

INFLUENCIA DEL VIENTO EN EL COMPORTAMIENTO DE BÚSQUEDA DEL ALIMENTO EN UN GRUPO DE AVES INSECTÍVORAS FORESTALES.

L.M. CARRASCAL

Carrascal, L.M., 1986. Influencia del viento en el comportamiento de búsqueda del alimento en un grupo de aves insectívoras forestales. *Misc. Zool.*, 10: 277-285.

Influence of wind on the foraging behaviour of a guild of arboreal insectivorous birds.— This work was carried away in a subalpine coniferous forest in Central Spain. Wind shifts the birds to the soil and to the lower and inner parts of the pine. Analyzing the use of space by means of Principal Component Analysis it has been found that species change more in the vertical axis of the forest (heights and soil; PC2) than on the horizontal component of the tree (trunk vs. foliage; PC1). The situation of species in PC1 and PC2 without wind explains the 97,4% of the shifts observed ($r = 0,987$, $p < 0,05$), although the situation in the vertical axis of the pine is the main responsible of these changes. The higher and outer the position of species in the tree without wind is, the bigger the shifts are.

Key words: Foraging shifts, Insectivorous birds, Multivariate analysis, Niche width, Overlap, Wind.

(Rebut: 10-IX-85)

Luis M. Carrascal, Cátedra de Zoología (Vertebrados), Fac. de Biología, Univ. Complutense, 28040 Madrid, España.

INTRODUCCIÓN

A pesar de los numerosos estudios sobre el uso del espacio en aves forestales, todavía son escasos los que analizan la influencia de los cuatro factores físicos ambientales principales (temperatura del aire, radiación solar, humedad y velocidad del viento; PORTER & GATES, 1969) que determinan el espacio vital de estos organismos (GRUBB, 1975, 1977, 1978; ALATALO & ALATALO, 1979; ALATALO, 1982a; COLLINS & BRIFFA, 1983; CARRASCAL, 1984).

Respecto a la influencia que ejerce el viento en el comportamiento de búsqueda del alimento hay que destacar los trabajos efectuados con charranes (BENGTSON, 1966; DUNN, 1973; TAYLOR, 1983), limícolas (EVANS, 1976; GOSS-CUSTARD, 1976; WISHART & SEALY, 1980; DUGAN et al., 1981 y PIENKOWSKI, 1983 entre otros), Cernícalo vulgar (VILLA-

GE, 1983) y paseriformes forestales (GRUBB, 1975, 1978). Todos estos estudios han puesto de manifiesto cambios en el uso del espacio (métodos de búsqueda y captura del alimento, porciones del medio utilizadas) y una disminución en las tasas de intentos de capturas al aumentar la velocidad del viento, lo cual ha sido interpretado en el sentido de que el viento actúa negativamente sobre las aves, ya que provoca una utilización menos eficiente de los recursos, dificultando por tanto la captura del alimento.

En este trabajo se analizará la influencia del viento sobre el uso del espacio en un grupo de aves forestales que buscan el alimento fundamentalmente en los árboles, tratando de contestar a las siguientes cuestiones:

— ¿son los desplazamientos de la misma magnitud en todas las especies?, ¿en qué ejes del nicho se dan los mayores?

— ¿qué hechos determinan la magnitud de tales cambios?

MATERIAL Y MÉTODOS

El área de estudio se sitúa en un bosque subalpino de *Pinus sylvestris* a 1700-1850 m.s.n.m. en la vertiente septentrional de la Sierra de Guadarrama en las cercanías del monte Siete Picos (40° 40' N 4° 08' W). El pinar estudiado, sometido a explotación forestal (entre-saca de árboles muy grandes por rotación en turno largo), está constituido por pinos de más de 150 años. La altura media del arbolado es de 18 m, la densidad unos 200 pinos/ha y la cobertura de arbustos (*Juniperus communis nana* fundamentalmente) un 5% (ver CARRASCAL, 1984, para más detalles). Los muestreos se llevaron a cabo entre el 26 de agosto y el 20 de octubre de 1983.

De todas las especies presentes en el bosque en estas fechas, se han considerado las pertenecientes al gremio (ROOT, 1967) de los rebucadores superficiales de los árboles (CARRASCAL, 1984): *Regulus regulus*, *Parus ater*, *P. cristatus*, *Certhia brachydactyla* y *Sitta europaea*.

El uso del espacio se estudió tomando muestras a intervalos de 30 segundos (véase CARRASCAL, 1983 y MORRISON, 1984, para un análisis de las ventajas de este sistema de toma de datos). El número de muestras por

individuo nunca fue superior a seis, considerándose un máximo de tres por ave y árbol. El espacio se compartimentó en siete sustratos (suelo, arbustos, aire, tronco, ramas de más de 1 cm de Ø, ramas con menos de 1 cm de Ø desprovistas de acículas) y cinco alturas dentro del pino (a intervalos de 4 m). Los datos de cada especie se agruparon en tres dimensiones (grupos de categorías): macrosustratos (suelo, arbustos, aire y pino), sustratos del pino (tronco, ramas, ramitas y acículas), alturas (cinco alturas a intervalos de 4 m).

Se han distinguido dos situaciones en relación con la velocidad del viento: viento en calma (velocidad del aire menor de 0,2 m/s) y viento fuerte racheado ($\bar{x} = 2,01$ m/s, $\sigma = 1,49$, $n = 42$). La velocidad del aire se midió con un anemómetro portátil a 2 m sobre el suelo, siguiendo el método utilizado por GRUBB (1975).

En el análisis estadístico de los datos se ha utilizado el test de la G con la corrección de continuidad y el análisis de correlación (SOKAL & ROHLF, 1979; CALVO, 1982).

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 (CALVO, 1982).

Tabla 1. Uso porcentual de Macrosustratos y Sustratos del pino con viento (V) y sin viento (NV), y resultados de los tests de la G comparando ambas distribuciones: n. Número de muestras; S. Suelo; U. Arbustos; A. Aire; P. Pino. T. Tronco; B. Ramas > 1 cm de Ø; TW: Ramas < 1 cm de Ø; N. Acículas; *** p < 0,001; ** p < 0,01; * p < 0,05; ns. No significativa; -. Test no efectuado.

Percentage use of Macrosubstrates (S, U, A, P) and tree parts (T, B, TW, N) with (V) and without (NV) wind, and results of G-tests comparing both distributions: n. Number of records (at 30-s intervals); S. Ground; U. Bushes; A. Air; P. Pine. T. Trunk; B. Branches > 1 cm in Ø; TW: Branches < 1 cm in Ø (twigs); N. Needles; *** p < 0.001; ** p < 0.01; * p < 0.05; ns. Non significant.

Especie		n	S	U	A	P		T	B	TW	N
<i>Parus ater</i>	NV	318	0	4	3	92	***	2	7	28	64
	V	120	30	5	5	60		6	15	35	44
<i>Parus cristatus</i>	NV	83	0	0	0	100	***	0	42	55	3
	V	62	35	0	3	61		0	24	71	23 ^{ns}
<i>Regulus regulus</i>	NV	70	0	0	9	91		0	2	78	20
	V	34	3	9	0	88	ns	0	0	77	23 ^{ns}
<i>Sitta europaea</i>	NV	98	9	0	0	91		48	51	1	0
	V	89	10	0	2	88	ns	78	22	0	0 ^{***}
<i>Certhia brachydactyla</i>	NV	79	1	0	0	99		90	10	0	0
	V	30	0	0	0	100	-	97	0	3	0 ^{ns}

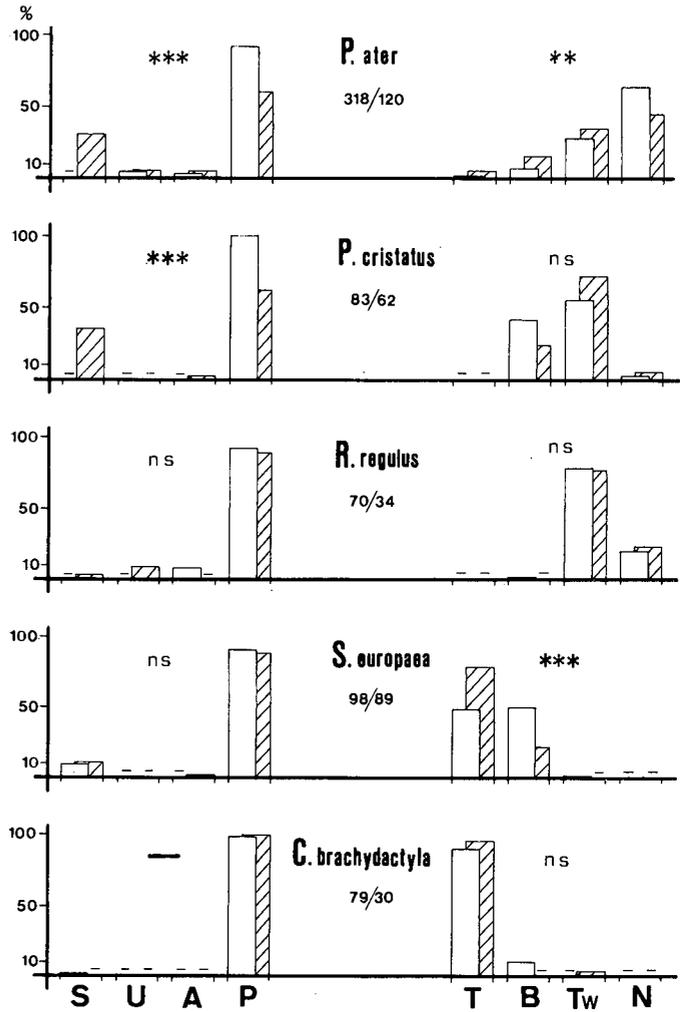


Fig. 1. Uso porcentual de Macrosustratos y Sustratos del Pino con viento (▨) y sin viento (□) y resultados de los tests de la G. Bajo el nombre de las especies el número de muestras sin viento (izquierda) y con viento (derecha). S. Suelo; U. Arbustos; A. Aire; P. Pino. T. Tronco; B. Ramas > 1 cm de Ø; Tw. Ramas < 1 cm de Ø; N. Acículas; ***p < 0,001; **p < 0,01; ns. No significativa; - test no efectuado.

Percentage use macrosubstrates ("Macrosubstratos") and tree parts ("Sustratos del pino") with (▨) and without wind (□) and results of G-tests comparing both distributions. Number of records (\bar{n} 30-s intervals) with (right) and without (left) wind. S. Ground; U. Bushes; A. Air; P. Pine. T. Trunk; B. Branches > 1 cm in Ø; Tw. Branches < 1 cm in Ø; N. Needles. ***p < 0,001; **p < 0,01; ns. Non significant; - not tested.

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 ACPC, ACPCFS y VARI-MAX (L.M. Carrascal). Sólo se han considerado los factores con autovalores > 1.

Con el propósito de obtener la semejanza global en la utilización del espacio, considerando simultáneamente las tres dimensiones, se obtuvieron las distancias euclídeas a partir de la matriz de uso del espacio por las cinco especies en las dos situaciones ambientales, con los datos de cada una de las 13 variables estandarizadas a $\bar{x} = 0$ y $\sigma = 1$.

RESULTADOS

En la tabla 1 (fig. 1) se muestra el uso de macrosustratos y sustratos del pino por las especies en las dos situaciones ambientales, y en la tabla 2 (fig. 2) se dan las distribuciones en alturas dentro del árbol.

Atendiendo a los resultados de los tests de la G se obtiene que *Parus ater* y *P. cristatus* presentan fuertes desplazamientos en el uso de macrosustratos, disminuyendo el empleo del árbol y pasando a utilizar con mayor intensidad el suelo. Por el contrario *R. regulus*, *Sitta europaea* y *Certhia brachyactyla* no manifiestan cambios significativos. Por otro

lado, en lo referente al empleo de los sustratos del pino, *P. ater* se desplaza de las acículas a porciones más internas de la copa del árbol, pasando *S. europaea* a explotar con mayor intensidad los troncos disminuyendo el uso de las ramas gruesas. Las restantes especies no muestran cambios significativos en esta dimensión. Respecto a la distribución en alturas dentro del pino, todas las aves cambian significativamente desplazándose a las porciones más inferiores de los árboles.

Aplicando el análisis de las componentes principales a la matriz de uso del espacio en las dos situaciones ambientales (12 categorías, que excluyen P, por cinco especies en dos condiciones ambientales) se han obtenido cuatro factores que en conjunto explican el 85,7% de la varianza inicial. El primero (PC1) es un factor "situación en el eje horizontal del pino", ya que opone el uso del tronco al de las ramitas y acículas, asociando a estos últimos sustratos el empleo de los arbutos. PC2 constituye un factor "situación en el

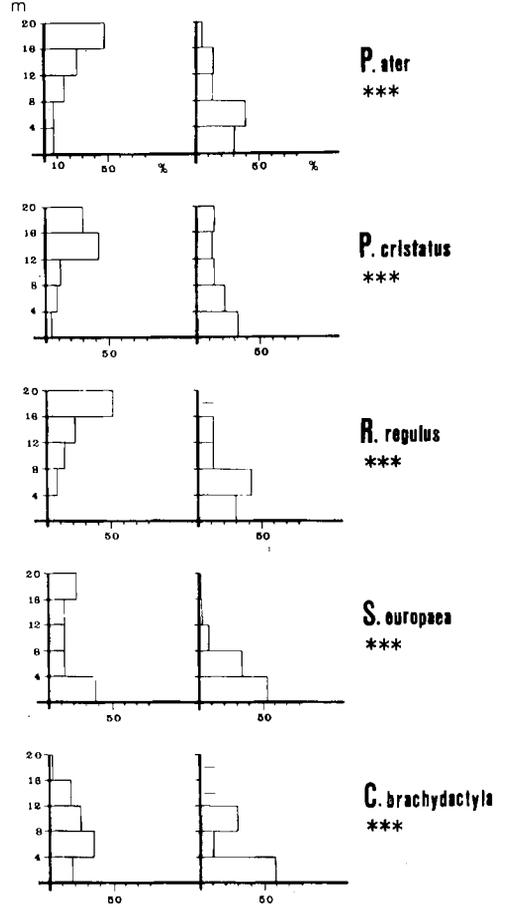


Fig. 2. Uso porcentual de las alturas del pino con (derecha) y sin (izquierda) viento y resultados de los tests de la G comparando ambas distribuciones.

Percentage use of tree heights with (right) and without (left) wind and results of G-tests comparing both distributions.

Tabla 2. Uso porcentual de las alturas del pino con viento (V) y sin viento (NV), y resultados de los tests de la G comparando ambas distribuciones: H1, H2, H3, H4, H5. Intervalos de alturas (0-4 m, 4-8 m, 8-12 m, 12-16 m, más de 16 m).

Percentage use of tree heights with (V) and without (NV) wind, and results of G-tests comparing both distributions: H1, H2, H3, H4, H5. Height intervals (0-4 m, 4-8 m, 8-12 m, 12-16 m, more than 16 m).

Especie		H1	H2	H3	H4	H4	G-test
<i>Parus ater</i>	NV	7	7	15	25	46	p < 0,001
	V	30	39	13	14	4	
<i>Parus cristatus</i>	NV	5	10	13	41	31	p < 0,001
	V	34	23	15	13	15	
<i>Regulus regulus</i>	NV	0	7	13	23	57	p < 0,001
	V	31	44	13	13	0	
<i>Sitta europaea</i>	NV	38	13	13	13	23	p < 0,001
	V	55	34	8	2	1	
<i>Certhia brachydactyla</i>	NV	17	37	27	17	3	p < 0,001
	V	60	10	30	0	0	

eje vertical del pino” que enfrenta el empleo del suelo y las porciones inferiores del árbol a las superiores. Por último, el tercer (PC3) y cuarto (PC4) factor definen el uso de las ramas gruesas y el aire respectivamente (ver tabla 3).

Como ya han indicado algunos autores (CARRASCAL & TELLERÍA, 1985 y referencias allí dadas) estos factores multivariantes proporcionan una aproximación a las componentes que configuran el nicho multidimensional espacial de las especies (en el sentido de Hutchinson, 1957 en PIANKA, 1982). Este hecho permite estudiar analíticamente los cambios en el uso del espacio dentro de los ejes del nicho más importante en este tipo de paseriformes (rebuscadores del follaje arbóreo). Con-

Tabla 3. Resultado del análisis de las componentes principales con los datos del uso del espacio de las cinco especies en las dos situaciones ambientales; se indican las correlaciones entre las variables y los factores significativos a $p < 0,05$: AV, autovalor; % σ^2 . Porcentaje de la varianza explicado por cada factor; H1, H2, H3, H4, H5. Intervalos de alturas (0-4 m, 4-8 m, 8-12 m, 12-16 m, más de 16 m). Ver la tabla 1 para otros símbolos.

Results of Principal Component Analysis (PCA) on the data of foraging behaviour of five species in two weather situations (with and without wind); correlations between each variable (foraging category) and factor at $p < 0.05$ are shown. % σ^2 . Percentage of total variance accounted for by each factor; AV. Eigenvalue; H1, H2, H3, H4, H5. Height intervals (0-4 m, 4-8 m, 8-12 m, 12-16 m, more than 16 m). See table 1 for other symbols.

	PC1	PC2	PC3	PC4
S		0,728		
U	0,645			
A	0,685			0,640
T	-0,787			
B			-0,886	
TW	0,797			
N	0,892			
H1		0,835		
H2		0,732		
H3				
H4		-0,670		
H5		-0,652	-0,670	
AV	3,816	3,103	2,236	1,128
% σ^2	31,802	25,855	18,633	9,399
Σ % σ^2	31,802	57,657	76,290	85,689

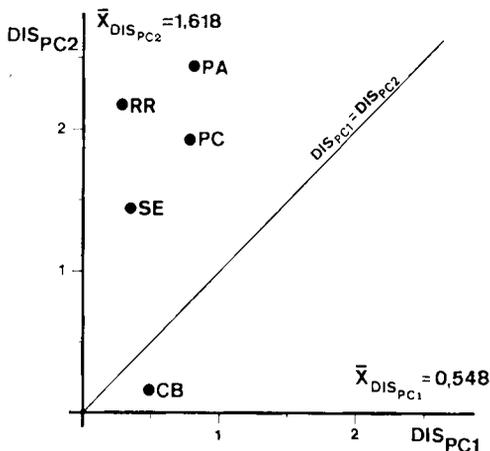


Fig. 3. Distancias euclídeas entre la situación de cada especie con viento y sin viento en PC1 y PC2: RR. *Regulus regulus*; PA. *Parus ater*; PC. *P. cristatus*; SE. *Sitta europaea*; CB. *Certhia brachydactyla*.

Euclidean distances between the situation of every species with and without wind in PC1 and PC2.

siderando el elevado porcentaje de varianza explicado por PC1 y PC2 (57,7%) y su constancia como ejes del nicho en muy diferentes comunidades de aves insectívoras forestales (CARRASCAL & TELLERÍA, 1985), el análisis que a continuación se efectúa se restringe a estos dos factores.

En la tabla 4 pueden verse las diferencias intraespecíficas en el uso del espacio debidas al viento en el eje horizontal (PC1) y vertical (PC2) del pino (medidas mediante la distancia, en cada factor, entre la situación de cada especie con viento y sin viento). *Parus ater*, *R. regulus*, *P. cristatus* y *Sitta europaea* muestran mayores desplazamientos en el eje vertical (alturas) que en el horizontal (sustratos) del pino, mientras que por el contrario *C. brachydactyla* (la especie que con diferencia presenta una utilización del espacio más constante) cambia en mayor medida en el eje horizontal del árbol. Globalmente los desplazamientos en PC1 son mayores que los que se producen en PC2 (ver valores medios de las distancias en la tabla 4) (figs. 3, 4).

En la tabla 3 se muestran las diferencias

Tabla 4. Situación de las especies cuando no hace viento (NV) en PC1 y PC2. Diferencia entre la situación de cada especie, en PC1 (DF1) y PC2 (DF2), con viento y sin viento. DIS. Diferencias globales en el uso del espacio debidas al viento (medidas mediante la distancia euclídea; ver Material y Métodos); \bar{X} . Media.

Situation of the species without wind (NV) in PC1 and PC2. Difference between the position of every species with and without wind in PC1 (DF1) and PC2 (DF2). DIS. Global difference in the use of space caused by wind (euclidean distance; see Material and Methods); \bar{X} . Mean.

Especie	DIS	NV		DF1	DF2
		PC1	PC2		
<i>Parus ater</i>	4,9	0,65	1,25	0,81	2,44
<i>Parus cristatus</i>	5,1	-0,06	1,45	0,78	1,92
<i>Regulus regulus</i>	5,7	0,68	1,48	0,28	2,16
<i>Sitta europaea</i>	3,0	-0,76	0,31	0,35	1,44
<i>Certhia brachydactyla</i>	3,2	-1,35	0,48	0,48	0,16
\bar{X}	-	-	-	0,55	1,62

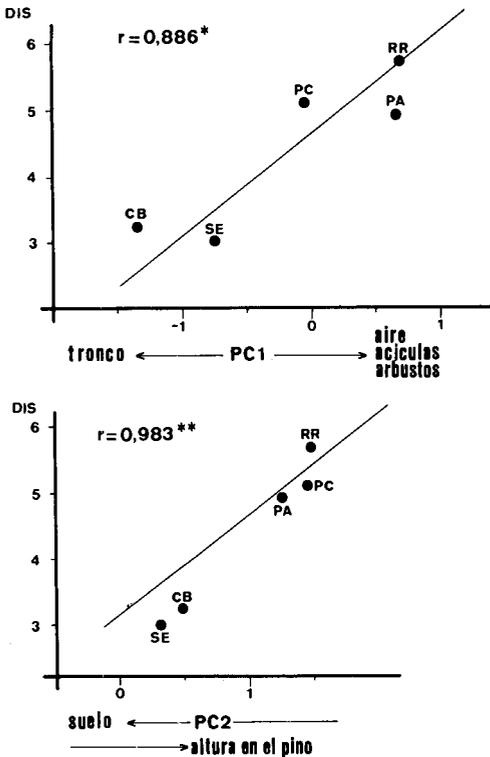


Fig. 4. Relación entre diferencias globales en el uso del espacio debidas al viento y la situación de las especies en PC1 y PC2 sin viento. Véase figura 3 para abreviaciones.

Relationship between global differences in the use of space caused by wind (euclidean distances; see Material y Métodos) and the situation of species in PC1 and PC2 without wind. See figure 3 for species.

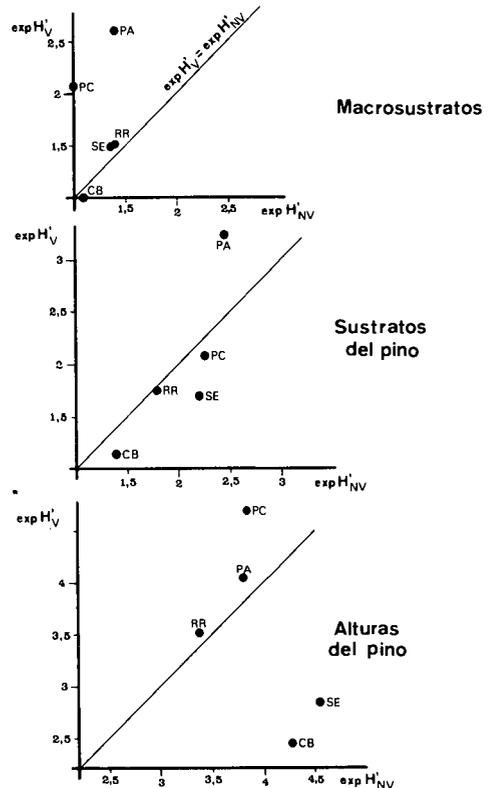


Fig. 5. Amplitud de nicho de las especies con viento ($\exp H_V$) y sin viento ($\exp H_{NV}$). Ver figura 3 para abreviaciones.

Niche breadth of species with wind ($\exp H_V$) and without wind ($\exp H_{NV}$) in the use macrosubstrates, tree parts and tree heights. See figures 1 and 2 for foraging categories of each niche dimension, and figure 3 for species abbreviations.

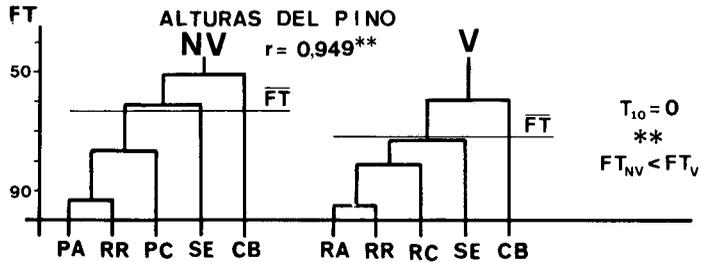
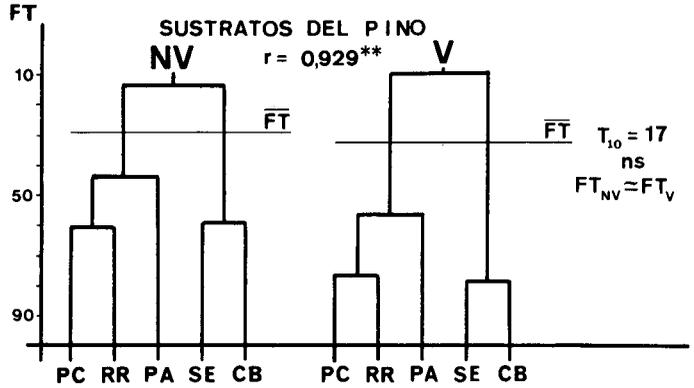
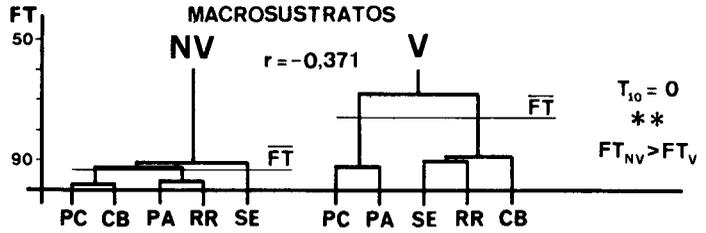


Fig. 6. Dendrogramas de afinidad en el uso del espacio: \overline{FT} . Solapamiento medio; NV. Sin viento; V. Con viento; r. Correlación entre hemimatrices de solapamiento; T_x . Valor de la T de Wilcoxon obtenido al comparar las hemimatrices de solapamiento. Véase figura 3 para abreviaciones.

Dendrograms showing interspecific affinities in the use of space: \overline{FT} . Mean overlap; NV. Without wind; V. With wind; r. Correlation between overlap hemimatrixs ($n=10$ in the three cases); T_x . Value of Wilcoxon T-test obtained on comparing overlap hemimatrixs ($n = 10$ in the three tests). See figure 3 for species abbreviations.

globales en el uso del espacio considerando las tres dimensiones, así como la situación de cada pájaro en los dos primeros factores cuando no hace viento (“uso normal”). Ambas componentes se correlacionan significativamente con las distancias (diferencias en el uso del espacio), de manera que cuanto más utiliza una especie las porciones distales y superiores del pino, mayores desplazamientos presenta (PC1: $r = 0,886$, $p < 0,05$; PC2: $r = 0,983$, $p < 0,01$; $n = 5$ en las dos correlaciones). Efectuando un análisis de correlación parcial se obtiene que la relación entre desplazamientos debidos al viento y situación en PC1 (sustratos) excluyendo el efecto de PC2

(alturas) no es significativa ($r = 0,491$, $n = 5$, ns.). Esto se debe a que, aunque PC1 y PC2 son independientes al considerar las cinco especies están correlacionadas cuando no hace viento ($r = 0,853$, $n = 5$, $p < 0,05$). Por el contrario PC1 y PC2 no están relacionadas significativamente cuando hace viento ($r = -0,366$, $n = 5$, ns.). En conjunto, la situación de las especies cuando no hace viento en los ejes vertical y horizontal del medio (uso del espacio en condiciones “normales”) explica el 97,4% de la varianza observada en los desplazamientos debidos a condiciones desfavorables (viento; $|r| = 0,987$, $n = 5$, 3 variables, $p < 0,05$) (figs. 5, 6, 7).

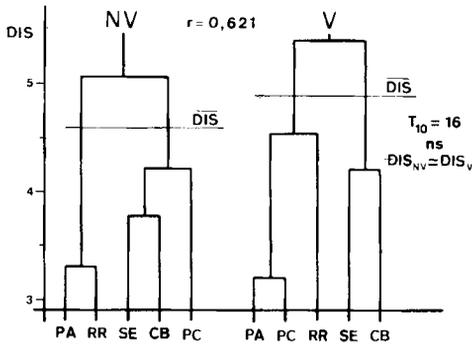


Fig. 7. Dendrogramas de afinidad global en el uso del espacio obtenidos a partir de distancias euclídeas interespecíficas: \overline{DIS} . Distancia euclídea media. Para abreviaciones ver figuras 3 y 6.

Dendrograms showing overall interspecific affinities: \overline{DIS} . Mean euclidean distance. See figures 3 and 6 for abbreviations.

DISCUSIÓN

Los resultados aportados en este trabajo coinciden, en líneas generales, con los de GRUBB (1975) en el sentido de que el viento desplaza a las aves hacia porciones del árbol más inferiores e internas. Además, y como consecuencia de la ausencia de nieve sobre el suelo en la época de estudio (en el trabajo de GRUBB, 1975 la nieve cubría este sustrato), las aves pasan a utilizarlo con mayor intensidad.

Los cambios en el uso del espacio y su magnitud no son los mismos para todas las especies. Así, *R. regulus*, *Sitta europaea* y *Certhia brachydactyla* no explotan en mayor medida el suelo cuando hace viento, lo cual debe estar relacionado con su potencial adaptativo teniendo en cuenta su morfología y biometría (Carrascal, 1987 y KARR & JAMES, 1975, entre otros, para un análisis ecomorfológico). Por otro lado, las especies que buscan preferentemente en las porciones superiores y distales de las copas de los pinos presentan mayores desplazamientos que las que se mueven por el tronco y las partes inferiores del árbol. El hecho de que los cambios observados en el uso global del espacio sean explicados en un

97% por el empleo del medio cuando no hace viento, indica que dichos cambios son el resultado de las características intrínsecas del comportamiento de búsqueda del alimento de cada especie, no siendo necesario recurrir a explicaciones que tengan en cuenta fenómenos competitivos o productivos. Por lo tanto, el nicho fundamental de cada especie (HUTCHINSON, 1957), además de ilustrar el hipervolumen ambiental utilizado, resultado de la suma de diferentes situaciones competitivas y productivas, refleja la respuesta a distintas condiciones físicas ambientales. En consecuencia, el nicho efectivo (HUTCHINSON, 1957) ilustra otros hechos de la biología de cada especie aparte de la competencia inter-específica, con lo que engloba otros "volúmenes" no precompetitivos o preinteractivos.

El motivo de que los cambios en el uso de alturas sean mayores que los que se producen en los sustratos del pino, y que la cuantía de los desplazamientos no esté relacionada con el empleo de los sustratos del árbol si se excluye el efecto indirecto de las alturas, debe venir determinado por el hecho de que las adaptaciones morfológicas y de comportamiento han de efectuarse en el sentido de una mayor eficacia en la explotación de un espectro limitado de recursos (como es el caso de los sustratos), y no a lo largo de una dimensión que incluya una gran variedad de estos (en el caso de las alturas un mismo intervalo del pino incluye a todos sus sustratos: tronco, ramas, acículas; MACARTHUR, 1972, MORSE, 1978, ALATALO, 1982b, CARRASCAL & TELLERÍA, 1985 y CARRASCAL, 1987 dan argumentaciones similares).

AGRADECIMIENTOS

A Lali Moreno por haber compartido conmigo sus datos sobre morfología y biometría de las especies estudiadas. A María José Carrascal por haberme ayudado en la elaboración del resumen en inglés. Jaime Potti, Tomás Santos y un revisor anónimo criticaron una primera versión del manuscrito contribuyendo considerablemente a su mejora. La Cátedra de Zoología de Vertebrados de la Universidad Complutense puso a mi disposición el material necesario para efectuar este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- ALATALO, R.V., 1982a. Effects of temperature on foraging behaviour of small forest birds wintering in northern Finland. *Ornis Fennica*, 59:1-12.
- 1982b. Multidimensional foraging niche organization of foliage-gleaning birds in northern Finland. *Ornis Scand.*, 13:56-71.
- ALATALO, R.V. & ALATALO, R.H., 1979. Resource partitioning among a flycatcher guild in Finland. *Oikos*, 33:46-54.
- BENGTSON, S.A., 1966. Några iakttagelser rörande pirattendens hos tårnor och trutar. *Fauna Flora*, 24-30.
- BHATTACHARYYA, H., 1981. Theory and methods of factor analysis and principal components. En: *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat.*: 72-79 (D.E. Capen, Ed.): USDA Forest Service.
- CALVO, F., 1982. *Estadística aplicada*. Ediciones Deusto, S.A.
- CARRASCAL, L.M., 1983. Análisis comparativo de cinco sistemas de muestreo del uso del espacio en aves forestales. *Ardeola*, 30: 45-55.
- 1984. 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. Universidad Complutense de Madrid.
- 1987. Relaciones entre avifauna y estructura de la vegetación en el País Vasco atlántico. Tesis Doctoral. Univ. Complutense. Madrid.
- CARRASCAL, L.M. & TELLERIA, J.L., 1985. Estudio multidimensional del uso del espacio en un grupo de aves insectívoras forestales durante el invierno. *Ardeola*, 32:95-113.
- COLLINS, B.G. & BRIFFA, P., 1983. Seasonal and diurnal variations in the energetics and foraging activities of the brown honeyeater, *Lichmera indistincta*. *Aust. J. Ecol.*, 8: 103-111.
- DUGAN, P.J., EVANS, P.R., GOODYER, L.R. & DAVIDSON, N.C., 1981. Winter fat reserves in shorebirds: disturbance of regulated levels by severe weather conditions. *Ibis*, 123:359-363.
- DUNN, E.K., 1973. Changes in the fishing ability of terns associated with windspeed and sea surface conditions. *Nature*, 244:520-521.
- EVANS, P.R., 1976. Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: some implication for their distributions and movements in the non-breeding season. *Ardea*, 64:117-139.
- GOSS-CUSTARD, J.D., 1976. Variation in the dispersion of Redshank *Tringa totanus* on their winter feeding grounds. *Ibis*, 118:257-263.
- GRUBB, T.C., 1975. Weather-dependent foraging behavior of some birds wintering in a deciduous woodland. *Condor*, 77:175-182.
- 1977. Weather-dependent foraging behavior in some birds wintering in a deciduous woodland. Horizontal adjustments. *Condor*, 79:271-274.
- 1978. Weather-dependent foraging rates of wintering woodland birds. *Auk*, 95:370-376.
- HUTCHINSON, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22:415-427.
- KARR, J.R. & JAMES, F.C., 1975. Eco-morphological configurations and convergent evolution. In: *Ecology and evolution of communities*: 258-291. (M.L. Cody & J.M. Diamond, Eds.). Belknap. Cambridge, Massachusetts.
- MACARTHUR, R.H., 1972. *Geographical Ecology*. Harper & Row. New York.
- MORRISON, M.L., 1984. Influence of sample size and sampling design on analysis of 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.
- 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.
- PIANKA, E.R., 1982. *Ecología Evolutiva*. Ed. Omega. Barcelona.
- PIENKOWSKI, M.W., 1983. The effects of environmental conditions on feeding rates and prey-selection of shore plovers. *Ornis Scand.*, 14:227-238.
- PORTER, W.P. & GATES, D.M., 1969. Thermodynamic equilibria of animals with environment. *Ecol. Monogr.*, 39:227-244.
- ROOT, R.B., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.*, 37:317-350.
- SOKAL, R.R., & ROHLF, F.J., 1979. *Biometria*. H. Blume Ed. Madrid.
- TAYLOR, I.R., 1983. Effect of wind on the foraging behaviour of Common and Sandwich Terns. *Ornis Scand.*, 14:90-96.
- VILLAGE, A., 1983. Seasonal changes in the hunting behaviour of kestrels. *Ardea*, 71-117-124.
- WISHART, R.A. & SEALY, S.G., 1980. Late summer time budget and feeding-behaviour of marbled godwits (*Limosa fedoa*) in Southern Manitoba. *Can. J. Zool.*, 58:1277-1282.