

COMPORTAMIENTO DE BUSQUEDA DEL ALIMENTO Y SELECCION DE ESPECIES ARBOREAS: ANALISIS CON EL AGATEADOR COMUN (*CERTHIA BRACHYDACTYLA*) DURANTE EL INVIERNO

Luis M. CARRASCAL * (1)
José L. TELLERÍA *

INTRODUCCIÓN

Los estudios de selección de hábitat en aves se efectúan habitualmente considerando las relaciones existentes entre la abundancia de las especies y ciertos atributos ambientales o las diferencias entre las características del espacio ocupado y disponible en el medio. Estos análisis permiten generar modelos predictivos útiles en la gestión de sus poblaciones (véase, por ejemplo, CAPEN, 1981 y VERNER *et al.*, 1986 y trabajos allí presentados). No obstante, esta aproximación no da explicaciones causales de las asociaciones entre aves y ambiente (véase, por ejemplo, JAMES y MACCULLOCH, 1985, SHERRY y HOLMES, 1985, GLUESING y FIELD, 1986) al no considerar aspectos de comportamiento, supervivencia, alimentación, éxito reproductor, estado fisiológico, etc., necesarios para su interpretación biológica.

Este tipo de estudios se centra habitualmente en la estructura de la vegetación, debido a su conocida importancia como determinante de la diversidad o la abundancia de las aves (véase, por ejemplo, MACARTHUR y MACARTHUR, 1961; JAMES, 1971; WILLSON, 1974; ROTH, 1976), aunque, recientemente, también se ha puesto de manifiesto la relevancia de la composición florística del hábitat (HOLMES y ROBINSON, 1981; WIENS y ROTENBERRY, 1981; RICE *et al.*, 1984; ROBINSON y HOLMES, 1984; ROTENBERRY, 1985).

Este trabajo analiza la selección de especies arbóreas a escala intrahábitat en el Agateador Común (*Certhia brachydactyla*) en relación con su comportamiento de búsqueda del alimento. En el norte de la Península Ibérica *C. brachydactyla* es un ave insectívora generalista de las masas forestales (CARRASCAL, 1985). Su abundancia en la estación reproductora está directamente relacionada con la densidad de troncos de más de 30 cm de diámetro y la abundancia de robles (CARRASCAL, 1987). Durante el invierno muestra una gran actividad dedicada principalmente a la búsqueda de alimento (insectos casi exclusivamente; WITHERBY, 1965; DEMENTIEV y GLADKOV, 1967) en

* Departamento de Biología Animal I (Vertebrados). Fac. Biología, Univ. Complutense. 28040 Madrid.

(1) Dirección actual: U.E.I. Vertebrados. Museo Nacional de Ciencias Naturales. C.S.I.C. José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid.

troncos y ramas gruesas (CARRASCAL y TELLERÍA, 1985). Uno de los problemas que tiene que afrontar es qué tipos de árboles explotar, cuánto tiempo permanecer en cada uno de ellos y qué distancia volar entre árboles utilizados consecutivamente. Esto es especialmente importante si se tiene en cuenta que el vuelo es una actividad enérgicamente muy costosa (HAILS, 1979; TATNER y BRYANT, 1986; GOLDSTEIN, 1988).

Ya que *C. brachydactyla* emplea parches bien definidos (recursos alimentarios concentrados separados por áreas donde el recurso es muy escaso o no existe; MORSE, 1980) e individualizados en el espacio (troncos y ramas gruesas), se ha estudiado su comportamiento de búsqueda del alimento en un bosque mixto a la luz de las ideas generales sobre optimización (SCHOENER, 1971; PYKE *et al.*, 1977; BARNARD, 1983). De este modo se pretende comprender sus mecanismos de selección de hábitat, debido a la relación existente entre ésta y la teoría de optimización en la búsqueda del alimento (ROSENZWEIG, 1985).

MATERIAL Y MÉTODOS

Durante enero de 1987 y enero-febrero de 1988 se estudió una población de *C. brachydactyla* en el hayedo-robledal de Altube (500-600 m.s.n.m.; Alava, España, 43° 03' N, 02° 45' W). Este es un bosque maduro constituido mayoritariamente por árboles de más de 100 años de edad y 15 m de altura. La temperatura diurna durante los muestreos osciló entre -1° y 10°C.

La densidad del arbolado es de 136 árboles/ha, siendo un 77 % hayas y un 23 % robles (642 árboles contados; valores medios obtenidos en 24 parcelas circulares de 25 m de radio repartidas regularmente por el área de estudio). La distancia media entre dos hayas consecutivas es de 9,8 m, mientras que entre robles es de 17,9 m; la distancia media entre árboles sin distinguir especies es 8,6 m (las distancias medias entre árboles se han calculado mediante $100/D^{1/2}$, donde D es la densidad de árboles/ha).

Mediante una cinta métrica se ha estimado, a la altura del pecho, la cobertura de líquenes y musgo sobre el tronco de robles y hayas (centímetros de circunferencia con líquenes y musgo dividido por la longitud de la circunferencia). La cobertura de estas plantas epífitas es del 59,1 % ($s=29,4$, $n=30$) en el roble y 31,4 % ($s=30,8$, $n=71$) en el haya. Ambas coberturas difieren significativamente (test de la t, $p<0,001$). La variabilidad en la cobertura de liquen-musgo es superior en las hayas (coeficiente de variación: roble=50 %, haya=98 %). La cobertura de líquenes y musgo sobre ramas gruesas de más de 5 cm de diámetro se ha estimado visualmente, de modo aproximado, sobre unidades de ramas de 1 m de longitud escogidas al azar (no más de 10 unidades en un mismo árbol); los valores de cobertura utilizados han sido 0, 5, 12, 25, 50, 75, 90, 100 %. La cobertura de estas plantas epífitas es mayor en el roble ($\bar{x}=91,9$, $s=13,3$, $n=512$) que en el haya ($\bar{x}=23,6$, $s=41,4$,

$n = 498$); esta diferencia es significativa (test de la t , $p < 0,001$). La variabilidad de la cobertura en las ramas gruesas es también mayor en las hayas (coeficiente de variación: roble = 14 %, haya = 175 %). Todas estas estimas se efectuaron por uno de los autores para evitar sesgos interpersonales. Las especies de líquenes más abundantes en el área de estudio son *Hypogymnia tubulosa*, *H. physodes*, *Parmelia caperata*, *Usnea florida* y *Evernia prunastri*.

Para calcular la superficie media de troncos y de ramas gruesas (mayores de 5 cm de diámetro) se midieron el diámetro del tronco en la base y la altura de 10 robles y 10 hayas, considerados modales. En cada árbol además se contó el número de ramas que salían del tronco y que tuviesen más de 5 cm de diámetro. En cada una de estas ramas se estimaron su diámetro al salir del tronco y la longitud hasta alcanzar los 5 cm de diámetro. Las estimas de altura de los árboles y las correspondientes a las ramas se efectuaron visualmente previo entrenamiento con ramas caídas en el suelo debido a vendavales. Aunque estas estimas no son exactas mantienen la precisión necesaria para ilustrar diferencias generales entre las dos especies de árboles (todas fueron efectuadas por una misma persona para evitar sesgos interpersonales). El diámetro del tronco en la base se midió con una cinta métrica. Las superficies del tronco y cada rama se calcularon mediante su aproximación a un cono truncado (corte efectuado a 5 cm de diámetro). Después de calcular la superficie del tronco y ramas gruesas para cada árbol, se multiplicaron dichas superficies por una constante de rugosidad de la corteza. La rugosidad de la corteza se midió en el tronco a la altura del pecho utilizando un hilo fino al que se le hacía pasar por todos los entrantes e intersticios de la corteza. El perímetro obtenido por este procedimiento se dividió por la circunferencia del tronco medida con una cinta métrica sin considerar las rugosidades. Este procedimiento se llevó a cabo con tres robles y tres hayas. Los valores medios de rugosidad fueron 1,152 para el roble y 1,006 para el haya. La superficie media modal para los troncos de robles fue de 14,6 m² y la de las hayas 14 m². La superficie de ramas gruesas fue de 7,9 m² por roble y 8 m² por haya. La superficie sumada de estos dos sustratos es muy similar en ambas especies de árboles (roble: 22 m², haya: 22,5 m²).

Considerando la superficie de tronco y ramas mayores de 5 cm de diámetro y la cobertura de líquen-musgo en cada tipo de árbol, se obtiene que la cobertura media ponderada de líquen-musgo en el tronco y ramas gruesas del haya es el 28,6 % y en el roble 70,5 %.

Para estimar la disponibilidad relativa de artrópodos se contó durante un período fijo de 2 minutos la cantidad de artrópodos mayores de 1 mm de longitud observados sobre una superficie aproximada de 25 × 25 cm². Todos los conteos se efectuaron en troncos a una altura de 0,5 a 1,7 m. Se han distinguido tres sustratos: corteza de haya, corteza de roble y masas de líquen-musgo (sin distinguir entre las dos especies de árboles debido a la semejanza de su flora muscícola-liquénica). La disponibilidad de artrópodos (fundamentalmente arañas, coleópteros, huevos y larvas) es muy superior en líquenes-musgo

($\bar{x} = 4,7$ artrópodos/muestra, $s = 4,97$, $n = 105$) que en la corteza del roble sin estas plantas epífitas ($\bar{x} = 1,0$, $s = 1,41$, $n = 50$), y en éstas mayor que en la corteza desnuda del haya ($\bar{x} = 0,5$, $s = 0,71$, $n = 50$); todas estas diferencias son significativas a $p < 0,05$ (test de la t). El tamaño medio de los artrópodos mayores de 1 mm (medidos con una precisión de 1 mm) sigue el siguiente orden: líquenes musgo ($\bar{x} = 2,8$, $s = 2,13$, $n = 499$) \sim corteza de roble ($\bar{x} = 2,4$, $s = 1,56$, $n = 56$) $>>$ corteza de haya ($\bar{x} = 1,3$, $s = 0,76$, $n = 37$).

Considerando la superficie de tronco y ramas gruesas, la cobertura de los diferentes sustratos (cortezas, líquen-musgo) y el índice de biomasa de artrópodos por muestra (considerando los artrópodos como un elipsoide; líquen-musgo = $24 \text{ mm}^3/\text{muestra}$, corteza de roble = $3,2 \text{ mm}^3/\text{muestra}$, corteza de haya = $0,3 \text{ mm}^3/\text{muestra}$) se obtiene que un roble tiene aproximadamente 2,6 veces más alimento que un haya. Índice de biomasa:

$$\text{Haya} = [(22 \text{ m}^2 \cdot 28,6 \% \text{ líquen-musgo} \cdot 24 \text{ mm}^3/\text{muestra}) + (22 \text{ m}^2 \cdot 71,4 \% \text{ corteza} \cdot 0,3 \text{ mm}^3/\text{muestra})]/100 = 155,7$$

$$\text{Roble} = [(22,5 \text{ m}^2 \cdot 70,5 \% \text{ líquen-musgo} \cdot 24 \text{ mm}^3/\text{muestra}) + (22,5 \text{ m}^2 \cdot 29,5 \% \text{ corteza} \cdot 3,2 \text{ mm}^3/\text{muestra})]/100 = 401,9$$

$$\text{Roble : Haya} = 2,6.$$

El uso del espacio (especies de árboles y sustratos: líquenes-musgo y corteza) se muestreó a intervalos de 30 segundos, no tomando más de seis muestras por individuo ni más de tres por árbol (CARRASCAL, 1983; MORRISON, 1984). El tiempo de estancia en los árboles se midió con una precisión de un segundo utilizando un cronómetro digital; las distancias voladas entre árboles se estimaron visualmente previo entrenamiento. Para cada individuo se tomó un máximo de cinco tiempos y distancias (número medio de observaciones por individuo y día: 2-3). El comportamiento de búsqueda del alimento se estudió anotando el comportamiento de los individuos en una grabadora portátil, transcribiendo posteriormente el contenido de las cintas. Tan sólo se consideraron las observaciones de más de 20 segundos de duración. Las pautas definidas han sido saltar y picotear sobre sustrato. Aunque no se pudo establecer si el animal comía cada vez que picoteaba, se presupone que el picoteo y la ingestión de alimento están directamente relacionados.

Los tests utilizados han sido el de la t de Student para medias, el de la t para porcentajes y el coeficiente de correlación de Pearson. Los datos fueron transformados previamente al empleo de los tests (SOKAL y ROHLF, 1979).

RESULTADOS

El tiempo medio de estancia en los árboles es 91,4 segundos ($s = 96,2$, $n = 50$). La distancia media de vuelo entre árboles es 16,6 m ($s = 12,6$, $n = 52$). Ambas variables no están correlacionadas significativamente (considerando el

logaritmo de la distancia volada): $r=0,116$, $n=51$, $p>0,2$. Asumiendo una velocidad media de vuelo de 11 m/s (datos inéditos), se obtiene que *C. brachydactyla* pasa el 1,6% de su tiempo diurno de actividad en vuelo. La distancia media volada entre árboles es significativamente superior a la distancia entre árboles en el bosque (8,6 m, ver Material y Métodos; $p<0,001$ en el test de la t).

Los tiempos de estancia en robles y hayas no difieren significativamente, siendo muy similares ($p>0,1$ en el test de la t). Otro tanto ocurre al comparar las distancias voladas para alcanzar los robles y las hayas ($p>0,1$ en el test de la t). La distancia volada al desplazarse entre dos hayas consecutivas es un 52% mayor que la distancia entre hayas en el bosque (14,9 m vs 9,8 m; $p<0,05$ en el test de la t); la distancia volada entre dos robles es significativamente igual a la que cabría esperar por azar (18 m vs 17,9 m; $p>0,95$ en el test de la t). Esto es, *C. brachydactyla* minimiza la distancia de desplazamiento entre robles (parches de mayor calidad trófica), mientras que al volar entre hayas pasa junto a algunas sin utilizarlas (ver tabla 1). El tiempo de estancia en el árbol no se correlaciona significativamente con el logaritmo de la distancia volada previamente a ser alcanzado, ni en el roble ($r=0,112$, $n=21$, $p>0,2$) ni en el haya ($r=0,072$, $n=30$, $p>0,2$).

La tasa de picoteo no difiere significativamente entre robles y hayas ($p>0,8$ en el test de la t). Sin embargo, la tasa de picoteo sobre las cortezas no cubiertas por líquenes y musgo es mayor en el roble que en el haya (test de la t, $p<0,001$; ver tabla 1). La tasa de picoteo sobre liquen-musgo es mayor que en

TABLA 1

Parámetros descriptivos de la búsqueda del alimento de *Certhia brachydactyla*.
[Behavioural parameters of *Certhia brachydactyla* foraging in a mixed deciduous forest.]

	<i>Quercus</i>			<i>Fagus</i>		
	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n
Tiempo de estancia (seg.) <i>Residence time (sec.)</i>	98,9	110,4	23	86,8	87,6	37
Distancia para alcanzar un... (m) <i>Travel distance to... (m)</i>	19,8	14,5	24	14,5	11,0	38
Distancia volada entre (m) <i>Travel distance between (m)</i>	18,0	15,2	19	14,9	11,4	33
Picoteos/10 seg. <i>Pecks/10 sec</i>	3,2	1,7	32	3,4	2,2	25
Picoteos en cortezas/10 seg <i>Pecks on bare bark/10 sec</i>	1,4	1,5	32	0,2	0,6	25
Saltos/10 seg <i>Hops/10 sec</i>	8,6	2,7	32	10,2	2,9	25

las cortezas no cubiertas por estas plantas epífitas (ver diferencias entre la tasa global y sobre las cortezas en la tabla 1). La igualdad en la tasa de picoteo entre roble y haya es conseguida elevando la tasa de búsqueda del alimento en el haya (saltos/10 seg; ver tabla 1); la tasa de búsqueda (esto es, el costo de búsqueda) es un 18,6% superior en el haya que en el roble ($p < 0,05$ en el test de la t).

Estudiando en detalle el comportamiento de *C. brachydactyla* dentro del árbol, se obtiene que concentra su actividad trófica en los líquenes y musgo (ver fig. 1). El porcentaje de tiempo que pasa en este sustrato es superior al que cabría esperar, teniendo en cuenta su disponibilidad, en el haya ($p < 0,001$ en el test de la t para porcentajes). En el roble estas plantas epífitas son empleadas en una proporción similar a su disponibilidad ($p > 0,1$ en el test de la t para proporciones; ver fig. 1). A pesar de la gran diferencia en la cobertura de líquenes y musgo en el tronco y ramas gruesas de los robles y las hayas (ver Material y Métodos), los porcentajes de uso de estas plantas epífitas no difieren (test de la t para porcentajes, $p > 0,2$) entre las dos especies de árboles (ver fig. 1).

Si se supone que *C. brachydactyla* distribuye su esfuerzo de búsqueda del alimento en los robles y hayas de acuerdo a su contenido en alimento y a los costos y beneficios asociados a su explotación, la proporción de uso de estos dos tipos de árboles debería venir dada por:

$$(\% F \cdot daF) / cbF : (\% Q \cdot daQ) / cbQ$$

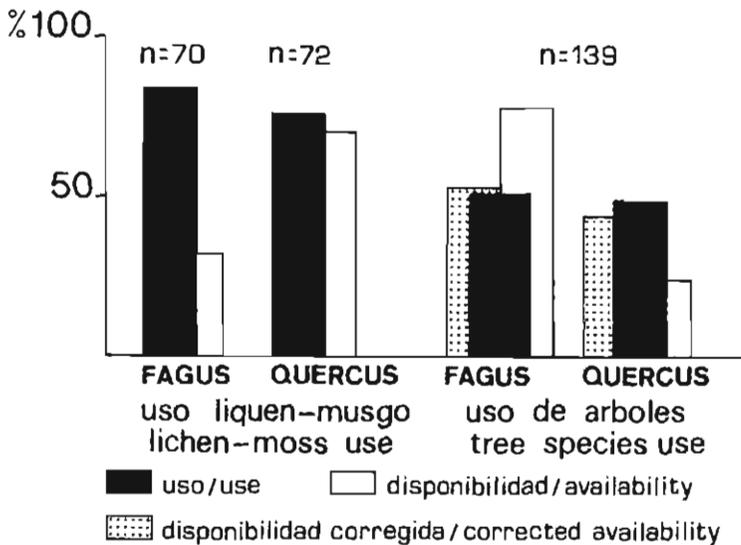


FIG. 1.—Porcentajes de uso de líquenes-musgo y de especies arbóreas.
[Percentual use of lichen-moss and tree species. For more details see text.]

donde % F y % Q son los porcentajes de árboles (F : hayas, Q : robles) en el bosque, da la disponibilidad de alimento ($daQ/daF=2,6$) y cb los costos de búsqueda (cbF es un 18,6 % superior que cbQ ; ver saltos/10 seg más arriba). La proporción esperada sería 52 % haya y 48 % roble. No se han introducido en la relación anterior los beneficios brutos en la búsqueda del alimento ya que la tasa de picoteo no difiere significativamente entre roble y haya (ver más arriba).

Aunque si existe una diferencia altamente significativa entre la intensidad de uso del haya (esto es, porcentaje de observaciones a intervalos de 30 segundos en esta especie de árbol) y el porcentaje de hayas en el bosque ($p < 0,001$ en el test de la t para proporciones; ver fig. 1), esta diferencia desaparece al comparar el porcentaje de uso del haya con el que cabría esperar de acuerdo con la disponibilidad de alimento y los costos de búsqueda asociados (50,4 % vs 52 %; $p > 0,5$ en el test de la t para porcentajes; ver fig. 1).

DISCUSIÓN

C. brachyductyla usa el espacio durante el invierno de acuerdo con las condiciones de disponibilidad trófica en el medio (véase, por ejemplo, NILSSON, 1972; NEWTON, 1980; HERRERA, 1981 y GOSS-CUSTARD, 1983, 1985, para resultados similares en otros grupos de aves). Así selecciona positivamente el sustrato y la especie de árbol con mayor cantidad de alimento (líquenes-musgo y robles). En el caso de los sustratos esto es apoyado por la mayor tasa de ingestión sobre líquen-musgo que sobre cortezas y sobre la corteza del roble que sobre la del haya. El hecho de que la tasa de ingestión no difiera entre el roble y el haya no indica que la rentabilidad del roble y del haya sean similares. Además de la ingestión hay que considerar el costo asociado a la búsqueda del alimento (PYKE, 1984); ya que este costo es mayor en el haya que en el roble, el balance beneficio/costo es mayor en el roble. En resumen, *C. brachyductyla* no rastrea la disponibilidad numérica del arbolado, sino la disponibilidad de alimento en relación con las expectativas de su obtención y costos asociados en su búsqueda. Estos resultados confirman lo encontrado en otros trabajos, en los que la rentabilidad real en términos de energía ganada por unidad de tiempo tiene éxito explicando el patrón de uso del hábitat en vertebrados (véase, por ejemplo, WERNER *et al.*, 1981; revisión de GOSS-CUSTARD, 1984; BENKMAN, 1987).

El patrón observado de selección del parche con mayor cantidad de alimento es congruente con la hipótesis de uso óptimo de parche (MORSE, 1980; PYKE, 1984), según la cual *C. brachyductyla* buscaría el alimento de acuerdo con la maximización de la tasa de ingestión. No obstante, no se cumple la predicción del uso exclusivo del parche de mayor calidad (el roble en esta ocasión). La solución a este desajuste entre predicciones del modelo y resultados obtenidos estriba en dos hechos principales. En primer lugar, los

robles y las hayas presentan una elevada heterogeneidad intraparche, con lo cual el alimento se concentra en subparches (liquen-musgo) dentro de los árboles. Debido a la concentración de la actividad de búsqueda del alimento en líquenes-musgo, *C. brachydactyla* es más selectivo en el parche de peor calidad (hayas). La selección de hayas con una elevada cobertura de estas plantas epífitas origina un patrón de explotación del arbolado muy similar en los dos tipos de árboles (similar tiempo de estancia y tasa de ingestión). En segundo lugar, la selección parcial y no absoluta por el parche de mayor calidad (roble) puede entenderse como consecuencia de encuentros simultáneos y no secuenciales del agateador con los árboles del bosque. Así puede ser más rentable volar menos distancia desde un roble a un haya cercana de peor calidad que a un roble más alejado, como consecuencia de una reducción en el gasto de viaje (ENGEN y STENSETH, 1984).

La ausencia de correlación entre tiempo de estancia y distancia para llegar al parche, implica que el agateador no puede identificar a distancia la calidad del parche que va a explotar, y por tanto su tiempo de estancia, alterándose la asociación general predicha por los modelos de optimización entre tiempos de residencia y viaje (ver KREBS y MCCLEERY, 1984). Este resultado no concuerda con el obtenido de modo experimental por COWIE (1977) con *Parus major*, en donde la calidad del parche era homogénea y la distancia entre parches era fija en cada ensayo pero variaba entre experimentos. Esta ausencia de relación puede explicarse en función de la elevada varianza en la calidad trófica de los parches (árboles). Por este motivo, el tiempo de estancia en un parche no parece tener en cuenta el balance costo-beneficio entre esfuerzo de viaje y tiempo de estancia debido a la aleatoriedad del ambiente.

La minimización del vuelo (la actividad energéticamente más costosa en pequeños passeriformes; GOLDSTEIN, 1988) se pone claramente de manifiesto al considerar el uso del roble. Sólo en el caso del parche subóptimo de una gran variabilidad (haya; ver Material y Métodos) sería rentable volar entre los árboles más pobres en alimento seleccionando aquellos de mayor calidad. De este modo se evita la explotación secuencial y aleatoria de todas las hayas reduciendo pérdidas de tiempo en la búsqueda del alimento. Este comportamiento de minimización de gastos y rastreo de las condiciones de disponibilidad de alimento es congruente con la alta tasa de mantenimiento metabólico y requerimientos energéticos de los pequeños passeriformes forestales durante el invierno (véase, por ejemplo, MORENO *et al.*, 1988 para tres especies de páridos).

La selección de especies arbóreas por aves insectívoras se ha explicado atendiendo a la disponibilidad de alimento y a las características estructurales de los árboles que imponen limitaciones a la locomoción (FRANZREB, 1978; HOLMES y ROBINSON, 1981; SABO Y HOLMES, 1983; ROBINSON y HOLMES, 1984; AIROLA y BARRETT, 1985; HOLMES y SCHULZ, 1988). La estrecha asociación entre uso de robles y hayas y su contenido en alimento apoya la influencia de la disponibilidad de alimento.

La relación entre aves y líquenes es un fenómeno bastante desconocido (ver sin embargo HAFTORN, 1956, y vagas referencias en NILSSON y ALERSTAM, 1976 y RICHARDSON y YOUNG, 1977). Las masas de líquenes y musgo al proporcionar mayor refugio (frente a la depredación y condiciones ambientales adversas) a numerosos artrópodos y sus puestas (véase, por ejemplo, GERSON y SEAWARD, 1979; ANDRE, 1983, 1985; SOCHTING y GJELSTRUP, 1985), son los principales responsables de la mayor disponibilidad de presas. Por tanto, la selección del roble por *C. brachydactyla* se manifiesta indirectamente a través de la presencia de plantas epífitas que constituyen su principal sustrato de alimentación.

AGRADECIMIENTOS

Pepe Díaz revisó el manuscrito original y nos ayudó con la traducción al inglés. Emilia Pangua identificó las muestras de líquenes. Juan Moreno, Juan Amat y un revisor anónimo aportaron provechosas sugerencias que han contribuido a una mejora sustancial del trabajo. Este artículo es una contribución al proyecto «Distribución y Biología de los Vertebrados Forestales Ibéricos», financiado por la Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología (proyecto PB86-0006-002).

RESUMEN

Se ha analizado el comportamiento de búsqueda del alimento de *Certhia brachydactyla* durante el invierno en un bosque mixto compuesto por dos especies de árboles con diferente disponibilidad de alimento : roble (alta), haya (baja).

A pesar de la distinta disponibilidad de alimento en las dos especies de árboles, el tiempo de estancia, la distancia volada para alcanzarlos y la tasa de ingestión no difieren significativamente. Esta semejanza en el comportamiento de búsqueda del alimento se consigue concentrando la actividad de búsqueda en el sustrato con mayor disponibilidad (liquen-musgo). No obstante, la velocidad de desplazamiento es mayor en el haya que en el roble, debido a la necesidad de recorrer la mayor superficie de cortezas improductivas del haya en menor tiempo. *Certhia brachydactyla* minimiza la distancia volada al desplazarse entre los robles.

La intensidad de uso de hayas y robles no difiere significativamente de la que cabría esperar teniendo en cuenta la disponibilidad de las dos especies en el bosque, su contenido en alimento y el costo de desplazamiento dentro del árbol.

PALABRAS CLAVE: *Certhia brachydactyla*, comportamiento de forrajeo; especies arbóreas; invierno; modelos de optimización.

SUMMARY

Foraging behaviour and tree species selection in Certhia brachydactyla during winter

The winter foraging behaviour of *Certhia brachydactyla* was studied at a mixed forest including two tree species which differed in the amount of food available to the brown tree-creepers: oaks had high food availability, whereas beeches had relatively lower food availability.

Despite this difference in food availability, there were no significant differences between both tree species in the residence times, intake (pecking) rates or distances flown to reach them. The observed similarity of foraging behaviour is seemingly attained by concentrating the searching

activity on the substrate with highest food availability (lichen and moss patches). Nevertheless, travelling speed (hopping rate) is higher on beeches, since the birds are obligated to go across the unproductive bare trunk surfaces (which account for a larger proportion of the total tree surface in the case of beeches) in the shortest possible time. In addition, brown treecreepers tend to minimize the distance flown from one oak to another.

The observed utilization of beeches and oaks does not differ significantly from the one that would be expected taking into account the densities of both types of trees, their respective values of food availability and the travelling costs within each tree species.

KEY WORDS: *Certhia brachydactyla*; optimal foraging; tree species selection; winter.

BIBLIOGRAFIA

- AIROLA, D. A. y R. H. BARRETT (1985). Foraging and habitat relationships of insect-gleaning birds in a Sierra Nevada mixed-conifer forest. *Condor*, 87: 205-216.
- ANDRE, H. M. (1983). Notes on the ecology of corticolous epiphyte dwellers. 2. Collembola. *Pedobiologia*, 25: 271-278.
- (1985). Associations between corticolous microarthropod communities and epiphytic cover bark. *Holarct. Ecol.*, 8: 113-119.
- BARNARD, C. J. (1983). *Animal Behaviour. Ecology and Evolution*. Croom Helm, Londres.
- BENKMAN, C. W. (1987). Food profitability and the foraging ecology of crossbills. *Ecol. Monogr.*, 57: 251-267.
- CAPEEN, D. E. (ed.) (1981). *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. USDA Forest Service. General Technical Report RM-87.
- CARRASCAL, L. M. (1983). Análisis comparativo de cinco sistemas de muestreo del uso del espacio en aves forestales. *Ardeola*, 30: 45-55.
- (1985). Selección del hábitat en un grupo de aves forestales del norte de la Península Ibérica: importancia de la estructura de la vegetación y competencia interespecífica. *Doñana Acta Vertebrata*, 12: 75-92.
- (1987). *Relaciones entre avifauna y estructura de la vegetación en el País Vasco atlántico*. Tesis Doctoral, Univ. Complutense, Madrid.
- CARRASCAL, L. M. y J. L. TELLERÍA (1985). Estudio multidimensional del uso del espacio en un grupo de aves insectívoras forestales durante el invierno. *Ardeola*, 32: 95-113.
- COWIE, R. J. (1977). Optimal foraging in great tits *Parus major*. *Nature*, 268: 137-139.
- DEMENTIEV, G. y N. A. GLADKOV (1967). *The Birds of the Soviet Union*. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalén.
- EENGEN, S. y N. C. STENSETH (1984). A general version of optimal foraging theory: the effect of simultaneous encounters. *Theor. Popul. Biol.*, 26: 192-204.
- FRANZREB, K. E. (1978). Tree species used by birds in logged and unlogged mixed coniferous forest. *Wilson Bull.*, 90: 221-238.
- GERSON, U. y M. R. D. SEAWARD (1979). Lichen-invertebrate associations. En M. R. D. SEAWARD (Ed.): *Lichen Ecology*, pp. 69-119. Acad. Press, Londres.
- GLUESING, E. A. y D. M. FIELD (1986). Limitations of existing food-habit studies in modeling wildlife-habitat relationships. En J. VERNER, M. L. MORRISON y C. J. RALPH (Eds.): *Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*, pp. 251-253. Univ. Wisconsin Press, Madison.
- GOLDSTEIN, D. L. (1988). Estimates of daily energy expenditure in birds: the time-energy budget as an integrator of laboratory and field studies. *Amer. Zool.*, 28:829-844.
- GOSS-CUSTARD, J. D. (1983). Spatial and seasonal variations in the food supply of waders *Charadrii* wintering in the British Isles. *Proc. Third Nordic Congr. Ornithol.*, 1981: 85-96.
- (1984). Intake rates and food supply in migrating and wintering shorebirds. En J. BURGER, B. L. OLLA (Eds.): *Shorebirds: Migration and Foraging Behavior*, pp. 233-270. Plenum Publishing Corporation.

- (1985). Foraging behaviour of wading birds and the carrying capacity of estuaries. En R. M. SIBLY, R. H. SMITH (Eds.): *Behavioural Ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour*, pp. 169-188. Blackwell, Oxford.
- HAFTORN, S. (1956). Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Parts II and III. *Det Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr.*, nºs 2 y 3.
- HAILS, C. J. (1979). A comparison of flight energetics in hirundines and other birds. *Comparative Biochemistry and Physiology A.*, 63: 581-585.
- HERRERA, C. M. (1981). Organización temporal de las comunidades de aves. *Doñana, Acta Vertebrata*, 8: 79-101.
- HOLMES, R. T. y R. K. ROBINSON (1981). Tree species preferences of foraging insectivorous birds in northern hardwoods forest. *Oecologia*, 48: 31-35.
- HOLMES, R. T. y J. C. SCHULTZ (1988). Food availability for forest birds: effects of prey distribution and abundance on bird foraging. *Can. J. Zool.*, 66: 720-728.
- JAMES, F. C. (1971). Ordinations of habitat relations among breeding birds. *Wilson Bull.*, 83: 217-236.
- JAMES, F. C. y C. E. MACCULLOCH (1985). Data analysis and the design of experiments. En R. F. JOHNSTON (Ed.): *Current Ornithology* 2, pp. 1-63. Plenum Press, Nueva York.
- KREBS, J. R. y R. H. MCCLEERY (1984). Optimization in behavioural ecology. En J. R. KREBS y N. B. DAVIES (Eds.): *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, pp. 91-121. Blackwell, Oxford.
- MACARTHUR, R. H. y R. W. MACARTHUR (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42: 594-598.
- MORENO, J.; A. CARLSON y R. V. ALATALO (1988). Winter energetics of coniferous forest tits *Paridae* in the north: the implications of body size. *Functional Ecol.*, 2: 163-170.
- MORRISON, M. L. (1984). Influence of sample size and sampling design on analysis of avian foraging behavior. *Condor*, 86: 146-150.
- MORSE, D. H. (1980). *Behavioral Mechanisms in Ecology*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- NEWTON, I. (1980). The role of food in limiting bird numbers. *Ardea*, 68: 11-30.
- NILSSON, L. (1972). Habitat selection, food choice, and feeding habits of diving ducks in coastal waters of South Sweden during the non-breeding season. *Ornis Scand.*, 3: 55-78.
- NILSSON, S. G. y T. ALERSTAM (1976). Resource division among birds in North Finnish coniferous forest in autumn. *Ornis Fennica*, 53: 15-27.
- PYKE, G. H. (1984). Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 523-575.
- PYKE, G. H.; H. R. PULLIAM y E. L. CHARNOV (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*, 52: 137-154.
- RICE, J.; B. ANDERSON y R. D. OHMART (1984). Comparison of the importance of different habitat attributes to avian community organization. *J. Wildl. Manage.*, 48: 895-911.
- RICHARDSON, D. H. S., C. M. YOUNG (1977). Lichens and Vertebrates. En M. R. D. SEAWARD (Ed.): *Lichen Ecology*, pp. 121-144. Academic Press, Londres.
- ROBINSON, S. K., y R. T. HOLMES (1984). Effects of plant species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds. *Auk*, 101: 672-685.
- ROSENZWEIG, M. L. (1985). Some theoretical aspects of habitat selection. En M. L. CODY (Ed.): *Habitat selection in birds*, pp. 517-540. Academic Press, Orlando.
- ROTENBERRY, J. (1985). The role of habitat in avian community composition: physiognomy or floristics? *Oecologia*, 67: 213-217.
- ROTH, R. R. (1976). Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology*, 57: 773-782.
- SABO, S. R., y R. T. HOLMES (1983). Foraging niches and structure of forest bird communities in contrasting montane habitats. *Condor*, 85: 121-138.
- SOCHTING, y GJELSTRUP (1985). Lichen communities and the associated fauna on a rocky sea-shore on Bornholm in the Baltic. *Holarct. Ecol.*, 8: 66-75.
- SCHOENER, T. W. (1971). The theory of foraging strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2: 369-404.
- SHERRY, T. W., y R. T. HOLMES (1985). Dispersion patterns and habitat responses of birds in Northern Hardwoods forests. En M. L. CODY (Ed.). *Habitat selection in birds*, pp. 293-309. Academic Press, Orlando.

- SOKAL, R. R., y F. J. ROHLF (1979). *Biometria*. H. Blume Ed., Madrid.
- TATNER, P., y D. M. BRYANT (1986). Flight cost of small passerine measured using doubly labeled water: implications for energetic studies. *Auk*, 103: 169-180.
- VERNER, J.; M. L. MORRISON y C. J. RALPH (1986). *Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. Univ Wisconsin Press, Madison.
- WERNER, E. E.; G. G. MITTELBACH y D. J. HALL (1981). The role of foraging profitability and experience in habitat use by the bluegill sunfish. *Ecology*, 62: 116-125.
- WIENS, J. A., y J. T. ROTENBERRY (1981). Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecol. Monogr.*, 51: 21-41.
- WILSON, M. F. (1974). Avian community organization and habitat structure. *Ecology*, 55: 1017-1029.
- WITHERBY, H. F. (1965). *The handbook of British Birds*. Witherby H. F. & G. Ltd., Londres.

[Recibido: 17.2.89]