d'edat per les captures realitzades amb anterioritat (Material i mètodes generals).

Els estudis de la mida de l'àrea d'activitat i de l'ús de l'espai al llarg de les estacions (en ambdós sexes), i en els diferents estadis reproductors de les femelles, (inclòs el solapament de les àrees nuclears durant la reproducció) es van fer amb animals adults (edat ≥ 12 mesos). L'estudi de l'ús de l'espai durant la dispersió es va fer amb femelles subadultes (edat = 5-10 mesos) i femelles adultes residents (edat > 18 mesos). L'estudi de les fluctuacions d'aquestes variables en incrementar l'edat dels animals i l'estudi de la fidelitat a una àrea es van fer amb animals que la tardor de 1991 eren adults (edat ≥ 8 mesos).

2.2. Trampeig

Des de l'estiu de 1991 a l'hivern de 1994 ambdues poblacions han estat trampejades simultàniament (es va fer un període de proves des de l'hivern de 1991) (Material i mètodes generals). Aquest trampeig intensiu va permetre marcar tots els esquirols residents i tenir en cada sessió un alt percentatge de recaptures dels animals presents (Fig. 1 i 2 del Cap. 3). Al llarg de l'estudi es coneixia la densitat d'esquirols (Fig. 3 i Taula 3 del Cap. 3), ja que a més dels residents es capturaven i marcaven els esquirols que s'incorporaven a la població per la reproducció o la immigració.

2.3. Seguiment d'esquirols amb collar amb radioemissor

En el període maig 91 a desembre 93 van portar collar amb radioemissor 54 esquirols, 22 al parc urbà (10 ♂♂, i 12 ♀♀) i 32 al bosc mediterrani (12 ♂♂, i 20 ♀♀), però no tots van ser seguits durant el mateix període de temps. Com a norma general, es van seguir els mateixos individus seleccionats inicialment al llarg de tot l'estudi, fins la seva mort o desaparició, canviant-los periòdicament el collar amb radioemissor cada vegada que s'esgotava la pila. Si un animal moria o desapareixia de l'àrea d'estudi, es col·locava el collar amb radioemissor a un altre esquirol del mateix sexe i grup d'edat. Durant cada estació (trimestral), es va intentar que en cada hàbitat portessin collar amb radioemissor com a mínim cinc animals adults residents de cada sexe, per tenir representat un percentatge constant de la població d'adults residents. El percentatge d'aquests animals adults residents, a l'inici de cada període estudiat, que també tenien, almenys, una part important de la seva àrea d'activitat dins l'àrea d'estudi i que van viure al llarg tot el període estudiat, és variable. Durant el període 92 (♂♂) i el període primavera 92-hivern 93 (♀♀), s'assoleix un valor mitjà d'animals estudiats, respecte del total de la població, d'un 75.00% al parc i d'un 52.22% al bosc (Taula 1).

Taula 1. Nombre (n) i percentatge (%) per sexes, d'esquirols residents adults (edat > 12 mesos), a l'inici de cada període, i que van viure al llarg de tot el període estudiat i que també tenien, com a mínim, més de la meitat de la seva àrea d'activitat dins l'àrea d'estudi. (En les femelles el període estudiat difereix del dels mascles per causa de la mortalitat de les femelles controlades inicialment).

	PARC URBÀ		BOSC MEDITERRANI	
	n	%	n	%
♂♂ Període 92 (tardor 91-estiu 92)	3/6	50.00	4/9	44.44
♀♀ Període (primav.92-hivern 93)	3/3	100.00	3/5	60.00
♂♂-♀♀ Total	6/9	75.00	7/14	52.22
♂♂ Període 93 (tardor 92-estiu 93)	2/3	66.67	2/10	20.00

Complementàriament, en determinades estacions, es van col·locar en altres individus collars amb radioemissor per augmentar la mida mostral, especialment per:

a) l'estudi de la mida i ús que s'ha fet de l'espai durant l'estació d'inactivitat sexual (tardor),

b) l'estudi de la competició intraespecífica espacial durant la reproducció (♀♀) (primavera 92). En cada hàbitat es van col·locar collars amb radioemissor a totes les femelles residents totalment o parcialment en una subàrea delimitada per una línia de trampes (subàrea parc = 1.88 ha; subàrea bosc = 6.65 ha). Pel calendari de captures es coneixen tots els animals (d'ambdós sexes) que resideixen en aquestes subàrees (Taula 2), i en varen ser exclosos els que només eren capturats en alguna de les trampes de la línia exterior, ja que no se'ls considerava residents,

Taula 2. Nombre (n) i percentatge (%) per sexes, d'esquirols residents adults (edat > 12 mesos), amb collar amb radioemissor respecte de la població de residents adults. S'ha determinat durant l'època reproductora (primavera 92) per estudiar el solapament de l'àrea nuclear en les femelles residents adultes. El número expressat entre parèntesis indica el nombre de femelles (incloses en la mostra) que eren lactants durant aquesta estació. (Fig. 10 i Taula 12).

	PARC URBÀ		BOSC MEDITERRANI	
	n	%	n	%
♀♀	7/7(2)	100.00	7/7(7)	100.00
♂♂	5/13	38.46	8/15	53.33

c) localitzar els nius de part de les femelles amb activitat sexual per estudiar l'ús de l'espai que fan les mateixes en els períodes: (I) anterior al part (prepart), (II) des del moment del part i durant el període de dos mesos d'al·letament intensiu (lactància), i (III) posterior a la criança intensiva (postpart).

Es varen utilitzar collars amb radioemissor SR-7 (Biotrack, Regne Unit), d'ona curta d'uns 151 MHz, que funcionen amb una pila de liti (10-12 mesos de durada). El pes mitjà és de 17.15 g (n = 28) equivalent al 6.03% del pes corporal mitjà dels esquirols d'ambdós sexes (\bar{x} = 284.36 g). Aquesta mitjana s'ha obtingut amb el pes corporal dels mateixos individus (n = 21) capturats durant totes les estacions d'un cicle anual (període 92: tardor 91-estiu 92)

en ambdós hàbitats. S'ha utilitzat un receptor CE-12 (Custom Electronics of Urbana, EUA) i una antena direccional Yagi de tres elements, plegable i portàtil.

2.4. Recol·lecció de punts de localització i determinació del nombre de punts que defineixen l'espai que utilitzen

Els esquiroles eren localitzats cada tres o quatre dies, en dos moments diferents del dia amb una separació mínima de 2 h. La tècnica habitual de localització consistia a detectar per aproximació el punt exacte on estava l'animal, i se situava en un mapa a escala amb coordenades (X i Y) que delimiten quadrícules equivalents a 10 x 10 m.

Les dades es van analitzar agrupades per estacions trimestrals (hivern = gener-març, primavera = abril-juny, estiu = juliol-setembre, tardor = octubre-desembre), i per a aquesta agrupació es va tenir en compte l'abundància d'aliment, calculada a partir de les llavors recollides setmanalment, que van servir per fer una estimació de l'abundància d'aliment per hàbitat (Taula 3 del Cap. 0). En l'estudi de la mida i ús de l'espai que fan de les femelles durant el cicle reproductor (períodes I, II i III) i en l'estudi comparatiu amb els mascles (períodes II i III), les dades es van analitzar agrupades en períodes bimensuals, prenent com a referència el dia del part (Cap. 2), a causa dels canvis comportamentals en l'ús de l'espai que pot causar aquest fet.

El mostratge de punts de localització (loc.) es va fer trimestralment ($\sigma\sigma$: 33-56 loc.; $\varphi\varphi$: 33-73 loc.). Es va prendre com a referència el nombre mínim que s'estableix en 30 loc. de *S. vulgaris* en boscos continus a Europa central (Wauters et al., 1994) i de l'esquirol gris *S. carolinensis* (Kenward, 1982), i, es va suposar que no es produeixen canvis en l'ús de l'espai en períodes amb una abundància d'aliment semblant (Kenward, 1982; Wauters & Dhondt, 1992). Posteriorment, es va calcular amb el programa informàtic RANGES V (Kenward & Hodder, 1996) el nombre mínim de punts de localització necessaris per calcular el 100% de l'àrea d'activitat de *S. vulgaris* als hàbitats estudiats (Kenward, 1982; White & Garrot, 1990). L'àrea d'activitat s'estabilitzava amb un nombre semblant de punts de localització (parc urbà, $\sigma\sigma$: 28-36 loc., $\varphi\varphi$: 31-34 loc.; bosc mediterrani, $\sigma\sigma$: 31-36 loc., $\varphi\varphi$: 33-36 loc.), i per fer les descripcions i les anàlisis de l'ús de l'espai es va utilitzar el mateix nombre de punts de localització per a ambdós sexes i hàbitats: 33 (repartits al llarg de l'estació si s'havia realitzat un supermostratge, i seleccionant els punts a l'atzar en el cas de supermostratge en un curt període de temps) (Kenward, 1982; White & Garrot, 1990; Aebischer et al., 1993; Kenward & Hodder, 1996).

En l'estudi de la mida de l'espai i l'ús que en fan les femelles durant el cicle reproductor (períodes I, II i III) i en l'estudi comparatiu amb els mascles (períodes II i III) es van utilitzar el mateix nombre de localitzacions ($\varphi\varphi$: 33 loc. durant dos mesos; $\sigma\sigma$: 33 loc.

durant 3 mesos) després de comprovar que la corba de creixement de l'àrea d'activitat s'estabilitzava amb aquest nombre de punts.

Es va establir el percentatge de punts de localització a partir del qual la mida de l'àrea utilitzada incrementava sobtadament, cosa que indica que hi ha un percentatge de punts de localització que determina el percentatge d'àrea que l'animal utilitza més uniformement respecte de la resta (*RANGES V*). La resta d'aquests punts, produeix un notable augment de l'àrea, perquè són punts més exteriors del centre d'activitat de l'animal, que són utilitzats més aleatòriament en el temps.

2.5. Anàlisi de les dades

S'ha emprat el programa *RANGES V* (Kenward & Hodder, 1996), citat anteriorment, per determinar per a cada esquirol i estació les següents dades:

a) mida de l'àrea d'activitat (100% loc.). La calcula emprant el mètode del polígon convex i utilitza com a centre de l'àrea la mitjana aritmètica recalculada (100% loc.).

Primerament, amb una anàlisi clúster (Kenward, 1987; White & Garrot, 1990; Kenward & Hodder, 1996), es va definir el nombre de nuclis de l'àrea d'activitat estacional de cada animal. Els esquirols que residien a l'interior del parc urbà o en una àrea annexa amb bosc continu (coníferes i algunes alzines) (♀ núm. 1) tenien en totes les estacions àrees d'activitat mononuclears. Alguns esquirols, que de manera temporal o permanent compartien la seva àrea d'activitat del parc amb una àrea annexa forestal fragmentada, tenien (depenent de l'estació) l'àrea binuclear o trinuclear (♂ núm. 17). Els esquirols que residien al bosc mediterrani tenien àrees d'activitat mononuclears.

Només s'han fet les anàlisis d'individus amb àrees d'activitat mononuclears. L'àrea d'activitat d'un mascle (núm. 17) de l'àrea annexa al parc urbà (d'hàbitat forestal fragmentat), que tenia àrees d'activitat binuclears o trinuclears, (s'expressa a les figures), s'ha calculat amb el mètode clúster, però no s'ha inclòs en les anàlisis.

b) ubicació del punt mitjà de les localitzacions estacionals de tardor a partir de la mitjana aritmètica recalculada (100% loc.) (Kenward & Hodder, 1996) per calcular la fidelitat a l'àrea.

c)
c₁) mida de l'àrea nuclear (70% loc.). Gairebé en tots els casos analitzats es produïa un augment sobtat de l'àrea d'activitat a partir del 70% dels punts de localització, i es va establir que aquest percentatge determinava l'àrea que els animals utilitzaven més

uniformement. Per fer l'estudi de l'ús de l'espai es va calcular l'àrea nuclear (agrupa zones de punts de localització amb densitats més elevades) al 70% (White & Garrot, 1990; Wauters & Dhondt, 1992; Wauters et al., 1994).

c₂) competició intraespecífica espacial durant el part i la lactància (♀♀). Aquesta anàlisi es va fer la primavera de 1992 doncs en aquesta estació la defensa de l'àrea nuclear hauria de ser més estricta, perquè en *Spermophilus columbianus* el comportament territorial assoleix el valor màxim durant la lactància (Festa-Bianchet & Boag, 1982). S'expressa pel nombre de femelles residents adultes amb les que se solapa l'àrea nuclear de cada una d'elles i pel percentatge de solapament de les seves àrees nuclears amb les de femelles veïnes.

En els esquirols es produeix un solapament de l'àrea d'activitat, i les femelles tenen una estratègia diferent dels mascles: defensen àrees nuclears exclusives respecte de les altres femelles en l'estació d'inactivitat sexual (Wauters & Dhondt, 1992; Wauters et al., 1994). Com que només utilitzen una part de la seva àrea d'activitat intensivament, el solapament de l'àrea nuclear es pot utilitzar com un indicador de la competició intraespecífica per l'espai i permet fer comparacions entre hàbitats (Wauters & Dhondt, 1992).

d) Índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat, que expressa el percentatge (%) de l'àrea nuclear que forma part de l'àrea d'activitat. S'obté de multiplicar l'àrea nuclear (ha) per 100 i dividir-la pel valor de l'àrea d'activitat (ha). Els valors més alts suggereixen que l'àrea d'activitat és utilitzada més homogèniament.

S'han tingut en compte els factors ambientals descrits a la Taula 8 del Cap. 0, les densitats d'esquirols dels hàbitats (Taula 3 del Cap. 3) i les variables meteorològiques (Taula 6 i 7 del Cap. 0).

2.6. Períodes i estacions estudiades

L'estudi de les variacions estacionals de la mida de l'àrea d'activitat i de l'ús de l'espai s'ha fet a partir del seguiment dels mateixos esquirols durant cicles anuals (períodes), agrupats per estacions (trimestrals), establertes segons els cicles de producció i abundància d'aliment del medi (Taula 3 del Cap. 0). Els mascles adults s'han agrupat en períodes de tardor-estiu (92 i 93). Les femelles adultes amb cicle reproductor s'han agrupat en el període primavera 92-hivern 93.

Les comparacions entre hàbitats i entre sexes s'han fet a la tardor, perquè és l'única estació de l'any en què el comportament espacial no està afectat per la reproducció.

L'estudi de la mida de l'espai i l'ús que en fan les femelles adultes durant el cicle reproductor (períodes I, II i III) s'ha establert a partir del dia del part (totes les femelles analitzades van parir entre el gener i el març de 1993 ambdós inclosos). Al parc urbà els valors corresponen als mateixos animals.

L'estudi comparatiu de la mida de l'espai i l'ús que en fan les femelles adultes durant el cicle reproductor (períodes II i III) amb els mascles adults es va fer durant l'hivern i la primavera del 93.

L'estudi de la competició intraespecífica per l'espai durant la reproducció (primavera 92) s'ha fet amb les femelles adultes residents d'ambdós hàbitats.

L'estudi comparatiu dels valors de la mida de l'àrea d'activitat i de l'ús de l'espai entre femelles subadultes en dispersió i adultes residents (el grup d'edat es determinava amb fiabilitat a partir de l'estat de la vulva no perforada i de les glàndules mamàries) al bosc mediterrani. S'han fet les comparacions a la tardor i s'han agrupat en subadultes en procés de dispersió durant la primera tardor de la seva vida, i adultes residents.

L'estudi de la variació de la mida de l'àrea d'activitat i de l'ús de l'espai quan incrementa l'edat de l'animal, i l'estudi de la fidelitat a una àrea es va fer durant tardors d'anys successius (91-92-93), utilitzant els mateixos animals.

2.7. Proves estadístiques

Les dades de l'ús de l'espai segueixen una distribució normal, i s'ha utilitzat l'estadística paramètrica. Quan es van utilitzar altres dades que tenien una distribució no normal o bé que eren percentatges, es va utilitzar l'estadística no paramètrica.

A causa de l'elevada variabilitat intraindividual de les poblacions d'esquirols estudiats (Material i mètodes generals), sempre que ha estat possible les anàlisis s'han fet amb mesures repetides dels mateixos animals. L'esmentat procediment, però, provoca la utilització d'un nombre de dades més reduït, perquè només es poden utilitzar els animals seguits en tots els punts de mostratge (estacions). Per aquesta raó, quan aquestes anàlisis confirmaven la hipòtesi suggerida, es realitzaven anàlisis en punts particulars del mostratge amb mesures independents (amb la mateixa mida mostral), per tal de confirmar la hipòtesi a nivell poblacional.

3. RESULTATS

A causa de les diferències de producció de llavors entre els hàbitats (Taula 3 del Cap. 0) i els canvis estacionals en l'abundància dels recursos alimentaris (d'alt poder energètic) en cada un d'ells, s'han fet les anàlisis de la mida de l'àrea d'activitat i de l'àrea nuclear per hàbitats, per estacions i per sexes.

3.1. Mida de l'àrea d'activitat

3.1.1. Mascles

Els mascles adults residents d'ambdós hàbitats en el període 92 (Fig. 1a) (s'ha exclòs l'anàlisi del període 93, Fig. 1d, a causa de la reduïda mida mostral disponible a ambdós hàbitats) tenen àrees d'activitat diferents amb valors superiors en els del bosc mediterrani (Taula 3), que es mantenen constants al llarg de totes les estacions en cada hàbitat (Taula 3). L'estabilitat en la mida de l'àrea d'activitat s'associa en ambdós hàbitats, a l'elevada abundància d'aliment previsible.

Taula 3. ANOVA bifactorial i unifactorial de mesures repetides entre hàbitats i entre estacions, de la mida de l'àrea d'activitat (ha) i de l'àrea nuclear (ha) en els mateixos mascles adults (amb collar amb radioemissor) en totes les estacions del període 92 (tardor 91-estiu 92). (Fig. 1a i b).

	Mida de l'àrea d'activitat			Mida de l'àrea nuclear		
	F	df	P	F	df	P
Hàbitat	30.992	1,5	0.0026**	386.282	1,5	0.0000***
Estació	1.479	3,15	0.2604	2.760	3,15	0.0786
Hàbitat-Estació	0.591	3,15	0.6305	1.349	3,15	0.2961
Parc urbà	1.878	3,6	0.2342	3.769	3,6	0.0783
Bosc mediterrani	1.129	3,9	0.3356	2.535	3,9	0.1223

(**) P < 0.01; (***) P < 0.001.

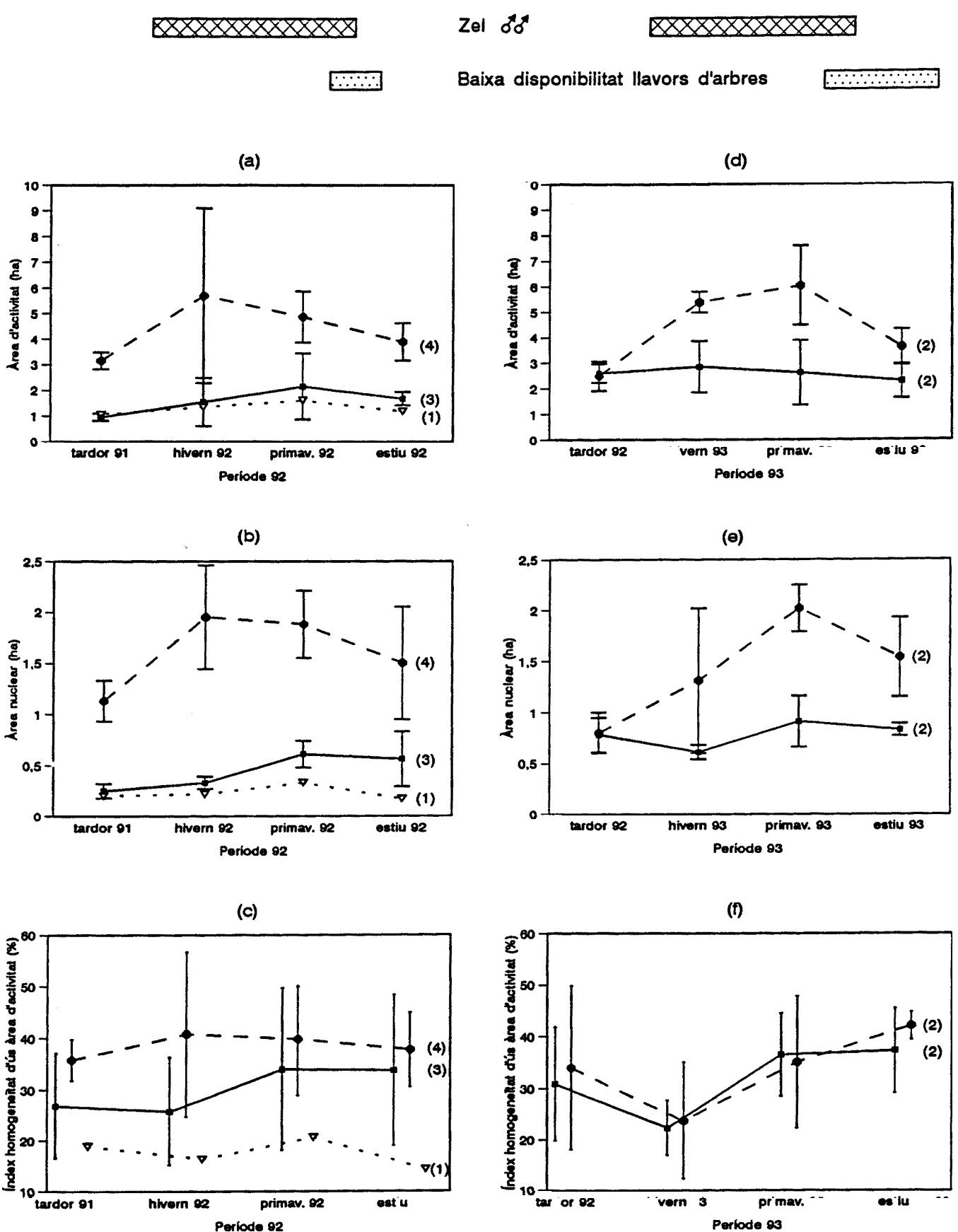


Fig. 1. Canvis estacionals mitjans de (a i d) l'àrea d'activitat, de (b i e) l'àrea nuclear i de (c i f) l'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat, amb la desviació estàndard, dels mascles adults de (■) el parc urbà, de (▽) l'àrea annexa del parc urbà (àrea d'activitat polinuclear) i de (●) el bosc mediterrani, durant els períodes 92 i 93. S'ha fet amb els mateixos animals capturats a cada estació i els números situats entre parèntesis indiquen la mida mostral. Els requadres de la part superior indiquen les èpoques de zel masculina i les de baixa disponibilitat de llavors d'arbres i tenen significat temporal discret. (primav. = primavera). (ANOVA bifactorial i unifactorial de mesures repetides de Fig. 1a i b, a Taula 3).

La figura 1a permet destacar el lleuger augment de mida que es produeix en ambdós hàbitats des de la tardor, en què assoleix valors mínims, fins l'hivern i la primavera, en què assoleix valors màxims. L'increment mitjà màxim en el període 92 es produeix al parc urbà entre tardor-primavera (relació 1:2.26) i al bosc mediterrani entre tardor-hivern (relació 1:1.80). Durant l'hivern (1992) alguns mascles incrementen notòriament la seva àrea d'activitat respecte de l'estació anterior: al parc urbà el núm. 8 la duplica (relació 1:2.4). Al bosc mediterrani el mascle núm. 54 la triplica (relació 1:3.3) i el mascle núm. 55 gairebé la duplica (relació 1:1.8), perquè realitzen excursions a àrees bastant allunyades del nucli d'activitat, que s'associen al període de zel. En el període de 1993 s'observa (Fig. 1d) una tendència similar a la del període anterior.

Cal destacar el mascle núm. 17 (∇ en la Fig. 1a) (exclòs de les anàlisis), que té àrees d'activitat trinuclears durant totes les estacions, excepte a l'estiu que és binuclear. Les seves àrees d'activitat estan compartides entre una zona annexa al parc urbà (hàbitat forestal fragmentat, format principalment per coníferes madures: pi blanc i pi pinyer) i el propi parc, i en totes les estacions l'àrea d'activitat de major mida està situada dins el parc urbà. La multinuclearitat de l'àrea d'activitat s'associa a la fragmentació forestal d'una part de l'àrea on resideix. Les mides estacionals de l'àrea d'activitat són molt similars a les dels mascles del parc urbà.

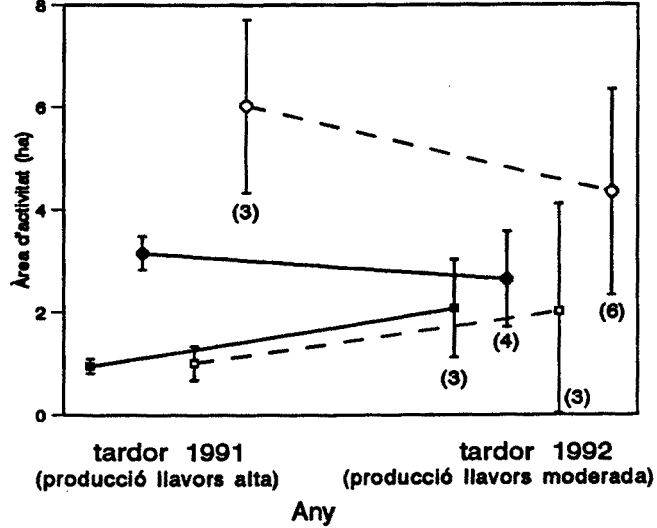
3.1.1.1. Variació en funció de les bones anyades de llavors

La variació de la producció entre anys (tardor) no té influència en la mida de l'àrea d'activitat (Fig. 2a, Taula 4), però la interacció gairebé significativa permet destacar que hi ha una diferència entre hàbitats (valors superiors al bosc) la tardor 91, en què va haver-hi una alta producció de llavors. Els mascles del parc incrementen l'àrea d'activitat (Fig. 2a)(mateixos animals seguits les dues tardors) quan es redueix la producció del medi (tres esquirols d'entre tres), però no succeeix igual al bosc (un esquirol d'entre quatre).

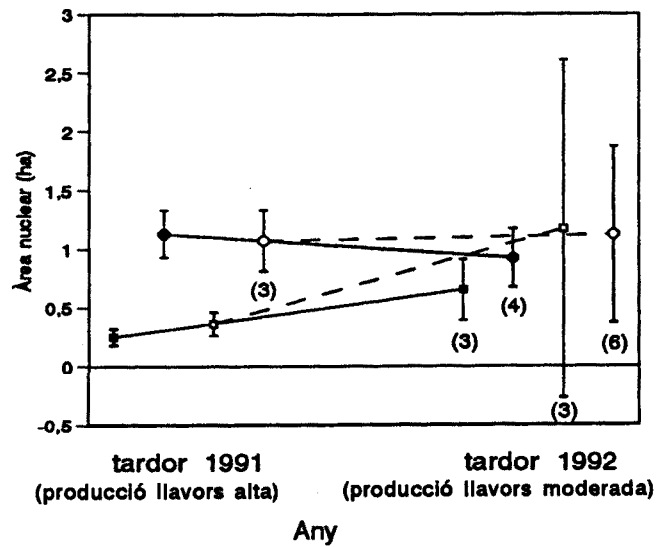
Taula 4. ANOVA bifactorial de mesures repetides i prova *t* de Student, de la mida de l'àrea d'activitat (ha) i de l'àrea nuclear (ha) en els mateixos mascles adults (amb collar amb radioemissor) a les tardors 91 (producció alta d'aliment d'alt valor energètic) i 92 (producció moderada d'aliment d'alt valor energètic) en ambdós hàbitats (Fig. 2a i b).

	Mida de l'àrea d'activitat			Mida de l'àrea nuclear		
	F	df	P	F	df	P
Hàbitat	14.378	1,5	0.0127*	22.444	1,5	0.0052**
Any	0.634	1,5	0.4618	0.813	1,5	0.4084
Hàbitat-Any	4.542	1,5	0.0863	8.101	1,5	0.0356*
	t	df	P	t	df	P
Diferències entre hàbitats (tardor 91)	3.152	5	0.0001***	7.324	5	0.0007***

(*) P < 0.05; (**) P < 0.01; (***) P < 0.001, amb la correcció de Chandler en comparacions múltiples



(b)



(c)

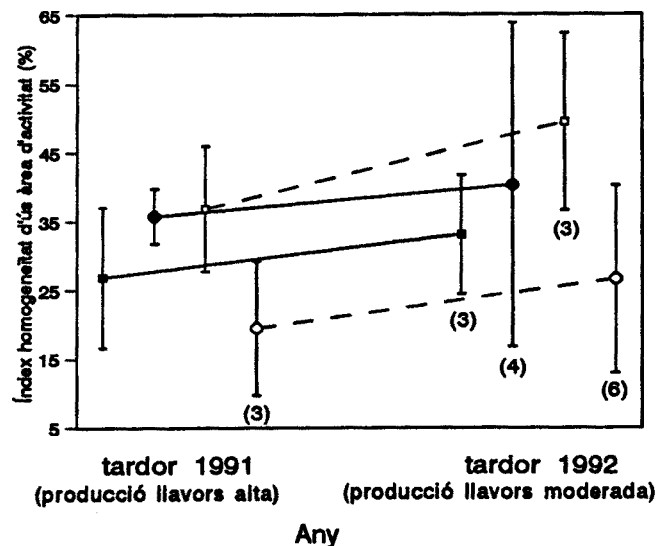


Fig. 2. Canvis anuals mitjans de (a) l'àrea d'activitat, de (b) l'àrea nuclear i de (c) l'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat, amb la desviació estàndard. Fet amb esquiroles adults (d'ambdós sexes) entre tardors (91 i 92) amb producció de llavors (d'alt poder energètic) alta i moderada, respectivament, en mascles de (■) el parc urbà i de (●) el bosc mediterrani, i en femelles de (□) el parc urbà i de (○) el bosc mediterrani. S'ha fet amb els mateixos animals capturats cada tardor, excepte les femelles del bosc mediterrani, que s'ha fet amb animals diferents. Els números situats entre parèntesis indiquen la mida mostral. (ANOVA bifactorial de mesures repetides i prova *t* de Student a Taula 4).

S'associa a l'abundància relativa d'espècies d'arbres (pinàcies i cupressàcies) que proporcionen llavors predecibles menjades pels esquiroles (s'exclou *P. radiata*), que és major al parc que al bosc (59.38% versus 34.02%). Tampoc es detecten canvis entre anys en la resta d'estacions (Taules 5 i 6).

Taula 5. Mitjana (\bar{x}) i desviació estàndard (s) de la mida de l'àrea d'activitat (ha) d'esquiroles adults, en estacions d'anys diferents. Realitzat amb mesures repetides dels mateixos individus, exceptuant les femelles del bosc mediterrani a les estacions de tardor, hivern i estiu, de qui s'ha fet amb mesures independents. (n = mida mostral).

Hàbitat	Sexe	Tardors		Hiverns		Primaveres		Estius		
		91	92	92	93	92	93	91	92	93
PARC URBÀ										
♂♂	n	3	3	3	3	3	3	2	2	2
	\bar{x}	0.95	2.07	1.54	2.16	2.15	2.07	3.41	1.64	2.28
	s	0.14	0.95	0.94	1.41	1.29	1.32	4.15	0.35	0.67
♀♀	n	3	3	3	3	5	5	3	3	3
	\bar{x}	1.01	2.01	1.67	1.51	1.83	2.09	1.26	1.41	1.17
	s	0.33	2.09	1.21	1.27	0.70	1.05	0.60	0.80	0.33
BOSC MEDITERRANI										
♂♂	n	4	4	3	3	4	4	2	2	2
	\bar{x}	3.15	2.64	5.39	4.99	6.23	5.48	3.82	4.19	3.62
	s	0.33	0.93	4.11	0.77	2.13	1.13	2.21	1.03	0.69
♀♀	n	3	6	4	5	3	3	5	6	4
	\bar{x}	6.02	4.33	7.89	3.17	8.56	3.42	3.27	3.24	3.01
	s	1.69	2.00	0.93	1.49	2.34	0.95	1.45	2.55	1.64

Taula 6. ANOVA de mesures repetides i prova *t* de mesures repetides de la mida de l'àrea d'activitat (ha) d'esquirols adults, en estacions d'anys diferents (realitzat amb mesures repetides dels mateixos individus), i ANOVA i prova *t* de Student en les femelles del bosc mediterrani a les estacions de tardor, hivern i estiu.

Hàbitat	Sexe	Tardors 91-92			Hiverns 92-93			Primaveres 92-93			Estius 91-92-93		
		t	df	P	t	df	P	t	df	P	F	df	P
PARC URBÀ	♂♂	2.042	2	0.178	1.229	2	0.344	0.347	2	0.762	0.290	2,2	0.775
	♀♀	0.952	2	0.442	2.990	2	0.960	1.218	4	0.290	0.172	2,4	0.848
BOSC MEDITERRANI	♂♂	0.987	3	0.396	0.146	2	0.897	0.671	3	0.550	0.052	2,2	0.950
	♀♀	1.250	7	0.252	5.490	7	0.001**	3.604	2	0.069	0.023	2,12	0.978

(**) $P < 0.01$, amb la correcció de Chandler en comparacions múltiples.

3.1.2. Femelles

L'evolució anual de l'àrea d'activitat de les femelles adultes amb cicle reproductor es mostra a la Fig. 3a. Totes les femelles representades (Fig. 3) van parir la primavera 92 (excepte dos ♀♀ del parc), l'estiu 92 i l'hivern 93. Això permet estudiar les diferències entre hàbitats, però les comparacions detallades de les oscil·lacions de la mida de l'àrea d'activitat i l'ús de l'espai durant la reproducció s'estudien en un apartat posterior, tenint en compte la data dels parts.

□ □ □ Époques de parts

□ □ □ Baixa disponibilitat llavors d'arbres

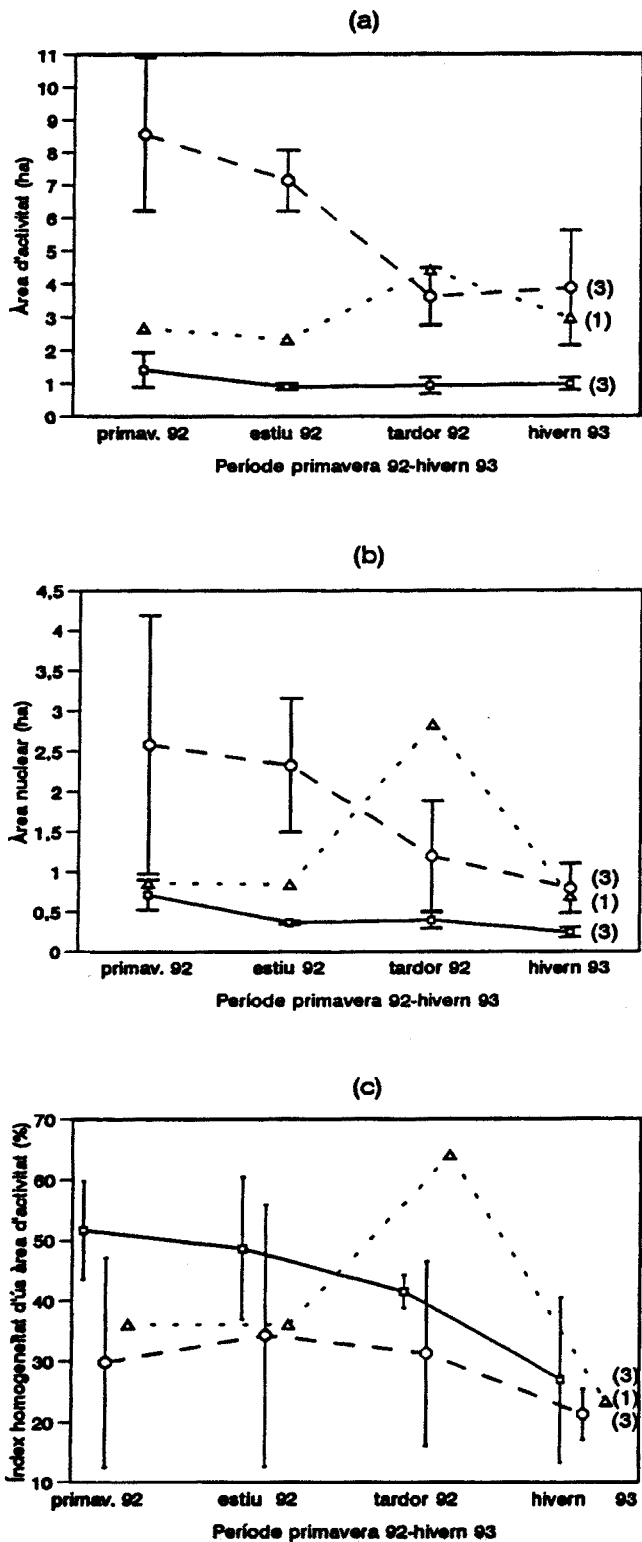


Fig. 3. Canvis estacionals mitjans de (a) l'àrea d'activitat, de (b) l'àrea nuclear i de (c) l'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat, amb la desviació estàndard, de les femelles adultes amb cicle reproductor de (□) el parc urbà, de (Δ) l'àrea annexa del parc urbà i de (○) el bosc mediterrani, des de la primavera 92 a l'hivern 93. S'ha fet amb els mateixos animals capturats a cada estació, i els números situats entre parèntesis indiquen la mida mostral. Exceptuant la primavera del 92 en què dues femelles del parc urbà no van parir, totes les femelles de tots els hàbitats citats, representades al gràfic, van parir a la primavera i a l'estiu del 92 i a l'hivern del 93. Els requadres de la part superior indiquen les èpoques de parts i de baixa disponibilitat de llavors d'arbres i tenen significat temporal discret. (primav. = primavera). (ANOVA bifactorial i unifactorial de mesures repetides i prova de Scheffé a Taula 7).

Taula 7. ANOVA bifactorial i unifactorial de mesures repetides i prova de Scheffé de la mida de l'àrea d'activitat (ha) i de l'àrea nuclear (ha) en les mateixes femelles adultes amb cicle reproductor (amb collar amb radioemissor), en totes les estacions del període primavera 92-hivern 93, entre hàbitats i entre estacions. (Fig. 3a i b) (prim. = primavera, est. = estiu, tard. = tardor, hiv. = hivern).

	Mida de l'àrea d'activitat			Mida de l'àrea nuclear		
	F	df	P	F	df	P
Hàbitat	35.981	1,4	0.0039**	5.397	1,4	0.0808
Estació	12.791	3,12	0.0005***	6.231	3,12	0.0085**
Hàbitat-Estació	9.793	3,12	0.0015**	3.119	3,12	0.0663
Parc urbà	2.373	3,6	0.1693	7.610	3,6	0.0181*
				Diferències entre estacions (P)		
				prim.-est.	prim.-hiv.	
				0.0737	0.0224*	
Bosc mediterrani	11.711	3,6	0.0064**	4.580	3,6	0.0539
	Diferències entre estacions (P)					
	prim.-tard.	prim.-hiv.	est.-tard.	est.-hiv.		
	0.0162*	0.0205*	0.0684	0.0894		

(*) P < 0.05; (**) P < 0.01; (***) P < 0.001, amb la correcció de Chandler en comparacions múltiples.

Durant el cicle anual hi ha diferències entre hàbitats amb valors superiors al bosc (Taula 7). Al parc urbà es mantenen valors estables al llarg de l'any (Taula 7), mentre que al bosc mediterrani (Fig. 3a i Taula 7) es produeixen valors més elevats a la primavera respecte de la tardor i de l'hivern (Taula 7). Els valors superiors primaverals-estivals s'associen al període de lactància i postcriança, mentre que els valors menors de tardor-hivern s'associen a l'absència de parts (a la tardor no es produeixen parts; a l'hivern de 1993 els parts van produir-se a finals de l'estació).

Cal destacar la femella núm. 1 (Δ en la Fig. 3a) que en el període estudiat, vivia en una àrea annexa al parc urbà, d'hàbitat forestal continu, format principalment per coníferes (pi blanc) amb algunes alzines. Era un bosc menys madur que el del parc urbà. Va parir en totes les estacions excepte a la tardor 92. Durant la primavera i l'estiu presenta valors lleugerament superiors als de la resta de les femelles del parc urbà (Fig. 3a) i les variacions de tardor-hivern s'associen al comportament espacial durant el període de postcriança (III) (es produeix un lleuger increment) perquè el part estival de 1992 es va produir més tard (aproximadament 21 dies després) que els parts de les femelles del bosc.

Aquests resultats permeten conèixer el comportament espacial anyal de les femelles amb cicle reproductor però, com que el moment en què es produeixen els parts varia en cada estació i animal, no permeten fer una comparació acurada de la mida de l'àrea d'activitat ni de l'ús de l'espai. Per conèixer com queda afectat el comportament espacial de la femella durant l'alletament i la cura de les cries, s'ha fet un estudi utilitzant el part com a element separador dels períodes de temps anteriors i posteriors.

3.1.2.1. Variació en funció de les bones anyades de llavors

La variació de la producció entre anys (tardor) no té influència en la mida de l'àrea d'activitat a la tardor (Fig. 2a, Taula 6), però hi ha una diferència entre hàbitats la tardor 91 (alta producció de llavors) (prova *t* de Student, $t = 5.03$, $df = 4$, $P = 0.007$), que segueix la mateixa tendència que en els mascles. S'associa a la diferència entre hàbitats en l'abundància relativa d'arbres que proporcionen aliment predictable (descriu en l'apartat 3.1.1.1.). No es detecten canvis entre anys en la resta d'estacions (Taules 5 i 6).

3.1.2.2. Variació durant la reproducció (períodes I, II i III)

S'analitza el comportament espacial de les femelles adultes en els períodes I (prepart), II (lactància) i III (postcriança) (Fig. 4a). Els mesos de desembre-gener (generalment període I), es caracteritzen per una elevada abundància d'aliment (d'alt poder energètic), i pot considerar-se com un període de referència per interpretar els canvis que succeeixen en els altres dos períodes.

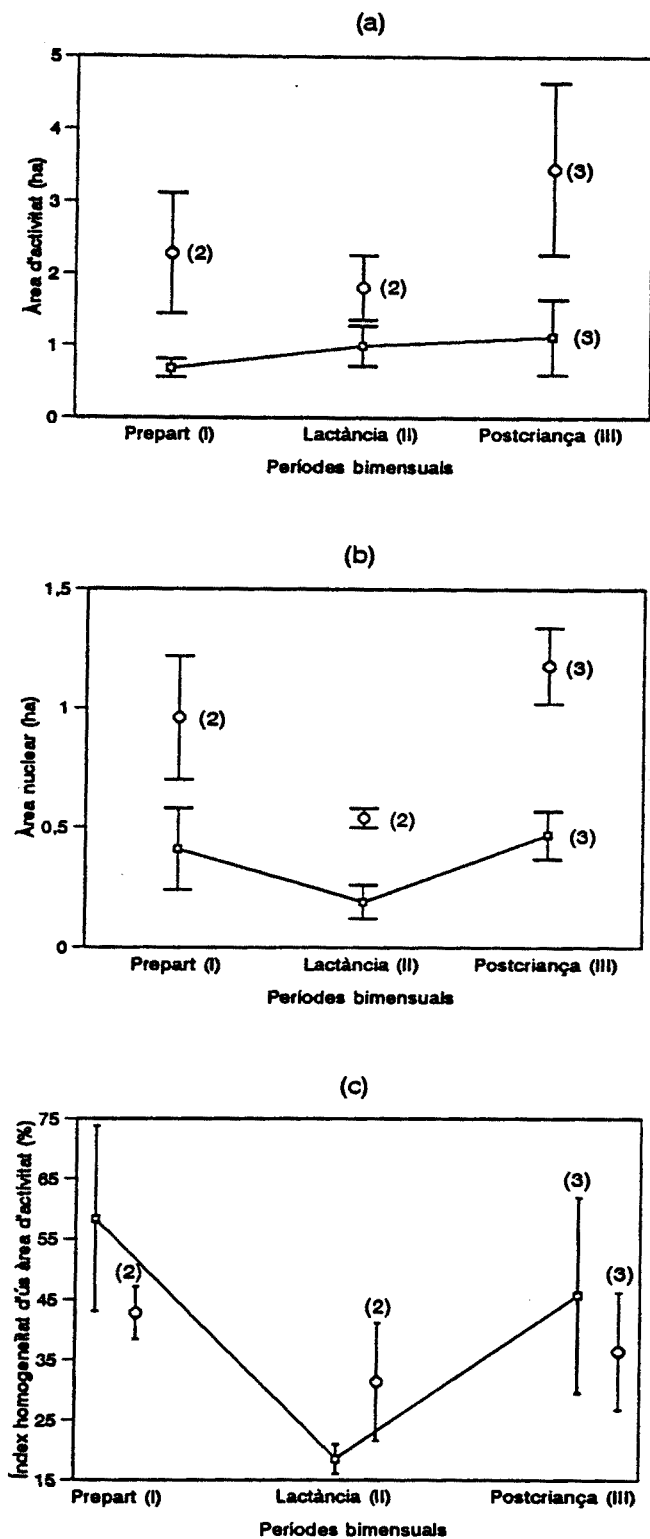


Fig. 4. Canvis mitjans de (a) l'àrea d'activitat, de (b) l'àrea nuclear i de (c) l'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat, amb la desviació estàndard, en femelles adultes de (□) el parc urbà i de (○) el bosc mediterrani, en els períodes bimensuals: de (I) prepart, (II) lactància i (III) postcriança. Els números situats entre parèntesis indiquen la mida mostral. Al parc urbà els valors obtinguts corresponen als mateixos esquirols capturats en cada període descrit anteriorment i al bosc mediterrani s'ha fet amb animals diferents en cada període, però no necessàriament entre períodes. Realitzat durant el període desembre 92-maig 93. (ANOVA unifactorial de mesures repetides i prova *t* de Student al text).

Al parc urbà no hi ha diferències entre els tres períodes estudiats (ANOVA de mesures repetides: $F = 2.289$, $df = 2,4$, $P = 0.2174$).

Al bosc mediterrani el comportament espacial segueix una tendència semblant. No s'han fet anàlisis estadístiques a causa de la reduïda mida mostral que, a més, en algun dels períodes correspon al mateix animal.

Hi ha diferències significatives entre hàbitats en la mida de l'àrea d'activitat (Fig. 4a) en els tres períodes estudiats, i en tots els casos els valors més elevats es produeixen al bosc mediterrani (prova *t* de Student; període de prepart, I: $t = 3.50$, $df = 3$, $P = 0.039$; període de lactància, II: $t = 2.52$, $df = 3$, $P = 0.086$; període de postcriança, III: $t = 3.11$, $df = 4$, $P = 0.036$).

3.1.2.3. Comparació entre sexes en els períodes II i III

Es comparen en cada hàbitat els valors de l'àrea d'activitat de les femelles adultes en els períodes II (hivernal, ♀♀ lactants) i III (primavera, ♀♀ en postcriança), respecte dels mascles adults en la mateixa estació (Fig. 5a i d).

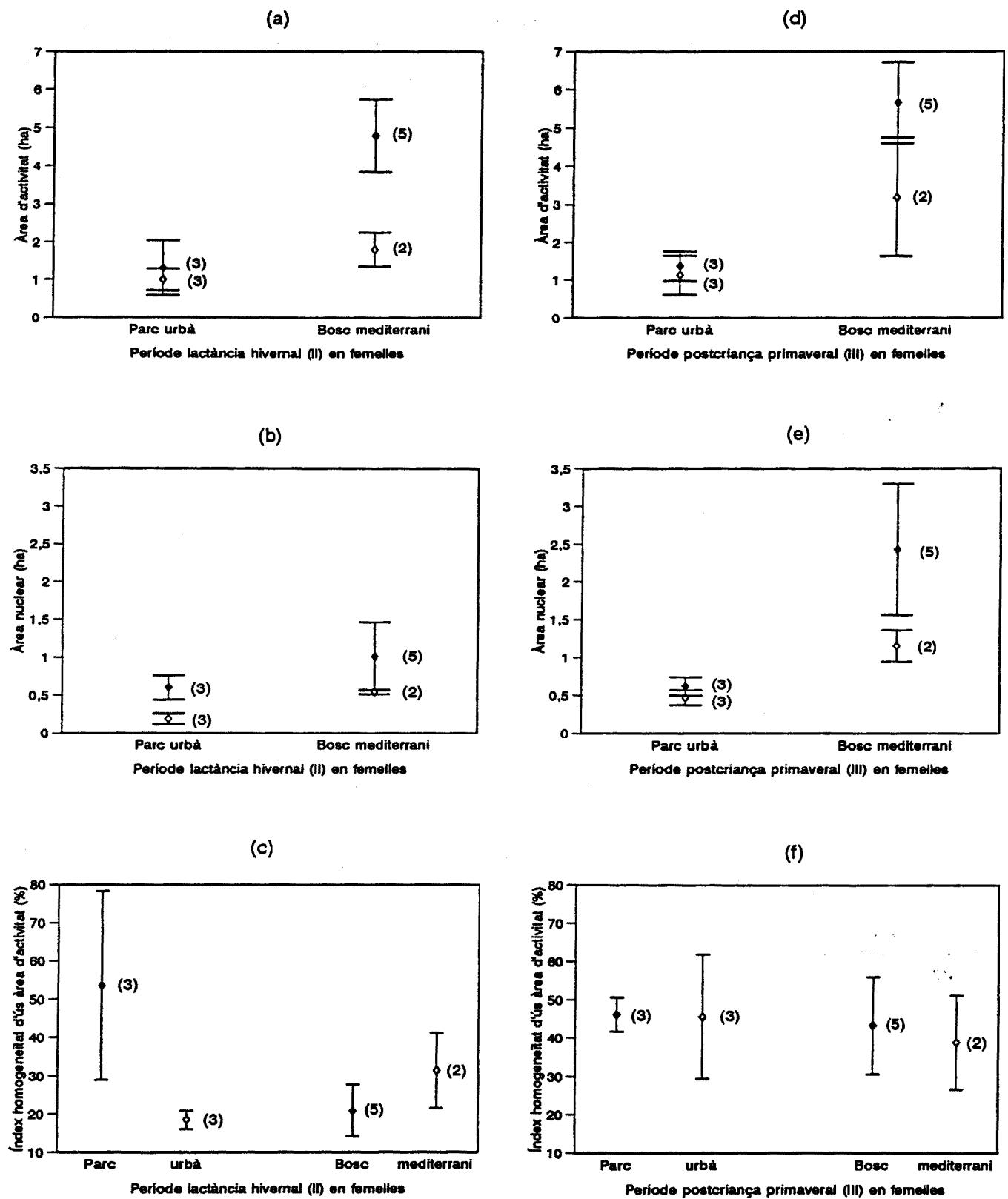


Fig. 5. Canvis mitjans de (a i d) l'àrea d'activitat, de (b i e) l'àrea nuclear i de (c i f) l'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat, amb la desviació estàndard, entre adults (◆) mascles i (◇) femelles, en ambdós hàbitats, en els períodes en què es produeix en les femelles (II) la lactància hivernal i (III) la postcriança primaveral (a partir dels dos mesos d'edat de les cries). Els números situats entre parèntesis indiquen la mida mostral. (Prova *t* de Student al text).

No hi ha diferències entre sexes en el període II (Fig. 5a) al parc urbà, però sí que n'hi ha al bosc mediterrani amb valors superiors en els mascles (prova t de Student, parc urbà: $t = 0.69$, $df = 4$, $P = 0.531$; bosc mediterrani: $t = 4.10$, $df = 5$, $P = 0.009$).

No hi ha diferències entre sexes en el període III (Fig. 5d) al parc urbà, però sí que n'hi ha al bosc mediterrani amb valors superiors en els mascles (prova t de Student, parc urbà: $t = 0.64$, $df = 4$, $P = 0.555$; bosc mediterrani: $t = 2.51$, $df = 5$, $P = 0.054$). En ambdós sexes al bosc mediterrani es produeix un lleuger augment respecte del període anterior.

Aquestes diferències entre hàbitats s'associen a l'elevada producció d'aliment (d'alt poder energètic) previsible, i a les limitacions espacials del parc urbà (Taula 8 del Cap. 0) que no permeten incrementar fàcilment l'àrea d'activitat, a causa de la manca de continuïtat d'hàbitat idoni.

3.1.3. Variació entre hàbitats i entre sexes durant l'estació d'inactivitat sexual

La comparació entre hàbitats i entre sexes únicament s'ha fet a la tardor (Fig. 6a), quan cap mascle i gairebé cap femella estan afectats pel cicle reproductor (excloent les femelles sexualment actives).

Hi ha diferències entre hàbitats (valors superiors al bosc), però no hi ha diferències entre sexes (Taula 8). S'han unit els valors, utilitzant amb preferència els obtinguts a la tardor de 1992, ja que no hi ha diferències significatives entre anys (Taula 6) en la mida de l'àrea d'activitat (Taula 5) de les femelles de cada hàbitat.

Taula 8. ANOVA bifactorial de la mida de l'àrea d'activitat (ha) i de l'àrea nuclear (ha) de mascles i femelles adults (amb collar amb radioemissor) de cada hàbitat, durant la tardor (Fig. 6a i b).

	Mida de l'àrea d'activitat			Mida de l'àrea nuclear		
	F	df	P	F	df	P
Hàbitat	25.646	1,24	0.000***	16.780	1,24	0.000***
Sexe	0.035	1,24	0.835	2.861	1,24	0.106
Hàbitat-Sexe	0.468	1,24	0.501	0.228	1,24	0.637

(***) $P < 0.001$.

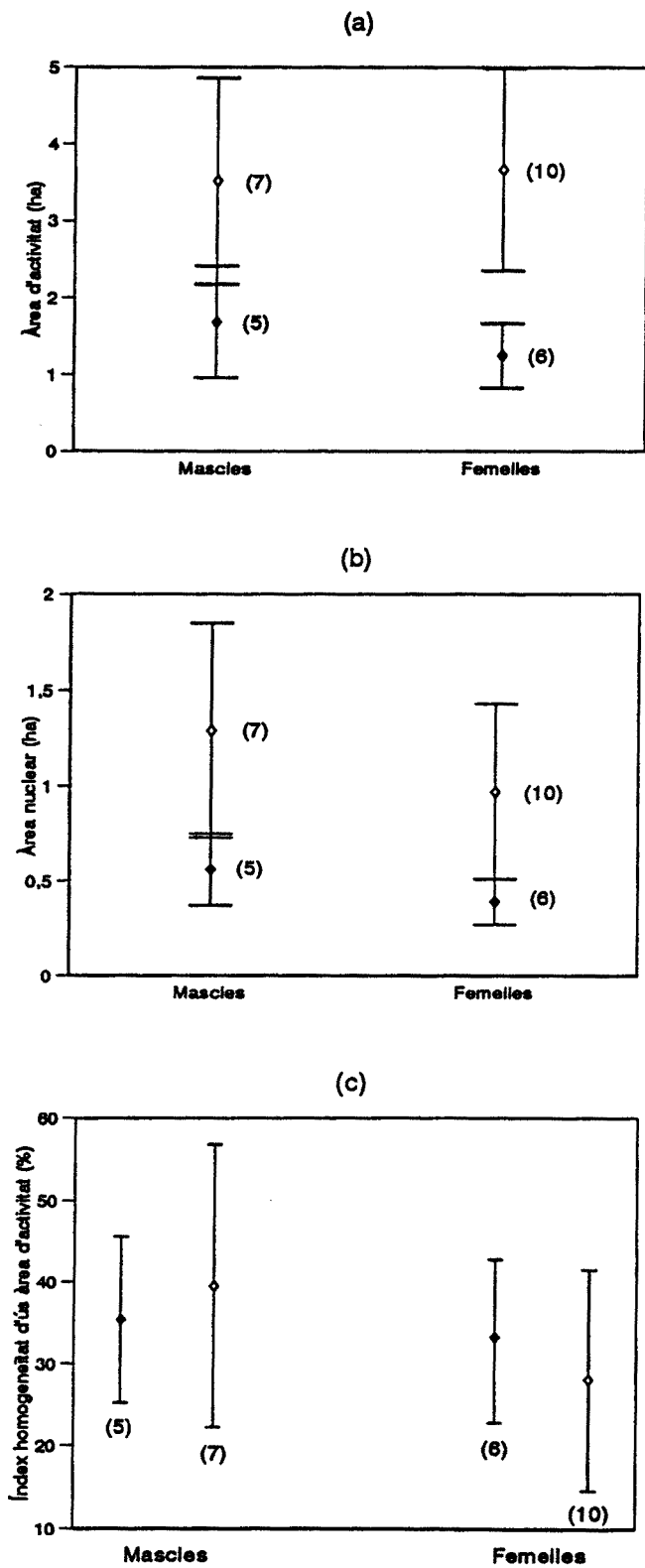


Fig. 6. Canvis anuals mitjans de (a) l'àrea d'activitat, de (b) l'àrea nuclear i de (c) l'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat, amb la desviació estàndard, d'adults (♦) mascles i (◇) femelles de cada hàbitat, durant l'estació d'inactivitat sexual (tardor). Els números situats entre parèntesis indiquen la mida mostral. (ANOVA bifactorial a Taula 8).

3.1.4. Variació durant la dispersió

S'analitzen (bosc mediterrani) les variacions en la mida de l'àrea d'activitat entre subadults (♀♀) en dispersió (primera tardor de la seva vida) i adults (♀♀) residents (tardor)(Fig. 7a).

Hi ha diferències gairebé significatives (prova *t* de Student: $t = 2.02$, $df = 7$, $P = 0.083$) en la mida de l'àrea d'activitat, que és superior en les femelles en dispersió (Fig. 7a). Cal tenir present que no hi ha diferències de pes corporal entre aquests dos grups d'edat a l'hàbitat estudiat (Fig. 2 i Taula 5 del Cap. 1). Per fer les anàlisis es van agrupar les dades de la mida de l'àrea d'activitat obtingudes les tardors dels anys 1992 i 1993 (no hi ha diferències significatives entre tardors d'anys diferents en femelles adultes; tardor 91-92, Taula 6; tardor 92-93, prova *t* de Student: $t = 1.19$, $df = 7$, $P = 0.273$).

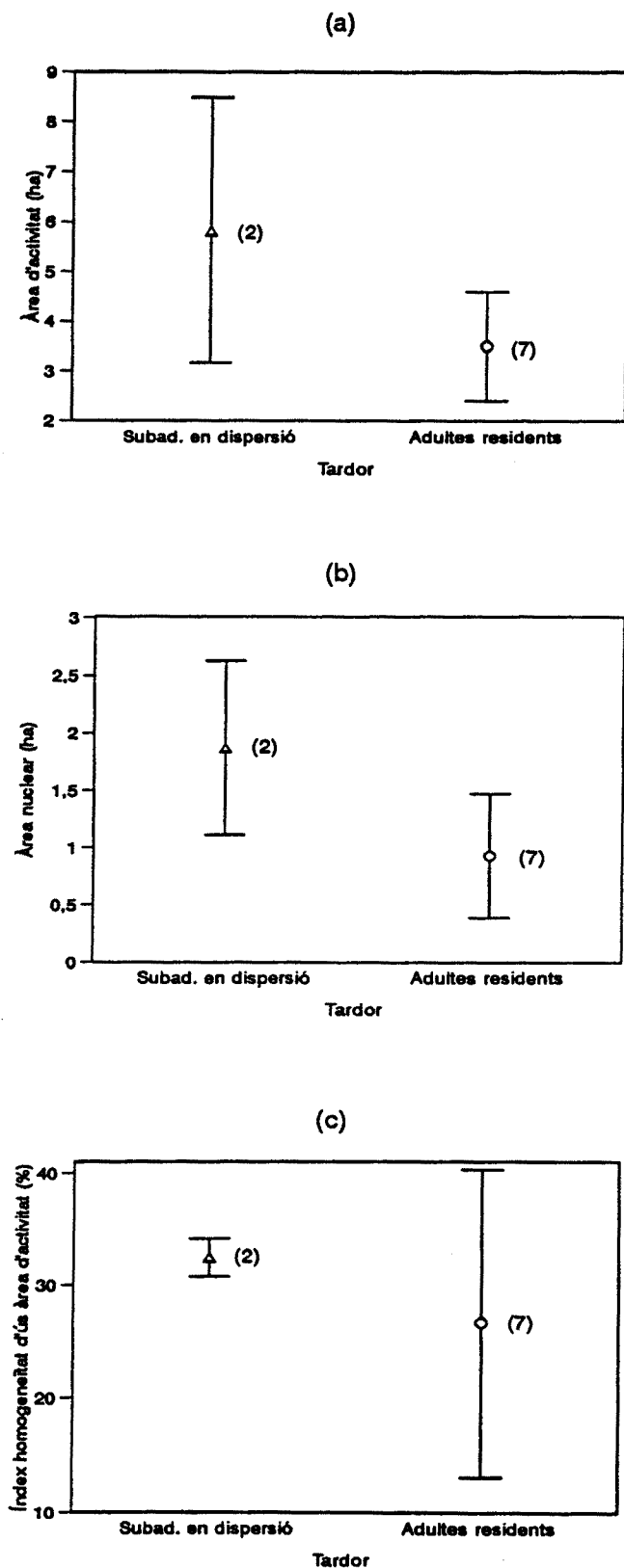


Fig. 7. Variació mitjana de (a) l'àrea d'activitat, de (b) l'àrea nuclear i de (c) l'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat, amb la desviació estàndard, en (Δ) femelles subadultes (subad.) en fase de dispersió (5-10 mesos d'edat) i en (\circ) femelles adultes residents (>18 mesos d'edat), al bosc mediterrani, durant la tardor. Els números situats entre parèntesis indiquen la mida mostral. (Prova *t* de Student al text).

3.1.5. Variació entre anys

S'analitzen les variacions en la mida de l'àrea d'activitat en anys successius (tardor) amb els mateixos animals (Fig. 8a).

No hi ha diferències significatives en la mida de l'àrea d'activitat a mesura que incrementa l'edat de l'animal ni entre hàbitats ni entre anys (Taula 9). S'han agrupat els valors obtinguts durant les tardors, ja que no hi ha diferències significatives entre anys (Taula 6), i s'han unit els valors dels dos sexes perquè no hi ha diferències entre sexes durant les tardors a cap hàbitat (Taula 8 i Fig. 6a).

Taula 9. ANOVA bifactorial de mesures repetides de la mida de l'àrea d'activitat (ha) i de l'àrea nuclear (ha) en els mateixos mascles adults (amb collar amb radioemissor) a les tardors 91, 92 i 93 en ambdós hàbitats (Fig. 8a i b).

	Mida de l'àrea d'activitat			Mida de l'àrea nuclear		
	F	df	P	F	df	P
Hàbitat	4.587	2,4	0.1655	6.819	2,4	0.1207
Any	0.309	2,4	0.7504	0.062	2,4	0.9408
Hàbitat-Any	1.825	2,4	0.2733	1.703	2,4	0.2917

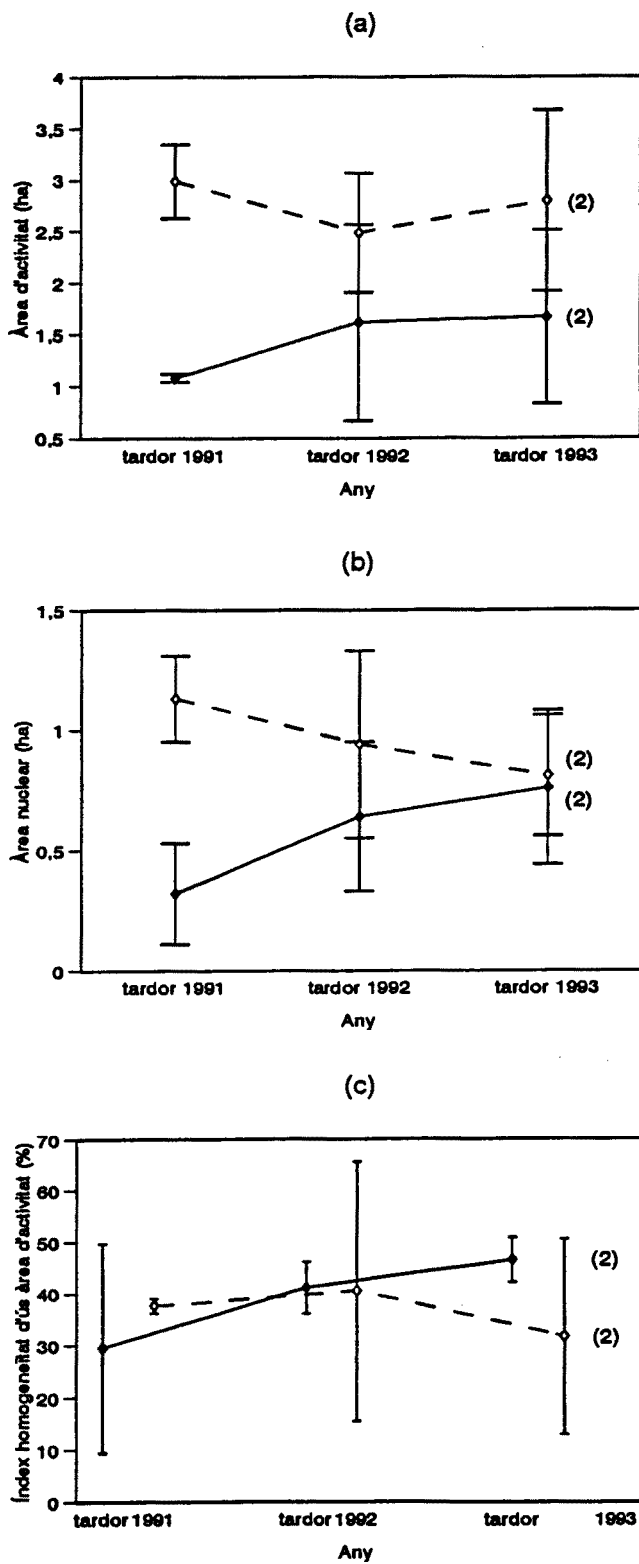


Fig. 8. Canvis anuals mitjans en anys successius, de (a) l'àrea d'activitat, de (b) l'àrea nuclear i de (c) l'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat, amb la desviació estàndard, en augmentar l'edat dels animals (♦) al parc urbà i (◊) al bosc mediterrani. S'ha fet amb els mateixos animals adults (edat tardor 91 > 8 mesos) capturats a la tardor de cada any i els números situats entre parèntesis indiquen la mida mostral. (ANOVA bifactorial de mesures repetides a Taula 9).

3.2. Ús de l'àrea d'activitat

En ambdós hàbitats els esquirols utilitzen una part de la seva àrea d'activitat més intensivament en detriment de determinades àrees-frontera, que només són visitades ocasionalment. Aquesta àrea utilitzada més intensivament s'anomena àrea nuclear.

3.2.1. Mascles

En el període 92 (s'ha exclòs l'anàlisi del període 93, Fig. 1f, a causa de la reduïda mida mostral disponible d'ambdós hàbitats) la mitjana de l'àrea nuclear dels mascles d'ambdós hàbitats és molt menor que l'àrea d'activitat (relació àrea d'activitat:àrea nuclear, parc 1:0.28 o 72.15% menor; bosc 1:0.37 o 63.33% menor; Fig. 1a i b), i segueix una tendència relativament similar en el període 93 (Fig. 1d i e). L'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat en el període 92 (Fig. 1c) permet assumir que hi ha lleugeres diferències entre hàbitats amb un valor lleugerament superior en els individus del bosc mediterrani ($\bar{x} = 38.50\%$) respecte dels del parc urbà ($\bar{x} = 30.04\%$).

La major homogeneïtat en l'ús de l'espai al bosc es pot associar al major diàmetre dels pins blancs de classe diamètrica 2 (per $cd\ 2$, $t = 2.45$, $df = 110$, $P = 0.016$; Taula 5 del Cap. 0), que s'associa a una major producció de pinyes i suggereix que són més explotats tròficament que al parc. Segueix una tendència relativament similar al període 93 (Fig. 1f).

Els mascles adults d'ambdós hàbitats en el període 92 (Fig. 1b) (s'ha exclòs el període 93, Fig. 1e, a causa de la reduïda mida mostral disponible d'ambdós hàbitats) tenen àrees nuclears significativament diferents (Taula 3) que es mantenen constants al llarg de totes les estacions en cada hàbitat (Taula 3). En el període 92 (Fig. 1b) es produeix un augment mitjà de mida (no significatiu) des de la tardor a la primavera al parc urbà (relació 1:2.44) i des de la tardor a l'hivern al bosc mediterrani (relació 1:1.72). En el període 93 (Fig. 1e), la variació de la mida de l'àrea nuclear permet assumir que en ambdós hàbitats segueix una tendència similar a la del període anterior.

Cal destacar el mascle núm. 17 (∇ en la Fig. 1b) (que no s'ha inclòs a les anàlisis) que té àrees nuclears trinuclears durant totes les estacions, excepte a l'estiu que és binuclear. Les seves àrees nuclears estan compartides entre una zona annexa al parc urbà (hàbitat forestal fragmentat, format principalment per coníferes madures: pi blanc i pi pinyer) i el propi parc, i en totes les estacions, l'àrea nuclear de major mida està situada dins el parc urbà. La multinuclearitat s'associa a la fragmentació forestal d'una part de l'àrea on resideix, com succeeix en l'àrea d'activitat (descriu en l'apartat 3.1.1.). Les mides estacionals de l'àrea nuclear són molt similars a les dels mascles del parc urbà.

3.2.1.1. Variació en funció de les bones anyades de llavors

La variació de la producció entre anys (tardor) influeix en la mida de l'àrea nuclear (Fig. 2b, Taula 4). Aquesta diferència entre hàbitats és deguda especialment (Taula 4) a la tardor91 (alta producció de llavors). Els mascles del parc incrementen l'àrea d'activitat (Fig. 2b; mateixos esquirois seguits dues tardors) quan es redueix la producció del medi (tres esquirois d'entre tres), però no succeeix el mateix al bosc (cap esquiroi d'entre quatre). S'associa a la diferència entre hàbitats en l'abundància relativa d'arbres que proporcionen aliment previsible (descriu en l'apartat 3.1.1.1.). Tampoc es detecten canvis entre anys en la resta d'estacions (Taules 10 i 11). No es detecten diferències entre hàbitats en l'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat en tardors amb diferent abundància d'aliment (Fig. 2c).

Taula 10. Mitjana (\bar{x}) i desviació estàndard (s) de la mida de l'àrea nuclear (ha) d'esquirois adults, en estacions d'anys diferents, fet amb mesures repetides dels mateixos individus, exceptuant les femelles del bosc mediterrani a les estacions de tardor, hivern i estiu, de qui s'ha fet amb mesures independents. (n = mida mostral).

Hàbitat	Sexe	Tardors		Hiverns		Primaveres		Estius		
		91	92	92	93	92	93	91	92	93
PARC URBÀ										
♂♂	n	3	3	3	3	3	3	2	2	2
	\bar{x}	0.25	0.65	0.33	0.56	0.63	0.77	0.37	0.69	0.82
	s	0.07	0.26	0.06	0.10	0.16	0.30	0.27	0.20	0.64
♀♀	n	3	3	3	3	5	5	3	3	3
	\bar{x}	0.36	1.17	0.97	0.41	0.74	0.87	0.40	0.52	0.51
	s	0.09	1.44	0.97	0.26	0.14	0.65	0.13	0.27	0.23
BOSC MEDITERRANI										
♂♂	n	4	4	3	3	4	4	2	2	2
	\bar{x}	1.13	0.92	1.97	1.12	2.08	2.05	1.48	1.84	1.53
	s	0.20	0.25	0.62	0.60	0.60	0.20	0.45	0.61	0.39
♀♀	n	3	6	4	5	3	3	5	6	4
	\bar{x}	1.07	1.12	2.23	1.10	2.58	1.17	0.93	0.77	1.20
	s	0.26	0.75	1.02	0.60	1.61	0.48	0.25	0.15	0.64

Taula 11. ANOVA de mesures repetides i prova *t* de mesures repetides de la mida de l'àrea nuclear (ha) d'esquirols adults, en estacions d'anys diferents, fet amb mesures repetides dels mateixos individus, i ANOVA i prova *t* de Student en les femelles del bosc mediterrani a les estacions de tardor, hivern i estiu.

Hàbitat	Sexe	Tardors 91-92			Hiverns 92-93			Primaveres 92-93			Estius 91-92-93		
		t	df	P	t	df	P	t	df	P	F	df	P
PARC URBÀ													
	♂♂	2.221	2	0.156	3.091	2	0.091	0.955	2	0.440	1.946	2,2	0.339
	♀♀	0.976	2	0.432	1.330	2	0.315	0.495	4	0.647	0.430	2,4	0.677
BOSC MEDITERRANI													
	♂♂	1.624	3	0.203	1.318	2	0.318	1.254	3	0.908	0.232	2,2	0.811
	♀♀	0.100	7	0.919	2.100	7	0.074	2.136	2	0.166	1.665	2,12	0.230

3.2.2. Femelles

En el cicle anyal (període primavera 93-hivern 93) les mitjanes de les àrees nuclears en les femelles d'ambdós hàbitats són molt més petites que l'àrea d'activitat (relació àrea d'activitat:àrea nuclear, parc 1:0.40 o 60.00% menor; bosc 1:0.30 o 70.35% menor; Fig. 3a i b). L'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat (Fig. 3c) permet suposar que hi ha lleugeres diferències entre hàbitats, amb valors mitjans superiors en les femelles del parc urbà ($\alpha = 42.18\%$) respecte a les del bosc mediterrani ($\alpha = 29.12\%$), i assoleix valors superiors en ambdós hàbitats durant la reproducció (primavera-estiu) (Fig. 3c). La major homogeneïtat en l'ús de l'espai del parc es pot associar a la major densitat de femelles, que provoca un major nombre d'interaccions intraespecífiques, que causen una major delimitació de les àrees nuclears.

No hi ha diferències entre hàbitats en la mida de les àrees nuclears de les femelles adultes (Taula 7), tot i que s'ha de considerar que es produeixen tenint en compte el valor de la probabilitat i els resultats dels següents apartats. Al parc urbà es produeixen diferències entre les estacions primavera-hivern (no haurien de produir-se si la primavera 92 haguessin criat les tres femelles representades en lloc d'una sola), i al bosc mediterrani es mantenen constants al llarg de totes les estacions (Taula 7). La Fig. 3b mostra un decreixement de mida (parc: 66.20% significatiu per la raó exposada anteriorment; bosc: 69.38% no significatiu) des de la primavera, quan estan alletant i l'aliment predictable pot començar a disminuir, fins l'hivern, quan els parts es van produir a finals de l'estació i hi ha força abundància d'aliment predictable.

Cal destacar la femella núm. 1 (Δ en la Fig. 3a) que en el període estudiat vivia en una àrea annexa al parc urbà, d'hàbitat forestal continu, format principalment per coníferes (pi blanc) amb algunes alzines. Era un bosc menys madur que el del parc urbà. Va parir en totes les estacions excepte la tardor 92. Considerant tot el període estudiat, assoleix uns valors d'àrea nuclear similars als del parc a la primavera, estiu i hivern, i més grans a la tardor (Fig. 3b). A la tardor té valors superiors respecte de les femelles del bosc mediterrani perquè el part estival de 1992 es va produir més tard (aproximadament 21 dies més tard), i a causa d'aquest retard queda afectat el comportament espacial durant el període de postcriança (III), si tenim en compte els resultats que es detallen en un apartat posterior.

Aquests resultats permeten conèixer el comportament espacial anyal de les femelles amb cicle reproductor però, com que el moment en què es produeixen els parts varia en cada estació i animal, no permeten fer una comparació acurada de la mida de l'àrea nuclear ni de l'ús de l'espai. Per conèixer com queda afectat el comportament espacial de la femella durant l'alletament i la cura de les cries, s'ha fet un estudi utilitzant el part com a element separador del diferents períodes de temps.

3.2.2.1. Variació en funció de les bones anyades de llavors

La variació de la producció entre anys (tardor) no té influència en la mida de l'àrea nuclear (Fig. 2b i Taula 11), però hi ha una diferència entre hàbitats (prova *t* de Student, $t = 4.51$, $df = 4$, $P = 0.011$) la tardor 91 (alta producció). Les causes que ho provoquen són les mateixes que actuen en els mascles. No es detecten diferències entre hàbitats (tardors amb diferent abundància d'aliment) en l'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat (Fig. 2c).

3.2.2.2. Variació durant la reproducció (períodes I, II i III)

S'analitza el comportament espacial de les femelles adultes en els períodes I (prepart), II (lactància) i III (postcriança)(Figura 4b i c). Els mesos de desembre-gener (generalment període I) es caracteritzen per una elevada abundància d'aliment (d'alt poder energètic) i pot considerar-se com un període de referència per interpretar els canvis que succeeixen en els altres dos períodes.

No hi ha diferències significatives en la mida de l'àrea nuclear (parc urbà) entre els tres períodes estudiats (ANOVA de mesures repetides: $F = 3.529$, $df = 2,4$, $P = 0.1309$), però s'observa (Fig. 4b) que els valors més baixos es produeixen en el període de lactància (II).

Al bosc mediterrani segueix una tendència similar i els valors més baixos es produeixen en el període II i es produeix un augment en el període III (Fig. 4b). No s'ha fet anàlisi estadística a causa de la reduïda mida mostral que, a més, en algun dels períodes correspon al mateix animal.

Hi ha diferències significatives entre hàbitats en la mida de l'àrea nuclear (Fig. 4b) en els tres períodes estudiats, i en tots els casos els valors més elevats es produeixen al bosc mediterrani (prova *t* de Student; període de prepart (I): $t = 2.91$, $df = 3$, $P = 0.062$; període d'alletament intensiu (II): $t = 5.99$, $df = 3$, $P = 0.009$; període de postcriança (III): $t = 6.55$, $df = 4$, $P = 0.003$).

L'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat durant el cicle reproductor (Fig. 4c) no presenta diferències remarcables entre hàbitats. Durant el període de lactància (II) assoleix (ambdós hàbitats) valors notablement més baixos respecte del període de prepart (I) i del període de postcriança (III)(parc urbà: I = 58.33%, II = 18.48%, III = 45.70%). Les femelles utilitzen l'espai menys homogèniament (ambdós hàbitats) durant el període II (lactància) coincidint amb l'època de part i alletament intensiu.

3.2.2.3. Comparació entre sexes en els períodes II i III

Es comparen en cada hàbitat els valors de l'àrea nuclear i de l'ús que les femelles adultes fan de l'espai en els períodes II (hivernal, ♀♀ lactants) i III (primaveral, ♀♀ postcriança), respecte dels mascles adults en la mateixa estació (Fig. 5b, e, c i f).

Només hi ha diferències significatives (mida àrea nuclear) entre sexes en el període II al parc urbà (prova *t* de Student, parc urbà: $t = 4.02$, $df = 4$, $P = 0.016$; bosc mediterrani: $t = 1.37$, $df = 5$, $P = 0.229$). Cal destacar que la mida mostral és molt reduïda per poder extraure conclusions generals, però sí que pot observar-se (Fig. 5b) que durant aquest període les femelles utilitzen àrees nuclears menors que els mascles del mateix hàbitat.

No hi ha diferències significatives en el període III entre sexes a cap hàbitat (prova t de Student, parc urbà: $t = 1.72$, $df = 4$, $P = 0.161$; bosc mediterrani: $t = 1.95$, $df = 5$, $P = 0.108$). Tot i que les àrees de les femelles incrementen respecte el període anterior, es mantenen per sota dels valors primaverals dels mascles adults (Fig. 5e).

L'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat (al parc urbà es coneixia amb major precisió el moment del part i s'han seguit intensivament femelles amb cries de menys de dos mesos d'edat) en el període II és superior en els mascles ($\sigma\sigma = 53.59\%$, $\text{♀♀} = 18.48\%$) (Fig. 5c), mentre que en el període III és semblant en ambdós sexes ($\sigma\sigma = 46.23\%$, $\text{♀♀} = 45.70\%$) (Fig. 5f). Al bosc mediterrani els valors d'ambdós sexes en els períodes II i III són força semblants (Fig. 5c i f).

3.2.3. Variació entre hàbitats i entre sexes durant l'estació d'inactivitat sexual

La comparació entre hàbitats i entre sexes únicament s'ha fet a la tardor (Fig. 6b i c), quan cap mascle i gairebé cap femella estan afectats pel cicle reproductor (excloent femelles sexualment actives).

Hi ha diferències significatives entre hàbitats en la mida de l'àrea nuclear (valors superiors al bosc), però no hi ha diferències significatives entre sexes (Taula 8). S'han agrupat els valors de l'àrea nuclear de les tardors d'anys diferents perquè no hi ha diferències significatives entre anys (Taula 11).

No es detecten diferències entre sexes en l'índex d'homogeneïtat de l'ús de l'àrea d'activitat (Fig. 6c). Al bosc mediterrani assoleix valors superiors en els mascles respecte de les femelles ($\bar{x} \sigma\sigma = 39.49\%$; $\bar{x} \text{♀♀} = 28.03\%$). Al parc urbà es produeix la mateixa tendència però molt menys acusada ($\bar{x} \sigma\sigma = 35.36\%$; $\bar{x} \text{♀♀} = 33.26\%$).

Tampoc es detecten diferències entre hàbitats tot i que els mascles del bosc assoleixen valors lleugerament superiors ($\bar{x} = 39.49\%$) als del parc ($\bar{x} = 35.36\%$), cosa que s'associa al major diàmetre dels pins blancs cd 2, que ja s'ha citat en l'apartat 3.2.1.

3.2.4. Variació durant la dispersió

Existeixen diferències gairebé significatives en l'àrea nuclear, que és superior en les femelles en dispersió (prova t de Student: $t = 2.03$, $df = 7$, $P = 0.083$) (Fig. 7b). Cal tenir present que no hi ha diferències de pes corporal entre aquests dos grups d'edat a l'hàbitat estudiat (Fig. 2 i Taula 5 del Cap. 1). Per fer les anàlisis es van agrupar les dades de la mida

de l'àrea nuclear obtingudes les tardors dels anys 92 i 93 (no hi ha diferències significatives entre tardors d'anys diferents en femelles adultes; tardor 91-92, Taula 11; tardor 92-93, prova t de Student: $t = 0.37$, $df = 7$, $P = 0.723$).

L'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat és lleugerament major en les femelles subadultes en dispersió ($\bar{x} = 32.47\%$) que en les femelles adultes residents ($\bar{x} = 26.70\%$)(Fig. 7c).

Els valors més elevats dels animals en dispersió s'associen a la recerca d'una subàrea per establir-se.

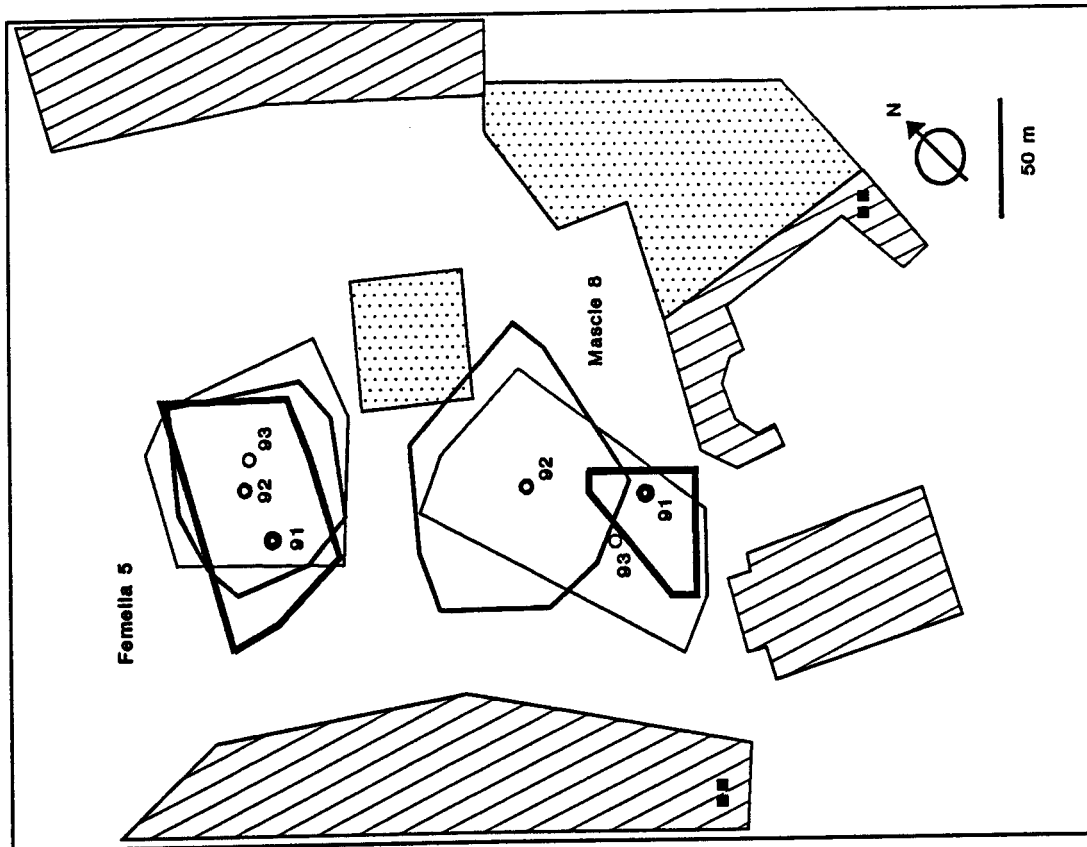
3.2.5. Variació entre anys i fidelitat a una àrea

No hi ha diferències significatives en l'àrea nuclear quan incrementa l'edat de l'animal a cap hàbitat (Taula 9 i Fig. 8b). S'han agrupat els valors obtinguts durant les tardors ja que no hi ha diferències entre anys (Taula 11), i s'han unit els valors dels sexes ja que no hi ha diferències entre sexes durant les tardors a cap hàbitat (Taula 8 i Fig. 6b).

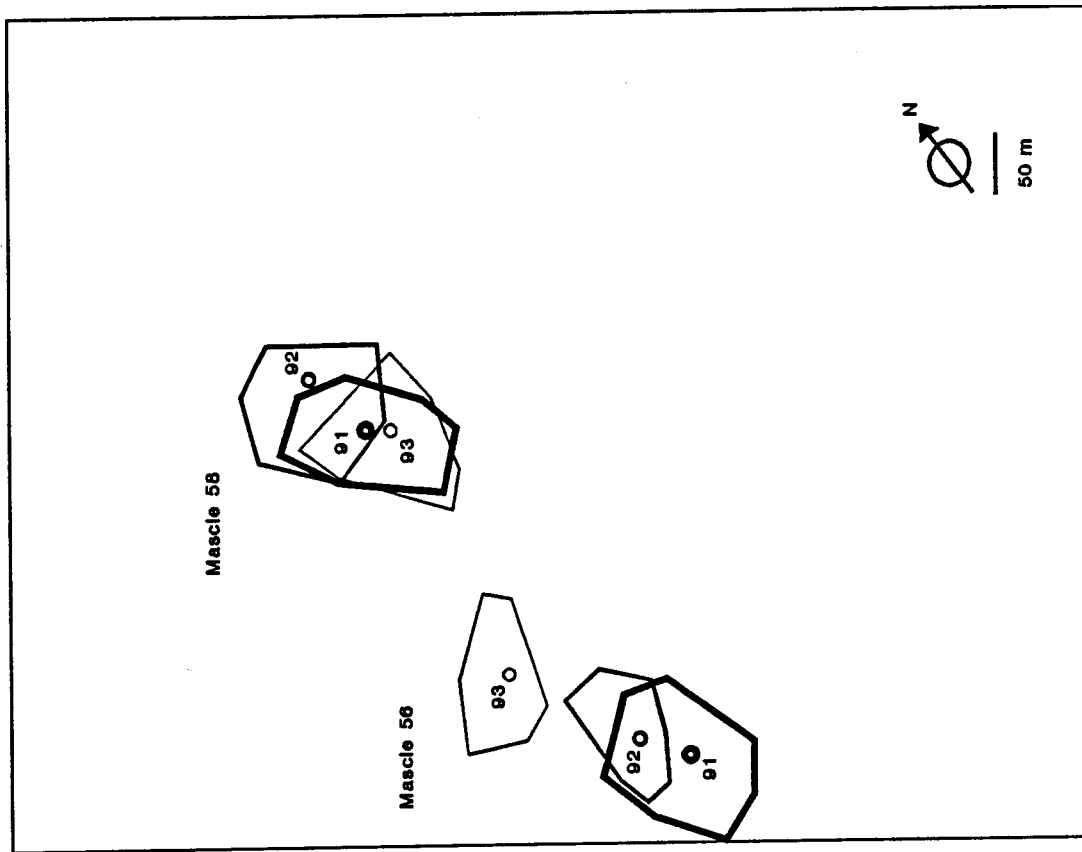
L'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat no varia entre anys en funció de l'edat dels individus (Fig. 8c). Al parc urbà, pel conjunt de les tardors de tres anys consecutius, assoleix un valor semblant ($\bar{x} = 39.04\%$) al del bosc mediterrani ($\bar{x} = 36.59\%$). Aquests valors suggereixen que deu estar més condicionat per l'abundància de l'aliment i per les limitacions espacials del parc urbà, que per l'edat.

En ambdós hàbitats els animals es mantenen fidels al llarg dels anys a una subàrea (Fig. 9). Tot i això, al parc urbà la distància del punt mitjà de totes les localitzacions entre anys (91-92-93), assoleix valors menors ($\bar{x} = 34.24$ m; Fig. 9a) que al bosc mediterrani ($\bar{x} = 83.15$ m; Fig. 9b) i es poden considerar diferents (prova de Wilcoxon: $Z = 1.8257$, $n = 4$, $P = 0.0679$) entre hàbitats. Aquesta diferència s'associa a la major abundància d'aliment (d'alt poder energètic) predictable del parc urbà (Taula 3 del Cap. 0).

(a) Parc urbà



(b) Bosc mediterrani



- Àrees amb baixa disponibilitat alimentària
- Àrees sense arbres (poden incloure edificacions humanes, ■■) amb nul·la disponibilitat alimentària

Fig. 9. Ubicació espacial (tardors successives) de l'àrea nuclear i de (○) el punt mitjà de totes les localitzacions (mitjana aritmètica recalculada del 100% de les localitzacions) dels mateixos animals (s'indica sexe i núm. d'esquirol) (a) al parc urbà i (b) al bosc mediterrani. (Distància mitjana entre anys del punt mitjà de totes les localitzacions: parc urbà = 34.24 m; bosc mediterrani = 83.15 m). (Estat dels esquirols la tardor 91: ♂♂ núm. 8 i 58 > 20 mesos, ♀ núm. 56 i 5 > 8 mesos).

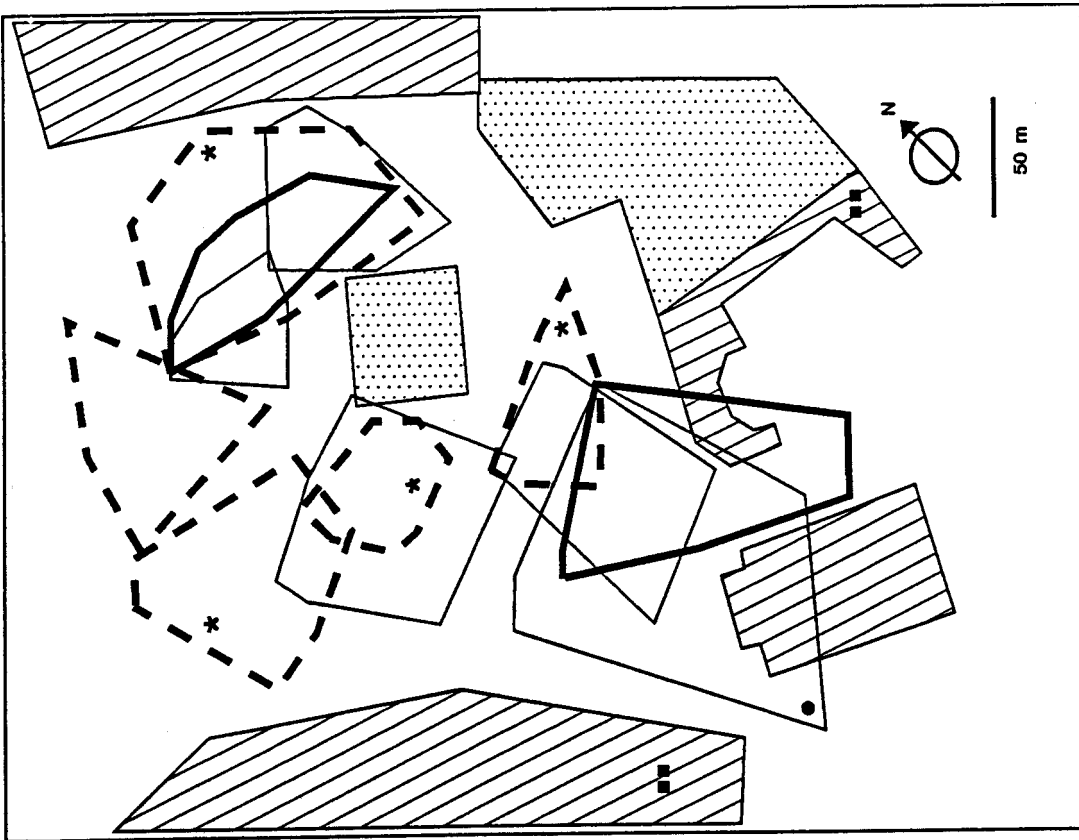
3.3. Competició intraespecífica espacial durant la reproducció (♀ ♀)

S'expressa pel nombre de femelles amb les quals se solapa l'àrea nuclear de cada femella, i pel percentatge de solapament de l'àrea nuclear amb la de les femelles veïnes (Taula 12 i Fig. 10).

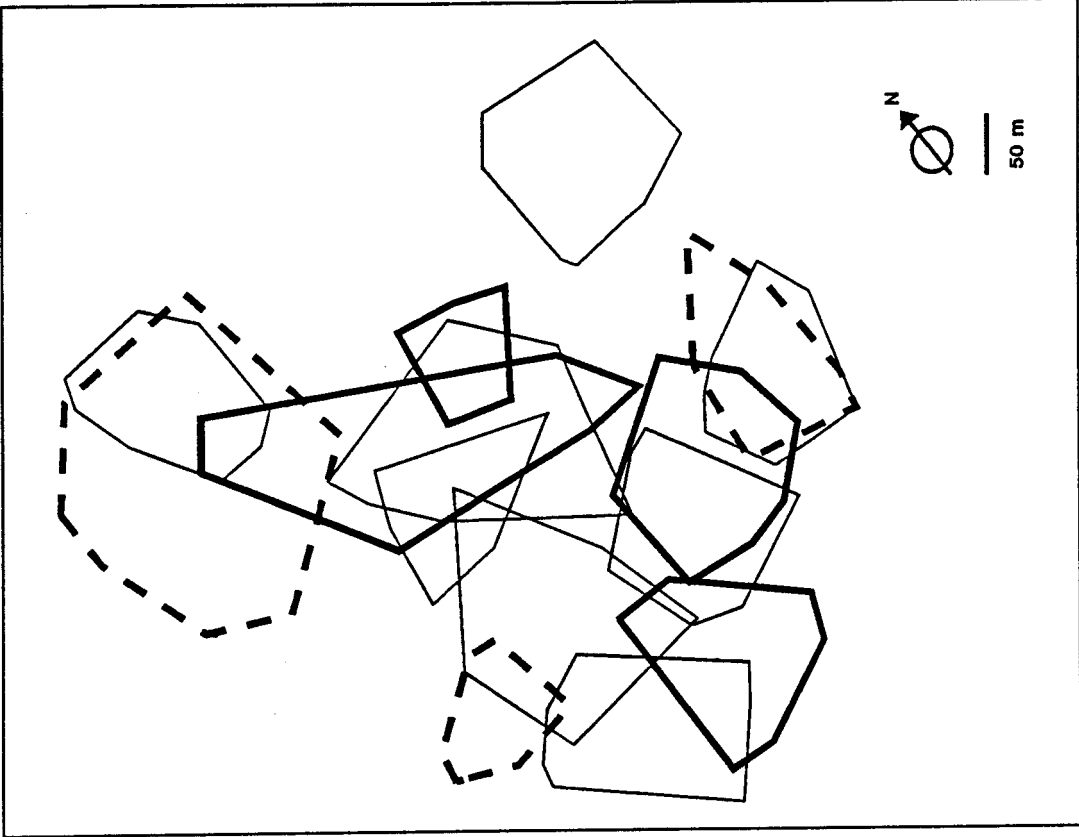
Taula 12. Solapament de l'àrea nuclear de les femelles residents ($n = 7$) en ambdós hàbitats, durant la primavera 92. (n. so = nombre de solapaments). (La densitat de femelles per ha s'ha extret de la Taula 3 del Cap. 3). (Fig. 10).

	n. so.	Núm. de femelles amb les quals se solapa		Percentatge total d'àrea nuclear solapada		Densitat de femelles/ha
		\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}
PARC URBÀ	12	1.71	0.76	17.92	29.61	0.91
BOSC MEDITERRANI	8	1.14	0.69	16.87	12.55	0.32

(a) Parc urbà



(b) Bosc mediterrani



- ♀♀ residents edat > 2 anys
- ♂♂ residents edat > 2 anys (38.5 % dels residents parc, 58.3 % dels residents bosc)
- - ♀♀ residents edat = 1 any
- Àrea nuclear maj r d'un ♂ resident amb àrea d'activitat trinuclear
- * no lactants (resta lactants)
- * Àrees amb baixa disponibilitat alimentària
- * Àrees sense arbres (poden incloure edificacions humanes, ■■) amb nul·la disponibilitat alimentària

Fig. 10. Competició intraespecífica espacial durant la reproducció (♀♀), establerta a partir de la ubicació espacial de les àrees nuclears de les femelles residents amb collars amb radioemissor, que vivien a la mateixa subàrea durant la primavera 92 (abril-juny) (a) al parc urbà i (b) al bosc mediterrani. S'inclouen els mascles adults residents amb collar amb radioemissor (valors absoluts del total de mascles adults residents a la Taula 2). (Els valors referits al solapament de les àrees nuclears de les femelles, s'indiquen a la Taula 12).

No hi ha diferències entre hàbitats ni en el nombre de femelles amb les quals se solapen (prova dels signes de dues cues: $n = 7$, $P = 0.6250$), ni en els percentatges de solapament d'aquestes femelles (prova de Wilcoxon: $Z = 0.1177$, $n = 7$, $P = 0.9063$). Al parc urbà, però, se solapen amb un nombre de femelles lleugerament superior (Taula 12) cosa que suggereix que la defensa de les àrees nuclears ha de provocar un nombre major d'interaccions que comportaran un cost energètic major.

El solapament amb un nombre superior de femelles s'associa a la major densitat que hi ha al parc urbà (Taula 12), que al seu torn està provocada per una major abundància d'aliment (d'alt poder energètic) predictable (Taula 3 del Cap. 0). L'elevada densitat causaria un major nombre d'interaccions agressives o bé de major intensitat amb les femelles veïnes. Servirien per fixar els límits de les àrees nuclears (especialment en les femelles dominants).

Pràcticament no es produeix solapament entre les femelles d'edat superior a dos anys a cap dels dos hàbitats (Fig. 10), probablement perquè deuen ser femelles dominants, a causa de la seva edat. Hi ha una excepció (superposició total de l'àrea nuclear) al parc urbà entre dues femelles d'edat i d'estatus reproductor diferent (Fig. 10a, a la part superior dreta). La femella de més edat (> 2 anys) en relació a la més jove (edat = 1 any) té l'àrea d'activitat (relació 1:2.44) i l'àrea nuclear (relació 1:1.98) molt més petites i utilitza l'espai més homogèniament (1:0.81). Aquests valors suggereixen que deu produir-se una segregació espacial o temporal.

4. DISCUSSIÓ

4.1. Àrees d'activitat variables estacionalment versus àrees d'activitat estables

La distribució i defensabilitat de l'aliment durant l'hivern, i les diferents pressions ecològiques condicionen l'organització social en les diferents espècies d'esquirols (Wauters & Dhondt, 1992).

Els esquirols arborícoles americans *Tamiasciurus hudsonicus* i *T. douglasii*, viuen en boscos de coníferes (pins i pínees semi-dispersos) i defensen àrees grans en les quals es proveiran d'aliment que els ha de durar fins la propera fructificació (Smith, 1968; Kemp & Keith, 1970; Rusch & Reeder, 1978, Koford, 1982; Gurnell, 1984). Gairebé totes les espècies de coníferes d'Amèrica del Nord es desprenen de les seves llavors a la tardor (Wauters & Dhondt, 1992), i per tenir accés a aquest aliment, els esquirols es veuen obligats

a agafar les pinyes dels arbres abans de la seva dehiscència i posterior dispersió de les llavors, amagar-les en llocs humits per evitar que s'obrin i acumular d'aquesta manera, grans rebosts de pinyes en les seves àrees. La concentració de l'aliment facilita la defensa d'aquestes reserves i els ha permès evolucionar cap a un comportament territorial (Wauters & Dhondt, 1992).

L'esquirol arborícola *S. vulgaris*, que viu a Europa central en boscos continus de coníferes, s'alimenta de les pinyes de pi roig, *Pinus sylvestris*, de pinassa, *Pinus nigra*, i de pícea o avet roig, *Picea abies*, fins que es produeix la dehiscència de les pinyes i la posterior dispersió de les llavors entre l'abril i el juny, quan encara no hi ha les noves pinyes de l'any (Wauters & Dhondt, 1987, 1992), de manera que té disponibilitat de pinyes (predictibilitat) durant 10 mesos del cicle anual. A més, també guarda ítems d'aliment (cons o llavors) dispersos (Wauters & Dhondt, 1992). Tot i que les àrees són prou grans com per assegurar la suficient disponibilitat d'aliment, la dispersió de l'aliment en l'espai en dificulta la defensa i no han evolucionat cap a un comportament territorial (Wauters & Dhondt, 1992), ja que si defensessin aquestes àrees, s'incrementarien els costos de la defensa i deixarien de ser rendibles (Wauters & Dhondt, 1992). Mantenen àrees d'activitat variables segons les estacions, que assoleixen valors més elevats a l'estiu, quan manca l'aliment d'alt poder energètic (Wauters & Dhondt, 1992).

L'esquirol *S. vulgaris*, que viu al terç meridional (sud-oest) de l'Europa occidental en boscos d'alta abundància d'aliment predictable aportat especialment per *Pinus halepensis* (Taula 3 del Cap. 0), s'alimenta de les pinyes d'aquesta conífera (Taula 6 i 7 i Fig. 10 del Cap. 5) quan ja estan formades i inicien la maduració (juny-agost; Fig. 1 del Cap. 0), però especialment des del moment en què estan madures (agost-mitjan octubre) fins que se'n produeix la dehiscència i la posterior dispersió de les llavors (octubre-mitjan desembre de l'any següent) (Cardona, 1972; Fig. 1 del Cap. 0). És l'estació en què el sòl té un grau d'humitat més elevat, que juntament amb les temperatures relativament altes afavoreixen la germinació de les llavors (Roldan, com. pers.). Les pinyes són predictibles (excepte si s'esgoten a causa de la depredació tròfica) almenys durant dotze mesos. No guarden ítems d'aliment (cons o llavors) amb freqüència (Taula 6 i 7 i Fig. 10 del Cap. 5). Les àrees d'activitat són estables al llarg del cicle anual.

Els recursos alimentaris dels hàbitats continus de pi blanc estudiats en el present treball, difereixen dels dels hàbitats continus de pi roig, pinassa i pícees (Wauters & Dhondt, 1992; Wauters et al., 1992) en la:

a) predictibilitat en el temps (de 10 a 14 mesos),

b) abundància en l'espai. Es pot considerar d'una banda causada per la maduresa dels pins blancs d'ambdós hàbitats, i d'una altra pels ítems d'aliment principal d'alt poder energètic

(pinyes pi blanc), que proporcionen (Taula 2 del Cap. 5) respecte a les pinyes de pi roig: (I) més energia per gram consumit (29.03 kJ/g, *versus* 27.03 kJ/g, respectivament), (II) més energia ingerida per unitat de temps (2.08 kJ/min *versus* 1.77 kJ/min respectivament), i (III) més ingesta de material nutritiu per pinya consumida (36.43 kJ *versus* 3.54 kJ, respectivament). Una pinya de pi blanc té un valor calòric que és 10.29 vegades superior al d'una pinya de pi roig.

c) diversitat d'aliments alternatius (Taulas 6 i 7 i Fig. 10 del Cap. 5) en el període més crític pel que fa a la disponibilitat d'aliment d'alt poder energètic (primavera-estiu) quan, especialment en hàbitats amb altes densitats d'esquirols (parc urbà; Fig. 3 del Cap. 3), poden esgotar-se les pinyes a causa del consum (primavera 92).

Les poblacions d'esquirols dels hàbitats estudiats de *P. halepensis*, madurs tenen una major predictibilitat i abundància d'aliment, i més diversitat d'aliments alternatius en l'època més crítica que les poblacions d'hàbitats dominats pel pi roig. Aquests factors provoquen que les àrees d'activitat passin a ser estables al llarg de tot l'any. Representen el nivell evolutiu (de predictibilitat i abundància alimentària) previ al que hauria de permetre que aquesta espècie evolucionés cap al manteniment de territoris estables (si no es produeixen pressions ecològiques desfavorables), que serien rendibles mantenir si els beneficis superen els costos de la seva defensa (Gurnell, 1987; Wauters & Dhontd, 1992).

4.2. Estabilitat estacional

No hi ha variacions estacionals ni en la mida de l'àrea d'activitat ni en la mida de l'àrea nuclear ni en l'índex d'homogeneïtat de l'ús de l'àrea d'activitat, en cap hàbitat i en cap sexe. Tot i això, es produeixen lleugeres variacions en cada sexe que cal explicar.

En els mascles són provocades primàriament, pel zel (hivern-primavera) i secundàriament per l'escassetat d'aliment d'alt poder energètic (primavera-estiu). Els valors més baixos es produeixen a la tardor, quan hi ha la màxima abundància d'aliment (i inactivitat sexual), i en les estacions següents es produeix un augment a causa del zel. L'espai és utilitzat lleugerament menys homogèniament durant l'estació de tardor (parc: 26.31%; bosc: 35.87%) i s'associa a l'abundància d'aliment.

En les femelles estan ocasionades per canvis del comportament espacial durant el cicle reproductor. Els valors més baixos també es produeixen a la tardor, a causa de l'elevada abundància d'aliment (i inactivitat sexual), i també durant la lactància, a causa del comportament de cura i alletament de les cries. L'espai és utilitzat lleugerament menys homogèniament durant l'estació de tardor i durant la lactància (hivern-estiu) (parc: 18.48%;

bosc: 31.33%) i s'associa al comportament de cura i alletament de les cries.

Les femelles que crien tenen àrees menors que les que no crien (Wauters & Dhondt, 1992) i aquestes diferències espacials també es produeixen en l'esquirol gris, *S. carolinensis* (Kenward, 1985), i en rosegadors micròtids (Ostfeld et al., 1988). En els hàbitats estudiats, aquestes diferències s'associen al comportament d'alletament i cura de les cries. L'àrea nuclear es redueix i arriba a ser menor que la dels mascles durant el mateix període, cosa que també succeeix amb l'homogeneïtat de l'ús de l'espai, que en aquest període assoleix valors menors als dels mascles en el parc urbà ($\bar{x} \text{ ♀♀} = 18.48\%$, $\bar{x} \text{ ♂♂} = 53.59\%$). En el període següent, el de postcriança, l'àrea augmenta lleugerament, possiblement per la necessitat de recuperar l'energia invertida en la reproducció (Kaczmarski, 1966; Humphries & Boutin, 1996) i per assolir un pes corporal òptim que li permeti tenir un nou estre en el període reproductor d'aquell mateix any. S'ha observat que algunes femelles (del bosc mediterrani) cerquen aliment en àrees força allunyades del niu i aquest comportament podria ser causat per una explotació alimentària intensiva de l'àrea nuclear en l'etapa anterior, o potser perquè viuen en àrees pobres en recursos alimentaris o perquè són femelles subdominants (Wauters & Dhondt, 1992).

Les variacions estacionals en l'ús de l'espai que mostren altres espècies d'esquirols són producte de l'activitat sexual i de la disponibilitat d'aliment. En l'esquirol *T. douglasii*, el territori es manté constant al llarg de l'any i només experimenta un augment durant l'època de zel en els mascles (Koford, 1982). En *S. carolinensis* (Don, 1983; Kenward, 1985) i en *S. aberti* (Farentinos, 1979), l'increment de mida del territori dels mascles es produeix a la primavera (quan estan actius sexualment), a causa de les excursions fora del seu territori habitual per cercar femelles receptives. A més d'aquest factor, els canvis en la disponibilitat d'aliment afecten el comportament territorial. Farentinos (1972a, 1979) va trobar que la mida del territori incrementava a l'hivern i que això estava associat amb un augment del temps dedicat a buscar aliment a l'interior de l'escorça de les branques dels pins, mentre que en *S. carolinensis*, aquest augment d'àrea es produeix a la primavera en els dos sexes, a causa d'una reducció de la disponibilitat d'aliment i d'un canvi obligat cap a ítems d'aliment alternatius (Bland, 1977; Thompson, 1978). En boscos caducifolis de la Gran Bretanya es produeixen canvis en el comportament d'alimentació a l'estiu, ja que utilitzen àrees menors que ressegueixen intensivament, mentre que a la tardor cobreixen llargues distàncies per amagar llavors d'arbres en rebosts dispersos (Tonkin, 1984). En boscos continus d'Europa central (Wauters & Dhondt, 1992), les variacions estacionals segueixen un patró similar en ambdós sexes, i les àrees utilitzades són menors a la tardor i a l'hivern, quan les llavors d'arbres són abundants i constitueixen més del 70% de la seva dieta alimentària. Quan les fonts d'aliment són escasses o s'exhaureixen (primavera i estiu), utilitzen àrees majors i esdevenen progressivament més importants en la dieta altres ítems d'aliments secundaris (Wauters & Dhondt, 1987). Per tant, a Europa central els canvis estacionals estan causats

per canvis en el comportament alimentari que, a la vegada, depenen de canvis en la disponibilitat d'aliment. En les femelles de l'hàbitat de bosc caducifoli el comportament de cura de les cries produïa una reducció de la mida de l'àrea, però en els mascles no es va observar un augment de la mida de l'àrea associat al zel (Wauters & Dhondt, 1992).

En les poblacions estudiades l'ús de l'espai (mascles) es manté estable al llarg de tot l'any i s'associa a l'alta abundància d'aliment previsible (Taula 3 del Cap. 0) ($\alpha = 86.87\%$ del temps dedicat a l'alimentació, consumeixen pinyes de pi blanc al parc urbà; Taules 6 i 7 i Fig. 10 del Cap. 5) i a l'abundància d'aliments alternatius d'alt poder energètic (pinyons de *P. pinea* i gàlbuls de *Cupressus sempervirens*) durant l'estació més crítica (primavera o estiu). L'abundància autumnal de glans que es produeix al bosc mediterrani provoca un avançament i una sincronització de la maduració sexual masculina (Fig. 3b, Cap. 2), que s'associa amb un augment (període 92) anticipat (hivern) de la mida i ús de l'espai respecte del parc urbà (primavera). En les femelles l'ús de l'espai experimenta canvis associats a la reproducció i els valors menors (no significatius) es produeixen durant la lactància.

4.3. Variacions sexuals

4.3.1. Estació d'inactivitat sexual

No hi ha diferències entre sexes en el comportament espacial durant l'estació d'inactivitat sexual (tardor) ni en la mida de l'àrea d'activitat, ni en la de l'àrea nuclear, ni en el grau d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat, a cap hàbitat. Durant aquesta estació ambdós sexes mantenen la mateixa estratègia: recuperar-se del període reproductor anterior incrementant el temps diari dedicat a alimentar-se (Fig. 3 del Cap. 5) per arribar al proper període reproductor en les millors condicions físiques (Fig. 4a i b del Cap. 1).

4.3.2. Durant el cicle anual

Hi ha diferències entre sexes en el comportament espacial durant el cicle anual. Durant la lactància les femelles assoleixen valors menors en la mida de l'àrea nuclear que els mascles del mateix hàbitat (parc urbà i també es pot considerar que es produeix al bosc mediterrani). En aquesta època les femelles (parc urbà) també utilitzen l'espai menys homogèniament (20.86%) que els mascles (53.59%). Això s'associa al comportament d'alletament i cura de les cries.

En poblacions d'Europa septentrional (Suècia) residents en boscos de pícees disperses hi ha una notable diferència entre sexes pel que fa a l'àrea d'activitat (relació $\sigma\sigma:\varphi\varphi$, 5.29:1) (Andrén & Delin, 1994). En poblacions d'Europa central residents en boscos (continus) de coníferes, i també en poblacions residents en boscos de caducifolis o mixtos de caducifolis-coníferes (continus o fragmentats) es produeixen diferències menys acusades en l'àrea d'activitat ($n = 5$ hàbitats; relació $\bar{x} \sigma\sigma:\varphi\varphi$, 1.37:1) (Tonkin, 1984; Wauters & Dhondt, 1992; Wauters et al., 1994) i en l'àrea nuclear ($n = 4$ hàbitats; relació $\bar{x} \sigma\sigma:\varphi\varphi$, 1.46:1) (Wauters & Dhondt, 1992; Wauters et al., 1994). En els boscos de predictibilitat contínua i d'elevada abundància d'aliment estudiats en aquest treball ($n = 2$ hàbitats) la diferència entre sexes pel que fa a l'àrea d'activitat és menor (relació $\bar{x} \sigma\sigma:\varphi\varphi$, 1.21:1) i l'àrea nuclear és igual (relació $\bar{x} \sigma\sigma:\varphi\varphi$, 0.99:1).

Els mascles utilitzen l'espai més homogèniament en els boscos continus de coníferes d'Europa central (Wauters & Dhondt, 1992), però aquest ús no és diferent en els hàbitats estudiats (relació $\sigma\sigma:\varphi\varphi$, parc, 1:0.95, bosc, 1:0.94).

Aquest valor suggereixen que com més abundància d'aliment hi ha al medi al llarg del cicle anyal, més semblants són l'àrea d'activitat i l'àrea nuclear d'ambdós sexes.

El comportament espacial al llarg de l'any depèn primàriament (ambdós sexes) de l'abundància d'aliment predictable i, secundàriament, per a les femelles decreix la mida de l'àrea utilitzada durant la lactància a causa del comportament de cura i alletament de les cries.

4.4. Variacions entre hàbitats

L'àrea d'activitat i l'àrea nuclear difereixen entre hàbitats al llarg del cicle anyal i durant l'estació d'inactivitat sexual (tardor), i assoleix valors superiors en el bosc mediterrani en ambdós sexes.

En primer lloc, la mida mitjana de l'àrea d'activitat (cicle anyal) en el bosc mediterrani és més del doble que la del parc urbà, tant en mascles ($\sigma\sigma$ període 92, bosc: 4.39 ha, parc: 1.58 ha;) com en femelles ($\varphi\varphi$ període primavera 92-hivern 93, bosc: 5.80 ha, parc: 1.05 ha; àrea annexa parc urbà d'hàbitat de coníferes homogeni i continu: 3.10 ha). Tal com cal esperar, en hàbitats fragmentats forestalment (Andrén, 1994) es detecta que el mascle que viu en l'àrea fragmentada forestalment annexa al parc urbà té àrees d'activitat binuclears o trinuclears amb un valor semblant als valors del parc urbà ($\bar{x} = 1.30$ ha). Aquestes diferències entre hàbitats es mantenen, durant l'estació d'inactivitat sexual (tardor), en mascles ($\sigma\sigma$, bosc: 3.52 ha, parc: 1.69 ha,) i en femelles ($\varphi\varphi$, bosc: 3.67 ha, parc: 1.25 ha).

La diferència mitjana màxima entre hàbitats dels valors del cycle anyal, en els mascles, es produeix l'hivern 92 (4.14 ha) i la primavera 93 (2.71 ha) i sempre és superior en els animals del bosc mediterrani. En les femelles, les diferències es mantenen durant el cycle reproductor i durant l'estació d'inactivitat sexual (2.42 ha) amb valors superiors per a les femelles del bosc. La femella que viu en una àrea annexa al parc amb bosc de coníferes homogeni i continu, que és relativament més pobre en recursos alimentaris (perquè la maduresa dels arbres és menor), assoleix uns valors de tardor superiors als de les femelles del parc, probablement perquè l'abundància alimentària de l'hàbitat és menor.

En boscos caducifolis (Regne Unit) dominats pel roure, *Quercus* sp. i l'avellaner, *Corylus avellana*, les àrees d'activitat al llarg del cycle anyal són grans ($\sigma\sigma = 13.7$ ha i $\text{♀♀} = 9.5$ ha)(Tonkin, 1984). Disminueixen a Europa central (Bèlgica) en boscos caducifolis mixtos dominats pel roure *Quercus robur*, el faig, *Fagus sylvatica* i el bedoll, *Betula* sp. ($\sigma\sigma = 6.4$ ha i $\text{♀♀} = 4.8$ ha), i en boscos de coníferes dominats pel pi roig i la pinassa ($\sigma\sigma = 3.9$ ha i $\text{♀♀} = 2.8$ ha)(Wauters & Dhondt, 1992). Disminueixen encara més al sud d'Europa occidental en boscos madurs mixtos de coníferes i alzines (bosc mediterrani, $\sigma\sigma = 4.39$ ha i $\text{♀♀} = 3.67$ ha) i en boscos madurs dominats per coníferes (parc urbà, $\sigma\sigma = 1.58$ ha i $\text{♀♀} = 1.25$ ha). En hàbitats d'arbres caducifolis (predictibilitat inferior) assoleixen valors més alts que els assolits en hàbitats de coníferes.

En boscos fragmentats (Suècia) dominats per pícees, *Picea abies*, de més de 35 anys d'edat s'han descrit (Andrén & Delin, 1994) les àrees mitjanes d'activitat més elevades ($\sigma\sigma = 121.6$ ha; $\text{♀♀} = 23.0$ ha). En hàbitats fragmentats (Bèlgica)(Wauters et al., 1994) amb caducifolis ($\sigma\sigma = 6.80$ ha; $\text{♀♀} = 5.47$ ha) i també en hàbitats fragmentats amb bosc mixt de caducifolis i pins, ($\sigma\sigma = 4.01$ ha; $\text{♀♀} = 2.81$ ha) utilitzen àrees d'activitat menors amb patrons espacials similars als utilitzats en boscos continus. Els valors obtinguts suggereixen (si s'exclou el cas de Suècia a causa de l'extrema heterogeneïtat en la distribució de les pícees) que en hàbitats amb major abundància d'aliment predictable ambdós sexes tenen àrees d'activitat menors.

En segon lloc, es veu que la mida mitjana de l'àrea nuclear (cycle anyal), assoleix uns valors superiors al bosc, en mascles ($\sigma\sigma$ període 92, bosc: 1.61 ha, parc: 0.44 ha) i en femelles (♀♀ període primavera 92-hivern 93, bosc: 1.72 ha, parc: 0.42 ha; àrea annexa parc urbà d'hàbitat de coníferes homogeni i continu: 1.30 ha). Tal com cal esperar en hàbitats fragmentats forestalment (Andrén, 1994), es detecta que el mascle que viu en l'àrea fragmentada forestalment annexa al parc urbà té àrees nuclears binuclears o trinuclears amb un valor semblant als del parc urbà ($\bar{x} = 0.23$ ha). Aquestes diferències es mantenen durant l'estació d'inactivitat sexual (tardor), en mascles ($\sigma\sigma$, bosc: 1.29 ha, parc: 0.56 ha,) i en femelles (♀♀ , bosc: 0.97 ha, parc: 0.39 ha).

En els mascles la diferència mitjana màxima entre hàbitats dels valors del cicle anyal es produeix l'hivern 92 (1.62 ha) i la primavera 92 (1.27 ha) i sempre és superior en els animals del bosc mediterrani. En les femelles les diferències es mantenen durant el cicle reproductor i en l'estació d'inactivitat sexual (0.58 ha) amb valors superiors per a les femelles del bosc. La femella que viu en una àrea annexa al parc amb bosc de coníferes homogeni i continu, que és relativament més pobre en recursos alimentaris (perquè la maduresa dels arbres és menor), assoleix uns valors de tardor superiors als de les femelles del parc (i del bosc), probablement perquè l'abundància alimentària de l'hàbitat és menor.

A Europa central (Bèlgica) els valors assolits en l'hàbitat de bosc caducifoli ($\sigma\sigma = 2.66$ ha; $\text{♀♀} = 1.95$ ha) són majors que els assolits en el de coníferes ($\sigma\sigma = 1.95$ ha; $\text{♀♀} = 1.15$ ha) (Wauters & Dhondt, 1992), i succeeix el mateix en hàbitats fragmentats amb caducifolis ($\sigma\sigma = 1.92$ ha; $\text{♀♀} = 1.24$ ha) i amb bosc mixt de caducifolis i pins ($\sigma\sigma = 1.01$ ha; $\text{♀♀} = 0.80$ ha) (Wauters et al., 1994). Els valors obtinguts suggereixen que en hàbitats amb major abundància d'aliment previsible ambdós sexes tenen àrees nuclears menors.

En tercer lloc, l'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat (cicle anyal) és superior en els mascles del bosc mediterrani, cosa que indica que utilitzen l'espai lleugerament més homogèniament ($\bar{x} = 38.50\%$) que els del parc urbà ($\bar{x} = 30.04\%$). Durant l'estació d'inactivitat sexual es produeix la mateixa tendència (bosc $\bar{x} = 39.49\%$, parc $\bar{x} = 35.36\%$). La major homogeneïtat en l'ús de l'espai al bosc es pot associar al major diàmetre dels pins blancs (cd 2) (Taula 5 del Cap. 0), que s'associa a una producció més gran i suggereix que són més explotats tròficament que al parc.

En el cas de les femelles (cicle anyal), succeeix el contrari: les del parc utilitzen l'espai més homogèniament ($\bar{x} = 42.18\%$) que les del bosc ($\bar{x} = 29.12\%$). Durant l'estació d'inactivitat sexual es produeix la mateixa tendència amb una diferència menor (parc 33.26%, bosc 28.03%). La major homogeneïtat en l'ús de l'espai al parc es pot associar a una competència intraespecífica espacial major, si es té en compte que la major densitat de femelles (Taula 3 del Cap. 3) ha de causar més interaccions, que provocaran una major definició de les àrees nuclears com succeeix en *T. hudsonicus* (Price et al., 1986; Boutin & Schweiger, 1988).

En quart lloc, la competència intraespecífica espacial de les femelles durant la reproducció, suggereix que les del parc urbà tenen els límits de les àrees nuclears més ben definits i en ambdós hàbitats defensen les àrees nuclears entre femelles residents al llarg de tot l'any (Wauters & Dhondt, 1992) com també succeeix en *T. hudsonicus* (Price & Boutin, 1993). Estan establertes més rigidament al parc urbà perquè limiten amb un nombre major (no significatiu) de femelles (parc $\bar{x} = 1.71$, bosc $\bar{x} = 1.14$), que provoca més interaccions agressives (Thompson, 1978; obs. pers.), tenint en compte que el percentatge de l'àrea

nuclear solapada és semblant en ambdós hàbitats (parc \bar{x} = 17.92%, bosc \bar{x} = 16.87%). Això suggereix que la defensa de les àrees nuclears pot tenir costos més elevats en l'hàbitat amb més predictibilitat d'aliment (parc urbà) ja que s'ha de defensar (interaccions agressives) l'àrea nuclear d'un nombre superior de femelles.

Es pot concloure que les diferències entre hàbitats en la mida i l'ús de l'espai estan causades en ambdós sexes (durant el cicle anyal i durant l'estació d'inactivitat sexual) per l'abundància d'aliment predictable.

4.5. Variacions entre anys i fidelitat a una àrea

La mida de l'àrea d'activitat i de l'àrea nuclear utilitzades (ambdós sexes) en la mateixa estació (tardor) d'anys diferents no canvia tot i que variï l'abundància d'aliment, i succeeix el mateix la resta d'estacions anyals. No hi ha variacions en cap hàbitat ni en cap sexe entre tardors amb diferent abundància d'aliment. Al bosc mediterrani hi ha major estabilitat entre anys (tardor), especialment a causa de l'abundància d'aliment no predictable per esquirol (relació bosc:parc, 3.55:1; Taula 19 del Cap. 1), que en aquesta estació s'afegeix a l'abundància d'aliment predictable (relació bosc:parc 1.20:1). Aquests valors estan determinats per l'abundància relativa d'espècies d'arbres (Taula 1 del Cap. 0) que proporcionen l'aliment no predictable (relació bosc:parc 1.48:1; Taula 3 del Cap. 0) i l'aliment predictable (relació bosc:parc 0.69:1; Taula 3 del Cap. 0). En ambdós hàbitats i ambdós sexes, l'any amb menor abundància d'aliment (tardor 92) els esquirols tendeixen a utilitzar l'espai lleugerament més homogèniament.

Les variacions que poden produir-se en les femelles (cicle anyal) són causades per l'endarreriment del moment del part (l'hivern 93, al parc urbà, els parts van endarrerir-se aproximadament un mes respecte l'any anterior, i van tenir lloc cap a mitjan març), que provoca que els valors es mantinguin més alts, fins la lactància. Aquest endarreriment dels parts (període 93) coincideix amb una anyada de glans i de pinyes de pi blanc menys abundant que l'any anterior (període 92). L'avançament del cicle reproductor és causat per anyades molt productives de glans i pinyes de pi blanc (Taula 3 del Cap. 0), que faciliten que durant la tardor les femelles recuperin el pes corporal perdut durant el període de cria anterior i assoleixin un pes corporal òptim que possibiliti que tinguin l'estre (Taula 4 del Cap. 2), i que els mascles iniciïn la maduració sexual (Fig. 3 del Cap. 2).

En ambdós hàbitats, una vegada els esquirols s'han establert en una àrea, hi resten al llarg de la seva vida i això s'associa a l'elevada abundància d'aliment predictable dels hàbitats. La diferència entre hàbitats de la distància mitjana de moviment entre anys, amb valors menors al parc urbà, està ocasionada per la major abundància d'aliment predictable

d'aquest hàbitat i això està associat a un comportament oportunista per cercar àrees riques en aliment (Wauters et al., 1995).

4.6. Variacions causades per la dispersió juvenil

L'àrea d'activitat i l'àrea nuclear tenen valors més grans en els subadults durant la primera tardor de la seva vida respecte dels adults residents i això s'associa amb la dispersió juvenil, que requereix la cerca d'una subàrea per establir-se (Larsen & Boutin , 1994). Les àrees d'activitat són utilitzades més homogèniament pels animals en dispersió que pels residents, i això s'associa amb el desconeixement de la distribució espacial de les fonts d'aliment en l'àrea que ocupen i amb la necessitat de trobar una àrea per establir-se. Durant la tardor-hivern la majoria dels esquirols juvenils nascuts en l'estació de cria precedent es dispersen a distàncies relativament grans (Wauters & Dhondt, 1993). Varien d'hàbitats fragmentats amb caducifolis a mixtos de caducifolis i pins (rang: 60-1460 m) (Wauters et al., 1994), i durant aquesta fase, en què cerquen una àrea per establir-se definitivament, la seva àrea se solapa amb la dels veïns adults dominants i constitueixen una població flotant (Wauters et al., 1995). Probablement, l'estratègia de dispersió s'iniciarà a partir de l'adquisició d'un lliandar de pes corporal (Nunes & Holekamp, 1996) i tindrà èxit quan l'esquirol trobi una subàrea amb una elevada abundància d'aliment (Wauters et al., 1995) en la qual es produeixi un baix nombre d'interaccions agressives (Thompson, 1978).

5. SUMARI

(AA = àrea d'activitat; AN = àrea nuclear; IHAA = índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat; PM = punt mitjà de l'àrea d'activitat; SO = solapament de l'àrea nuclear).

Variacions entre hàbitats

1. (AA). Ambdós sexes presenten diferències entre hàbitats en l'àrea d'activitat (cicle anyal), amb valors superiors en el bosc respecte del parc (relació ♂♂ 1:0.36; relació ♀♀ 1:0.18). Aquestes diferències es mantenen en l'estació d'inactivitat sexual (la tardor) (relació ♂♂ 1:0.48; relació ♀♀ 1:0.34), i durant la reproducció en les femelles (relació, I prepart 1:0.30, II lactància 1:0.55, i III postcriança 1:0.33).

1. (AN). Ambdós sexes presenten diferències entre hàbitats en l'àrea nuclear (cicle anyal), amb valors superiors en el bosc respecte del parc (relació, ♂♂ 1:0.27; ♀♀ 1:0.24). Aquestes diferències es mantenen en l'estació d'inactivitat sexual (la tardor) (relació, ♂♂ 1:0.43; ♀♀ 1:0.40), i durant la reproducció en les femelles (relació, I prepart 1:0.43, II lactància 1:0.35, i III postcriança 1:0.40).

Les diferències en l'àrea d'activitat i en l'àrea nuclear s'associen a la major abundància d'aliment (d'alt poder energètic) predictable.

1. (IHAA). Ambdós sexes mostren lleugeres diferències entre hàbitats (cicle anyal) en l'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat (relació bosc:parc, ♂♂ 1.28:1, ♀♀ 0.69:1). En l'estació d'inactivitat sexual (tardor) es mantenen (relació bosc:parc, ♂♂ 1.12:1, ♀♀ 0.84:1).

En els mascles, la major homogeneïtat en l'ús de l'espai (cicle anyal) al bosc s'associa al major diàmetre dels pins blancs (cd 2), que suggereix que són més explotats tròficament que al parc. En les femelles, la major homogeneïtat en l'ús de l'espai (cicle anyal) al parc s'associa a la defensa intrasexual de les àrees nuclears que, a causa de la major densitat de femelles, provoca més interaccions, que causen una major definició dels límits de les àrees nuclears.

Fluctuacions estacionals en cada hàbitat

2. (AA). No hi ha fluctuacions estacionals de l'àrea d'activitat (cicle anyal) a cap hàbitat.

2. (AN). No hi ha fluctuacions estacionals de l'àrea nuclear (cicle anyal) a cap hàbitat.

La manca de fluctuacions estacionals s'associa a l'abundància d'aliment predictable i a la diversitat d'aliments alternatius en l'època més crítica (primavera-estiu). Les anyades amb elevada abundància d'aliment a la tardor o l'avançament de la fructificació del principal aliment predictable (pinyes pi blanc) no provoquen canvis en l'àrea d'activitat i en l'àrea nuclear.

En els mascles, els lleugers increments (no significatius) s'associen al zel masculí (hivern-primavera) i a l'escassetat d'aliment (estiu). En les femelles, els decreixements (significatius al parc) s'associen al cicle reproductor, especialment a la lactància.

Variacions entre hàbitats en les femelles lactants

3. (AA i AN). Durant la lactància (II) de les femelles, hi ha diferències entre sexes que es poden considerar significatives en ambdós hàbitats, amb valors superiors en els mascles en l'àrea d'activitat (relació $\sigma\sigma:\varphi\varphi$, parc: 1:0.76, bosc 1:0.37) i en l'àrea nuclear (relació $\sigma\sigma:\varphi\varphi$, parc: 1:0.32, bosc 1:0.53).

Això suggereix que l'àrea d'activitat al parc no és gaire diferent entre sexes (a diferència del bosc) a causa de l'elevada abundància d'aliment predictable.

Variacions entre hàbitats durant la postcriança

4. (AA i AN). Durant la postcriança (III) de les femelles, no hi ha diferències significatives entre sexes en cap hàbitat, tot i que les femelles sempre assoleixen valors menors de l'àrea d'activitat (relació $\sigma\sigma:\varphi\varphi$, parc: 1:0.97, bosc 1:0.56) i de l'àrea nuclear (relació $\sigma\sigma:\varphi\varphi$, parc: 1:0.76, bosc 1:0.47).

Això suggereix que l'àrea d'activitat al parc no és gaire diferent entre sexes (a diferència del bosc) a causa de l'elevada abundància d'aliment predictable.

Variacions entre sexes en cada hàbitat

5. (AA). No hi ha diferències entre sexes en l'àrea d'activitat en l'estació d'inactivitat sexual (tardor) a cap hàbitat (relació $\sigma\sigma:\varphi\varphi$, parc: 1:0.73, bosc: 1:1.04).

5. (AN). No hi ha diferències entre sexes en l'àrea nuclear en l'estació d'inactivitat sexual (tardor) a cap hàbitat (relació $\sigma\sigma:\varphi\varphi$, parc: 1:0.70, bosc: 1:0.75).

5. (IHAA). No es produeixen diferències entre sexes en l'índex d'homogeneïtat d'ús de l'àrea d'activitat en cap hàbitat durant l'estació d'inactivitat sexual (tardor) (relació $\sigma\sigma:\varphi\varphi$, parc 1:0.94, bosc, 1:0.71).

Les tres variables s'associen a l'elevada abundància d'aliment previsible de l'estació d'inactivitat sexual.

Variacions a causa de la dispersió

6. (AA). En hàbitats continus amb elevada abundància d'aliment (d'alt poder energètic) previsible (bosc mediterrani) els animals ($\varphi\varphi$) en dispersió tenen àrees d'activitat majors que els animals residents (relació dispersió:residents, 1:0.60).

6. (AN). En hàbitats continus amb elevada abundància d'aliment (d'alt poder energètic) previsible (bosc mediterrani) els animals ($\varphi\varphi$) en dispersió tenen àrees nuclears majors que els animals residents (relació dispersió:residents, 1:0.50).

6. (IHAA). En hàbitats continus amb elevada abundància d'aliment (d'alt poder energètic) previsible (bosc mediterrani) els animals ($\varphi\varphi$) en dispersió tenen un índex d'homogeneïtat de l'ús de l'àrea d'activitat lleugerament superior als animals residents (relació dispersió:residents, 1:0.82).

Les tres variables s'associen amb la cerca, per part de l'esquirol en fase de dispersió, d'una subàrea per establir-se, i amb el manteniment d'una àrea d'alta qualitat alimentària per part de l'esquirol resident.

Variacions a causa de l'edat

7. (AA). No hi ha variacions de l'àrea d'activitat a mesura que incrementa l'edat dels animals a cap hàbitat.

7. (AN). No hi ha variacions de l'àrea nuclear a mesura que incrementa l'edat dels animals a cap hàbitat.

Les diferències en l'àrea d'activitat i en l'àrea nuclear s'associen a una elevada abundància d'aliment (d'alt poder energètic) predictable.

Fidelitat a l'àrea

8. (AN; PM). Els animals es mantenen fidels durant tota la seva vida, a l'àrea que han escollit per residir, en ambdós hàbitats. Hi ha variacions entre hàbitats en els moviments anuals del punt mitjà de l'àrea d'activitat amb valors superiors al bosc ($\bar{x} = 83.15$ m per any) respecte del parc ($\bar{x} = 34.24$ m per any), a causa de la menor abundància d'aliment predictable.

Variacions entre hàbitats en la competència intraespecífica espacial de les femelles durant la reproducció

9. (AA, AN i SO). No hi ha diferències significatives entre hàbitats en la competència intraespecífica espacial durant la reproducció (♀♀), establerta a partir del percentatge de solapament de les àrees nuclears de les femelles residents (relació parc-bosc, 1.06:1). Tot i això, en l'hàbitat amb més aliment predictable (parc urbà) el solapament es produeix amb un nombre superior (no significatiu) de femelles (relació parc-bosc, 1.5:1). Això suggereix que en l'hàbitat amb més predictibilitat d'aliment (parc urbà) la defensa de les àrees nuclears pot tenir costos més elevats perquè s'ha de defensar (amb interaccions agressives) l'àrea nuclear d'un nombre superior de femelles.

BIBLIOGRAFIA

BIBLIOGRAFIA

A

AEBISCHER, N. & ROBERTON, P. & KENWARD, R. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* 74(5): 1313-1323.

AGUILAR-AMAT, J.B. de. 1923. Notes mastològiques IV. Formes catalanes del gènere *Sciurus* Linné. *Butll. Institució Catalana d'Història Natural*, 3ª èp., 23: 27-31.

ALBON, D. & MITCHELL, B. & STAINES, B. 1983. Fertility and body weight in female red deer: a density-dependent relationship. *J. Anim. Ecol.* 52: 969-980.

ALBON, D. & MITCHELL, B. & HUBY, B. & BROWN, D. 1986. Fertility in female red deer (*Cervus elaphus*): the effects of body composition, age and reproductive status. *J. Zool., Lond. (A)* 209: 447-460.

ANDRÉN, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.

ANDRÉN, H. & DELIN, A. 1994. Habitat selection in the Eurasian red squirrel, *Sciurus vulgaris* in relation to forest fragmentation. *Oikos* 70: 43-48.

ANDRÉN, H. & LEMNELL, P-A. 1992. Population fluctuations and habitat selection in the Eurasian red squirrel *Sciurus vulgaris*. *Ecography* 15: 303-307.

ASCHOFF, J. 1963. Comparative physiology: diurnal rhythms. *A. Rev. Physiol.* 25: 581-600.

ASCHOFF, J. 1966. Circadian activity pattern with two peaks. *Ecology* 47(4): 657-662.

B

BALCELLS, E. & PALAUS, X. 1955. Ein Albino-Eichhörnchen *Sciurus vulgaris* Linné, 1758 aus Nordoest-Spanien. *Säugetierk. Mitt.* 3: 157-158.

BALCELLS, E. & PALAUS, X. 1957. Sucesivos casos de albinismo en ardillas del Pirineo central español. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat.* 55: 157-158.

BARKALOW, F. & HAMILTON, R. & SOOTS, R. 1970. The vital statistics of an unexploited gray squirrel population. *J. Wild. Manage.* 34(3): 489-500.

BATSCHLET, E. 1981. *Circular Statistics in Biology*. Academic Press Inc. Londres. 371 p.

BATZLI, G. & GETZ, L. & HURLEY, S. 1977. Supression of growth and reproduction of microtine rodents by social factors. *J. Mammal.* 58(4): 583-616.

- BAUMGARDNER, D.J. & HARTUNG, T.G. & SAWREY, D.K. & WEBSTER, D.G. & DEWSBURY, D.A. 1982. Muroid copulatory plugs and female reproductive tracts: a comparative investigation. *J. Mamm.* 63(1): 110-117.
- BENKMAN, C.W. 1989. On the evolution and ecology of island populations of crossbills. *Evolution* 43 (6): 1324-1330.
- BENSON, B.N. 1980. Dominance relationships, mating behaviour and scent marking in fox squirrels (*Sciurus niger*). *Mammalia* 44: 143-160.
- BLAND, M.E.A. 1977. *Daily and seasonal activity patterns in the eastern gray squirrel*. Tesi doctoral. Universitat de Minnesota. EUA. 227 p.
- BOELLSTORFF, D. & OWINGS, D. & PENEDO, M.C. & HERSEK, M. 1994. Reproductive behaviour and multiple paternity of California ground squirrels. *Anim. Behav.* 47: 1057-1064.
- BOMFORD, M. & REDHEAD, T. 1987. A field experiment to examine the effects of food quality and population density on reproduction of wild house mice. *Oikos* 48: 304-311.
- BOUTIN, S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems and the future. *Can. J. Zool.* 68: 203-220.
- BOUTIN, S. & LARSEN, K. 1993. Does food availability affect growth and survival of males and females differently in a promiscuous small mammal, *Tamiasciurus hudsonicus*? *J. Anim. Ecol.* 62: 364-370.
- BOUTIN, S. & SCHWEIGER, S. 1988. Manipulation of intruder pressure in red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*): effects on territory size and acquisition. *Can. J. Zool.* 66: 2270-2274.
- BOUTIN, S. & TOOZE, Z. & PRICE, K. 1993. Post-breeding dispersal by female red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*): the effect of local vacancies. *Behav. Ecol.* 4: 151-155.
- BOURSNELL, J.C., & HARTREE, E.F., & BRIGGS, P.A. 1970. Studies of the Bulbo-Urethral (Cowper's)-Gland Mucin and Seminal Gel of the Boar. *Biochemical Journal* 117: 981-988.
- BRANDL, R. & BEZZEL, E. & REICHHOLF, J. & VÖLKL, W. 1991. Population dynamics of the red squirrel in Bavaria. *Z. Säugetierkunde* 56: 10-18.
- BRONSON, F.H. 1989. *Mammalian reproductive biology*. The University of Chicago Press. Londres. 325 p.
- BROWN, D. 1982. The use of clippings to index tassel-eared squirrel population levels. *J. Wild. Manage.* 46(2): 520-525.
- BUSHBERG, D. & HOLMES, W. 1985. Sexual maturation in male Belding's ground squirrels: Influence of body weight. *Biology of Reproduction* 33: 302-308.

C

- CABRERA, A. 1905. Las ardillas de España. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat.* 5: 225-231.
- CABRERA, A. 1914. *Fauna Ibérica. Mamíferos.* Museo Nacional de Ciencias Naturales. Hipódromo-Madrid. 441 p.
- CARDONA, M.A. 1972. *Funcionalismo y ecología de algunas comunidades vegetales barcelonesas.* Tesi doctoral. Universitat de Barcelona. Fac. Ciències. 219 p.
- CHANDLER, C.R. 1995. Practical considerations in the use of simultaneous inference for multiple tests. *Anim. Behav.* 49: 524-527.
- CORBET, G.B. 1966. *The terrestrial mammals of western Europe.* Dufour editions. Philadelphia. 264 p.
- CORBET, G.B. 1978. *The Mammals of the Palaearctic Region: a taxonomic review.* British Museum (Natural History). Cornell University Press. Londres. 314 p.
- CLUTTON-BROCK, T.H. & ALBON, D. & GUINNES, E. 1987. Interactions between population density and maternal characteristics affecting fecundity and juvenile survival in red deer. *J. Anim. Ecol.* 56: 857-871.
- CLUTTON-BROCK, T.H. & GUINNES, E. & ALBON, D. 1982. *Red deer. Behaviour and ecology of two sexes.* Edinburgh University press. Edimburg. 378 p.
- CLUTTON-BROCK, T.H. & HARVEY, P. 1977. Primate ecology and social organisation. *Journal of Zoology*, 183: 1-39.
- COLE, F.R. & BATZLI, G.O. 1978. Influence of supplemental feeding on a vole population. *J. Mamm.* 59 (4): 809-819.
- COLE, F.R. & BATZLI, G.O. 1979. Nutrition and population dynamics of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*, in central Illinois. *J. Anim. Ecol.* 48: 455-470.
- CURRADO, I. 1993. Lo scoiattolo griggio americano (*Sciurus carolinensis* Gmelin), nuovo nemico per l'arboricoltura da legno in Italia (Rodentia: Sciuridae). *Arboricoltura da legno e politiche comunitarie*, Tempio Pausania, 22-23 Giugno 1993.

D

- DAVIES, E.M. & DEE BOERSMA, P. 1984. Why lionesses copulate with more than one male. *Am. Nat.* 123: 594-561.

DARK, J. & RUBY, N. & WADE, G. & LITCH, P. & ZUCKER, I. 1992. Accelerated reproductive development in juvenile male ground squirrels fed a high-fat diet. *The American Physiological Society* 262: R644-R650.

DEGN, D.H. 1973. Systematic position, age, criteria and reproduction of Danish red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.). *Danish Review of Game Biology* 8(2): 1-24.

DEGN, D.H. 1974. Feeding activity in the Red squirrel (*Sciurus vulgaris*). *J. Zool., Lond.* 174: 516-520.

DELOST, P. 1965. Le cycle sexuel saisonnier de l'Écureuil (*Sciurus vulgaris*). *C. R. Soc. Biol.*, 159 (5): 1141-1145.

DELOST, P. 1966. Reproduction et cycles endocriniens de l'écureuil (*Sciurus vulgaris*). *Archives des Sciences Physiologiques*, XX, 4: 425-457.

DOBSON, F. & KJELGAARD, J. 1985a. The influence of food resources on population dynamics in Columbian ground squirrels. *Can. J. Zool.* 63: 2095-2104.

DOBSON, F. & KJELGAARD, J. 1985b. The influence of food resources on life history in Columbian ground squirrels. *Can. J. Zool.* 63: 2105-2109.

DON, B.A.C. 1983. Home range characteristics and correlates in tree squirrels. *Mammal Rev.* 13(2-3-4): 123-132.

DON, B.A.C. 1985. The use of drey counts to estimate grey squirrel populations. *J. Zool.* 206: 282-286.

DUBOCK, A.C. 1979. Male grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) reproductive cycles in Britain. *J. Zool., Lond.* 188: 41-51.

E

EIBL-EIBESFELDT, V.I. 1956. Über die ontogenetische Entwicklung der Technik des Nüsseöffnens vom Eichhörnchen. (*Sciurus vulgaris* L.) Säuger. *Z. Säugetierkunde* 21: 132-134.

EIBL-EIBESFELDT, V.I. 1963. Angeborenes und Erworbenes im Verhalten einiger Säuger. *Z. Tierpsychologie* 20: 705-754.

EIS, S. & GARMAN, E.H. & EBELL, L.F. 1965. Relation between cone production and diameter increment of Douglas fir (*Pseudotsia menziesii* Mirb. (Franco)), gran fir (*Abies grandis* (Dougl.) Lindl.), and western white pine (*Pinus monticola* Dougl.). *Can. J. Bot.* 43: 1553-1559.

ELLIOT, P.F. 1974. Evolutionary responses of plants to seed eaters: pine squirrels predation of lodgepole pine. *Evolution* 28: 221-231.

ENOKSSON, B. & NILSSON, S. G. 1983. Territory size and population density in relation to food supply in the nuthatch *Sitta europaea* (Aves). *J. Anim. Ecology* 52: 927-935.

F

FARENTINOS, R. 1972a. Observations on the ecology of the tassel-eared squirrel. *J. Wild. Manage.* 36(4): 1234-1239.

FARENTINOS, R. 1972b. Nests of the tassel-eared squirrel. *J. Mammal.* 53(4): 900-903.

FARENTINOS, R. 1979. Seasonal changes in home range size of tassel-eared squirrels (*Sciurus aberti*). *The Southwestern Naturalist* 24(1): 49-62.

FERNANDEZ, F. & EVANS, P. & DUNSTONE, N. 1996. Population dynamics of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae) in a Sitka spruce successional mosaic. *J. Zool., Lond.* 239: 717-730.

FESTA-BIANCHET, M. 1981. Reproduction in yearling female Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Can. J. Zool.* 59: 1032-1035.

FESTA-BIANCHET, M. & BOAG, D. 1982. Territoriality in adult female Columbian ground squirrels. *Can. J. Zool.* 60: 1060-1066.

FITZWATER, W.D. 1943. Color markings of mammals, with special reference to squirrels. *J. Wild. Manage.* 7: 190-192.

FLOWERDEW, J.R. 1974. Field and laboratory experiments on the social behaviour and population dynamics of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*). *J. Anim. Ecology* 43: 499-511.

FLOWERDEW, J.R. 1987. *Mammals. Their Reproductive Biology and Population Ecology.* Eduard Arnold. Londres. 241 p.

FOBER, H. 1976. Relations between climatic factors and Scots pine cone crops in Poland. *Arboretum Kornickie* 21: 367-374.

FOLCH, R. & FRANQUESA, T. & CAMARASA, J.M. 1984. *Història Natural dels Països Catalans. Vol 7. Vegetació.* Enciclopèdia Catalana, SA. Barcelona. 442 p.

FONT I QUER, P. 1981. *Plantas medicinales.* Ed. Labor. Barcelona. 1033 p.

G

- GARCIA, J. 1989-90. L'obaga i la solana: dues vegetacions. *Metropolis Mediterrània (Barcelona)* 14: 74-79.
- GILCORELL, M. & MARTÍ, F. 1967. Distribución y biotopo de las ardillas (*Sciurus vulgaris*) en la provincia de Valencia. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.)* 65: 249-251.
- GOSÁLBEZ, J. 1987. *Insectívors i rosegadors de Catalunya*. Ketres Editora, SA. Barcelona. 241 p.
- GRASSÉ, PIERRE-P. 1969. *Traité de Zoologie. Mamelles, appareil génital, gamétogenèse, fécondation, gestation*. Tome XVI. Fascicule VI. Masson et Cie Éditeurs. Paris. 1027 p.
- GRODZINSKY, W. & PUCEK, Z & RYSZKOWSKI, L. 1966. Estimation of rodent numbers by means of prebaiting and intensive removal. *Acta Theriologica* vol XI, 10: 297-314.
- GRODZINSKY, W. & SAWICKA-KAPUSTA, K. 1970. Energy values of tree-seeds eaten by small mammals. *Oikos* 21: 52-58.
- GRÖNWALL, O. 1982. *Aspects of the food ecology of the red squirrel (Sciurus vulgaris L.)*. Tesi doctoral. Universitat d 'Estocolm. Suècia. 131 p.
- GURNELL, J. 1976. Studies on the effects of bait and sampling intensity on trapping and estimating Wood mice, *Apodemus sylvaticus*. *J. Zool., London* 178: 91-105.
- GURNELL, J. 1978. Seasonal changes in numbers and male behavioural interaction in a population of wood mice, *Apodemus sylvaticus*. *J. Anim. Ecology* 47: 499-511.
- GURNELL, J. 1983. Squirrel numbers and the abundance of tree seeds. *Mammal Rev.* 13 (2-3-4): 133-148.
- GURNELL, J. 1984. Home range, territoriality, caching behaviour and food supply of the red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus fremonti*) in a subalpine pine forest. *Anim. Behav.* 32: 1119-1131.
- GURNELL, J. 1987. *The Natural History of squirrels*. Cristopher Helm. Londres. 201 p.
- GURNELL, J. & PEPPER, H.W. 1991. Conserving the red squirrel. *Forestry Commission. Research Information Note* 205. Technical publications Officer Forest Research Station Alice Holt Lodge Wrecclesham Farnham Surre.

H

- HABERL, V.W. 1995. Zum Beutespektrum des Mäusebussards, *Buteo buteo* (Accipitridae), im Waldviertel (Niederösterreich). *Egretta* 38: 124-129.

- HALVORSON, C. & ENGEMAN, R. 1983. Survival analysis for a red squirrel population. *J.Mammal.* 62(2): 331-336.
- HALLORAN, M.E. & BEKOFF, M. 1994. Nesting behaviour of Abert squirrels (*Sciurus aberti*). *Ethology* 97: 236-284.
- HANKEN, J. & SHERMAN, P.W. 1981. Multiple paternity in belding's ground squirrel litters. *Science* 212: 351-353.
- HANSEN, L.P. & NIXON, C.M. 1985. Effects of adults on the demography of fox squirrels (*Sciurus niger*). *Can. J. Zool.* 63: 861-867.
- HARTUNG, T.G. & DEWSBURY, D.A. 1978. A comparative analysis of copulatory plugs in murid rodents and their relationship to copulatory behaviour. *J. Mamm.* 59 (4): 717-723.
- HARVEY, P.H. & HARCOURT, A.H. 1984. *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. Cap. 18: 589-600. A: Sperm competition, testes size, and breeding systems in primates. Ed. Smith, R.L. Academic Press, Inc. Londres. 687 p.
- HAVERA, S. 1979a. Temperature variation in a fox squirrel nest box. *J. Wild. Manage.* 43(1): 251-253.
- HAVERA, S. 1979b. Energy and nutrient cost of lactation in fox squirrels. *J. Wild. Manage.* 43(4): 958-965.
- HAVERA, S. & SMITH, K. 1979. A nutritional comparison of selected fox squirrel foods. *J. Wild. Manage.* 43(3): 691-704.
- HEANEY, L. R. 1984. "Climatic influences on the life-history tactics and behaviour of the North American tree squirrels", a J.O. Murie and G.R. Michener (eds), *The biology of ground-dwelling squirrels*, University Nebraska Press, Lincoln, 43-78.
- HIXON, M.A. 1980. Food production and competitor density as the determinants of feeding territory size. *Am. Nat.* 115: 510-530.
- HOLM, J. 1987. *Squirrels*. Whittet Books. Regne Unit. 127 p.
- HOLM, J. 1989. *The red squirrel*. Shire Natural History Series, 40. Shire Publications. LTD. Regne Unit. 24 p.
- HONACKI, J.H. & KINMAN, K.E. & KOEPL, J.W. 1982. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. Joint Venture of Allen Press, Inc. & Association Systematics Collections, Lawrence, Kansas. EUA. 694 p.
- HUCK, U. & LABOV, J. & LISK, R. 1986. Food restricting young hamsters (*Mesocricetus auratus*) affects sex ratio and growth of subsequent offspring. *Biology of reproduction* 35: 592-598.

HUMPHRIES, M. & BOUTIN, S. 1996. Reproductive demands and mass gains: a paradox in female red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*). *J. Anim. Ecol.* 65: 332-338.

HURLY, T.A. & ROBERTSON, R.J. 1987. Scatterhoarding by territorial red squirrels: a test of the optimal density model. *Can. J. Zool.* 65: 1247-1252.

J

JORDÀ, C. 1989-90. Un massís amb 500 milions d'anys d'història. *Metropolís mediterrània (Barcelona)* 14: 66-70.

JODICE, P. & HUMPREY, S. 1992. Activity and diet of an urban population of big cypress fox squirrels. *J. Wild. Manage.* 56(4): 685-692.

K

KACZMARSKI, F. 1966. Bioenergetics of pregnancy and lactation in the bank vole. *Acta Theriologica*, vol XI, 19: 409-417.

KAWAMICHI, T. 1997. Seasonal changes in the diet of japanese giant flying squirrels in relation to reproduction. *J. Mammal.* 78 (1): 204-212.

KEITH, L.B. & CARY, J.R. & RONGSTAD, O.J. & BRITTINGHAM, M.C. 1984. Demography and ecology of a declining snowshoe hare population. *Wildl. Monogr.*, 90: 1-43.

KEITH, J. 1965. The abert squirrel and its dependence on ponderosa pine. *Ecology* 46(1-2): 150-163.

KEMP, G. & KEITH, L.L. 1970. Dynamics and regulation of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) populations. *Ecology* 51(5): 763-779.

KENWARD, R. E. 1982. Techniques for Monitoring the behaviour of grey squirrels by radio. *Symp. zool. Soc. Lond.* 49: 175-196.

KENWARD, R. E. 1985. Ranging behaviour and populations dynamics of grey squirrels. A: R.M. Sibly and R.H. Smith (eds.), *Behavioural ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 319-330 p.

KENWARD, R. E. 1987. *Wildlife Radio-tagging Equipment, Field techniques and Data Analysis*. Academic Press, Biological Techniques Series. Londres. 222 p.

KENWARD, R.E. & HODDER, K.H. 1996. *Ranges V. An analysis system for biological location data*. Institute of Terrestrial Ecology. Regne Unit. 66 p.

KENWARD, R. E. & TONKIN, J. 1986. Red and grey squirrels; some behavioural and biometric differences. *Journal of Zoology* 209: 279-281.

KLENNER, W. 1991. Red squirrel population dynamics. II. Settlement patterns and the response to removals. *J. Anim. Ecol.* 60: 979-993.

KLENNER, W. & KREBS, CH. 1991. Red squirrel population dynamics. I. The effect of supplemental food on demography. *J. Anim. Ecol.* 60: 961-978.

KOFORD, R. 1982. Mating system of a territorial tree squirrel (*Tamiasciurus douglasii*) in California. *J. Mammal.* 63(2): 274-283.

KOPROWSKI, J. 1991. Response of fox squirrels and gray squirrels to a late spring-early summer food shortage. *J. Mammal.* 72 (2): 367-372.

KOPROWSKI, J. 1992. Removal of copulatory plugs by female tree squirrel. *J. Mammal.* 73 (3): 572-576.

KOPROWSKI, J. 1993a. Behavioral tactics, dominance, and copulatory success among male fox squirrels. *Ethol. Ecol. & Evol.* 5: 169-176.

KOPROWSKI, J. 1993b. Alternative reproductive tactics in male eastern gray squirrels: "making the best of a bad job". *Behav. Ecol.* 4: 165-171.

KORSCHGEN, L. 1981. Foods of fox and gray squirrels in Missouri. *J. Wild. Manag.* 45 (1): 260-266.

KREBS, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Nova York: Harper & Row, Publishers. 654 p.

L

LAIDLER, K. 1980. *Squirrels in Britain*. David & Charles Limited. Regne Unit. 192 p.

LARSEN, K. & BOUTIN, S. 1994. Movements, survival, and settlement of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) offspring. *Ecology* 75(1): 214-223.

LAYNE, J.N. 1954. The biology of the red squirrel, *Tamiasciurus hudsonicus loquax* (Bangs), in central New York. *Ecological Monographs*, 24: 227-267.

LEGER, D.W. & DIDRICHSONS, I.A. 1994. An assessment of data pooling and some alternatives. *Anim Behav.* 48: 823-832.

LIDICKER, W.Z. 1962. Emigration as a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity. *American Naturalist*, 886: 29-33.

LINDSAY, S. 1987. Geographic size and non size variation in rocky mountain *Tamiasciurus hudsonicus*: significance in relation to Allen's rule and vicariant biogeography. *J. Mammal.* 68(1): 39-48.

LURZ, P.W.W. & GARSON, P.J. & RUSHTON, S.P. 1995. The ecology of squirrels in spruce dominated plantations: implications for forest management. *Forest ecology and management* 79: 79-90.

LURZ, P.W.W. & GARSON, P.J. & WAUTERS, L.A. 1997. Effects of temporal and spatial variation in habitat quality on red squirrel dispersal behaviour. *Anim. Behav.* 54, 2: 427-435.

LL

LLIMONA, X. et al. 1991. *Història Natural dels Països Catalans. Vol 5. Fongs i Lluçenys*. Enciclopèdia Catalana, SA. Barcelona. 528 p.

M

MACDONALD, D. 1984. *The enciclopedia of Mammals: 2*. George Allen & Unwin. Londres, Sydney. 450-895 p.

MADSEN, T. & SHINE, R. & LOMAN, J. & HAKANSSON, T. 1992. Why do female adders copulate so frequently? *Nature* 355: 440-441.

MANN, T. 1974. Secretory function of the prostate, seminal vesicle and other male accessory organs of reproduction. *J. Reprod. Fert.* 37: 179-188.

MARJANEDAS, A. 1987. *Els Jardins del Laberint d'Horta*. Ajuntament de Barcelona. Servei Municipal de Parcs i Jardins. 21 p.

MCCLURE, P.A. 1980. Sex-biased litter reduction in food-restricted wood rats (*Neotoma floridana*). *Science*, 211: 1058-1060.

MCNAB, B. K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *American Naturalist* 97: 133-140.

MCNAB, B. K. 1971. On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology* 52(5): 845-854.

MICHENER, G. 1979. The circannual cycle of Richardson's ground squirrels in southern Alberta. *J. Mammal.* 60(4): 760-768.

MICHENER, G. 1984. Copulatory plugs in Richardson's ground squirrels. *Can. J. Zool.* 62: 267-270.

MOLLER, H. 1983. Foods and foraging behaviour of red (*Sciurus vulgaris*) and grey (*Sciurus carolinensis*) squirrels. *Mammal Rev.* 13(2-3-4): 81-98.

MOLLER, H. 1986. Red squirrels (*Sciurus vulgaris*) feeding in a Scots pine plantation in Scotland. *J. Zool., Lond. (A)* 209: 61-83.

MONROE, R.J. 1977. Factors affecting trap responses of the gray squirrel. *J. Wildl. Manage.* 41(1): 135-143.

MORTON, M. & TUNG H. 1971. Growth and development in the Belding ground squirrel (*Spermophilus beldingi beldingi*). *J. Mammal.* 52(3): 611-616.

MOSBY, H. 1969. The influence of hunting on the population dynamics of a woodlot gray squirrel population. *J. Wild. Manage.* 33(1): 59-73.

MURIE, J.O. 1995. Mating behavior of Columbian ground squirrels. I. Multiple mating by females and multiple paternity. *Can. J. Zool.* 73: 1819-1826.

N

NEWSON, R. 1963. Differences in numbers, reproduction and survival between two neighboring populations of bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Ecology* 44 (1): 110-120.

NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. 1978. *Handbuch der Säugetiere Europas*. Band 1. Rodentia I (*Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae*). Akademische Verlagsgesellschaft. Wiesbaden. 649 p.

NIXON, CH. & EDWARDS, W., & EBERHARDT, L. 1967. Estimating squirrel abundance from livetrapping data. *J. Wild. Manag.* 31(1): 96-101.

NIXON, CH. & HAVERA, S. & HANSEN LONNIE, P. 1984. Effects of nest boxes on fox squirrel. Demography, condition and shelter use. *Am. Mid. Nat.* 112 (1): 157-171.

NIXON, CH. & MCCLAIN, M. 1969. Squirrel population decline following a late spring frost. *J. Wild. Manag.* 33(2): 353-357.

NIXON, CH. & MCCLAIN, M. & DONOHOE, R. 1975. Effects of hunting and mast crops on a squirrel population. *J. Wild. Manag.* 39(1): 1-25.

NUNES, S. & HOLEKAMP, K. 1996. Mass and fat influence the timing of natal dispersal in Belding's Ground squirrels. *J. Mammal.* 77(3): 807-817.

O

OGNEV, S.I. 1940. *Animals of the USSR and adjacent countries. IV. Rodents*, Moscow, Leningrad. A USSR-Israel programme for Scientific Translations, 1966, Jerusalem. 426 p.

OSTFELD, R.S. & PUGH, S.R. & SEAMON, J.O. & TAMARIN, R.H. 1988. Space use and reproductive succes in a population of meadow voles. *J. Anim. Ecol.* 57: 385-394.

OSTFELD. R.S. 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *Am. Nat.* 126 (1): 1-15.

P

PARCERISA, J. & RAFECAS, M. & CASTELLOTE, A.I. & CODONY, R. & FARRÀN, A. & GARCIA, J. & LÓPEZ, A. & ROMERO, A. & BOATELLA, J. 1994. Influence of variety and geographical origin on the lipid fraction of hazelnuts (*Coryllus avellana* L.) from Spain: (II). Triglyceride composition. *Food Chemistry*, 50: 245-249.

PILASTRO, A. & MISSIAGLIA, E. & MARIN, G. 1996. Age-related reproductive succes in solitarily and communally nesting female dormice (*Glis glis*). *J. Zool., Lond.* 239: 601-608.

PRASAD, M. & DHALIWAL, G. & PUSHPA SETH & REDDI, A. & SIVASHANKAR, A. & UBEROI, N. 1966. Biology of reproduction in the indian palmsquirrel, *Funambulus pennati* (Wroughton). *Symp. Zool. Soc. Lond.* 15: 353-385.

PRICE, K. & BOUTIN, S. 1993. Territorial bequeathal by red squirrel mothers. *Behav. Ecol.* 4: 144-150.

PRICE, K. & BROUGHTON, K. & BOUTIN, S. & SINCLAIR, A. R. E. 1986. Territory size and ownership in red squirrels: response to removals. *Can. J. Zool.* 64: 1144-1147.

PUDNEY, J. 1976. Seasonal changes in the testis and epididymis of the American grey squirrel, *Sciurus carolinensis*. *J. Zool., Lond.* 179: 107-120.

PULLIAINEN, E. 1973. Winter ecology of the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in northeastern Lapland. *Ann. Zool. Fennici* 10: 487-494.

PULLIAINEN, E. 1982. Some characteristics of an exceptionally dense population of the red squirrel, *Sciurus vulgaris* L., on the sothern coast of Finland. *Aquila Ser. Zool.* 21: 9-12.

PULLIAINEN, E. 1984. The predation system seed-squirrel-marten under subarctic conditions. *Z. Säugetierkunde* 49: 121-126.

PULLIAINEN, E. & JUSSILA, P. 1995. Effect of weather and snow factors on the mobility of the red squirrel (*Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758) in the forest zone of Finnish Lapland. *Z. Säugetierkunde* 60: 189-190.

PULLIAINEN, E. & OLLINMÄKI, P. 1996. A long-term study of the winter food niche of the pine marten *Martes martes* in northern boreal Finland. *Acta Theriologica* 41 (4): 337-352.

PURROY, F.J. & REY, J.M. 1974. Estudio ecológico y sistemático de la ardilla (*Sciurus vulgaris*) en Navarra: I) Distribución. Densidad de poblaciones. Alimentación. Actividad diaria y anual. *Boletín Estación Central Ecología* 3: 71-82.

R

- RACIONERO, C. 1992. *Pla tècnic de gestió forestal de la finca anomenada Can Catà al terme municipal de Cerdanyola del Vallès*. Ecafir, SA. Barcelona. 71 p.
- RANTA, E. & KAITALA, V. & LINDSTRÖM, J. & HELLE, E. 1997. The Moran effect and synchrony in population dynamics. *Oikos* 78: 136-142.
- RAYLOR, L. 1985. Effects of habitat quality on growth, age of first reproduction, and dispersal in Gunnison's prairie dogs. *Can. J. Zool.* 63: 2835-2840.
- REYNOLDS, J. 1985. Autumn-winter energetics of Holarctic tree squirrels: a review. *Mammal Rev.* (15) 3: 137-150.
- RIBBLE, D. & SALVIONI, M. 1990. Social organization and nest co-occupancy in *Peromyscus californicus*, a monogamous rodent. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26: 9-15.
- ROTHWELL, R. 1979. Nest sites of red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*) in the Laramie Range of Southeastern Wyoming. *J. Mammal.* 60: 404-405.
- RUBENSTEIN, D.I. & WRANGHAM, R.W. 1986. *Ecological Aspects of Social Evolution. Birds and Mammals*. Princeton University Press. New Jersey. 551 p.
- RUIZ, J. 1971. *Arboles y arbustos de la España Peninsular*. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias. Madrid. 512 p.
- RUSH, D. & REEDER, W. 1978. Population Ecology of Alberta red squirrels. *Ecology* 59(2): 400-420.

S

- SAUER, J. & SLADE, N. 1986. Field-determined growth rates of prairie voles (*Microtus ochrogaster*): observed patterns and environmental influences. *J. Mammal.* 67(1): 61-68.
- SCHWAGMEYER, P.L. & FOLTZ, D.W. 1990. Factors affecting the outcome of sperm competition in thirteen-lined ground squirrels. *Anim. Behav.* 39: 156-162.
- SETOGUCHI, M. 1991. Nest-site selection and nest-building behaviour of red-bellied tree squirrels on Tomogashima Island, Japan. *J. Mammal.* 72(1): 163-170.
- SHORT, H. & DUKE, W. 1971. Seasonal food consumption and body weights of captive tree squirrels. *J. Wild. Manage.* 35(3): 435-439.
- SIEGEL, S. 1976. *Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta*. Ed. Trillas, SA. México. 346 p.

- SMALL, M.F. & SMITH, D.G. 1985. Sex of infants produced by male rhesus macaques. *Am. Nat.* 126: 354-361.
- SODUPE, M. 1989-90. El pla especial d'ordenació i protecció del medi natural. *Metropolis Mediterrània (Barcelona)* 14: 96-100.
- SMITH, C.C. 1968. The adaptative nature of social organization in the genus of three squirrels *Tamiasciurus*. *Ecological Monographs* 38: 30-63.
- SMITH, C.C. 1970. The coevolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers. *Ecological Monographs* 40: 349-371.
- SMITH, M. 1968. Red squirrel responses to spruce cone failure in interior Alaska. *J. Wild. Manage.* 32(2): 305-317.
- SMOLLEN, M. & KELLER, B. 1979. Survival, growth, and reproduction of progeny isolated from high and low density populations of *Microtus montanus*. *J. Mammal.* 60(2): 265-279.
- SMITH, C.C. & FOLLMER, D. 1972. Food preferences of squirrels. *Ecology* 53(1): 82-91.
- STEELE, M. & SMALLWOOD, P. 1994. What are squirrels hiding? *Natural History* 10: 41-44.
- STEPENSON, R. & BROWN, D. 1980. Snow cover as a factor influencing mortality of abert's squirrels. *J. Wild. Manage.* 44(4): 951-955.
- STEWART, P.D. & MACDONALD, D.W. 1997. Age, sex, and condition as predictors of moult and the efficacy of a novel fur-clip technique for individual marking of the European badger (*Meles meles*). *J. Zool., Lond.* 241: 543-550.
- SULKAVA, S. & NYHOLM, E.S. 1987. Mushroom stores as winter food of the red squirrel, *Sciurus vulgaris*, in northern Finland. *Aquilo Ser. Zool.* 25: 1-8.
- SULLIVAN, T. 1990. Responses of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) populations to supplemental food. *J. Mammal.* 71: 579-590.
- SULLIVAN, T. & SULLIVAN, D. 1982. Population dynamics and regulation of the Douglas squirrel. *Oecologia* 53: 264-270.
- SULLIVAN, T. & SULLIVAN, D. & KREBS, CH. 1983. Demographic responses of a chipmunk (*Eutamias townsendii*) population with supplemental food. *J. Mammal.* 52: 743-755.
- T**
- TAIT, A.J. & JOHNSON, E. 1982. Spermatogenesis in the greysquirrel (*Sciurus carolinensis*) and changes during sexual regression. *J. Reprod. Fert.* 65: 53-58.

TAMURA, N. & HAYASHI, F. & MIYASHITA, K. 1988. Dominance hierarchy and mating behaviour of the Formosan squirrel, *Callosciurus erythraeus taiwanensis*. *J. Mammal.* 69(2): 320-331.

TAMURA, N. & HAYASHI, F. & MIYASHITA, K. 1989. Spacing and kinship in the Formosan squirrel living in different habitats. *Oecologia* 79: 344-352.

TELLERIA, J.L. 1986. *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Editorial Raices. Madrid. 278 p.

THOMPSON, D.C. 1977a. Reproductive behaviour of the grey squirrel. *Can. J. Zool.* 55: 1176-1184.

THOMPSON, D.C. 1977b. Diurnal and seasonal activity of the grey squirrel. *Can. J. Zool.* 55: 1185-1189.

THOMPSON, D.C. 1978. Regulation of a northern gray squirrel (*Sciurus carolinensis*) population. *Ecology* 59 (4): 708-715.

THOMPSON, D.C. & THOMPSON, P.S. 1980. Food habits and caching behaviour of urban grey squirrels. *Can. J. Zool.* 58: 701-710.

TITTENSOR, A.M. 1970. Red squirrel dreys. *J. Zool., Lond.* 183: 543-545.

TITTENSOR, A.M. 1977. Red squirrel, *Sciurus vulgaris*. A: *Handbook of British Mammals*. Ed. Corbet, G.B. & Southern, H.N. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 153-164 p.

TONKIN, J.M. 1983. Activity patterns of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*). *Mammal Rev.* 13(2-3-4): 99-111.

TONKIN, J.M. 1984. *Red squirrel in deciduous woodland*. Tesi doctoral. Universitat de Bradford. Regne Unit.

V

VALVERDE, J.A. 1967. Notas sobre vertebrados. III. Nueva ardilla del S.E. español y consideraciones sobre las subespecies peninsulares. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol)* 65: 225-248.

VERBOOM, B. & VAN APeldoorn, R. 1990. Effects of habitat fragmentation on the red squirrel, *Sciurus vulgaris* L. *Landscape Ecology* 4(2/3): 171-176.

VERICAD, J.R. 1970. Mamíferos del Pirineo. CSIC. *Publicaciones del Centro Pirenaico de Biología Experimental*. Vol 4. Jaca. 229 p.

VAN APeldoorn, R. & CELADA, C. & NIEUWENHUIZEN, W. 1994. Distribution and dynamics of the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in a landscape with fragmented habitat. *Landscape Ecology* 9(3): 227-235.

W

- WAUTERS, L. & BIJNENS, L. & DHONDT, A.A. 1993. Body mass at weaning and juvenile recruitment in the red squirrel. *J. Anim. Ecol.* 62: 280-286.
- WAUTERS, L. & DHONDT, A.A. 1987. Activity budget and foraging behaviour of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*, Linnaeus 1758) in a coniferous habitat. *Z. Säugetierkunde* 52: 341-353.
- WAUTERS, L. & DHONDT, A.A. 1988. The use of red squirrel (*Sciurus vulgaris*) dreys to estimate population density. *J. Zool., Lond.* 214: 179-187.
- WAUTERS, L. & DHONDT, A.A. 1989a. Variation in length and body weight of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in two different habitats. *J. Zool., Lond.* 217: 93-106.
- WAUTERS, L. & DHONDT, A.A. 1989b. Body weight, longevity and reproductive success in red squirrels (*Sciurus vulgaris*). *J. Anim. Ecol.* 58: 637-651.
- WAUTERS, L. & DHONDT, A.A. 1990a. Red squirrel (*Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758) population dynamics in different habitats. *Z. Säugetierkunde* 55: 161-175.
- WAUTERS, L. & DHONDT, A.A. 1990b. Nest use by red squirrels (*Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758). *Mammalia* 54(3): 377-389.
- WAUTERS, L. & DHONDT, A.A. 1992. Spacing behaviour of red squirrels, *Sciurus vulgaris*: variation between habitats and the sexes. *Anim. Behav.* 43: 297-311.
- WAUTERS, L. & DHONDT, A.A. 1993. Immigration pattern and success in red squirrels. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 33: 159-167.
- WAUTERS, L. & DHONDT, A.A. 1995. Lifetime reproductive success and its correlates in female Eurasian red squirrels. *Oikos* 72: 402-410.
- WAUTERS, L. & DHONDT, A.A. & DE VOS, R. 1990. Factors affecting male mating success in red squirrels (*Sciurus vulgaris*). *Ethol. Ecol. & Evol.* 2: 195-204.
- WAUTERS, L. & DHONDT, A.A. & KNOTHE, H. & PARKIN, D.T. 1996. Fluctuating asymmetry and body size as indicators of stress in red squirrel populations in woodland fragments. *Journal of Applied Ecology* 33 (4): 735-740.
- WAUTERS, L. & CASALE, P. & DHONDT, A.A. 1994. Space use and dispersal of red squirrels in fragmented habitats. *Oikos* 69: 140-146.
- WAUTERS, L. & CASALE, P. 1996. Long-term scatterhoarding by Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*). *Journal of Zoology (London)* 238 (2): 195-207.

- WAUTERS, L. & HUTCHINSON, Y. & PARKIN, D.T. & DHONDT, A.A. 1994. The effects of habitat fragmentation on demography and the loss of genetic variation in the red squirrel. *Proc. R. Soc. London, Ser.B*, 255: 107-111.
- WAUTERS, L. & LENS, L. 1995. Effects of food availability and density on red squirrel (*Sciurus vulgaris*) reproduction. *Ecology* 76(8): 2460-2469.
- WAUTERS, L. & LENS, L. & DHONDT, A.A. 1995. Variation in territory fidelity and territory shifts among red squirrel, *Sciurus vulgaris*, females. *Anim. Behav.* 49: 187-193.
- WAUTERS, L. & MATTHYSEN, E. & DHONDT, A.A. 1994. Survival and lifetime reproductive success in dispersing and resident red squirrels. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 34: 197-201.
- WAUTERS, L. & SUHONEN, J. & DHONDT, A.A. 1995. Fitness consequences of hoarding behaviour in the Eurasian red squirrel. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* 262 (1365): 277-281.
- WAUTERS, L. & SWINNEN, C. & DHONDT, A.A. 1992. Activity budget and foraging behaviour of red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in coniferous and deciduous habitats. *J. Zool., Lond.* 227: 71-86.
- WEBLEY, G. & JOHNSON, E. 1983. Reproductive physiology of the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*). *Mammal Rev.* 13(2-3-4): 149-154.
- WEBLEY, G. & POPE, G. & JOHNSON, E. 1985. Seasonal changes in the testes and accessory reproductive organs and seasonal and circadian changes in plasma testosterone concentrations in the male grey squirrel (*Sciurus carolinensis*). *General Comp. Endocrinol.* 59: 15-23.
- WEIGL, P. & HANSON, E. 1980. Observational learning and the feeding behaviour of the red squirrel *Tamiasciurus hudsonicus*: The ontogeny of optimization. *Ecology* 61(2): 213-218.
- WIEGAND, VON P. 1995. Habitatnutzung in Subpopulationen des Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris* L., 1785). *Z. Säugetierkunde* 60: 265-276.
- WOLFF, J.O. 1985. The effects of density, food, and interspecific interference of home range size in *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *Can. J. Zool.* 63: 2657-2662.
- WOLTON, R.J. 1985. The ranging and nesting behaviour of wood mice, *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae), as revealed by radio-tracking. *J. Zool., Lond. (A)* 206: 203-204.
- WHITE, G.C. & GARROTT, R.A. 1990. *Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data*. Academic Press, San Diego, California. EUA. 383 p.

Y

YOUNG, J.Z. 1980. *La vida de los mamíferos. Anatomía y fisiología*. Ed. Omega, SA. Barcelona. 611 p.

YOUNG, B.L. & STOUT, J. 1985. Effects of extra food on small rodents in a south temperate habitat: demographic responses. *Can. J. Zool.* 64: 1211-1217.

Z

ZAR, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall. Englewood Cliffs, New Jersey. 718 p.

ZWAHLEN, R. 1975. Die lokomotorische Aktivität des Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris*). *Oecologia* 22: 79-89.

AGRAÏMENTS

AGRAÏMENTS

Voldria agrair al Dr. Francesc Uribe, company del Museu de Zoologia, l'excel·lent disposició personal, els mitjans materials i la formació tècnica rebuda per realitzar la present memòria, en la seva etapa com a director. Li agraeixo les suggerències posteriors a la lectura de la primera versió de la tesi i l'extraordinària qualitat humana.

Al Dr. José Domingo Rodríguez-Teijeiro, per la tasca com a director del treball i per la qualitat investigadora. Per haver contribuït a formar-me, per fer-me pensar amb mentalitat científica i per ensenyar-me a treballar amb cura i minuciositat. Per les seves resignades classes particulars d'estadística i per les xerrades sobre filosofia de la ciència.

Al Dr. Juan Carles Senar, investigador del Museu de Zoologia i company, pels nombrosos aclariments sobre programes de bases de dades i d'anàlisi estadística.

Al Dr. Luc Wauters, per l'acolliment rebut, per l'ensinistrament en el maneig en viu dels esquirois i per les orientacions sobre el tractament estadístic de les dades.

Al David Camps, per totes les estones compartides durant el treball de camp i durant la creació de les bases de dades i les anàlisis. Per totes aquelles preguntes suggerides, per les innovacions mecàniques de les trampes i per suportar-me sofertament. Per la seva bona disposició, alegria i bon humor. Per aquells esmorzars estivals a la Font Vella, i pels esmorzars d'hivern al solell "cremat" de Can Catà. Sense ell, aquest treball no seria com és.

A l'Antonio López, pel seu ajut en el treball de camp, enfilant-se a *pèl* als arbres i per mostrar-me les *boles de greix* dels mascles, que han aportat informació valuosa.

Als companys de treball del Museu de Zoologia, per aguantar-me durant tot aquest temps i, especialment, a la Dra. Eulàlia Garcia, per iniciar-me amb l'SSPS i per la contribució a la transcripció de les correccions de català.

A la família. Als pares, per la comprensió, a la tieta, per la confecció de les bosses de roba per pesar els esquirois i al Jordi, per l'edició gràfica de la memòria.

A l'Àlícia, pel temps que no hem pogut compartir i per esperonar-me amb la pregunta, ¿quan acabes?

Als pocs amics que en aquesta fase final de la memòria em deuen quedar, per haver-me suportat i fins i tot per haver mostrat interès pel treball. Intentaré dissenyar un projecte de recuperació accelerada de les amistats oblidades!

També vull expressar la meva gratitud al Dr. Leopoldo Gil, per haver-me permès realitzar una part del treball a l'interior de la finca de Can Catà, per haver-me donat totes les facilitats i per posar a la meva disposició tota la informació disponible. De la mateixa manera, vull agrair a l'Institut Municipal de Parcs i Jardins de l'Ajuntament de Barcelona que, a través del seu director, el Sr. Antoni Falcón, m'ha permès treballar als Jardins del Laberint d'Horta i m'ha facilitat tota la informació disponible. Igualment vull expressar el meu agraïment a la Diputació de Barcelona, per permetre'm treballar a les Llars Mundet i per facilitar-me tota la informació disponible per mitjà del Sr. Maurici Armengou, Cap del Servei de Construccions Civils de l'Àrea d'Obres Públiques.

Al Patronat Metropolità del Parc de Collserola, que m'ha permès treballar en aquesta àrea, i especialment a en Xavier Llimona, biòleg del Patronat, que m'ha proporcionat tota la informació disponible i m'ha ofert tot l'ajut que estava al seu abast.

Al Dr. Xavier Batllori i a Jose Lufs Romero, per les dades facilitades.

A en Jesús Fernandez i a en Jaume Xampany del Parc Zoològic de Barcelona, per l'ajut tècnic.

Al Departament d'Agricultura, Ramaderia i Pesca de la Direcció General del Medi Natural, per facilitar-me els permisos necessaris per a la captura i marcatge dels animals.

A la Dra. Maria Francesch, a la Dra. Anna Pérez i a l'Institut de Recerca i Tecnologia Agroalimentàries del Centre de Mas Bové de Reus, per les anàlisis realitzades de les mostres de llavors d'arbres.

Al Pepet i al Negre de Can Catà, i als jardineros i vigilants dels Jardins del Laberint d'Horta, per les informacions aportades, quan eren consultats sobre qüestions tan monotemàtiques!

També vull agrair al Instituto Nacional de Meteorología la bona disposició per facilitar-me les dades meteorològiques de l'Observatori Roure i de l'Observatori Fabra.

Al Servei de Llengua Catalana de la Universitat de Barcelona i especialment a la Marta Juncadella i a la Betty Alsina, per les correccions de català.

A totes les persones que han contribuït a la meva formació professional al llarg d'aquests anys.

També vull fer constar que l'elaboració d'aquesta tesi s'ha realitzat gràcies als ajuts següents:

- Ajut a Projectes de Recerca d'Investigadors Joves, de la CIRIT, el 1989.
- Beca Gaspar de Portolà per realitzar una estada al Museu *California Academy of Sciences* de San Francisco (EUA), el 1990.
- Ajut per a estades de curta durada a l'estranger de la CIRIT, el 1991. Em va permetre desplaçar-me a la *Universitaire Instelling Antwerpen, Department of Biology*, Wilrijk (Bèlgica).
- Ajuts del Museu de Zoologia, per finançament de material i per estades en *work-shops* realitzats a Itàlia (1993) i Alemanya (1995).

Agraeixo als guionistes i al presentador del programa de ràdio "Pasta Gansa" les bones estones passades durant la realització del treball de camp. Vull agrair al Boris Vian i al Grouxo Marx que m'hagin fet més plàcides les poques hores de lleure. No puc citar cap bar, restaurant o pensió, però he de confessar que el *Jack Daniel's* que omplia la petaca em va fer més divertida l'estada al bosc. Agraeixo l'amistat a totes les persones que he conegut amb motiu de la realització de la present memòria (menys a un-a, que ja sap qui és). Un últim record per a l'escala que només em va abandonar en dues ocasions (podien haver estat decisives!), i per al Renault 4-L que, tot i els anys de "serveis realitzats", tenir goteres i deixar-hi la porta, en aquest esforç, va fer possible el treball (això sí, sempre encarat al pendent!).

A tots, gràcies.

