

## ESTUDIO MULTIDIMENSIONAL DEL USO DEL ESPACIO EN UN GRUPO DE AVES INSECTIVORAS FORESTALES DURANTE EL INVIERNO

Luis M. CARRASCAL \*  
José L. TELLERÍA \*

### INTRODUCCIÓN

En latitudes templadas el invierno es la estación con temperaturas más frías, menor duración del día y menor tasa de renovación de insectos. Esto trae consigo que las aves insectívoras forestales dediquen la mayoría de su tiempo de actividad diurna a la búsqueda de alimento (más de un 75 %; véase GIBB, 1960, y MORSE, 1980). Ello ha permitido sugerir a numerosos autores que las poblaciones de aves están limitadas, desde un punto de vista trófico, durante el invierno (véase, por ejemplo, LACK, 1966; FRETWELL, 1972, y SLAGSVOLD, 1975).

En la mayoría de los estudios invernales que hacen referencia a paseriformes europeos (ROLANDO, 1981; ALATALO, 1982a, y referencias allí dadas, ROLANDO, 1982, 1983; CARRASCAL, 1984a; GUITIÁN, 1984; LAURENT, 1984) sólo se tratan aspectos, descriptivos o analíticos, tendentes a esclarecer la existencia de la competencia interespecífica, sin prestar demasiada atención al concepto multidimensional del nicho (HUTCHINSON, 1957; véase, no obstante, la aproximación efectuada por ALATALO, 1982b). Teniendo en cuenta los problemas derivados de trabajar con un gran cúmulo de variables dependientes en relación con el concepto de hipervolumen del nicho (véase GREEN, 1971), ciertos autores han empleado técnicas multivariantes con el fin de obtener aquellos factores estructurales y de comportamiento determinantes del nicho espacial de las aves (JAMES, 1971; CODY, 1978; DUESSER y SHUGART, 1979; HOLMES *et al.*, 1979; SABO, 1980; SAETHER, 1982; PÖYSÄ, 1983, etc.).

El conocimiento de las tácticas del uso del espacio de las especies permite comprender sus requerimientos a la hora de ocupar los distintos hábitats dentro de un mosaico ambiental (HOLMES, 1981). Además, el estudio de las variables intrahábitat (por ejemplo, sustratos y alturas) e interhábitat del nicho (por ejemplo, especies arbóreas, estructura de la vegetación, etc.), proporciona una aproximación al concepto de ecotopo (conjunto de factores externos que afectan a las especies; véase SABO, 1980, y CAREY, 1981) que permite valorar la gestión o manejo del medio por el hombre de cara a su influencia sobre las especies (véase, por ejemplo, GRUE *et al.*, 1981; SMITH *et al.*, 1981; OSBORNE, 1984).

\* Cátedra de Zoología (Vertebrados). Facultad de Biología. Universidad Complutense. 28040-Madrid. España.

Considerando las ideas anteriormente apuntadas, este trabajo estudiará durante el invierno el uso del espacio en todas las especies de aves insectívoras forestales rebuscadoras del follaje (11 especies; el mayor estudiado hasta la fecha en Europa), que habitan el mosaico forestal del País Vasco atlántico, siguiendo una aproximación similar a la realizada por SABO (1980) y ALATALO (1982b) entre otros. A lo largo de su desarrollo analizará en detalle los siguientes aspectos:

- multidimensionalidad del nicho espacial,
- contribución diferencial de las dimensiones a la segregación interespecífica,
- posible papel de la competencia interespecífica en la determinación del uso del espacio en las especies estudiadas empleando modelos neutros de organización de la comunidad (ver, por ejemplo, PIANKA, 1981),
- influencia de la gestión forestal (tala de bosques caducifolios y repoblación con coníferas exóticas) sobre el grupo de aves analizado.

#### MATERIAL Y MÉTODOS

El área de estudio se sitúa en el norte de la Península Ibérica dentro del País Vasco atlántico. Para una descripción de las características botánicas y climatológicas de esta zona véase TELLERÍA (1983a) y referencias allí dadas.

Debido a las prácticas selvícolas, las masas boscosas caducifolias autóctonas ocupan una escasa superficie, estando además muy fragmentadas. A este panorama forestal se suman las repoblaciones de *Pinus radiata* que confieren al paisaje un elevado grado de parcelación.

Todos los muestreos se restringieron a dos zonas con características forestales representativas de la situación actual de los bosques en el País Vasco atlántico. En el Monte Pagasarri (Bilbao; 43° 13' N, 2° 57' W) se estudió el uso del espacio en las especies que habitan una repoblación madura de *Pinus radiata* (27 años de edad) con árboles de hasta 18 m de altura, 124 pinos/Ha, y una cobertura del estrato arbustivo (*Rubus* spp. fundamentalmente) del 31,3%. La masa forestal estudiada se sitúa entre los 300 y 450 m.s.n.m. La otra zona se localiza en Villareal de Alava (43° 0' N, 2° 38' W) en un bosque mixto de haya (*Fagus sylvatica*; 120 pies/Ha, 14 m de altura media) y roble (*Quercus petraea* fundamentalmente; 40 pies/Ha y 13 m de altura media), bajo el que se distribuyen pequeños árboles de la orla forestal: *Ilex aquifolium* (43 pies/Ha, 3 m de altura media), *Crataegus monogyna* (47 pies/Ha, 2,6 m de altura media) y *Salix* spp. (7 pies/Ha, 3 m de altura media). El suelo está cubierto en un 5% por *Calluna vulgaris* y *Ulex* spp., correspondiendo el resto a hojarasca. El hayedorobledal estudiado se sitúa entre los 575 y 625 m.s.n.m. Todos los muestreos se realizaron durante diciembre de 1983 y enero de 1984.

Las observaciones se anotaron a intervalos de 30 segundos, considerando para cada individuo en observación un máximo de 6 muestras y no más de tres

por árbol (véase CARRASCAL, 1984b, y MORRISON, 1984, para un análisis de las ventajas de este sistema de toma de datos). De cada ave observada se anotó su situación en 11 sustratos (suelo, arbustos, aire, tronco, ramas de más de 10 cm de Ø, ramas con un Ø de 10-5, 5-1 cm y menos de 1 cm, acículas, piñas y nidos de procesionaria del pino *Thaumetopoea* spp.), cinco alturas (a intervalos de cuatro metros), cuatro métodos de búsqueda del alimento en la vegetación (postura horizontal, colgante, trepando y revoloteando sobre sustrato) y cinco tipos de árboles (pino, haya, robles, acebo y arbolillos caducifolios —*Crataegus* y *Salix*—).

En total se han efectuado 38 horas de muestreo (19 en el pinar y 19 en el hayedo-robledal) que han proporcionado 1.449 muestras para las siguientes especies (entre paréntesis el número de muestras obtenido): *Regulus regulus* (290), *R. ignicapillus* (176), *Phylloscopus collybita* (63), *Parus ater* (212), *P. cristatus* (105), *P. palustris* (88), *P. caeruleus* (86), *P. major* (121), *Aegithalos caudatus* (88), *Sitta europaea* (99) y *Certhia brachydactyla* (121).

En el estudio de los datos del uso del espacio se ha empleado el análisis de las componentes principales (PCA) (NIE *et al.*, 1975; BHATTACHARYYA, 1981) mediante la aplicación del método centroide (ver CALVO, 1982). Con el fin de sintetizar y simplificar en mayor medida la solución factorial inicial, se han rotado los factores mediante el procedimiento Varimax. Los cálculos se han efectuado con los programas, en lenguaje BASIC, ANFACT-2 y VARIMAX (LUIS M. CARRASCAL, *inédito*). Tan sólo se han considerado aquellos factores de fácil comprensión y sentido biológico claro.

El dendrograma de la figura 2 se ha construido mediante el procedimiento UPGMA (SNEATH y SOKAL, 1973) sobre la matriz de distancias euclídeas entre las 11 especies en el hiperespacio definido por los cuatro factores del PCA considerados.

Para calcular el solapamiento entre las especies en el uso de cada dimensión se ha empleado el índice de similitud de porcentajes (PS) (RENKONEN, 1938):

$$PS = \sum \min(p_{1i}, p_{2i}) \times 100$$

donde  $p_{1i}$  y  $p_{2i}$  son los porcentajes de las especies 1 y 2 en la categoría  $i$ .

La amplitud de uso de las categorías de cada dimensión se ha medido mediante el antilogaritmo del índice de diversidad de Shannon-Wiener:  $\exp H'$ , donde  $H' = - \sum p_i \times \ln p_i$  y  $p_i$  es la proporción de la especie en la categoría  $i$  (véase HILL, 1973).

Acompañando a estas técnicas se han empleado tests estadísticos que se citan en su momento en el texto (SOKAL y ROHLF, 1979).

## RESULTADOS

Los datos referentes al uso del espacio por parte de cada especie se muestran en la tabla I. Debido a que las variables que lo describen pueden estar muy

Uso de sustratos (1-11), alturas de los árboles (12-16), métodos de búsqueda del alimento en la vegetación (17-20) y especies arbóreas (21-25) por las especies estudiadas. Los valores son tantos por cien respecto al número de muestras obtenidas para cada especie en cada dimensión (conjunto de categorías de uso del espacio antes citadas).

S: suelo. U: arbustos. A: aire (caza aérea). T: tronco. GGB: ramas de más de 10 cm de Ø. GB: ramas de 10-5 cm de Ø. B: ramas de 5-1 cm de Ø. TW: ramas de menos de 1 cm de Ø. N: acículas. C: piñas. BOL: nidos de *Thaumetopoea*. H1, H2, H3, H4, H5: intervalos de alturas de 0-4 m, 4-8 m, 8-12 m, 12-16 m, más de 16 m. GL: postura horizontal de búsqueda sobre sustrato. HG: postura colgante. CR: postura vertical, trepando. HOV: revoloteo sobre sustrato. PR: *Pinus radiata*. F: *Fagus sylvatica*. Q: *Quercus* spp. ILX: *Ilex aquifolium*. ST: pequeños árboles caducifolios. H': diversidad ornítica de empleo de cada categoría de búsqueda del alimento.

RR: *Regulus regulus*. RI: *R. icapapillus*. PHC: *Phylloscopus collybita*. PA: *Parus ater*. PCR: *P. cristatus*. P: *P. palustris*. PCA: *P. caeruleus*. PM: *P. major*. AC: *Aegithalos caudatus*. SE: *Sitta europaea*. CB: *Certhia brachydactyla*

[Percentage use of substrates (1-11), tree heights (12-16), foraging methods in the vegetation (17-20) and tree species (21-25) by the species. S: ground. U: shrubs. A: air (flycatching). T: trunk. GGB: branches 10 cm in Ø. GB: branches with 10-5 cm in Ø. B: branches with 5-1 cm in Ø. TW: twigs (branches 1 cm in Ø). N: needles. C: cones. BOL: nests of *Thaumetopoea*. H1, H2, H3, H4, H5: height intervals (0-4 m, 4-8 m, 8-12 m, 12-16 m, and more than 16 m). GL: gleaning (horizontal). HG: hanging. CR: creeping. HOV: hovering. PR: *Pinus radiata*. F: *Fagus sylvatica*. Q: *Quercus* spp. ILX: *Ilex aquifolium*. ST: small deciduous trees. H': bird species diversity in the use of each foraging category]

		RR	RI	PHC	PA	PCR	PP	PCA	PM	AC	SE	CB	H'
1	S	0	0	1,6	11,8	39,3	10,2	15,1	46,3	0	5,1	0	1,58
2	U	10,7	25,0	22,2	11,8	1,9	0	2,3	9,1	1,1	0	0	1,73
3	A	2,8	1,7	41,3	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0,44
4	T	0	0	0	2,8	11,2	9,1	2,3	3,3	0	51,5	85,6	1,25
5	GGB	0	0	0	0	0,9	4,6	2,3	2,5	0	19,2	5,0	1,10
6	GB	0,3	0	1,6	1,4	6,5	14,8	2,3	6,6	0	18,2	4,1	1,77
7	B	9,3	5,7	3,2	7,1	14,0	46,6	54,7	18,2	13,6	6,1	1,7	1,96
8	TW	45,2	63,6	25,4	25,0	23,4	14,8	20,9	10,7	85,2	0	0	1,99
9	N	31,7	4,0	4,8	30,2	0	0	0	0	0	0	0	1,07
10	C	0	0	0	5,2	0,9	0	0	0	0	0	3,3	0,92
11	BOL	0	0	0	4,3	1,9	0	0	3,3	0	0	0	1,05
12	H1	15,1	33,6	27,1	3,8	14,8	21,5	18,7	20,0	23,3	10,5	40,0	2,28
13	H2	24,7	30,5	25,0	21,9	23,0	24,0	25,3	34,1	29,1	26,3	20,8	2,39
14	H3	29,7	25,2	41,7	17,5	27,9	34,2	41,3	32,9	34,9	33,7	29,2	2,38
15	H4	22,8	10,7	0	31,3	24,6	17,7	6,7	9,4	12,8	28,4	6,7	2,17
16	H5	7,7	0	6,3	25,6	9,8	2,5	8,0	3,5	0	1,0	3,3	1,85
17	GL	63,7	64,4	93,1	53,5	70,4	83,3	66,7	90,1	82,4	45,9	0	2,28
18	HG	26,2	6,7	3,5	33,4	9,3	5,1	23,6	4,4	8,2	2,0	10,1	2,06
19	CR	0	0	0	13,1	20,4	11,5	9,7	5,5	5,9	52,0	89,9	1,61
20	HOV	10,2	28,9	3,4	0	0	0	0	0	3,5	0	0	0,95
21	PR	69,3	34,6	100,0	81,4	93,4	0	0	29,4	0	0	46,7	1,86
22	F	17,3	40,8	0	14,9	0	53,9	41,3	51,8	75,0	19,4	29,2	2,07
23	Q	11,8	6,9	0	3,7	6,6	44,9	53,3	17,7	15,9	80,7	22,5	1,93
24	ILX	0	12,3	0	0	0	0	0	0	1,1	0	1,7	0,61
25	ST	1,6	5,4	0	0	0	1,3	5,3	1,2	8,0	0	0	1,55

relacionadas, se ha empleado el análisis de las componentes principales con el propósito de obtener aquellos factores estructurales y de comportamiento que determinan las estrategias de microdistribución en el medio. Teniendo en cuenta que las componentes resultantes del PCA son ortogonales y, por tanto, independientes, proporcionan una buena aproximación al conocimiento del «nicho espacial multidimensional» (ver HUTCHINSON, 1957; PIANKA, 1981, 1982). Todas las variables indicadas en la tabla I se han incluido en el PCA. Se consideran los cuatro primeros factores que en conjunto explican el 82,0% de la varianza (véase la tabla II para las correlaciones entre las variables y los factores).

PC1 define la situación de las especies en el eje horizontal del árbol, ya que opone el uso de las partes proximales (tronco y ramas gruesas; T, GGB, GB) al empleo de las porciones distales (ramitas y acículas; TW, N). Asocia además la utilización de los arbustos (U) con las porciones externas de la vegetación arbórea, denotando los similares requerimientos necesarios para la explotación de estos sustratos. Este patrón de microdistribución guarda relación con los métodos o sistemas de búsqueda más característicos de cada grupo de sustratos: posturas verticales (CR)-porciones proximales, revoloteo (HOV)-partes distales y arbustos. Por último, el empleo del roble (Q) aparece ligado al uso del tronco y ramas más gruesas, indicando la mayor representación relativa de estos sustratos en este árbol.

La segunda componente (PC2) constituye un «factor selección de especies arbóreas», tipo coníferas (*Pinus radiata*; PR) vs. caducifolios (*Fagus sylvatica*, *Quercus* spp., *Crataegus monogyna* y *Salix* spp.; F, Q, ST), al cual se le asocia un «factor altura de uso de la vegetación» (H5 frente a H2).

PC3 caracteriza el uso de la vegetación mediante posturas no horizontales-colgantes (HG). Al igual que en PC2 se asocia con esta componente un factor de distribución en alturas (H1 y H3 frente a H4 y H5). PC4 por el contrario define la utilización de posturas de búsqueda horizontales (GL) en relación con el suelo (S). Este hecho indica que la explotación del suelo por parte de estas especies se realiza mayoritariamente por aquellas que utilizan posturas horizontales al buscar el alimento en la vegetación. En oposición a esta estrategia está la utilización del acebo (ILX).

En la figura 1 se ilustra la situación de las especies en el plano definido por los dos primeros factores (50,2% de la varianza). Dentro de las especies que utilizan las porciones más distales del árbol, *P. collybita* destaca por ser la que con mayor intensidad caza en el aire. *R. ignicapillus* y *P. collybita* son, además, las aves que más asiduamente rebuscan en los arbustos. *P. ater* y *R. regulus* son las especialistas del uso de las acículas. Las dos especies de *Regulus* son, con diferencia, las que más revolotean sobre los sustratos al buscar el alimento (especialmente *R. ignicapillus*). Por el contrario, las aves más relacionadas con el empleo del tronco y ramas gruesas son *S. europaea* y *C. brachydactyla*.

Atendiendo a la selección de especies arbóreas (PC2), destaca la gran separación dentro de los grupos de aves definidos por el primer factor (PC1).

TABLA II

Análisis de las componentes principales (PCA) realizado con los datos de la tabla I previamente transformados ( $X' = \ln(X+1)$ ) y estandarizados a  $x=0$  y  $\sigma=1$ . Sólo se indican las correlaciones entre las variables y los factores significativas ( $p < 0,05$ ). A.V.: autovalor.  $\% \sigma^2$ : porcentaje de varianza explicado por cada factor.  $\Sigma \% \sigma^2$ : porcentaje acumulado. Para los demás símbolos véase la tabla I

[Results of principal component analysis (PCA) on the data in table I (after log-transformed and standardized to  $x=0$  and  $\sigma=1$ ). Only correlations between each variable and factor at  $p < 0,05$  are shown.  $\% \sigma^2$ : percentage of total variance accounted for by each factor. A.V.: Eigenvalue. See table I for abbreviations of variables]

	PC1	PC2	PC3	PC4
<b>Sustratos</b> (Substrates)				
S	—	—	—	0,6777
U	-0,8793	—	—	—
A	—	—	—	—
T	0,9430	—	—	—
GGB	0,9039	—	—	—
GB	0,8053	—	—	—
B	—	—	—	—
TW	-0,8715	—	—	—
N	-0,6688	—	—	—
CC	—	—	—	—
BOL	—	—	0,7468	—
<b>Alturas</b> (Tree heights)				
H1	—	—	-0,8476	—
H2	—	-0,6146	—	—
H3	—	—	-0,6477	—
H4	—	—	0,6966	—
H5	—	0,6434	0,6322	—
<b>Métodos</b> (Foraging methods)				
GL	—	—	—	0,6854
HG	—	—	0,6178	—
CR	0,9113	—	—	—
HOV	-0,7769	—	—	—
<b>Arboles</b> (Tree species)				
PR	—	0,7159	—	—
F	—	-0,8140	—	—
Q	0,6695	-0,6757	—	—
ILX	—	—	—	-0,6003
ST	—	-0,8159	—	—
A.V.	7,7392	4,821	4,6367	3,3019
$\% \sigma^2$	30,9567	19,286	18,5470	13,2077
$\Sigma \% \sigma^2$	30,9567	50,243	68,790	82,0067

Así, mientras *A. caudatus* se desenvuelve exclusivamente en los árboles caducifolios, *P. collybita* sólo emplea el pino. Dentro del grupo que explota el tronco, *S. europaea* sólo rebusca en caducifolios (casi exclusivamente en el roble), mientras que *C. brachydactyla* utiliza el pino con bastante intensidad. Este factor actúa de

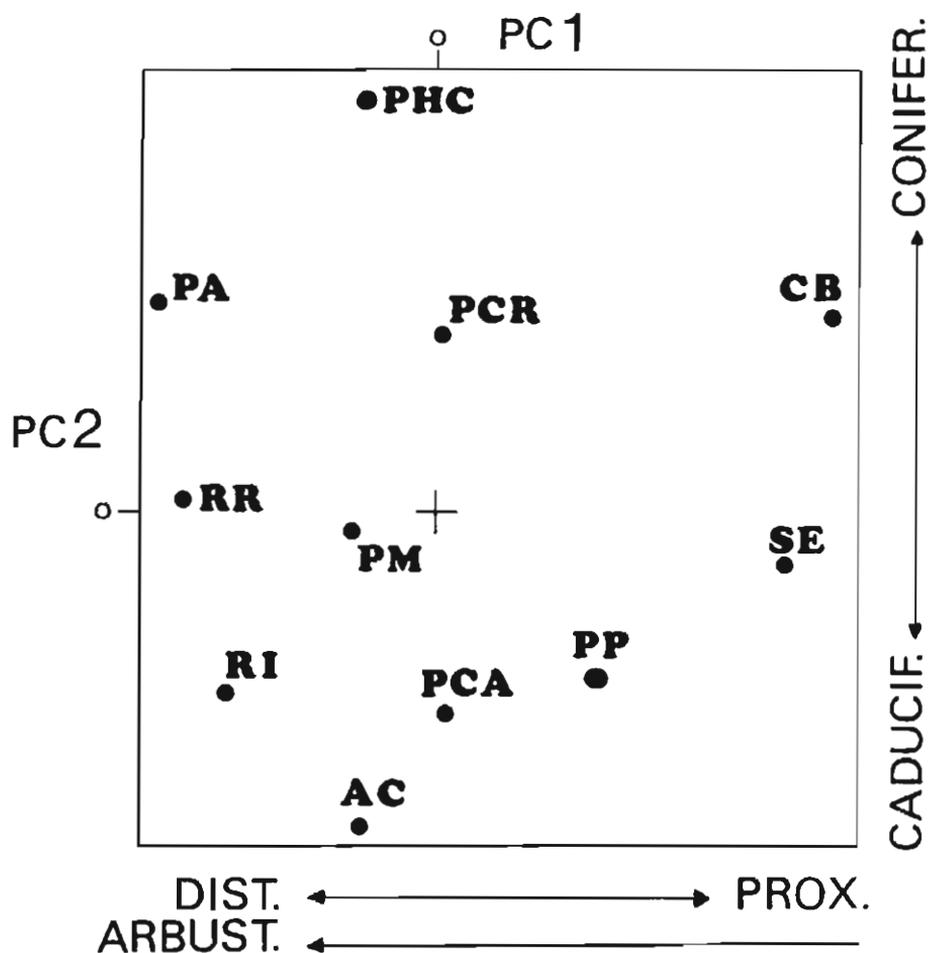


FIG. 1.—Situación de las especies en el plano definido por los dos primeros factores del PCA. [Situation of the species on the plane spanned by the two first factors of PCA. PC1: trunk and thick branches vs. twigs and needles. PC2: coniferous vs. deciduous trees. See table II.]

forma muy patente segregando a las especies del género *Parus*: *P. ater* y *P. cristatus* explotan preferentemente *Pinus radiata* mientras que *P. palustris*, *P. caeruleus* y *P. major* inciden exclusiva o mayoritariamente en árboles caducifolios.

En la figura 2 se sintetizan mediante un dendrograma las afinidades entre las especies según su situación en el hiperespacio definido por los cuatro factores derivados del PCA. *P. palustris*, *P. caeruleus*, *P. major*, *S. europaea* (especies características de los bosques caducifolios) y *P. cristatus* (característica de

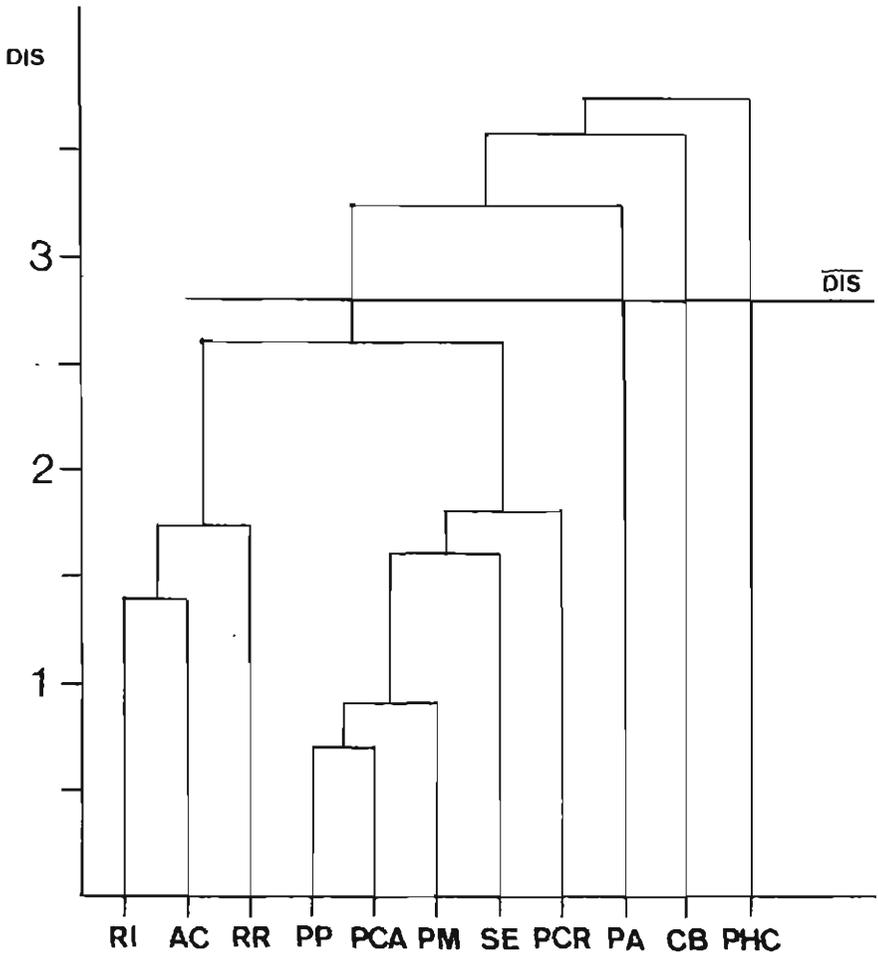


FIG. 2.—Dendrograma de afinidad para el uso global del espacio. Véase Métodos y la tabla I para los símbolos. *DIS*: distancia euclídea media.

[Cluster analysis showing interspecific affinities. Species were clustered using euclidean distances among species in the hyperspace defined by the factors in table II. *DIS*: mean euclidean distance. So as to know species' symbols see table I.]

coníferas) constituyen el grupo de especies que más asiduamente utilizan las ramas (diámetros intermedios). *R. ignicapillus*, *R. regulus* y *A. caudatus* destacan por ser especialistas de la explotación de las ramas más finas de la vegetación arbórea. Las demás especies, al relacionarse escasamente con las anteriores, determinan estrategias de uso del espacio bien diferenciadas: *P. ater* emplea fundamentalmente las acículas, *C. brachydactyla* utiliza con mucha intensidad el tronco del pino y *P. collybita* es el especialista en la caza aérea de insectos.

Siguiendo a SABO (1980) se ha calculado la diversidad de utilización de cada categoría de la tabla I con los datos de intensidad de empleo por parte de las especies. El patrón de diversidad que resulta de estos resultados puede ser interpretado desde un punto de vista energético (en relación con el costo de obtención de alimento), de adaptación morfológica, y de productividad y disponibilidad trófica en los estados de recurso dentro del grupo que se estudia. Respecto a los sustratos (variables 1 a 11 en la tabla I) la mayor diversidad ornítica de empleo se da en las ramas medias y finas, en el suelo y en los arbustos (TW, B, GB, S, U), mientras que el empleo del aire (A) presenta el uso menos diverso. Respecto a las alturas, son las medio-inferiores las más diversamente explotadas. Dentro de los métodos de búsqueda de alimento, el empleo de posiciones horizontales (GL) presenta la mayor diversidad de utilización, mientras que el revoloteo (HOV) y caza aérea de insectos (A, variable 3) son empleados por pocas especies. Por último, el haya (F) y el roble (Q) son las especies de árboles más diversamente utilizados, mientras que el acebo (ILX) es usado por escasas especies y de un modo poco equitativo. En resumen puede decirse que la estrategia de uso del espacio más representada y extendida en este grupo de aves durante el invierno es el empleo de las ramas situadas en las porciones medio-inferiores de los robles y las hayas mediante el empleo de posturas horizontales. Otros sustratos también seleccionados de modo preferente son el suelo y los arbustos.

En la tabla III pueden verse las amplitudes de uso de sustratos (AS), métodos de búsqueda en la vegetación (AM), alturas (AEV) y árboles (AA). Ninguna especie presenta el mayor o menor valor de amplitud en todas las dimensiones. *P. ater*, *P. cristatus* y *P. major* son las que mayor amplitud de uso de sustratos presentan. Respecto al uso de alturas, las diferencias interespecíficas son escasas, marcándose *P. cristatus* y *R. regulus* como las aves que mayor espectro de alturas explotan. Los métodos de búsqueda del alimento son empleados con mayor diversidad por *P. ater* y *R. regulus*. Por último, en lo referente al uso de árboles, *R. ignicapillus* es la especie que presenta, con mucha diferencia, la mayor amplitud, mientras que son *P. collybita*, *P. cristatus* y *S. europaea* aquellas más especializadas en la selección de especies arbóreas.

Con el fin de conocer las relaciones entre las cuatro dimensiones consideradas, se han correlacionado entre sí las amplitudes de las especies en estas dimensiones. Tras haber efectuado todas las posibles correlaciones, sólo se han encontrado relaciones significativas entre el empleo de sustratos (AS) y alturas (AEV) ( $r=0,628$ ,  $n=11$ ,  $p<0,05$ ), indicando esta correlación positiva complementariedad entre estas dimensiones (véase CODY, 1974). Por el contrario, la ausencia de correlaciones negativas significativas indica la falta de complementariedad entre ellas (ver, por ejemplo, LEVINS, 1968; CODY, 1974; SCHOENER, 1974, y PIANKA, 1981).

El producto de amplitudes se recomienda cuando las dimensiones son independientes, mientras que cuando están relacionadas se aconseja obtener la media aritmética (véase CODY, 1974; MAY, 1975, y PIANKA, 1975, entre otros).

TABLA III

Amplitudes de uso de sustratos (AS), alturas (AEV), métodos (AM) y especies arbóreas (AA). AT: amplitud global de uso del espacio  
 [Niche breadth (exp H') of the species in the use of substrates (AS), tree heights (AEV), foraging methods (AM), and tree species (AA). AT: global niche breadth (see text)]

	AS	AEV	AM	AA	AT
<i>Regulus regulus</i> . . . . .	3,67	4,57	2,40	2,40	23,64
<i>Regulus ignicapillus</i> . . . . .	2,71	3,73	2,28	3,79	27,82
<i>Phylloscopus collybita</i> . . . . .	4,20	3,45	1,64	1,00	6,33
<i>Parus ater</i> . . . . .	6,53	4,37	2,63	1,77	25,41
<i>Parus cristatus</i> . . . . .	5,16	4,71	2,21	1,28	14,00
<i>Parus palustris</i> . . . . .	4,55	4,22	1,74	2,12	16,19
<i>Parus caeruleus</i> . . . . .	3,63	4,09	2,31	2,35	21,02
<i>Parus major</i> . . . . .	5,06	4,03	1,48	2,89	19,47
<i>Aegithalos caudatus</i> . . . . .	1,58	3,78	1,91	2,14	10,94
<i>Sitta europaea</i> . . . . .	3,64	3,90	2,17	1,63	13,31
<i>Certhia brachydactyla</i> . . . . .	1,81	3,84	1,39	3,07	12,17

Teniendo en cuenta estos hechos y las correlaciones entre dimensiones efectuadas anteriormente, se ha realizado una aproximación a la amplitud global de uso del espacio mediante la ecuación:

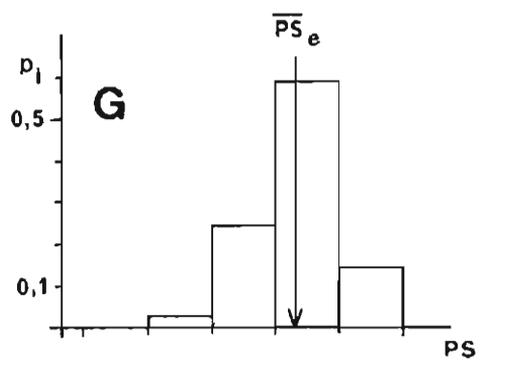
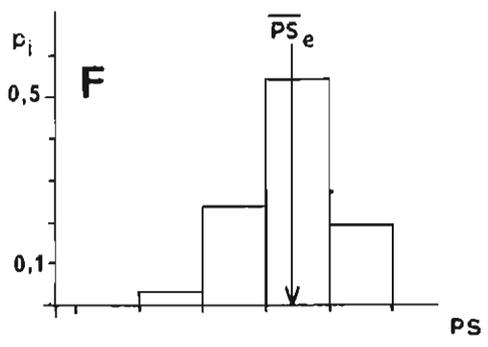
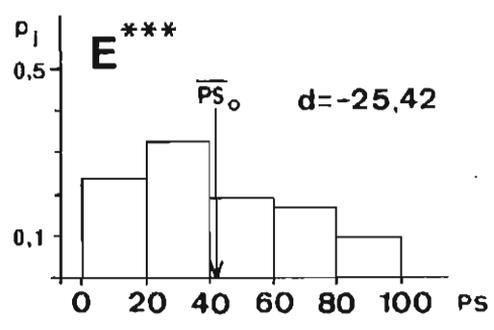
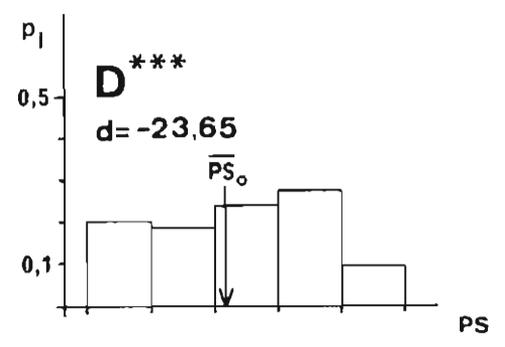
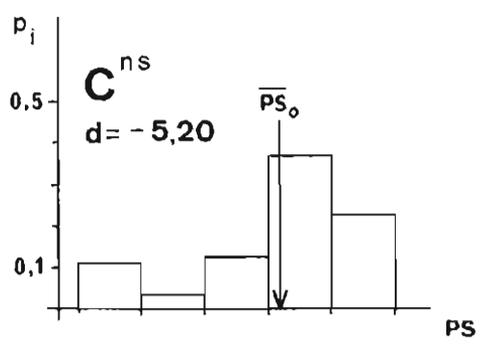
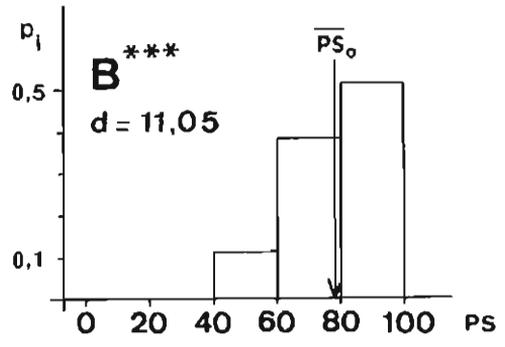
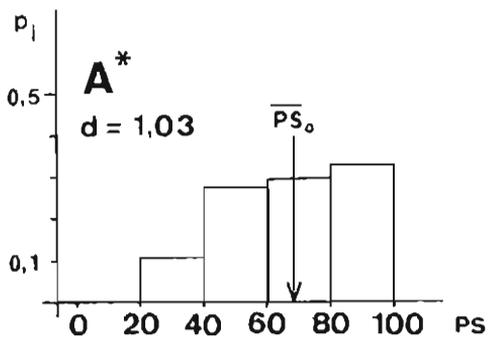
$$AT = \frac{(AS + AEV)}{2} \times AM \times AA$$

En la tabla III se muestra este valor para todas las especies. *R. ignicapillus* y *P. ater* son las que mayor amplitud global presentan, mientras que *P. collybita* y *A. caudatus* usan el espacio del modo más especializado.

Con el propósito de analizar el solapamiento en el uso del espacio se han definido las siguientes dimensiones: macrosustratos del medio (suelo, arbustos, aire, árboles y otros —piñas y nidos de la procesionaria del pino—), alturas dentro de los árboles (cinco intervalos de cuatro metros cada uno), métodos de búsqueda en la vegetación (posiciones horizontales, colgantes, verticales y revoloteo), sustratos de la vegetación arbórea (T, GGB+GB, B, TW, N) y especies arbóreas (las de la tabla I). Para cada una de ellas se ha obtenido la

FIG. 3.—Distribución frecuencial de los valores de solapamiento interespecífico en el uso de macrosustratos (A), alturas (B), métodos (C), especies arbóreas (D) y sustratos dentro del árbol (E). Ídem para la simulación al azar con cuatro categorías (F) y con cinco categorías (G).  $PS_o$ : solapamiento medio observado.  $PS_e$ : solapamiento medio esperado. d:  $PS_o - PS_e$ . Sobre las distribuciones observadas nivel de significación de las diferencias con las correspondientes esperadas (test de la G; n.s.: no significativa). Para más detalles véase el texto.

[Frequential distribution of overlap values (PS index) in the use of macrosubstrates (ground, bushes, air, trees and others —cones and nests of Thaumetopoea—; A), tree heights (B), foraging methods (C), tree species (D) and tree parts (trunk, branches >5 cm in Ø, branches with 5-1 cm in Ø, branches <1 cm in Ø and needles; E). F: distribution of overlap values generated by random simulations with four foraging categories. G: the same but with five foraging categories.  $PS_o$ : mean overlap observed.  $PS_e$ : mean overlap expected by chance. d:  $PS_o - PS_e$ . Over observed and expected distributions (taking into account the same number of foraging categories); G test. n.s.: no significant difference.]



hemimatriz interespecífica de solapamiento (55 valores) a partir de la cual se ha calculado la distribución frecuencial de solapamientos (figura 3 y véase HERRERA, 1980, para una idéntica aproximación). Atendiendo al solapamiento medio en cada dimensión, se puede afirmar que las aves se segregan fundamentalmente (menor valor  $PS_o$ ) en el empleo de los sustratos de los árboles y de las especies arbóreas (figura 3, D y E), siendo la dimensión altura (figura 3, B) la que en menor medida las separa.

Siguiendo a SALE (1974) se ha simulado al azar, mediante ordenador, el solapamiento interespecífico en una dimensión de 5 categorías (como es el caso de los macrosustratos, alturas, árboles y sustratos en el árbol) y en otra de cuatro (métodos de búsqueda), con el fin de comparar las distribuciones de solapamiento observadas con las esperadas al azar. Para ello se ha utilizado el procedimiento descrito en CARRASCAL (1984a), pero sin corregir los datos de uso del espacio generados de acuerdo con la disponibilidad real de los recursos (categorías dentro de cada dimensión) en el medio (véase ALATALO y ALATALO, 1979, y WAITE, 1984, para una aproximación similar). En total se han generado mil valores elementales de solapamiento en la dimensión de cinco categorías y otros tantos en la de cuatro.

Al comparar las distribuciones frecuenciales observadas (A, B, C, D y E en la figura 3) con las esperadas (F y G en la figura 3) mediante el test de la G (previa aplicación de la corrección de continuidad —SOKAL y ROHLF, 1979—), se obtiene que la afinidad en el uso de macrosustratos, alturas, árboles y sustratos dentro del árbol, sigue un patrón significativamente distinto al que cabría esperar por azar ( $p < 0,02$  en las cuatro pruebas), mientras que la distribución de solapamientos referente al empleo de métodos no difiere de la simulada ( $p > 0,5$ ). Atendiendo a aquellas dimensiones que muestran diferencias significativas, se puede afirmar que las aves se solapan más que lo esperado en el empleo de alturas dentro de la vegetación, y menos en la utilización de especies arbóreas y sustratos dentro del árbol. Aunque la distribución de solapamientos en el uso de macrosustratos difiere de la generada al azar, el hecho de que su valor medio sea muy similar al esperado (68,03 frente a 67,00), y de que presente una mayor proporción de valores entre 80-100 y entre 20-40, plantea la existencia de una diferencia «no significativa» en la «cuantía de solapamiento» en esta dimensión. Atendiendo a las diferencias entre solapamiento medio observado ( $PS_o$ ) y esperado ( $PS_e$ ) (d en la figura 3), se tiene que la contribución a la segregación de los sustratos del árbol  $\approx$  especies arbóreas  $>$  métodos  $>$  macrosustratos  $>$  alturas.

## DISCUSIÓN

*Principales factores determinantes del nicho espacial. Constancia geográfica.*

HOLMES *et al.* (1979), SABO (1980), HOLMES (1981), LANDRES y MACMAHON (1983) y CARRASCAL (1984a) encuentran, en diferentes ornitocenosis con

distinta estructura y condiciones ambientales, que la dimensión más importante, o una de las más importantes, determinante de la segregación interespecífica de las especies, es su posición en el eje horizontal del árbol. Asimismo, HOLMES *et al.* (1979) y HOLMES (1981) obtienen que en ecosistemas forestales mixtos el uso de coníferas vs. árboles caducifolios es también de gran importancia en la determinación del nicho espacial de las aves arbóreas (fundamentalmente insectívoras). El hecho de que en este estudio se haya encontrado que estas dos dimensiones explican por sí solas el 53% de la variación dentro de los datos del uso del espacio, habla de la constancia de estos dos factores influyentes en la configuración del nicho multidimensional espacial. Esta constancia debe venir determinada por razones morfológicas (ver, por ejemplo, KARR y JAMES, 1975), de comportamiento (véase, entre otros, ECKHARDT, 1979; HOLMES y ROBINSON, 1981, y ROBINSON y HOLMES, 1982) y de estructura de la vegetación.

#### *Relaciones entre dimensiones*

Los resultados de este trabajo coinciden con los de otros autores en el sentido de una casi total ausencia de complementariedad entre las dimensiones consideradas en el uso del espacio en Passeriformes forestales (ver, por ejemplo, ALATALO, 1982b; SAETHER, 1982, y CARRASCAL, 1984c, para un análisis de relación entre dimensiones a nivel interespecífico). No obstante, y como ha indicado ALATALO (1982b), el empleo de correlaciones no es un sistema realmente apropiado para explorar la complementariedad entre dimensiones, ya que en su análisis se emplean todos los pares posibles de especies dentro de los cuales no tiene por qué darse una misma tendencia. Así en este trabajo se aprecia un cierto grado de complementariedad entre los factores primero (PC1) y segundo (PC2), ya que las especies muy próximas en la primera dimensión se separan bien en la segunda como era de esperar habida cuenta de la ortogonalidad (independencia) de los factores proporcionados por el PCA.

#### *Contribución de las dimensiones a la segregación*

Atendiendo a la contribución de las diferentes dimensiones a la segregación se coincide con SCHOENER (1974), ULFSTRAND (1977), MORSE (1978), HERRERA (1980), ALATALO (1982b), LANDRES y MACMAHON (1983) y CARRASCAL (1984c), entre otros, en que los sustratos del árbol separan a las especies en mayor medida que las alturas (no obstante véase también HOLMES *et al.*, 1979, y SAETHER, 1982). En esta ocasión se ha encontrado que la selección de árboles, y sustratos dentro de estos, son las dos dimensiones fundamentales que determinan la segregación interespecífica (similar resultado obtiene ALATALO, 1982b, en un bosque mixto de Finlandia durante el invierno). La razón de que la

separación interespecífica se efectúe principalmente según el empleo de los sustratos del árbol, viene determinada por el hecho de que las adaptaciones morfológicas se producen teniendo en cuenta dimensiones discretas que no incluyan una gran variedad de estados de recursos con requerimientos de comportamiento y morfológicos diferentes (véase MACARTHUR, 1972; ALATALO, 1982b).

*Posible papel de la competencia interespecífica en la determinación del uso del espacio*

Los menores solapamientos obtenidos en el empleo de sustratos dentro del árbol y en la selección de especies arbóreas respecto al que cabría esperar por azar, plantea la posibilidad de la existencia de la competencia interespecífica de explotación o de interferencia (ver revisión de SCHOENER, 1983), como mecanismo influyente en el reparto de recursos observado. En este sentido, las especies al emplear el árbol se relegarían a aquellos sustratos, dentro de su nicho fundamental (véase HUTCHINSON, 1957, y PIANKA, 1982), que más eficientemente explotan o en los cuales coinciden en menor medida con las demás. Otro tanto podría decirse respecto al empleo de árboles, aunque en esta ocasión el menor solapamiento observado puede interpretarse también como resultado de una discontinuidad dentro de este espectro de recursos. Esto es, no todas las aves podrían ocupar todos los árboles con similar intensidad, debido a preferencias intrínsecas por ciertas especies arbóreas que estarían en relación con adaptaciones específicas a los tipos de sustratos y presas que estos contienen (véase HOLMES y ROBINSON, 1981). Esta interpretación alternativa que considera una discontinuidad dentro del espectro de recursos no parece tener sentido en el caso de los sustratos del árbol, ya que la mayoría de las especies pueden ocupar una gran variedad de sustratos según circunstancias ambientales y competitivas (véase, por ejemplo, GRUBB, 1975; ALATALO, 1981; MORENO, 1981; CARRASCAL, 1984c).

El hecho de un solapamiento mayor que lo esperado por azar en el empleo de las alturas del árbol, indica que las especies no muestran una marcada selectividad al ocupar el rango de alturas.

Aunque los resultados de los modelos neutros pueden interpretarse como consecuencia de la competencia interespecífica, el carácter «artificial» de su diseño como «experimento biológico», y el no haber estudiado simultáneamente otros factores influyentes sobre las especies, determinantes de los límites del nicho (véase ALLEY, 1982), no rechaza la existencia de otros mecanismos paralelos, o excluyentes incluso, a la competencia como factores causales de la distribución observada (véase, por ejemplo, SIMBERLOFF, 1982, para una revisión sobre el papel de la competencia interespecífica como mecanismo influyente en la organización de las comunidades).

### *Influencia de la gestión forestal sobre las aves*

El País Vasco atlántico ha sufrido una profunda remodelación de su vegetación forestal al haber sido sustituidas las especies autóctonas (*Quercus* spp. y *Fagus sylvatica*) por una conífera exótica de matiz atlántico (*Pinus radiata*). Como consecuencia de esta gestión forestal, en la actualidad los pinares ocupan el 35% de la superficie mientras que los robledales (0,01%) y hayedos (3,4%) tienen una importancia sensiblemente menor (ver ICONA, 1979 y 1980).

De todo el grupo de especies estudiado (bien representado en las masas caducifolias del País Vasco —TELLERÍA, 1983a—), *R. regulus*, *P. collybita*, *P. ater*, *P. cristatus* y *C. brachydactyla* han sido las más favorecidas por las repoblaciones, a juzgar por su selección preferente por *Pinus radiata* respecto a los árboles caducifolios. Por el contrario, *P. caeruleus*, *P. palustris*, *A. caudatus* y *S. europea* no se han visto beneficiadas por esta remodelación forestal del medio. Esto determina, teniendo en cuenta su alto grado de sedentarismo y la escasa superficie de los hayedos y robledales en el área de estudio, que estas últimas especies sean las más sensibles, desde un punto de vista poblacional, ante una gestión transformadora de los bosques caducifolios aún existentes. Este hecho se pone especialmente de manifiesto en *S. europaea* debido a su escasez (ver TELLERÍA, 1983b) y gran selectividad por los troncos y ramas gruesas de robles maduros, y la reducida superficie forestal de los robledales en el área de estudio. Como contrapunto, y teniendo en cuenta el uso del espacio y la amplitud global, *R. ignicapillus* es la especie menos afectada por las prácticas de explotación forestal, ya que busca preferentemente el alimento en los arbustos y en las ramitas finas de una gran variedad de especies arbóreas, con lo cual puede vivir en numerosos hábitats forestales con distinta estructura, composición florística y estado sucesional, debido a la gran abundancia de arbustos y/o ramitas en todos los tipos de bosques del País Vasco.

### AGRADECIMIENTOS

A Koldo Gochicoa por su ayuda y grata compañía durante los muestreos. Jaime Potti nos proporcionó una interesante bibliografía y leyó una primera versión del manuscrito aportando ideas para su mejora. Ramón Sáez-Royuela nos proporcionó bibliografía sobre técnicas multivariantes sin la cual este artículo no hubiera sido posible. Mauricio Camacho nos ayudó en la elaboración del resumen en inglés. Por último, Georgina Alvarez, Tomás Santos y dos revisores anónimos leyeron varias versiones de este trabajo apuntando provechosas sugerencias que han contribuido considerablemente a su mejora. Vaya a todos ellos nuestro más sincero agradecimiento.

### RESUMEN

Se ha analizado el uso del espacio en un grupo de once especies de aves insectívoras que habitan durante el invierno los bosques del País Vasco atlántico (España). Estas son: *Regulus regulus*, *R. ignicapillus*, *Phylloscopus collybita*, *Parus ater*, *P. palustris*, *P. caeruleus*, *P. cristatus*, *P. major*, *Aegithalos caudatus*, *Certhia brachydactyla* y *Sitta europaea* (tabla I).

Analizando el empleo de 25 categorías que definen su microdistribución mediante el empleo del análisis de las componentes principales (PCA; tabla II), se ha encontrado que la situación en el eje horizontal del árbol junto con el uso de arbustos (PC1), y la selección de especies arbóreas (coníferas vs. caducifolios; PC2) son los dos factores más importantes en la configuración del nicho espacial de estas especies.

Correlacionando las amplitudes de uso del espacio entre las dimensiones de la tabla III no se ha encontrado complementariedad entre las dimensiones, aunque sí se han obtenido relaciones suplementarias entre sustratos y alturas.

Analizando el solapamiento medio entre las especies dentro de cada dimensión (figura 3), se ha obtenido que el uso de los sustratos del árbol y el empleo de especies arbóreas son las dos dimensiones que en mayor medida separan a las especies.

Comparando las distribuciones frecuenciales de solapamiento observadas con las generadas al azar (modelo neutro; figura 3), se ha encontrado que las especies se solapan menos de lo esperado en la selección de especies arbóreas y en el uso de sustratos dentro del árbol. Este hecho se interpreta como resultado de la competencia interespecífica. Por el contrario, en el empleo de las alturas de la vegetación las especies se solapan más de lo esperado por azar, lo cual indicaría su nula contribución a la segregación interespecífica dentro del grupo de aves estudiado.

Por último se analiza cuál ha sido el impacto de la gestión forestal sobre estas especies en el área de estudio.

**PALABRAS CLAVE:** aves insectívoras; bosques; invierno; nicho espacial; País Vasco (España); uso del espacio.

## SUMMARY

### *A multivariate study of the use of space in a group of insectivorous birds during winter*

This paper deals with an analysis of the use of space by eleven species of insectivorous birds that inhabit the forests of the Basque Country (Spain) during the winter. The species are: *Regulus regulus*, *R. ignicapillus*, *Phylloscopus collybita*, *Parus ater*, *P. cristatus*, *P. caeruleus*, *P. palustris*, *P. major*, *Aegithalos caudatus*, *Certhia brachydactyla* and *Sitta europaea*.

Analyzing the use of 25 foraging categories by the species (table I) by means of Principal Component Analysis (PCA; table II) we have found four factors that account for 82,0% of the variance. The position on the horizontal axis of the tree together with the use of shrubs (PC1) and the selection of tree species (coniferous vs. deciduous; PC2) are the two most important factors shaping the spatial niche of the species.

No complementarity has been found between the dimensions in table III, although complementarity has been detected among substrates and the position on the vertical axis of the tree (AS and AEV in table III).

Analyzing the mean overlap among the species in each foraging dimension (Figure 3), it has been observed that the use of tree parts and different tree species are the two most important niche axes segregating birds.

Comparing the observed frequential distributions of overlap with random simulations (neutral models; Figure 3), it has been found that species overlap less than expected by chance in tree species selection and in tree substrata. This fact is viewed as a consequence of interspecific competition. On the other hand, concerning the use of tree heights, species overlap more than expected by chance, possibly due to a strict response to the availability of substrata in the different tree heights; this indicates the low contribution, if any, of tree heights to the interspecific segregation.

Finally the impact of forest management (deciduous trees falling and reforestation with *Pinus radiata*) on these species is analyzed.

**KEY WORDS:** Basque Country (Spain); forests; insectivorous birds; spatial niche; use of space; winter.

## BIBLIOGRAFIA

- ALATALO, R. V. (1981). Interspecific competition in tits *Parus* spp. and goldcrest *Regulus regulus*: foraging shifts in multispecific flocks. *Oikos*, 37: 335-344.
- (1982a). Evidence for interspecific competition among European tits *Parus* spp. *Ann. Zool. Fennici*, 19: 309-317.
- (1982b). Multidimensional foraging niche organization of foliage-gleaning birds in northern Finland. *Ornis Scand.*, 13: 56-71.
- & ALATALO, R. H. (1979). Resource partitioning among a flycatcher guild in Finland. *Oikos*, 33: 46-54.
- ALLEY, T. R. (1982). Competition theory, evolution, and the concept of an ecological niche. *Acta Biotheoretica*, 31: 165-179.
- BHATTACHARYYA, H. (1981). Theory and methods of factor analysis and principal components. Págs. 72-79 en CAPEN, D. E. (Ed.): *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. USDA Forest Service.
- CALVO, F. (1982). *Estadística aplicada*. Ediciones Deusto, S. A.
- CAREY, A. B. (1981). Multivariate analysis of niche, habitat, and ecotope. Págs. 104-113 en CAPEN, D. E. (Ed.): *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. USDA Forest Service.
- CARRASCAL, L. M. (1984a). Organización espacial y temporal de la comunidad de aves de un bosque subalpino de *Pinus sylvestris* del Sistema Central (Sierra de Guadarrama). *Tesis de Licenciatura*. Univ. Complutense. Madrid.
- (1984b). Análisis comparativo de cinco sistemas de muestreo del uso del espacio en aves forestales. *Ardeola*, 30: 45-55.
- (1984c). Cambios en el uso del espacio en un gremio de aves durante el período primavera-verano. *Ardeola*, 31: 47-60.
- CODY, M. L. (1974). *Competition and structure of bird communities*. Monogr. Pop. Biol. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- (1978). Habitat selection and interspecific territoriality among the sylviid warblers of England and Sweden. *Ecol. Monogr.*, 48: 351-396.
- DUESER, R. D., & SHUGART, H. H. (1979). Niche pattern in a forest-floor small-mammal fauna. *Ecology*, 60: 108-118.
- ECKHARDT, R. C. (1979). The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains. *Ecol. Monogr.*, 49: 129-149.
- FRETWELL, S. D. (1972). *Populations in a seasonal environment*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- GIBB, J. A. (1960). Populations of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. *Ibis*, 102: 163-208.
- GREEN, R. H. (1971). A multivariate statistical approach to the Hutchinsonian niche: bivalve molluscs of central Canada. *Ecology*, 52: 543-556.
- GRUBB, T. C. (1975). Weather-dependent foraging behavior of some birds wintering in a deciduous woodland. *Condor*, 77: 175-182.
- GRUE, C. E.; REID, R. R.; SILVY, N. J. (1981). A windshield and multivariate approach to the classification, inventory, and evaluation of wildlife habitat: an exploratory study. Págs. 124-140 en CAPEN, D. E. (Ed.): *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. USDA Forest Service.
- GUTIÁN, J. (1984). Sobre la importancia del acebo (*Ilex aquifolium* L.) en la ecología de la comunidad invernal de Passeriformes en la Cordillera Cantábrica Occidental. *Ardeola*, 30: 65-76.
- HERRERA, C. M. (1980). Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de Passeriformes. *Doñana, Acta Vertebrata*, 7: 1-340.
- HILL, M. O. (1973). Diversity and evenness: an unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.
- HOLMES, R. T. (1981). Theoretical aspects of habitat use by birds. Págs. 33-37 en CAPEN, D. E. (Ed.): *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. USDA Forest Service.

- ; BONNEY, R. E., & PACALA, S. W. (1979). Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach. *Ecology*, 60: 512-520.
- & ROBINSON, S. K. (1981). Tree species preferences of foraging insectivorous birds in a northern hardwoods forest. *Oecologia (Berl.)*, 48: 31-35.
- HUTCHINSON, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22: 415-427.
- ICONA (1979). *Las coníferas en el Primer Inventario Forestal Nacional*. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- (1980). *Las frondosas en el Primer Inventario Forestal Nacional*. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- JAMES, F. C. (1971). Ordinations of habitat relations among breeding birds. *Wilson Bull.*, 83: 217-236.
- KARR, J. R., & JAMES, F. C. (1975). Eco-morphological configurations and convergent evolution. Págs. 258-291 en CODY, M. L., & DIAMOND, J. M. (Eds.): *Ecology and evolution of communities*. Belknap. Cambridge, Massachusetts.
- LACK, D. (1966). *Population studies of birds*. Clarendon, Oxford.
- LANDRES, P. B., & MACMAHON, J. A. (1983). Community organization of arboreal birds in some oak woodlands of western North America. *Ecol. Monogr.*, 53: 183-208.
- LAURENT, J.-L. (1984). Regroupements de mésanges, roitelets et grimpeaux en automne-hiver dans les Alpes-Maritimes, et comportement de recherche alimentaire. *Alauda*, 52: 126-144.
- LEVINS, R. (1968). *Evolution in changing environments*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- MACARTHUR, R. H. (1972). *Geographical Ecology*. Harper & Row. New York.
- MAY, R. M. (1975). Some notes on estimating the competition matrix. *Ecology*, 56: 737-741.
- MORENO, J. (1981). Feeding niches of woodland birds in a montane coniferous forest in Central Spain during winter. *Ornis Scand.*, 12: 148-159.
- MORRISON, M. L. (1984). Influence of sample size and sampling design on analysis of avian foraging behavior. *Condor*, 86: 146-150.
- MORSE, D. H. (1978). Structure and foraging patterns of flocks of tits and associated species in an English woodland during the winter. *Ibis*, 120: 298-312.
- (1980). *Behavioral mechanisms in ecology*. Harvard University Press.
- NIE, N. H.; HULL, C. H.; JENKINS, J. G.; STEINBERGER, K., & BENT, D. H. (1975). *Statistical Package for the Social Sciences (SPSS)*. McGraw-Hill, New York.
- OSBORNE, P. (1984). Bird numbers and habitat characteristics in farmland hedgerows. *J. appl. Ecol.*, 21: 63-82.
- PIANKA, E. R. (1975). Niche relations of desert lizards. Págs. 292-314 en CODY, M. L., & DIAMOND, J. M. (Eds.): *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press. Cambridge, Massachusetts.
- (1981). Competition and niche theory. Págs. 167-196 en MAY, R. M. (Ed.): *Theoretical Ecology*. Blackwell Scientific Publications.
- (1982). *Ecologia evolutiva*. Ed. Omega. Barcelona.
- PÖYSÄ, H. (1983). Resource utilization pattern and guild structure in a waterfowl community. *Oikos*, 40: 295-307.
- RENKONEN, O. (1938). Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische käferwelt der finnischen Bruchmoore. *An. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo*, 6: 1-231.
- ROBINSON, S. K., & HOLMES, R. T. (1982). Foraging behavior of forest birds: the relationships among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology*, 63: 1918-1931.
- ROLANDO, A. (1981). Partage des niches écologiques entre mésanges (*Parus* spp.), roitelets (*Regulus regulus*) et grimpeaux (*Certhia familiaris*) dans des forêts mixtes de conifères. *Alauda*, 49: 194-202.
- (1982). Ecological isolation in the genus *Parus* in natural and modified habitats of Northern Italy. *Boll. Zool.*, 49: 155-164.
- (1983). Ecological segregation of tits and associated species in two coniferous woods of northern Italy. *Monitore zool. ital.*, 17: 1-18.

- SABO, S. R. (1980). Niche and habitat in subalpine bird communities of the White Mountains of New Hampshire. *Ecol. Monogr.*, 50: 241-259.
- SAETHER, B.-E. (1982). Foraging niches in a passerine bird community in a grey alder forest in Central Norway. *Ornis Scand.*, 13: 149-163.
- SALE, P. F. (1974). Overlap in resource use, and interspecific competition. *Oecologia (Berl.)*, 17: 245-256.
- SCHOENER, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- (1983). Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.*, 122: 240-285.
- SIMBERLOFF, D. (1982). The status of competition theory in ecology. *Ann. Zool. Fennici*, 19: 241-253.
- SLAGSVOLD, T. (1975). Critical period for regulation of Great tit (*Parus major* L.) and Blue tit (*Parus caeruleus* L.) populations. *Norw. J. Zool.*, 23: 67-88.
- SMITH, T. M.; SHUGART, H. H., & WEST, D. C. (1981). FORHAB: a forest simulation model to predict habitat structure for nongame bird species. Págs. 114-123 en CAPEN, D. E. (Ed.): *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. USDA Forest Service.
- SNEATH, P. H. A., & SOKAL, R. R. (1973). *Numerical taxonomy*. Freeman, San Francisco.
- SOKAL, R. R., & ROHLF, F. J. (1979). *Biometria*. H. Blume Ed. Madrid.
- TELLERÍA, J. L. (1983a). La distribución invernal de las aves en el País Vasco atlántico. *Munibe*, 35: 93-100.
- (1983b). La invernada de las aves en los bosques montanos del País Vasco atlántico. *Munibe*, 35: 101-108.
- ULFSTRAND, S. (1977). Foraging niche dynamics and overlap in a guild of passerine birds in a south Swedish coniferous woodland. *Oecologia (Berl.)*, 27: 23-45.
- WAITE, R. K. (1984). Winter habitat selection and foraging behaviour in sympatric corvids. *Ornis Scand.*, 15: 55-62.

[Recibido: 3.12.84]