

TÁCTICAS DE BÚSQUEDA DEL ALIMENTO DEL REYZUELO LISTADO (*REGULUS IGNICAPILLUS*) DURANTE EL INVIERNO

L.M. CARRASCAL & J.L. TELLERÍA

Carrascal, L.M. & Tellería, J.L., 1988. Tácticas de búsqueda del alimento del Reyzeulo Listado (*Regulus ignicapillus*) durante el invierno. *Misc. Zool.*, 12: 303-307.

Foraging tactics of Firecrests (Regulus ignicapillus) during winter.— Firecrests concentrated their foraging effort on lichen where food density was higher than in bark surfaces of branches. Branches without lichens were used marginally. When foraging on lichens, Firecrests used the most energetically expensive searching methods (hovering and hanging). This result may be a trade-off between searching costs and net intake rate in rich food resources, and it agrees with predictions derived from Norberg's model (1977).

Key-words: Deciduous forest, Firecrests, *Regulus ignicapillus*, Optimal patch use, Searching methods, Winter.

(Rebut: 20 VI 88)

L.M. Carrascal, U.E.I., Vertebrados, Museo Nacional de Ciencias Naturales, José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, España.— J.L. Tellería, Dept. de Biología Animal I, Fac. de Biología, Univ. Complutense de Madrid, 28040 Madrid, España.

Este trabajo es una contribución al proyecto "Biología y Distribución de los Vertebrados Forestales Ibéricos" (Proyecto PB86-0006-C02-00 de la DCI CYT).

INTRODUCCIÓN

De las dos especies del género *Regulus* que viven en Europa, *R. ignicapillus* presenta la distribución más meridional, habitando un amplio espectro de formaciones forestales (DEMENTIEV & GLADKOV, 1967; WITHERBY, 1965; HARRISON, 1982). A pesar de los conocimientos que se tienen de esta especie, aún se conoce muy poco de su biología durante el invierno, en especial si se la compara con *R. regulus* (MORSE, 1978; ALATALO, 1981, 1982a, 1982b; ROLANDO, 1983; CARRASCAL, 1986; LAURENT, 1986a, 1986b). Además, aunque biométricamente *R. ignicapillus* es muy similar a *R. regulus*, presenta algunas diferencias en el uso del espacio (LEISLER & THALER, 1982), con lo cual la biología invernal de esta última no puede generalizarse a la de *R. ignicapillus*.

Uno de los aspectos más importantes de la

biología de cualquier especie es la estrategia utilizada para la búsqueda de alimento (STEPHENS & KREBS, 1986). Para explicar el uso del espacio y el comportamiento de *R. ignicapillus* se han utilizado dos hipótesis generales: 1. Los organismos concentran la búsqueda del alimento en los lugares con mayor disponibilidad, es decir, en donde son mayores las expectativas de obtener un balance energético positivo (MORSE, 1980; BARNARD, 1983 y KREBS et al., 1983); 2. El empleo de métodos de búsqueda del alimento no es fijo, sino que está en función de las expectativas de obtener un balance de energía positivo (PYKE, 1984; STEPHENS & KREBS, 1986). Cuando la probabilidad de obtener una cantidad suficiente de alimento sea alta, los organismos emplearán métodos de búsqueda energéticamente más costosos que cuando las expectativas de obtener alimento sean bajas.

Atendiendo a estas hipótesis generales, en

este trabajo se aborda el estudio de las estrategias de búsqueda de alimento de *R. ignicapillus* en un hayedo-robleal del norte de la Península Ibérica.

MATERIAL Y MÉTODOS

El área de estudio, de una extensión de 4 Km², está situada en las proximidades del puerto de Altube (475-525 m s.n.m.) en la provincia de Álava (43°03'N 02°45'W), en un profundo valle cubierto por un bosque caducifolio de hayas (*Fagus sylvatica*) y robles (*Quercus robur* y *Q. pyrenaica*). La altura media del arbolado es de 15,2 m, la densidad de árboles es de 136 por ha, la cobertura de arbustos (*Rubus* sp, *Ulex europaea*, *Erica* spp) de un 11,7% y la cobertura de herbáceas de un 20,3% (más detalles sobre las características del área de estudio en CARRASCAL, 1987). Los muestreos se efectuaron durante Enero de 1984 y Enero de 1987 en diez días distintos (no se han encontrado diferencias significativas entre los dos años en el uso del espacio). Los muestreos se efectuaron a lo largo de todo el día en condiciones favorables sin viento (7°C de temperatura media diurna, mínima de 1,5°C y máxima de 14°C).

El uso del espacio de *R. ignicapillus* se muestreó a intervalos de 30 segundos. Para cada individuo en observación se tomaron un máximo de seis muestras y no más de tres por árbol. No obstante, en escasas ocasiones, se llegaron a tomar tres observaciones a un mismo individuo debido a su gran movilidad. Se obtuvieron en total 147 muestras. Este sistema de toma de datos proporciona muestras estadísticamente independientes en pequeños paseriformes insectívoros forestales de gran movilidad (ver CARRASCAL, 1983 y MORRISON, 1984 para un análisis detallado de esta metodología).

De cada individuo en busca activa del alimento se anotaron su situación en ramas finas (menores de 1 cm de diámetro) y en ramas de diámetro intermedio (de 1 a 5 cm de diámetro), si se encontraba en líquenes o sobre la corteza desnuda de las ramas y el método de

búsqueda del alimento (postura normal con el dorso para arriba, postura colgante con el dorso para abajo y revoloteo sobre sustrato). Aunque *R. ignicapillus* explota otros sustratos aparte de las ramas finas y medias aquí consideradas (CARRASCAL & TELLERÍA, 1985), en estos dos sustratos pasa el 99,3% de su tiempo dedicado a la búsqueda del alimento en los árboles.

Para estimar la cobertura de líquenes en las ramas, se escogieron al azar unidades de ramas de 1 m de longitud sobre las cuales se llevó a cabo una estimación visual de la cobertura. La cobertura de líquenes en las ramas medias fue del 10% (s=15, n=857) y en las ramas finas del 1% (s=1,8, n=562). En las ramas con un diámetro inferior a 5 cm (ramas finas y medias) la cobertura fue del 6%. Las especies de líquenes más abundantes fueron *Hypogymnia tubulosa*, *H. physodes*, *Parmelia caperata*, *Usnea florida* y *Evernia prunastri*.

RESULTADOS

Regulus ignicapillus dedica mucho más tiempo a buscar el alimento en las porciones de las ramas cubiertas por líquenes (30,6% del tiempo de actividad; n=147) que lo que cabría esperar al azar, considerando la cobertura de líquenes en las ramas menores de 5 cm de diámetro (6%, t=5,81, p<0,001 en el test de la t para porcentajes comparando un porcentaje esperado –disponibilidad– con otro observado). En las ramas de 1 a 5 cm de diámetro el 73,9% del tiempo dedicado a la búsqueda del alimento es empleado en los líquenes (n=31); este porcentaje es significativamente mayor que el que cabría esperar al azar (10%, t=5,61 y p<0,001). En las ramas menores de 1 cm de diámetro el porcentaje de tiempo de búsqueda pasado en los líquenes es muy inferior (15,8%; n=116), aunque sigue siendo significativamente mayor que el que cabría esperar al azar (1%; t=4,70 y p<0,001).

Regulus ignicapillus emplea los tres métodos de búsqueda en una proporción que difiere significativamente entre los sectores con lí-

Tabla 1. Uso porcentual de tres métodos de búsqueda del alimento en ramas desprovistas de líquenes y en líquenes. $X^2 = 55.93$, $p < 0.001$.

Porcentual use of foraging methods in lichen patches (right) and in branches without lichens (left). The three methods are respectively gleaning back up, hanging and hovering.

	Ramas sin líquenes		Líquenes	
	n	%	n	%
Postura normal	85	83,5	9	20,0
Postura colgante	11	10,5	29	64,4
Revoloteo	6	5,8	7	15,6

quenes y las ramas no cubiertas por estas plantas epífitas ($X^2 = 55.93$, $p < 0.001$; tabla 1). Al utilizar los líquenes como sustrato de alimentación emplea la postura colgante y el revoloteo con mucha mayor frecuencia que cuando busca el alimento en ramas sin estas plantas epífitas.

DISCUSIÓN

Teniendo en cuenta que el vuelo es una actividad energéticamente muy costosa (HAILS, 1979; TATNER & BRYANT, 1986; BRYANT & TATNER, 1988), y que la postura colgante en pequeños paseriformes lo es más que la postura con el dorso para arriba (ALATALO, 1982a; LAURENT, 1986a), el empleo de estos dos métodos con mayor intensidad en las masas con líquenes confirma la hipótesis de que al ser mayores las expectativas de obtener alimento se pueden emplear métodos energéticamente más costosos (NORBERG, 1977; PYKE, 1984).

La concentración de la actividad de búsqueda del alimento en el sustrato con mayor cantidad de alimento (líquenes), confirma asimismo la hipótesis de que para optimizar la actividad trófica hay que centrar la búsqueda donde las expectativas de obtener alimento sean más altas. No obstante, la aceptación de esta hipótesis es cualitativa (STEPHENS &

KREBS, 1986), ya que el porcentaje de uso de líquenes varía según las partes del árbol sin ser del 100%. Esta preferencia parcial coincide con lo apuntado para páridos por SMITH & DAWKINS (1971) y SMITH & SWEATMAN (1974) en condiciones de laboratorio, y puede ser explicada por la necesidad de muestrear continuamente el ambiente con el propósito de rastrear las condiciones cambiantes en la disponibilidad trófica de los recursos (MORSE, 1980). Alternativamente (aunque no exclusivamente), este desvío puede explicarse atendiendo a los problemas particulares que tienen que afrontar los individuos y que no son considerados por el modelo general ("rules of thumb" de KREBS et al, 1983 y KREBS & MCCLEERY, 1984). Así, si *R. ignicapillus* restringiese exclusivamente su actividad de búsqueda al parche con más alimento (cumpliendo la regla del "todo o nada"; MORSE, 1980), en un bosque en el que la cantidad de ramas con una cobertura de líquenes apreciables es muy baja, el tiempo invertido en volar entre ramas favorables sería muy grande en relación con la necesidad de obtener continuamente alimento para sobrevivir durante el invierno (THALER & THALER, 1982).

Por tanto, y considerando las limitaciones energéticas de *R. ignicapillus* durante el invierno y las características del ambiente en que habita, la optimización debe producirse mediante la concentración de la actividad de alimentación en el parche con mayor contenido trófico sin abandonar la búsqueda del alimento en los parches subóptimos. Esta estrategia de uso parcial del sustrato favorable no debe ser interpretada como que *R. ignicapillus* es un predador subóptimo, sino como una estrategia de maximización de la supervivencia de acuerdo con las limitaciones impuestas por el ambiente (JANETOS & COLE, 1981).

Las variaciones en las estrategias de búsqueda del alimento ligadas a cambios (espaciales y/o temporales) en su disponibilidad, obliga a ser cautelosos a la hora de interpretar cambios en el uso del espacio de las especies sin considerar la cantidad del alimento potencialmente utilizable. Por tanto, es necesario recurrir a aproximaciones más experimenta-

les si se quiere detectar la competencia interespecífica como factor determinante de cambios en el uso del espacio de las aves (ver revisiones de ALATALO, 1982c; ALLEY, 1982 y SIMBERLOFF, 1982; ver también ALATALO et al, 1985, 1987 y ALATALO & MORENO, 1987 para aves insectívoras forestales).

AGRADECIMIENTOS

Alejandro Kacelnik y un revisor anónimo leyeron críticamente el manuscrito original y contribuyeron sustancialmente a su mejora. Juan Carlos Alonso revisó el resumen en inglés. Lali Moreno discutió con nosotros algunos aspectos ecomorfológicos de gran interés.

BIBLIOGRAFÍA

- ALATALO, R.V., 1981. Interspecific competition in tits *Parus* spp. and goldcrest *Regulus regulus*: foraging shifts in multispecific flocks. *Oikos*, 37: 335-344.
- 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.
 - 1982c. Evidence for interspecific competition in tits *Parus* spp.. *Ann. Zool. Fenn.*, 19: 309-317.
- ALATALO, R.V., ERIKSON, D., GUSTAFSSON, L. & LARSSON, K., 1987. Exploitation competition influences the use of foraging sites by tits: an experimental evidence. *Ecology*, 68: 284-290.
- ALATALO, R.V., GUSTAFSSON, L., LUNDBERG, A. & ULFSTRAND, S., 1985. Habitat shifts of the Willow tit *Parus montanus* in the absence of Marsh tit *Parus palustris*. *Ornis Scand.*, 16: 121-128.
- ALATALO, R.V. & MORENO, J., 1987. Body size, interspecific interactions and use of foraging sites in tits (Paridae). *Ecology*, 68: 1773-1777.
- ALLEY, T.R., 1982. Competition theory, evolution, and the concept of an ecological niche. *Acta Biotheoretica*, 31: 165-179.
- BARNARD, C.J., 1983. *Animal Behaviour*. Wiley-Interscience. Nueva York.
- BRYANT, D.M. & TATNER, P., 1988. Energetics of the annual cycle of dippers *Cinclus cinclus*. *Ibis*, 130: 17-38.
- CARRASCAL, L.M., 1983. Análisis comparativo de cinco sistemas de muestreo del uso del espacio en aves forestales. *Ardeola*, 30: 45-55.
- 1986. Influencia del viento en el comportamiento de búsqueda del alimento en un grupo de aves insectívoras forestales. *Misc. Zool.*, 10: 277-285.
 - 1987. Relaciones entre avifauna y estructura de la vegetación en el País Vasco atlántico. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de 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.
- DEMENTIEV, C. & GLADKOV, N.A., 1967. *The Birds of the Soviet Union*. Israel Program for Scientific Translation. Jerusalem.
- HAILS, C.J., 1979. A comparison of flight energetics in hirundines and other birds. *Comparative Biochemistry and Physiology A.*, 63: 581-585.
- HARRISON, C., 1982. *An Atlas of the Birds of the Western Palearctic*. Collins. Londres.
- JANETOS, A.C. & COLE, B.J., 1981. Imperfectly optimal animals. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 9: 203-210.
- KREBS, J.R. & MCCLEERY, R.H., 1984. Optimization in behavioural ecology. En: *Behavioural Ecology*: 91-121. (J.R. Krebs & N.B. Davies, Eds.). Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- KREBS, J.R., STEPHENS, D.W. & SUTHERLAND, W.J., 1983. Perspectives in optimal foraging. En *Perspectives in Ornithology*: 165-221. (A.H. Brush & G.A. Clark, Eds.). Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- LAURENT, J.L., 1986a. Winter foraging behaviour and resource availability for a guild of insectivorous gleaning birds in a southern alpine larch forest. *Ornis Scand.*, 17: 347-355.
- 1986b. Étude des regroupements plurispécifiques, ou rondes, des petits passereaux insectivores du mélèze en hiver. *L'Oiseau et R.F.O.*, 56: 263-286.
- LEISLER, B. & THALER, E., 1982. Differences in morphology and foraging behaviour in the goldcrest *Regulus regulus* and firecrest *R. ignicapillus*. *Ann. Zool. Fenn.*, 19: 277-284.
- MORRISON, M.L., 1984. Influence of sample size and sampling design on analysis of avian foraging behavior. *Condor*, 86: 146-150.
- MORSE, D.H., 1978. Structure and foraging patterns of flocks of tits and associated species in an English woodland during the winter. *Ibis*, 120: 298-312.
- 1980. *Behavioral Mechanisms in Ecology*. Harvard Univ. Press. Massachusetts.
- NORBERG, R.A., 1977. An ecological theory on foraging time and energetics and choice of optimal food-searching method. *J. Anim. Ecol.*, 46: 522-529.
- PYKE, G.H., 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 523-575.
- ROLANDO, A., 1983. Ecological segregation of tits

- and associated species in two coniferous woods of northern Italy. *Monitors Zool. Ital.*, 17: 1-18.
- SIMBERLOFF, D., 1982. The status of competition theory in ecology. *Ann. Zool. Fenn.*, 19: 241-253.
- SMITH, J.N.M. & DAWKINS, R., 1971. The hunting behaviour of individual great tits in relation to spatial variations in their food density. *Anim. Behaviour*, 19: 695-706.
- SMITH, J.N.M. & SWEATMAN, H.P.A., 1974. Food-searching behaviour of titmice in patchy environments. *Ecology*, 55: 1216-1232.
- STEPHENS, D.W. & KREBS, J.R., 1986. *Foraging Theory*. Princeton Univ. Press. New Jersey.
- TATNER, P. & BRYANT, D.M., 1986. Flight costs of a small passerine measured using doubly labeled water: implications for energetic studies. *Auk*, 103: 169-180.
- WITHERBY, H.F., 1965. *The Handbook of British Birds*. Witherby, H.F. & G. Ltd. London.