

## USO DEL ESPACIO Y ALIMENTACION DE LOS *PARUS* SPP. EN BOSQUES MIXTOS DE LA SIERRA DE CAZORLA

J. R. OBESO\*

### INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre el género *Parus* en Europa se han desarrollado con tal intensidad en las últimas décadas que lo convierten sin duda en el grupo de aves, incluso de vertebrados, para el que se dispone de más información (ALATALO, 1982a). Los páridos han sido estudiados con detalle en bosques caducifolios de Inglaterra (GIBB, 1954; MORSE, 1978), en Escandinavia (ALERSTAM, *et al.*, 1974; ULFSTRAND, 1976, 1977; HOGSTAD, 1978; BEJER y RUDEMO, 1985) e Italia (ROLANDO, 1982, 1983) por poner algunos ejemplos. Tampoco faltan estudios en España (HERRERA, 1978), algunos de ellos en el contexto de estudio de comunidades forestales (MORENO, 1981; CARRASCAL, 1984). La mayoría de estos trabajos estudian las características del nicho y reparto de recursos basándose en el empleo del espacio, pero no se acompañan de información sobre otras componentes del nicho como son la alimentación. Existen también numerosos trabajos sobre alimentación de los páridos (p. ej., GIBB, 1954, 1960; MINOT, 1981), aunque no se dispone de estudios exhaustivos en España, salvo los trabajos pioneros de GIL-LLETGET (1927-1928), CEBALLOS (1972), JORDANO (1981).

Es necesario relacionar el uso del espacio con la utilización de recursos alimenticios, con ello se proporcionará un nuevo enfoque a cuestiones tan debatidas como competencia, interacciones entre especies y organización de la comunidad.

### AREA DE ESTUDIO

El área de estudio se localiza en el Parque Natural de las Sierras de Cazorla y Segura, en el este de la provincia de Jaén. Está en la Sierra del Pozo, en un enclave denominado Roblehondo. Se sitúa a 1.300 m a.s.n.m. y tiene un clima de montaña: la media anual de precipitación es de 1.527 mm, concentrándose las lluvias en otoño-invierno y primavera. Las temperaturas medias para el mes más frío y más cálido son 2,9 y 22,5°C, y en invierno se producen precipitaciones de nieve con cierta frecuencia. Estas condiciones resumen una estacionalidad climática muy acusada (para más detalles véase OBESO, 1985).

La vegetación está constituida por un bosque de *Pinus nigra*, con sotobosque disperso de *Quercus ilex*, *Juniperus* sp. y *Crataegus* sp. En Roblehondo la

\* Estación Biológica de Doñana. Apartado 1056. 41013 Sevilla.

cobertura arbórea y de matorral, estimada mediante 20 transectos lineales de 100 m, ocupa el 66,5 %. *P. nigra* tiene una cobertura media de 36,7 % y *Q. ilex* de 12,0 %, repartiéndose el resto entre diversos árboles y arbustos que ocupan claros y aperturas además del sotobosque: *J. oxycedrus* (4,9 %), *C. monogyna* (3,1 %), *R. canina* (3,1 %), *Rubus ulmifolius* (2,1 %) y *Berberis hispanica* (1,3 %) (entre los más importantes).

## MÉTODOS

### *Empleo estructural del espacio*

El período de observaciones de utilización estructural del espacio abarcó desde octubre de 1983 a octubre de 1984. Estas se realizaron recorriendo itinerarios fijos y haciendo paradas regulares, se aprovecharon las horas de la mañana de más actividad de los pájaros y se repitieron durante 3-4 días a mediados de cada mes. Para cada pájaro observado se anotó únicamente el tiempo empleado en actividades relacionadas con la alimentación. Para cada pájaro se seguían secuencias hasta que se perdía de vista, pero en ningún caso era observado más de 180 sg.

Las zonas estructurales que se distinguieron son las siguientes: Suelo (Su), matorral hasta 2 m de altura (Ma), troncos de árboles (T), ramas principales o internas (R1; se consideran aquellas de grosor superior a 5 cm), ramas externas delgadas (R2), hojas planas (Hp), acículas (donde incluimos también las piñas) (Ha) y aire libre (A). También se consideraron divisiones verticales del espacio: 0 m, menos de 2 m, de 2 a 5 m, de 5 a 10 m y más de 10 m.

Las observaciones registradas durante el ciclo anual indicado se acumularon en matrices bimensuales de especies  $\times$  zonas estructurales (la escasa densidad invernal de pájaros en el área de estudio no permitió acumular observaciones suficientes para su división en períodos mensuales).

Para el cálculo de la amplitud y solapamiento de nicho hemos empleado el método de COLWELL y FUTUYMA (1971) que tiene la ventaja respecto a otros índices más simples (p. ej., LEVINS, 1968; SCHOENER, 1970) de tener en cuenta la utilización proporcional de cada recurso, para lo que se calcula inicialmente un factor de carga relativo para cada recurso. La técnica seguida fue puesta a punto por HERRERA (1980) y tiene la peculiaridad de hacer  $K=25$  para evitar distorsiones excesivas de los datos. Para la realización de estos cálculos se utilizó un programa FORTRAN escrito por C. M. HERRERA.

### *Análisis de la alimentación*

El examen de la alimentación de los páridos se realizó mediante el análisis de las heces obtenidas de los pájaros capturados con redes japonesas, que se

instalaron a tal efecto dos días por mes en el área de estudio. Cada pájaro se colocó en una bolsa de tela individual durante el tiempo necesario para obtener sus heces de forma natural, posteriormente eran recogidas y secadas al aire en un sobre de papel de filtro. Para proceder al análisis de los excrementos se humedecieron durante 24 horas para ser posteriormente examinadas al microscopio. Se estimó visualmente el porcentaje de material vegetal y animal presentes con una aproximación del 10 %. También se asignaron porcentajes a las diferentes categorías vegetales consideradas, mientras que para los restos animales únicamente se registraron datos de presencia-ausencia, siempre que pudieran incluirse en algunas de las categorías consideradas (véase tabla 3). La identificación de los restos animales se realizó mediante el reconocimiento de piezas características del exoesqueleto, como indican por ej. CALVER y WOLLER (1982) y RALPH *et al.* (1985).

Las preparaciones microscópicas se realizaron añadiendo a la muestra unas gotas de la solución de HERTWIG (BAUMGARTNER y MARTIN, 1939) y calentando ligeramente a la llama. Esta solución disuelve muchos detritos y contenidos celulares contribuyendo en gran medida a la claridad de las preparaciones.

Debemos considerar algunos de los inconvenientes con que se tropieza en estos estudios de alimentación, tanto a partir de excrementos como de contenidos estomacales. Existen dificultades de determinación de los restos así como de cuantificación absoluta o relativa, situación que se complica aún más habida cuenta de la diferente digestibilidad de los distintos alimentos ingeridos. Según CUSTER y PITELKA (1975) los artrópodos más duros (como algunos coleópteros) tardarían aproximadamente el doble de tiempo que los más blandos (p. ej., larvas de lepidópteros y arañas), en aparecer como restos indistinguibles en el tracto digestivo, mientras que las semillas pueden ser reconocibles durante tiempos mucho mayores. De esta forma, los resultados deben considerarse conservativos para algunos grupos (larvas y arañas), mientras que otros pueden estar sobrevalorados (p. ej., coleópteros y semillas). Por otra parte, cada especie presenta peculiaridades propias en las heces, contribuyendo en cierto modo a dificultar las comparaciones. Así, *P. major* presenta restos con gran cantidad de detritos y más difícilmente identificables que en el resto de las especies.

## RESULTADOS

### *Empleo estructural del espacio*

Los resultados obtenidos en el empleo de las zonas estructurales por los páridos se resumen en la figura 1. *P. ater* utiliza acículas y conos durante más del 60 % del tiempo que emplea en actividades tróficas, situándose en 32,8 % el empleo de las ramas finas. Otras estructuras como las ramas gruesas, el aire y el matorral apenas son utilizadas. *P. major* emplea preferentemente las ramas finas

(56,2 %), aunque usa las acículas (24,0 %), las ramas gruesas (10,6 %) e incluso el matorral (7,3 %). *P. cristatus* también utiliza las ramas finas como estructura preferente, empleando en ellas más tiempo que la especie anterior (68,3 %), en orden de importancia le siguen las acículas y el suelo. *P. caeruleus* es quizás la especie que más se diferencia del resto en el uso del espacio, ya que prácticamente no emplea los pinos, utiliza preferentemente hojas planas (normalmente de encina), después ramas delgadas y matorral.

No se han detectado variaciones estacionales notorias en el uso del espacio. Para cada especie, el orden de importancia en la utilización de las diferentes estructuras permanece prácticamente invariable para todos los pares de meses. Por ello, con los datos obtenidos para todo el año (fig. 1) se ha calculado la matriz de solapamiento a partir de la cual se ha realizado una clasificación (programa BMDP1M; DIXON, 1983) que se refleja en el dendrograma de la figura 2. Se agrupan primero *P. major* y *P. cristatus* que coinciden fundamentalmente en el uso de las ramas finas, aunque también lo hacen en el empleo del resto de zonas estructurales. A ellos se une *P. ater* y con niveles muy bajos de solapamiento (0,22) se incorpora posteriormente *P. caeruleus*, muy separado del resto debido al uso preferencial de las hojas de encina.

En cuanto a la utilización del habitat según su división en zonas verticales (fig. 1), también existen diferencias entre especies, al igual que en el uso de las zonas estructurales. Existe una relación de dependencia entre estos dos ejes o componentes del nicho ecológico (p. ej., HERRERA, 1980; OBESO, 1985), pudiendo explicarse los resultados sobre esta base. *P. major* y *P. cristatus* son los más «generalistas», aunque este último utiliza zonas más elevadas que el primero. *P. ater* muestra mayor preferencia por zonas elevadas y el mayor porcentaje de uso del espacio lo efectúa por encima de los 10 m. En estas alturas se sitúan la mayoría de las copas de los pinos en cuyas acículas pasa la mayor parte del tiempo. *P. caeruleus*, por el contrario, utiliza zonas más bajas que corresponden a la altura de las encinas, sustrato sobre el que se encuentra habitualmente.

### *Amplitud y solapamiento de nicho*

Los valores de amplitud y solapamiento de nicho calculados se expresan en la tabla 1 (para *P. caeruleus* no se dispone de información en el periodo enero-febrero debido a su ausencia del área de estudio). La evolución temporal de la amplitud de nicho no muestra ninguna tendencia, manteniéndose en torno a un valor medio. Estos valores medios no presentan diferencias significativas entre las diferentes especies ( $F=0,474$ , g.l.=3, 19,  $p=0,72$ ). Los valores de solapamiento, lógicamente, tampoco tienen variaciones estacionales acusadas y los valores medios anuales no difieren significativamente entre especies ( $F=1,358$ , g.l.=3, 19,  $p=0,31$ ). Únicamente *P. ater* tiene dos periodos (En-Fe y Jl-Ag) en los que reduce considerablemente el solapamiento al centrar su actividad en las acículas, que apenas son empleadas por las otras especies.

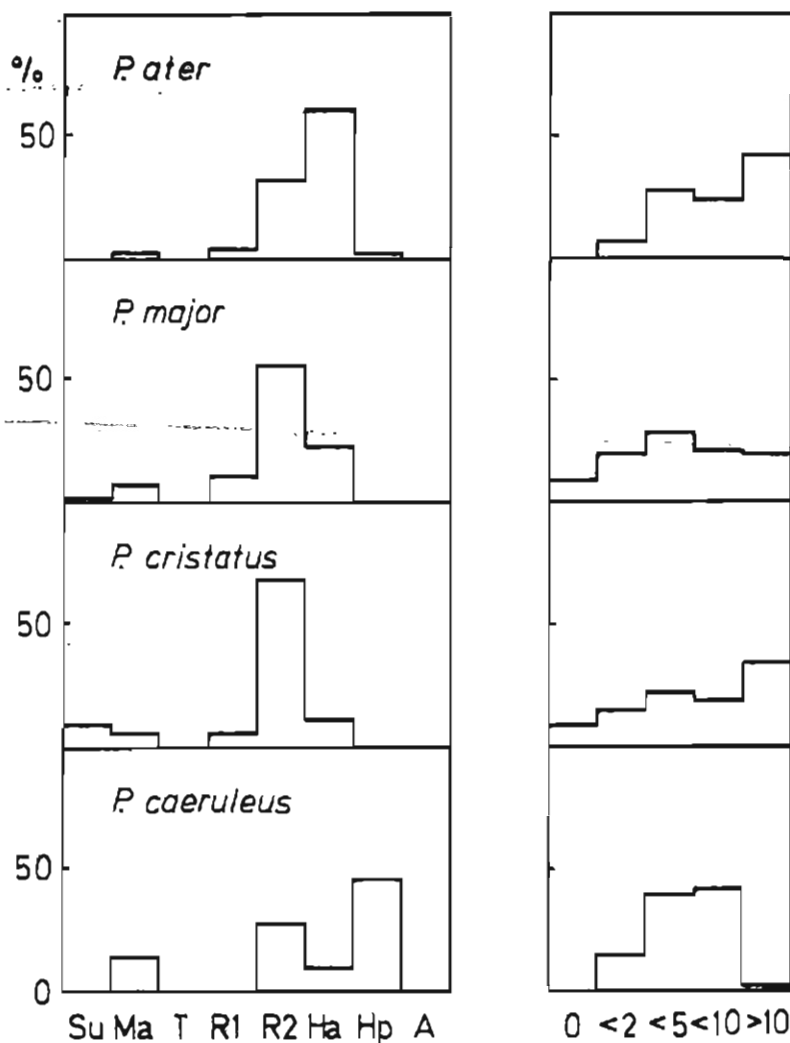


FIG. 1.—Porcentaje de utilización del espacio según las divisiones estructurales (izquierda) y verticales (derecha): Su (suelo), Ma (matorral), T (troncos), R1 (Ramas gruesas, > 5 cm), R2 (ramas finas, < 5 cm), Ha (acículas y conos), Hp (hojas planas), A (aire libre); 0 (suelo), < 2 (menos de 2 m excepto suelo), < 5 (de 2 a 5 m), < 10 (de 5 a 10 m), > 10 (más de 10 m).

[Spatial distribution of foraging activity in horizontal (left) and height (right) categories expressed as percent of total observation time. Su (soil), Ma (shrub), T (trunk), R1 (inner branches, > 5 cm), R2 (outer branches, < 5 cm), Ha (needles and pine cones), Hp (broad-leaves), A (air). Height categories: 0 (ground), < 2 (ground to 2 m), < 5 (2 to 5 m), < 10 (5 to 10 m) and > 10 (more than 10 m).]

TABLA I

Valores medios bimensuales de la amplitud y solapamiento de nicho relativos según la utilización de las zonas estructurales. Se incluyen los valores medios anuales y la desviación típica.  
 [Mean bimonthly values of relative niche breadth («amplitude») and overlap («solapamiento») in the use of space. The annual mean and the standard deviation are included.]

	No.-Di.	En.-Fe.	Ma.-Ab.	My.-Jn.	Jl.-Ag.	Se.-Oc.	$\bar{x} \pm d.t.$
<b>AMPLITUD</b>							
<i>P. ater</i> . . . . .	0.586	0.696	0.616	0.658	0.562	0.714	0.638 $\pm$ 0.060
<i>P. major</i> . . . . .	0.660	0.600	0.681	0.559	0.567	0.793	0.644 $\pm$ 0.088
<i>P. cristatus</i> . . . . .	0.825	0.577	0.601	0.625	0.500	0.769	0.649 $\pm$ 0.122
<i>P. caeruleus</i> . . . . .	0.512		0.581	0.587	0.638	0.644	0.592 $\pm$ 0.053
<b>SOLAPAMIENTO</b>							
<i>P. ater</i> . . . . .	0.312	0.193	0.323	0.502	0.007	0.306	0.274 $\pm$ 0.164
<i>P. major</i> . . . . .	0.341	0.333	0.446	0.501	0.378	0.387	0.396 $\pm$ 0.064
<i>P. cristatus</i> . . . . .	0.194	0.310	0.375	0.235	0.316	0.318	0.291 $\pm$ 0.060
<i>P. caeruleus</i> . . . . .	0.125		0.390	0.462	0.385	0.286	0.330 $\pm$ 1.310

### Alimentación de los páridos

En la tabla 2 se exponen las frecuencias de aparición en las muestras fecales de las clases de alimento consideradas. Se han examinado 428 excrementos que se distribuyen muy irregularmente en los diferentes meses del año, optándose por agruparlos solamente en dos períodos: verano (de mayo a octubre, 324 muestras) e invierno (noviembre a abril, 104 muestras). La diversidad de la dieta se ha calculado con el índice D para datos de presencia-ausencia (HERRERA, 1976), encontrando que para las cuatro especies la dieta es más diversa en verano (tabla 2).

Para el componente vegetal de la dieta han podido estimarse porcentajes en las muestras, exponiéndose en el apéndice 1. Detallaremos a continuación las dietas por especies.

*P. ater*. Al igual que el resto de las especies tiene una dieta mixta que presenta acusadas variaciones estacionales. Incorpora a su dieta un buen porcentaje de materia vegetal: 18,2 % en verano y 61,7 % en invierno. La dieta vegetal es muy diversa, destacando los piñones de *P. nigra*, otras semillas indeterminadas y en menor proporción bellota y semillas de gramíneas. Los piñones representan el 57,6 % de la dieta en invierno, suponiendo entonces la base de la alimentación. En verano come una pequeña proporción de frutos (6,2 %), casi siempre de *Rubus ulmifolius*. La frecuencia del frugivorismo es del 23,5 % en verano (17,4 % para el año completo), valores muy similares a los que encuentra HERRERA (1984) en áreas próximas de matorral de montaña.

El material animal aparece en verano en todas las muestras, con valores medios de 81,5 % en volumen. El orden de importancia para la frecuencia de

TABLA II

Composición de la dieta de los páridos del área de estudio, expresada como frecuencia de aparición en las muestras de las diferentes categorías de alimento consideradas. El periodo de verano comprende de mayo a octubre y el de invierno de noviembre a abril. En la parte superior se indican los tamaños de muestra y en la inferior el índice de diversidad D.

[Diet composition of *Parus* spp. in the study area, expressed as frequencies of appearance of the different food categories in the samples. Summer period (ver) includes May-October, winter (inv.) November-April. Sample sizes (n) and the diversity index (D) are included for each period.]

	<i>P. ater</i>		<i>P. major</i>		<i>P. crsittatus</i>		<i>P. caeruleus</i>	
	VER. n 85	INV. 63	VER. 78	INV. 14	VER. 96	INV. 17	VER. 65	INV. 10
<b>MATERIA</b>								
VEGETAL . . . . .	0.588	0.857	0.282	0.143	0.427	0.529	0.446	0.900
Restos semillas . . . . .	0.400	0.825	0.103	0.071	0.375	0.353	0.046	0.400
Piñones . . . . .	0.141	0.810	0.026	0.071	0.198	0.353		0.300
Gramíneas (semillas) . . . . .	0.012							
Bellota ( <i>Q. ilex</i> ) . . . . .	0.012				0.010		0.031	
Semillas indeter. . . . .	0.259	0.048	0.077		0.208	0.059	0.031	0.200
Brotos . . . . .		0.016		0.071	0.010			0.400
<b>FRUTOS</b>								
CARNOSOS . . . . .	0.235		0.179		0.031		0.277	0.200
<i>Lonicera etrusca</i> . . . . .	0.012							
<i>Crataegus monogyna</i> . . . . .			0.026					
<i>Berberis hispanica</i> . . . . .			0.038					
Otros frut. carn. . . . .	0.035						0.046	
<b>MATERIA ANIMAL</b>								
ANIMAL . . . . .	1.000	0.746	0.987	1.000	1.000	0.882	0.969	0.800
Coleópteros . . . . .	0.471	0.254	0.538	0.714	0.646	0.412	0.385	0.200
Dípteros . . . . .	0.600	0.460	0.397	0.643	0.490	0.765	0.600	0.300
Lepidópteros . . . . .	0.129	0.063	0.410	0.071	0.510	0.294	0.062	
Áfidos . . . . .	0.047	0.063	0.218	0.517	0.094	0.118	0.077	0.100
Homópteros . . . . .	0.047							
Ortópteros . . . . .					0.010			
Formicidos . . . . .	0.012							0.100
Otros Himenópteros . . . . .			0.026				0.031	
Larvas . . . . .	0.059		0.077	0.714	0.083		0.123	
Arañas . . . . .	0.188	0.095	0.167		0.229	0.059	0.338	0.300
Otros artrópodos . . . . .	0.506	0.238	0.462	0.214	0.250	0.118	0.446	0.300
D	17.622	8.186	12.173	4.888	13.036	5.799	11.113	6.587

ingestión de los grupos es: dípteros, coleópteros, lepidópteros y arañas. Con menor frecuencia están representados áfidos, larvas, homópteros y hormigas. En invierno se mantiene el mismo orden excepto para los lepidópteros, que prácticamente desaparecen. Los restos animales aparecen entonces en el 74,6 % de las muestras y representan el 37,8 %. La dieta es menos diversa que en verano al desaparecer el consumo de algunos grupos (Formicidos, Homópteros y larvas) y concentrarse en el consumo de piñones. GIL-LLETGET (1928) y GUTIAN (1984), como ejemplos dentro de la península, hacen referencia a este párido como prácticamente insectívoro y citan la aparición de restos de semillas

y frutos como ocasional. No obstante, aparece en Roblehondo como el párido que incorpora mayor porcentaje vegetal a la dieta.

*P. major*. Sus muestras fecales presentan dificultades de identificación por la cantidad de detritos que contienen. Su dieta es mixta, pero con una proporción de material vegetal mucho menor que la especie anterior: 5,9 % en verano y 6,5 % en invierno. Durante el verano, la mayor parte de esta fracción corresponde al consumo de frutos (fig. 2) (principalmente *R. ulmifolius* y *B. hispanica*), le siguen los restos de semillas no determinadas y los piñones. En invierno desaparece el consumo de frutos y aumenta algo el de piñones (3,3 %) y otras semillas (3,3 %), pero en cualquier caso su importancia relativa en la dieta es muy reducida. En primavera ingiere una pequeña cantidad de brotes. El consumo de frutos ha sido señalado en numerosos trabajos (GIL-LLETGET, 1928; CEBALLOS y PURROY, 1977; JORDANO, 1981; HERRERA, 1984; GUITIAN, 1984). Sin embargo, la frecuencia de frugivorismo señalada por HERRERA (*op. cit.*) (33,3-43,5 %) es muy superior a la encontrada en el área de estudio. CEBALLOS (1972) cita el consumo de piñones de *P. sylvestris* y *P. pinaster* en cantidades exiguas.

Los restos animales aparecen prácticamente en todas las muestras durante todo el año. En verano consume coleópteros, lepidópteros, dípteros, áfidos y arañas como grupos de aparición más frecuente; también están presentes larvas e himenópteros. Los coleópteros como base de la alimentación han sido señalados por GIL-LLETGET (1928), JORDANO (1981) y GUITIAN (1984). Coleópteros y dípteros aparecen como grupos de mayor importancia en el trabajo de CEBALLOS (1972). En invierno, la dieta es menos diversa, tiene mucha importancia el consumo de larvas, coleópteros, dípteros y áfidos. Las larvas suelen ser de *Thaumetopoea* sp., las captura en las bolsas que forman en las acículas, lo que está en relación con el uso del espacio señalado anteriormente. Un consumo importante de orugas de *T. pityocampa* es señalado por CEBALLOS (1972) y GONZÁLEZ (1975), quienes apuntan la incidencia de *P. major* en el control de esta plaga.

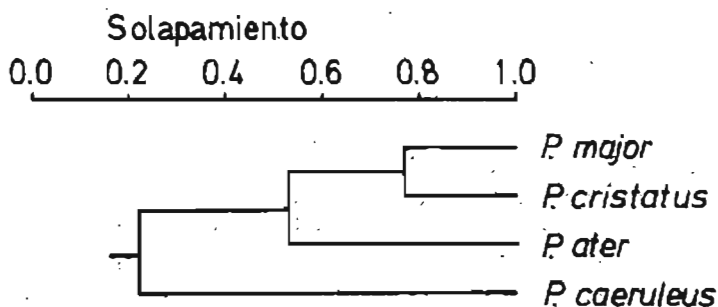


FIG. 2.—Clasificación de las especies de *Parus* spp. según la matriz de solapamiento en la utilización del espacio.

[Classification of *Parus* spp. species employing the matrix of overlap values in space use.]

*P. cristatus*. Junto con *P. caeruleus* ocupa una posición intermedia entre *P. ater* y *P. major* en cuanto al consumo de vegetales. Estos aparecen en el 42,7 % de las muestras y representan el 18,2 % en verano. La mayor parte se debe a las semillas (16,2 %), representando los piñones el 9,8 % de la dieta. También ingiere frutos de *Rubus*, bellota y brotes en pequeñas cantidades. El porcentaje de frutos en la dieta es de 0,8 % en verano, con una frecuencia de frugivorismo de 3,1 %, muy por debajo del 64,5 % que cita HERRERA (1984) para áreas próximas situándolo como el más frugívoro de los páridos. Durante el invierno los restos vegetales son más abundantes (43,3 %), aunque menos diversos, ya que la mayor parte corresponde a los piñones (37,5 %).

En verano, la fracción animal es más importante que la vegetal (81,8 %), apareciendo en todas las muestras. Ingiere en orden de frecuencia de aparición: coleópteros, lepidópteros, dípteros y arañas. Afidos, larvas y ortópteros aparecen con menor frecuencia. En invierno se reduce la importancia de esta fracción animal (56,7 %) y los dípteros pasan a ocupar un papel preponderante. Les siguen en frecuencia de aparición coleópteros, lepidópteros, áfidos y arañas. GONZÁLEZ (1975) cita coleópteros, orugas, ortópteros y materia vegetal (sin precisar su procedencia).

*P. caeruleus*. Aunque en su dieta mixta no incluye tanta proporción de materia vegetal como *P. ater* es en cambio el más frugívoro de los páridos. En el periodo de verano aparecen vegetales en el 44,6 % de las muestras, que ocupan el 20,2 %. La mayor proporción en volumen (12,0 %) corresponde a los frutos, donde *R. ulmifolius* es muy importante (9,8 %); pero también consume *Rosa canina* y otros frutos no determinados. La mayor parte de las semillas (7,1 % sobre un total de 8,2 %) no han podido ser determinadas, pero se le ha observado con mucha frecuencia comiendo semillas de *Lonicera splendida* y *L. etrusca*, tras extraerlas de la pulpa de los frutos. También aparecen restos de bellota, que ocupan únicamente el 1,0 % del total. En invierno aumenta el material vegetal hasta el 52,5 % en volumen; consume entonces piñones (26,0 %) que representan la fracción más importante, semillas no determinadas (10,7 %), brotes (10,8 %) y frutos de *Rubus* (5,0 %).

La fracción animal es más importante en verano (80,6 %) que en invierno (47,5 %). Dípteros, arañas y coleópteros son los grupos más importantes en frecuencia de aparición durante todo el año. En verano también incorpora a su dieta larvas, áfidos, lepidópteros e himenópteros, mientras que en invierno sólo aparecen áfidos y hormigas además de los grupos citados inicialmente.

GIL-LLETGET (1927, 1928) cita sobre todo coleópteros y larvas, también hormigas, pero reconoce la presencia de pequeñas semillas y bayas en escasa cantidad. JORDANO (1981) encuentra que coleópteros y arañas son las presas más comunes. GUTTIAN (1984) también destaca los coleópteros, el consumo de cuatro especies de frutos carnosos y la importancia que debe tener en algunos meses el consumo de bellota. HERRERA (1984) cita una frecuencia de frugivorismo entre 16,7 y 58,2 % según localidades, presentando en Roblehondo valores intermedios: 32,3 % durante el periodo estival.

*Patrones generales.* Para todos los páridos, excepto *P. major*, aumenta la proporción de materiales vegetales en la dieta durante el período invernal (fig. 3) y se debe fundamentalmente al consumo de piñones (sobre todo en el caso de *P. ater* y *P. cristatus*). El consumo de frutos se concentra en la época de maduración de *R. ulmifolius* (agosto a octubre) ya que es el fruto más utilizado. *P. cristatus* constituiría una excepción ya que casi no ingiere frutos. Para las cuatro especies se observa una disminución en la diversidad de la dieta en invierno (tabla 2) a menos de la mitad de los valores estivales. La desaparición de recursos como frutos, brotes y algunos grupos de artrópodos provoca esta disminución observada al tiempo que se incrementa el solapamiento de las dietas. Algunos grupos de artrópodos aparecen con menor frecuencia en invierno: lepidópteros, himenópteros y larvas. Situación que conducirá también a un solapamiento de las dietas ya que se está concentrando el rango de alimentos utilizados. Para comprobar esta hipótesis se ha calculado el solapamiento de las dietas para las dos estaciones. Teniendo en cuenta la imposibilidad de su cálculo a partir de los datos de frecuencia de consumo de grupos de artrópodos se ha calculado el solapamiento de las dietas de origen vegetal, a

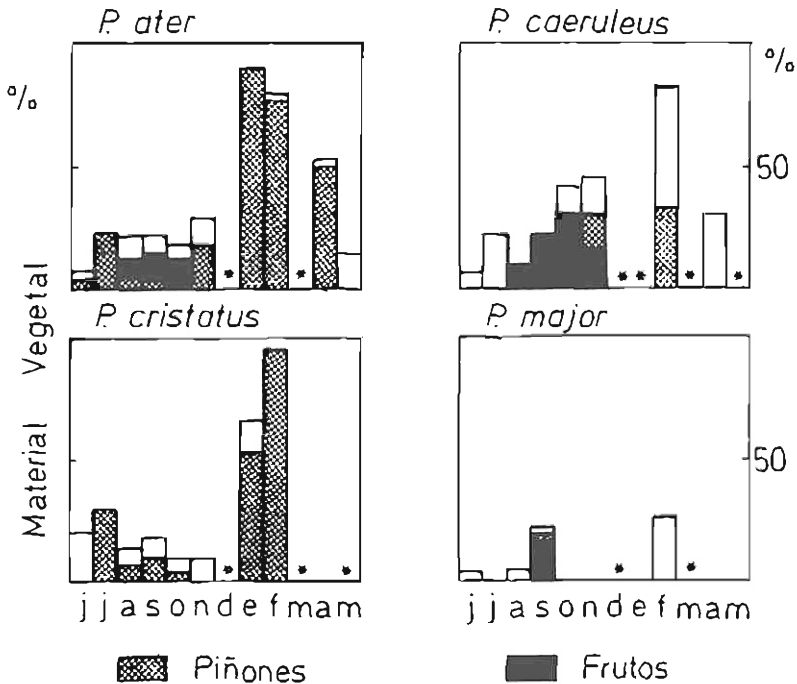


FIG. 3.—Variación mensual del porcentaje de material vegetal que incorporan a la dieta las especies de *Parus* spp. en Robleondo. Los asteriscos representan ausencia de datos para los meses indicados. [Monthly variation of percent plant material in diet of *Parus* spp. at Robleondo. Percent of fleshy fruits in black and pine seeds is dotted. Asterisks indicate absence of data for that period.]

partir de los datos del apéndice 1, y posteriormente se realizó un análisis clasificatorio de las matrices de solapamiento (fig. 4). Los dendrogramas obtenidos son muy similares, encontrando que *P. ater* y *P. cristatus* tienen las dietas vegetales más parecidas, situación que se acentúa en invierno al incrementarse el consumo de piñones de forma que la distancia entre los dos subgrupos aumenta en invierno.

### DISCUSIÓN

En estos resultados se ha puesto de manifiesto la importancia de las zonas estructurales en la segregación interespecífica en el uso del espacio, del mismo modo que se ha señalado en numerosos estudios (SABO, 1980; HOLMES, 1981; LANDRES y MACMAHON, 1983; CARRASCAL y TELLERIA, 1985). *P. caeruleus* se separa del resto al utilizar hojas de encina del mismo modo que *P. ater* lo hace al emplear acículas y conos. El mayor solapamiento en el uso del espacio que se observa entre *P. major* y *P. cristatus* conduce a una segregación en otros componentes del nicho como la alimentación. Esta utilización de las zonas estructurales está en estrecha relación con la selección de habitat por las especies del género *Parus*. *P. ater* y *P. cristatus* muestran marcada preferencia por los bosques de coníferas de montaña, sobre todo en el sur de su área de

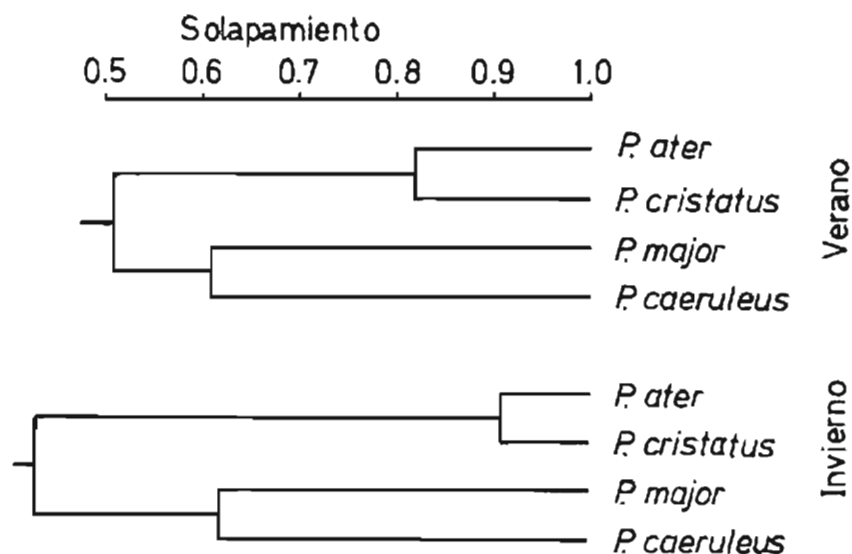


FIG. 4.—Clasificación de las especies de *Parus* según el solapamiento de su dieta vegetal en verano e invierno.  
 [Classification of *Parus* spp. species using the overlap values in vegetal component of diet during the summer and winter periods.]

distribución. Por otra parte, *P. major* y *P. caeruleus* seleccionan con mayor frecuencia bosques de planifolios (SNOW, 1954). En el bosque de Roblehondo las dos primeras especies utilizan casi exclusivamente los pinos como lugares de búsqueda de alimento, mientras que las otras dos, especialmente *P. caeruleus*, usan las encinas y algunos árboles caducifolios. Tendríamos así la segregación entre las dos especies más coincidentes en el uso del espacio señalado: *P. major* y *P. cristatus*.

La utilización por las especies de las estructuras espaciales coincide con la descrita en numerosos trabajos en bosques de coníferas y mixtos, véase p. e., ULFSTRAND, 1976, 1977; ASKENMO *et al.*, 1977; HOGSTAD, 1978; HERRERA, 1978; ALATALO, 1982b; ROLANDO, 1983.

La segregación interespecífica observada se atribuye normalmente a fenómenos de competencia o interferencia que producen en último término el reparto de recursos observado. Esta argumentación se ha venido utilizando de manera sistemática en la mayoría de los trabajos referidos (véase a modo de ejemplo la revisión de ALATALO, 1982a), pero no obstante no deben olvidarse otras interpretaciones alternativas (SIMBERLOFF, 1982; WIENS, 1983). Las diferencias observadas en el uso del espacio pueden atribuirse a diferencias anatómicas que se ajustan a distintas estructuras físicas y sus disponibilidades de recursos asociadas dentro del habitat (PARTRIDGE, 1976).

En el presente estudio no se han detectado variaciones estacionales por especies en la utilización relativa de las zonas estructurales. La mayoría de los estudios señalan, de acuerdo con la teoría del nicho (PIANKA, 1981), que en condiciones de escasez de recursos las especies se segregan reduciendo sus nichos y relajando con ello la competencia, mientras que en situaciones de superabundancia sería al contrario (p. ej., BAKER y BAKER, 1973; ALATALO, 1980, 1982a). De esta manera el solapamiento de nicho sería mayor en verano para las condiciones de estabilidad de latitudes templadas. Pero como contrapartida también se han encontrado pruebas de alteraciones en el nicho en el sentido opuesto a las predicciones anteriores, documentándose situaciones de aumento de solapamiento en invierno (ALATALO, 1980) y de reducción del mismo en verano (ULFSTRAND, 1977). Si bien el primer argumento apoya una hipótesis competitiva, tanto nuestros resultados como las referencias anteriores conducen a la hipótesis alternativa: organización de la comunidad en base a otros parámetros. Los valores de diversidad de la dieta muestran una disminución considerable en invierno y debe atribuirse a la desaparición de muchos tipos de recursos (véanse resultados). Esta observación coincide con la teoría del nicho señalada pero no conlleva la segregación en el uso de recursos sino todo lo contrario. Dos especies, *P. ater* y *P. cristatus*, aumentan considerablemente el solapamiento de sus dietas vegetales (figs. 3 y 4) durante la estación desfavorable, indicando que están utilizando un recurso superabundante (véase en este sentido HERRERA e HIRALDO, 1976). Este recurso son los piñones de *P. nigra*, que maduran en otoño y permanecen en las piñas en el árbol hasta marzo-abril en que son dispersadas por el viento. Aun cuando son escasas las piñas que se

abren en invierno estas dos especies de páridos construyen su dieta utilizando piñones en el 50 % en volumen aproximadamente. La utilización de semillas con elevado contenido lipídico en invierno es importante para el mantenimiento del metabolismo, mientras que en verano la ingestión de artrópodos que contienen mayor proporción relativa de proteínas es necesaria para el crecimiento de los pollos y la muda de los adultos. *P. major* no puede encajarse en este patrón, ya que en invierno se centra en el consumo de larvas de *Thaumetopoea* sp. y no incrementa la utilización de vegetales. Las bolsas de procesionaria también pueden considerarse un recurso abundante (teniendo en cuenta la disminución generalizada de las disponibilidades de artrópodos) que, aun siendo potencialmente utilizable por otros páridos, apenas es utilizado.

En invierno *P. caeruleus* se hace muy escaso, llegando casi a desaparecer durante cortos periodos desfavorables. Probablemente realiza desplazamientos a los niveles de vegetación del matorral esclerófilo de montaña, donde siempre es más abundante. Las hojas de encina tienen entonces una presión de utilización muy inferior, pero las otras especies de páridos no pasan a utilizar esta estructura espacial. Esta observación puede utilizarse como otro argumento en contra de la hipótesis competitiva.

El consumo de frutos por los páridos está restringido al período en que hay polidrupas de *Rubus* maduras y en consecuencia el índice de frugivorismo o de frecuencia de frutos en la dieta es bajo en relación al existente en el matorral esclerófilo de montaña a 200 m menos de altitud en el mismo valle del área de estudio (HERRERA, 1984). Este comportamiento diferente para dos áreas cercanas ilustra el grado de versatilidad de los páridos; en el matorral, donde no hay pinos, comen frutos carnosos de otoño-invierno (sobre todo *Arbutus unedo* y *Phillyrea latifolia*; C. M. HERRERA, com. pers.). En Roblehondo prácticamente no hay frutos en invierno y utilizan piñones, luego debe considerarse un tipo de explotación del medio en cierta medida oportunista, de nuevo lejos de una hipótesis competitiva. La tendencia invernal a la reducción en el solapamiento de nicho señalada por la teoría del nicho puede ser amortiguada por la abundancia invernal de un recurso como los piñones, que conduce también a una convergencia en el uso del espacio y explica en parte la uniformidad estacional observada tanto en la amplitud como en el solapamiento de nicho. Esta es la situación que comenta ALATALO (1980) refiriéndose a la superabundancia invernal relativa de hayucos en bosques de Inglaterra y de huevos de lachnidos (Aphidoidea) en las agujas de los pinos en Finlandia.

A pesar de las numerosas evidencias que apoyan una segregación competitiva en el género *Parus* no aparecen en el presente estudio pruebas que refuerzen estas afirmaciones, sino al contrario. ALATALO (1982a) en su revisión a favor de la hipótesis competitiva comenta la falta de información sobre la disponibilidad de recursos y su efecto en los hábitos alimenticios de los *Parus* spp. Las peculiaridades de cada habitat en este sentido pueden provocar situaciones bien diferentes a las señaladas en las predicciones teóricas, como también ocurre, por ejemplo, en el matorral substepario de Norteamérica (WIENS y ROTENBERRY,

1980; ROTENBERRY, 1980). El problema puede por tanto radicar en las condiciones del medio, de manera que situaciones ambientales de elevada varianza (p. ej., por su elevada varianza interanual como es el caso de la producción de piñones) generan un nivel de impredecibilidad que conduce a la explotación oportunista del medio. Así, el uso del espacio y la alimentación sería un problema a resolver por cada especie independientemente y en relación con las características de su biología.

### AGRADECIMIENTOS

Los ingenieros de I.C.O.N.A. de Cazorla me dieron toda clase de facilidades para el desarrollo de las actividades en Roblehondo. El programa FORTRAN, utilizado para el cálculo de amplitud y solapamiento de nicho, ha sido elaborado por C. M. Herrera. Este trabajo ha sido financiado con una beca de F.P.I.

### RESUMEN

Se ha analizado el uso del espacio por cuatro especies de páridos en un bosque mixto de altitudes medias en la Sierra de Cazorla: *Parus major*, *P. ater*, *P. cristatus* y *P. caeruleus*.

*P. ater* muestra marcada preferencia por la utilización de acículas y piñas de *P. nigra*, mientras que *P. caeruleus* utiliza las hojas de encina. *P. major* y *P. cristatus* son las especies con mayor solapamiento en el uso estructural del espacio. No se han encontrado variaciones estacionales en el empleo del espacio para estas especies en el área de estudio.

Los páridos tienen dietas mixtas con variaciones estacionales acusadas que coinciden en general en la utilización de mayor cantidad de material vegetal en invierno, fundamentalmente piñones de *P. nigra*. *P. major*, por el contrario, no consume más materiales vegetales en invierno, usando entonces las larvas de *Thaumetopoea* sp. Para las cuatro especies, la diversidad de la dieta en invierno es menor que en verano a causa de la desaparición de muchos recursos en la estación desfavorable. La alimentación de los páridos en el área de estudio presenta un cierto grado de oportunismo.

**PALABRAS CLAVE:** Sierra de Cazorla, *Parus*, uso del espacio, solapamiento, alimentación.

### SUMMARY

*Spatial niche and food partitioning among tits in mixed woodlands of Cazorla Mountains, SE Spain.*

Patterns of space use by four parid species (*P. major*, *P. ater*, *P. cristatus* y *P. caeruleus*) were studied in a montane mixed forest of the Sierra of Cazorla, southeastern Spain. *P. ater* shows preference for needles and pine cones, whereas *P. caeruleus* usually forages on and among *Quercus ilex* leaves. *P. major* and *P. cristatus* are the two species with highest overlap in space use, feeding usually on twigs. No seasonal variations in space use are apparent in the study area.

The four parid species have diets including animal and vegetal components, and there are seasonal variations on the relative importance of each component. The vegetal fraction is usually greatest in winter (with the single exception of *P. major*, that feeds on *Thaumetopoea* caterpillars and other animal food in winter). Vegetal food most often eaten in winter by titmice are pine seeds.

Dietary diversity values are highest in summer for the four species, since many more kinds of resources are then available. The diet of titmice shows high levels of opportunism.

KEY WORDS: Sierra of Cazorla (Spain), *Parus*, space use, overlap, diet.

#### BIBLIOGRAFIA

- ALATALO, R. V. (1980). Seasonal dynamics of resource partitioning among foliage-gleaning passerines in northern Finland. *Oecologia (Berl.)*, 45: 190-196.
- (1982a). Evidence for specific competition among European tits *Parus* spp.: a review. *Ann. Zool. Fennici*, 19: 309-317.
- (1982b). Multidimensional foraging niche organization of foliage-gleaning birds in northern Finland. *Ornis Scand.*, 13: 56-71.
- ALERSTAM, T.; NILSSON, S. G. y ULFSTRAND, S. (1974). Niche differentiation during winter in woodland birds in southern Sweden and the island of Gotland. *Oikos*, 25: 321-330.
- ASKENMO, C.; BROMSSEN, A. VON; EKMAN, J. y JANSSON, C. (1977). Impact of some wintering birds on spider abundance in spruce. *Oikos*, 28: 90-94.
- BAKER, M. C. y BAKER, A. E. M. (1973). Niche relationships among six species of shorebirds on their wintering and breeding ranges. *Ecol. Monogr.*, 43: 193-212.
- BAUMGARTNER, L. L. y MARTIN, A. C. (1939). Plant histology as an aid in squirrel food-habit. *J. Wildl. Manage.*, 3: 266-268.
- BEJER, B. y RUDEMO, M. (1985). Fluctuations of tits (Paridae) in Denmark and their relations to winter food and climate. *Ornis Scand.*, 16: 29-37.
- CALVER, M. C. y WOLLER, R. D. (1982). Seasonal differences in the diets of Sumatra birds in the Karri forest understory. *Aust. Wildl. Res.*, 9: 293-301.
- CARRASCAL, L. M. (1984). Organización de la comunidad de aves de los bosques de *Pinus sylvestris* de Europa en sus límites latitudinales de distribución. *Ardeola*, 31: 91-101.
- y TELLERÍA, J. L. (1985). Estudio multidimensional del uso del espacio en un grupo de aves insectívoras forestales durante el invierno. *Ardeola*, 32: 95-113.
- CEBALLOS, P. (1972). Protección de las aves insectívoras. Alimentación natural de *Parus major* y *P. caeruleus*. *Mem. R. Acad. Cienc. Exact., Fis. Nat. Madrid*, XXV, Memoria núm. 1.
- CEBALLOS, P. y PURROY, F. (1977). *Pájaros de nuestros campos y bosques*. ICONA, Madrid.
- COLWELL, R. C. y FUTUYMA, A. J. (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52: 567-576.
- CUSTER, T. W. y PITELKA, F. A. (1975). Correction factors for digestion rates for prey taken by Snow buntings *Plectrophenax nivalis*. *Condor*, 77: 210-212.
- DIXON, W. J. (1983). *BMDP Statistical software*. Univ. California Press, Berkeley.
- GIBB, J. (1954). Feeding ecology of tits, with notes on the treecreeper and the goldcrest. *Ibis*, 96: 513-543.
- (1960). Populations of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. *Ibis*, 102: 163-208.
- GIL-LLETGET, A. (1927). Estudios sobre la alimentación de las aves. I. Examen del contenido estomacal de 58 aves de Candeleda (Ávila). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 42: 177-187.
- (1928). Estudios sobre la alimentación de las aves (II.) *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 28: 171-194.
- GONZÁLEZ, J. M. (1975). Predación de la «procesionaria del pino» por vertebrados en la zona de Mora de Rubielos (Teruel). *Bol. Est. Cent. Ecol.*, 13: 52-77.
- GUITIÁN, J. (1984). *Ecología de una comunidad de Passeriformes en un bosque montano de la Cordillera Cantábrica Occidental*. Tesis doctoral. Univ. Santiago.
- HERRERA, C. M. (1976). A trophic diversity index for presence-absence food data. *Oecologia (Berl.)*, 25: 187-191.
- (1978). Niche-shift in the genus *Parus* in southern Spain. *Ibis*, 120: 236-240.

- (1980). Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de Passeriformes. *Doñana Acta Vert.*, 7: 1-340.
- (1984). A study of avian frugivores, bird-dispersed plants and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecol. Monogr.*, 54: 1-23.
- e HIRALDO, F. (1976). Food-niche and trophic relationships among european owls. *Ornis scand.*, 7: 29-41.
- HOGSTAD, O. (1978). Differentiation of foraging niche among tits, *Parus* spp., in Norway during winter. *Ibis*, 120: 139-146.
- HOLMES, R. T. (1981). Theoretical aspects of habitat use by birds. *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. (Ed. por D. E. CAPEN), págs. 33-37, USDA Forest Service.
- JORDANO, P. (1981). Alimentación y relaciones tróficas entre los Passeriformes en paso otoñal por una localidad de Andalucía central. *Doñana Acta Vert.*, 8: 103-124.
- LANDRES, P. B. y MACMAHON, J. A. (1983). Community organization of arboreal birds in some oak woodlands of western North America. *Ecol. Monogr.*, 53: 183-208.
- LEVINS, R. (1968). *Evolution in changing environments*. Princeton Univ. Press.
- MINOT, E. O. (1981). Effects of interspecific competition for food in breeding blue and great tits. *J. Anim. Ecol.*, 50: 375-385.
- MORSE, D. H. (1978). Structure and foraging patterns of flocks of tits and associated species in an English woodland during winter. *Ibis*, 120: 298-312.
- MORENO, J. (1981). Feeding niches of woodland birds in a montane coniferous forest in central Spain during winter. *Ornis Scand.*, 12: 148-159.
- OBESO, J. R. (1985). *Comunidades de Passeriformes y frugivorismo en altitudes medias de la Sierra de Cazorla*. Tesis doctoral. Univ. Oviedo.
- PARTRIDGE, L. (1976). Field and laboratory observations on the foraging and feeding techniques of blue tits (*P. caeruleus*) and coal tits (*P. ater*) in relation to their habitats. *Anim. Behav.*, 24: 534-544.
- PIANKA, E. R. (1981). Competition and niche theory. *Theoretical ecology*. (Ed. por R. M. May), Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- RALPH, C. P.; NAGATA, S. E. y RALPH, C. J. (1985). Análisis de droppings to describe diets of small birds. *J. Field Ornithol.*, 56: 165-174.
- ROLANDO, A. (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.
- ROTEBERRY, J. T. (1980). Dietary relationships among shrubsteppe passerine birds: competition or opportunism in a variable environment? *Ecol. Monogr.*, 50: 93-110.
- SABO, S. R. (1980). Niche and habitat relations in subalpine bird communities of the White Mountains of New Hampshire. *Ecol. Monogr.*, 50: 241-259.
- SCHOENER, T. W. (1970). Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 51: 408-418.
- SIMBERLOFF, D. (1982). The status of competition theory in ecology. *Ann. Zool. Fennici*, 19: 241-253.
- SNOW, D. W. (1954). The habitat of eurasian tits (*Parus* spp.). *Ibis*, 96: 565-585.
- ULFSTRAND, S. (1976). Feeding niches of some passerine birds in a south Swedish coniferous plantation in winter and summer. *Ornis Scand.*, 7: 21-27.
- (1977). Foraging niche dynamics and overlap in a guild of passerine birds in a south Swedish coniferous woodland. *Oecologia (Berl.)*, 27: 23-45.
- WIENS, J. A. (1983). Avian community ecology: an iconoclastic view. *Perspectives in ornithology*. (Ed. por A. H. BRUSH y G. A. CLARK), págs. 355-403. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- ; ROTEBERRY, J. T. (1980). Diet niche relationships among North American grassland and shrubsteppe birds. *Oecologia*, 42: 253-292.

## APÉNDICE I

Composición porcentual en volumen de los componentes de la dieta que pueden ser estimados visualmente. Se diferencian únicamente los distintos materiales vegetales y el porcentaje global de material animal. Se han separado los períodos invernal y estival para los mismos meses que en la tabla II.

[Diet composition of *Parus* spp. as indicated by percent volume contributed by each vegetal food item and the total of percent for animal matter. Values for the summer (VER) and winter (INV) periods (see table II) are given separately.]

	<i>P. ater</i>		<i>P. major</i>		<i>P. cristatus</i>		<i>P. caeruleus</i>	
	VER.	INV.	VER.	INV.	VER.	INV.	VER.	INV.
<b>MATERIAL</b>								
VEGETAL . . . . .	18.18	61.67	5.87	6.50	18.20	43.33	20.16	52.50
Restos semillas . . . . .	12.69	58.67	2.51	6.50	16.17	43.33	8.15	37.19
Piñones . . . . .	6.98	57.61	0.48	3.25	9.81	37.50		26.00
Gramíneas (semillas) . . . . .	0.07							
Bellota ( <i>Q. ilex</i> ) . . . . .	1.21	0.37			0.13		1.01	
Semillas indeter. . . . .	4.42	0.69	2.03	3.25	6.23	2.50	7.14	10.69
Brotos . . . . .		0.56			0.80			10.81
TOTAL FRUT. CARN. . . . .	6.18		3.36		0.78		12.00	5.00
<i>R. ulmifolius</i> . . . . .	5.69		2.16		0.78		9.81	5.00
<i>L. etrusca</i> . . . . .	0.17		0.48					
<i>B. hispanica</i> . . . . .			0.72	93.50				
<i>R. canina</i> . . . . .							1.19	
Otros frut. carn. . . . .	0.31						1.00	
<b>MATERIAL</b>								
ANIMAL . . . . .	81.50	37.78	93.07	93.50	81.80	56.66	80.61	47.50