

La segregazione spaziale dei Turdidae in un settore delle Alpi centrali

Pierandrea Brichetti * e Stefano Gellini **

* Gruppo Ricerca Avifauna Nidificante, Museo Civico Scienze Naturali,
Via Ozanam 4, Brescia

** Museo Ornitologico, Via Pedriali 12, Forlì

Sommario - Sono state analizzate le distribuzioni delle dodici specie di Turdidae nidificanti in un settore di circa 60 km² dell'alta Valle Camonica (Alpi Centrali), in relazione alle tipologie ambientali ed al gradiente altitudinale. La segregazione delle specie ha luogo tramite selezione d'habitat specifica, mentre non sono rilevabili fenomeni attribuibili alla competizione diretta. L'effetto esercitato sulle distribuzioni dagli ecotoni vegetazionali legati al gradiente altitudinale è più evidente per le specie che frequentano ambienti a bassa vegetazione che per le specie degli ambienti forestali, probabilmente a causa della maggiore complessità strutturale di questi ultimi. All'interno del gruppo comprendente le specie del genere *Turdus* più il Pettiroso (specie legate alla vegetazione boschiva) la densità massima è negativamente correlata all'ampiezza d'habitat; ciò porta a supporre che il diverso grado di specializzazione nella selezione dell'habitat svolga un ruolo importante nella strutturazione della guild dei Turdidae in ambiente forestale alpino.

Key words: Apls, distribution, habitat selection, Turdidae

I gradienti altitudinali forniscono favorevoli opportunità per lo studio della segregazione delle specie di uccelli (cfr. Terborgh 1971, Able e Noon 1976, Noon 1981, Terborgh 1985, Casini e Gellini 1987), la cui distribuzione può essere analizzata sia in funzione delle variazioni di fattori fisici e biologici che si verificano lungo il gradiente, sia in relazione alla distribuzione di altre specie (Lebreton e Broyer 1981). Con particolare riferimento ai Passeriformi, il fattore ambientale generalmente riconosciuto come il più importante nel determinare la distribuzione degli uccelli è la struttura della vegetazione (cfr. James 1971, Willson 1974, Roth 1976, Withmore 1977). Pertanto la ricerca di correlazioni tra la struttura vegetazionale dell'habitat e le abbondanze delle specie (Rotenberry e Wiens 1980, Wiens e Rotenberry 1981, Telleria e Potti 1984), e l'analisi delle correlazioni tra specie (Mountainspring e Scott 1985) consentono di interpretare le modalità di distribuzione, e di valutare l'importanza relativa della esclusione competitiva diretta e della selezione dell'habitat come fattori causali della segregazione ecologica delle specie e della struttura delle comunità (cfr. i modelli di Terborgh 1971).

Nel presente lavoro sono state analizzate le distribuzioni di dodici specie di Turdidae nidificanti in un settore dell'alta Valle Camonica (Alpi Centrali), appartenenti a sei generi (*Saxicola*, *Oenanthe*, *Monticola*, *Phoenicurus*, *Erithacus*, *Turdus*).

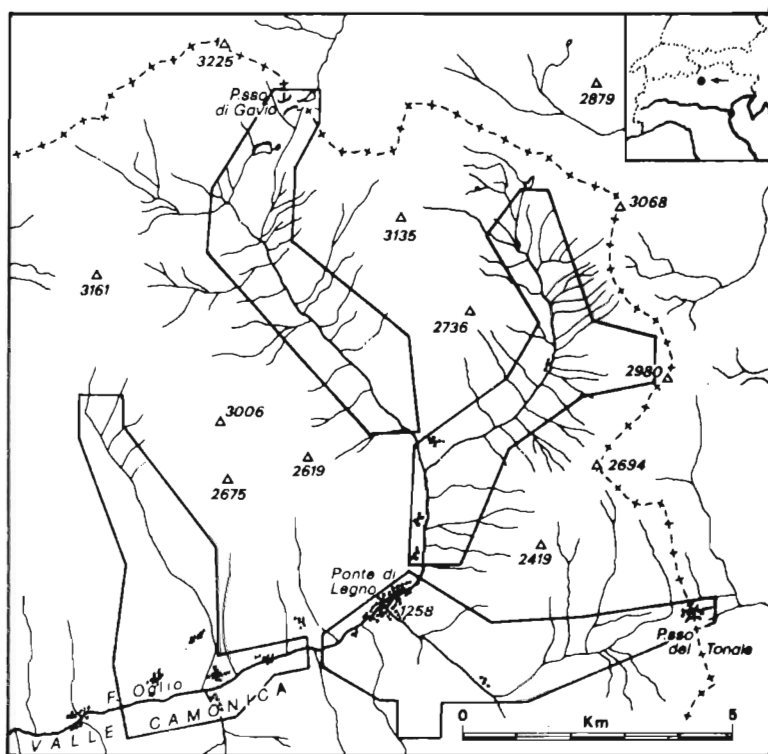


FIGURA 1. Area di studio. Sono indicate le zone all'interno delle quali sono stati scelti i percorsi.

AREA DI STUDIO

L'area all'interno della quale si sono svolte le ricerche ha un'estensione di ca. 146 km² ed appartiene, nell'ambito delle Alpi Retiche, ai gruppi montuosi dell'Ortles-Cevedale e dell'Adamello. I confini amministrativi della Provincia di Brescia possono essere in buona parte assunti a riferimento per la delimitazione geografica dell'area studiata, situata nell'alta Valle Camonica (Lombardia nord-orientale).

La sezione dell'alta Valle Camonica interessata dallo studio si sviluppa con andamento est-ovest e, in corrispondenza del paese di Pontedilegno (1258 m), si dirama in valli minori, la più importante delle quali si sviluppa con andamento sud-nord, fino a Pezzo (1565 m). Ciò determina una marcata diversità nei tipi di copertura vegetazionale dei versanti opposti, dovuta principalmente all'esposizione. Sui versanti prevalentemente orientati a nord e nord-est si sviluppano fustaie di peccio *Picea abies*, miste od associate al larice *Larix decidua*, e fitte boscaglie di ontano di monte *Alnus viridis*. Su quelli esposti a sud e sud-ovest, i fianchi della valle testimoniano un'antica presenza di coltivi, quasi completamente abbandonati e invasi da erbe selvatiche e cespugli, con esclusione di alcuni prati da sfalcio tuttora coltivati. L'alta vegetazione è rappresentata soprattutto da lariceti puri o associati al peccio, e da parchi di larici pascolati o con sottobosco cespuglioso (ontano di monte, rododendro, mirtillo rosso ecc.).

Nel settore oggetto d'indagine sono state delimitate quattro aree (Fig.1) estese complessivamente 60 km², all'interno delle quali sono stati tracciati i percorsi campione.

TABELLA I. Tipi di ambiente nei quali si è svolta la ricerca e relative escursioni altitudinali.

A)	Ripisilve e ontanete di fondovalle	1100-1350
B)	Parchi e giardini urbani e suburbani	1100-1400
C)	Parco di larici (con prevalente sottobosco cespuglioso)	1700-2100
D)	Pecceta pura o mista a larici	1150-1800
E)	Lariceto (fustaia)	1500-1900
F)	Alneti (boscaglie di ontano di monte)	1600-2200
G)	Rodoreto-vaccinieti (anche cori, pietraie)	1700-2300
H)	Prati e pascoli di quota medio-bassa (con macchie e siepi)	1100-1700
I)	Praterie alpine e prati acquitrinosi	1800-2450
L)	Tundra alpina (zolle pioniere)	2300-2700
M)	Morene, pietraie, detriti, rupi e rocce	1700-3200
N)	Costruzioni, manufatti, ecc.	1100-2700

METODI

Stime della densità di ogni specie sono state ottenute, nel periodo maggio - giugno delle stagioni riproduttive 1985-86, applicando una versione leggermente semplificata del metodo del transetto lineare proposto da Emlen (1971, 1977). Sono stati effettuati, con inizio al sorgere del sole, 24 percorsi di circa 1 km l'uno, all'interno di tipi di ambiente omogenei, definiti in Tab.I con le relative escursioni altitudinali.

In ogni percorso sono stati inclusi nell'analisi tutti gli individui in canto localizzati entro fasce laterali di 50 m su entrambi i lati del percorso. La più laboriosa procedura di determinazione delle "distanze di attenuazione" specifiche può infatti essere trascurata a favore di conteggi a distanza fissa, nel caso in cui la distanza fissata sia inferiore a quella di inflessione della curva di "contattabilità" (Emlen 1977). I valori numerici così ottenuti, rapportati all'area complessivamente indagata, sono stati utilizzati come stime della densità (no. coppie/ha) per tipo di ambiente e per intervalli altitudinali successivi di 200 m.

I valori di densità sono stati utilizzati per costruire grafici di distribuzione altitudinale (Terborgh 1971); data la notevole sovrapposizione altitudinale dei diversi tipi strutturali di vegetazione, l'analisi è stata effettuata separatamente per gli ambienti a copertura boschiva (aperta e chiusa) e per gli ambienti a bassa vegetazione. Tale procedura, già adottata da Telleria e Potti (1984), consente di valutare l'importanza dei diversi effetti ecotonali rilevabili nei due tipi di formazione. Da questa analisi sono stati esclusi gli ambienti totalmente privi di copertura vegetazionale (M e N).

Per ogni specie è stata inoltre calcolata l'ampiezza d'habitat sul gradiente ambientale costituito dalle 12 formazioni, utilizzando la formula $AH12=e^{H'}$ (Pielou 1969). Questo indice è funzione crescente del numero di ambienti frequentati e del grado di equiripartizione tra ambienti.

Infine, allo scopo di esprimere sinteticamente e visualizzare le relazioni tra specie, tra i diversi tipi di ambienti e tra specie ed ambienti, è stata condotta una analisi delle componenti principali (Daget 1979) sulla matrice di correlazione delle 12 specie, tratta dalla matrice specie x ambienti ed equivalente alla matrice di varianza-covarianza delle variabili standardizzate. Con questa tecnica multivariata si possono individuare l'asse di massima variabilità dello sciame di punti costituito dagli ambienti descritti dalle densità delle specie, e i successivi assi indipendenti che spiegano le massime proporzioni delle varianze residue. E' pertanto possibile rappresentare in uno spazio a poche dimensioni la maggior parte della variabilità originaria, e correlare i descrittori originari (le densità delle specie) con gli assi dello spazio ridotto, che sono combinazioni lineari dei descrittori. L'analisi dei risultati è stata limitata alle componenti che spiegano proporzioni della varianza residua (non spiegata da componenti precedenti) superiori al valore massimo che si otterrebbe distribuendo la varianza in modo casuale tra le componenti; valori attesi della massima varianza random (Frontier 1976 in Daget 1979) sono stati ottenuti con il modello "bastone rotto" (broken stick) di MacArthur (1957, 1960).

Le densità delle specie sono state preventivamente sottoposte a trasformazione logaritmica ($x'=\ln(x+1)$) per normalizzare le distribuzioni.

TABELLA II. Specie di Turdidi nidificanti nell'area di studio, ordinate secondo ampiezze d'habitat decrescenti. La densità massima (no. coppie / 10 ha) è quella riscontrata per ogni specie nell'ambiente in cui è più abbondante. Sono riportate le abbreviazioni per i nomi delle specie utilizzate nel seguito del lavoro.

		AMPIEZZA D'HABITAT	DENSITA' MASSIMA
Culbianco (<i>Oenanthe oenanthe</i>)	Oo	6.84	1.90
Tordela (<i>Turdus viscivorus</i>)	Tv	4.83	1.50
Stiaccino (<i>Saxicola rubetra</i>)	Sr	4.59	3.13
Codirosso spazzacamino (<i>Phoenicurus ochruros</i>)	Po	4.18	7.50
Pettirosso (<i>Erithacus rubecula</i>)	Er	4.12	6.66
Merlo dal collare (<i>Turdus torquatus</i>)	Tt	3.52	1.70
Tordo bottaccio (<i>Turdus philomelos</i>)	Tph	3.41	5.00
Merlo (<i>Turdus merula</i>)	Tm	3.10	15.00
Cesena (<i>Turdus pilaris</i>)	Tp	2.76	18.00
Codirossone (<i>Monticola saxatilis</i>)	Ms	2.20	3.50
Codirosso (<i>Phoenicurus phoenicurus</i>)	Pp	1.73	3.50
Saltimpalo (<i>Saxicola torquata</i>)	St	1.00	2.25

TABELLA III. Correlazioni tra le specie e le prime tre componenti principali, varianze e relative percentuali della varianza complessiva spiegate dalle tre componenti

	FI	FII	FIII
Pettirosso	0.98	0.05	0.05
Cod.spazzacamino	-0.74	0.59	-0.27
Codirosso	0.15	0.80	0.29
Stiaccino	-0.43	-0.71	0.13
Saltimpalo	-0.31	-0.41	0.76
Culbianco	-0.88	0.03	-0.04
Codirossone	-0.66	0.44	-0.07
Merlo dal collare	0.41	-0.54	-0.56
Merlo	0.94	0.14	0.16
Cesena	0.90	0.23	0.19
Tordo bottaccio	0.88	0.00	-0.16
Tordela	0.90	0.05	-0.04
σ^2	6.47	2.22	1.16
% σ^2	54.70	18.58	9.67

RISULTATI

In Tab. II sono elencate le specie, con le abbreviazioni utilizzate nel seguito del lavoro, ordinate secondo ampiezze d'habitat decrescenti.

In Tab. III sono riportate le correlazioni tra le specie ed i primi tre assi principali (FI, FII, FIII), sui quali viene proiettato oltre l' 82% della varianza complessiva del sistema considerato.

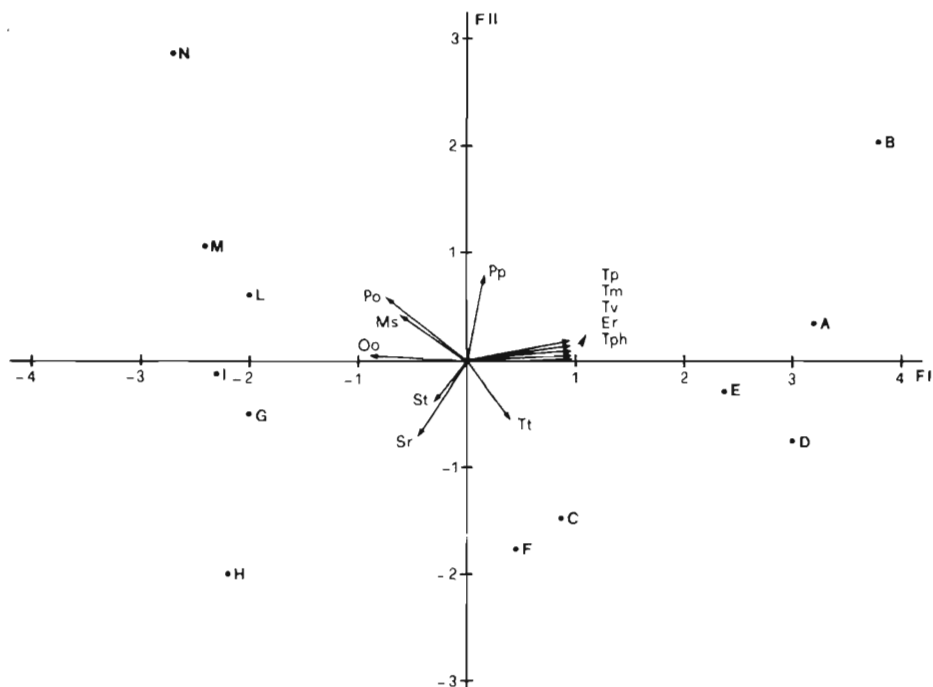


FIGURA 2. Posizione dei dodici habitat nello spazio definito dalle prime due componenti principali di Tab. III.

In Fig. 2 sono riportate le proiezioni dei punti-ambiente nel piano definito da FI ed FII, ed i vettori-specie, le cui proiezioni su FI ed FII sono le correlazioni indicate in Tab. III. Le correlazioni tra specie sono proporzionali ai coseni degli angoli formati dai rispettivi vettori, ed una misura del legame tra specie ed ambienti è fornita dalla distanza dall'origine (con segno) delle proiezioni dei punti-ambiente sui prolungamenti dei vettori-specie: valori positivi ed elevati indicano densità superiori alla media, valori negativi densità inferiori alla media.

Il primo asse (con il 53.92% della varianza complessiva) è collegato chiaramente ad un gradiente di altezza della vegetazione: separa ambienti con copertura vegetale poco elevata o assente da ambienti boschivi e alberati. Un esame delle correlazioni con FI consente di ripartire le specie in due gruppi: le specie del genere *Turdus*, Pettiroso e Codirosso che hanno correlazioni positive con questo asse; Culbianco, Codirossone, Codirosso spazzacamino, Saltimpalo e Stiaccino con correlazioni negative e più rappresentati negli ambienti a bassa vegetazione.

L'asse FII (con il 18.50% della varianza complessiva) sembra invece separare gli ambienti in base alla consistenza e copertura dello strato arbustivo. Le uniche specie che presentano le correlazioni maggiori (in modulo) con questo asse che con FI sono Stiaccino (correlazione negativa) e Codirosso (correlazione positiva) per le quali, nella zona considerata, la consistenza dello strato arbustivo risulta dunque essere un tratto rilevante nella selezione dell'habitat. Tutti i *Turdus* tranne il Merlo dal collare, ed inoltre Pettiroso e Culbianco, hanno correlazioni vicine a zero con FII e vicine ad uno (in modulo) con FI; ciò suggerisce che, per quanto riguarda la possibilità di

TABELLA IV. *Factor loadings* delle specie sulle prime due componenti principali ruotate nell'analisi effettuata sulla sottomatrice (genere *Turdus* + Pettiroso) x (ambienti A-F).

	FI	FII
Pettiroso	0.92	0.23
Merlo dal collare	-0.94	-0.10
Merlo	0.98	0.05
Cesena	0.73	0.62
Tordo bottaccio	0.03	0.93
Tordela	0.22	0.92
σ^2	3.27	2.17
% σ^2	54.50	36.17

differenziare questo gruppo di specie dalle altre, la copertura arbustiva non rappresenta un fattore di discriminazione importante. Merlo dal collare e Saltimpalo presentano le correlazioni maggiori con FIII, che definisce un gradiente determinato dalle opposte preferenze altitudinali delle due specie indicate

Questa prima analisi, basata sulla matrice completa specie x ambienti, non è in grado tuttavia di rilevare differenze all'interno del genere *Turdus*, il più numeroso. In effetti l'assenza di quasi tutti i *Turdus* e del Pettiroso dagli ambienti con coordinate FI negative (ambienti privi di alberi) fa sì che i coefficienti di correlazione tra le specie di questo gruppo siano molto elevati, così che eventuali differenze sono rilevabili solo su componenti principali successive. Si è pertanto eseguita un'altra analisi delle componenti principali sulla sottomatrice 6x6 costituita dai *Turdus* più il Pettiroso e dagli ambienti A-F. Per aumentare le correlazioni e rendere più agevole l'interpretazione dei fattori si è effettuata una rotazione Varimax dei primi due fattori estratti, che spiegano il 90.67% della varianza complessiva.

In Tab. IV sono riportati i *factor loadings* delle sei specie sui primi due assi ruotati (FI, FII). In Fig.3 sono riportate le proiezioni dei sei punti-ambienti sul piano FI-FII, ed i vettori-specie. In questo caso FI sembra essere collegato ad un gradiente bioclimatico altitudinale, rendendo massima la distanza tra gli ambienti posti alle quote più elevate (F e C) e gli ambienti di fondovalle (A e B). Questo asse consente di separare il Merlo dal collare, selettivo per gli ambienti di quota, da Merlo, Pettiroso e Cesena che selezionano ambienti "a parco" di fondovalle nei quali raggiungono densità molto superiori al valore medio nei sei ambienti. FII non permette un'interpretazione immediata; apparentemente ordina gli ambienti secondo un gradiente di copertura dello strato arbustivo, che è massima in F e minima in B. Le maggiori correlazioni con questo asse sono relative alla Tordela e al Tordo bottaccio, che risultano le specie più legate alle fustaie (in particolare il Tordo bottaccio alla pecceta) e le meno dipendenti dal gradiente altitudinale (correlazioni vicine a zero con FI). Esiste una correlazione negativa significativa tra le ampiezze d'habitat (AH12, vedi Tab. II) di queste sei specie (genere *Turdus* più il Pettiroso) e le loro densità negli ambienti in cui sono più abbondanti (coefficiente di correlazione dei ranghi di Spearman, $\rho = -0.83$, $p < 0.05$).

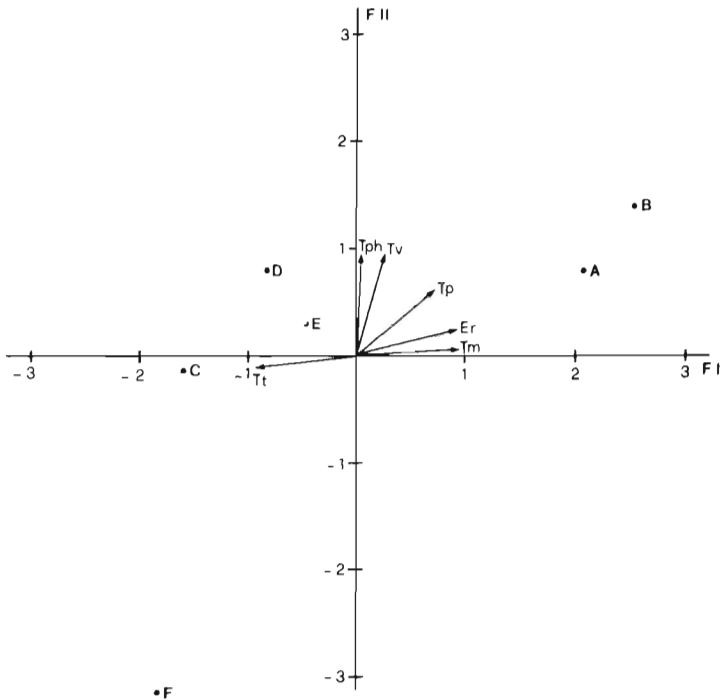


FIGURA 3. Posizione dei sei habitat (A-F) nello spazio definito dai fattori di Tab. IV.

Nelle Fig. 4 e 5 è riportata la distribuzione altitudinale dei Turdidae nei due tipi strutturali considerati (formazioni boschive ed alberate, ambienti A-E; formazioni erbacee e cespugliose, ambienti F-L). Se si interpretano le distribuzioni secondo i modelli di Terborgh (1971) appare evidente che la competizione per esclusione spaziale non gioca alcun ruolo, e che l'azione degli ecotoni nel limitare le distribuzioni è più direttamente rilevabile negli ambienti aperti (Fig. 4) che nelle formazioni boschive (Fig. 5). Le distribuzioni infatti si sovrappongono ampiamente nelle formazioni boschive, mentre nelle zone a bassa vegetazione la successione altitudinale delle specie appare in relazione con la presenza degli ecotoni indicati in Fig. 4.

DISCUSSIONE

I nostri risultati indicano che la segregazione dei Turdidae nell'area di studio si realizza tramite selezione specifica di habitat, mentre non assumono rilevanza fenomeni competitivi diretti. Questa conclusione è in accordo con i dati sperimentali di Noon (1981) e Telleria e Potti (1984) sulla distribuzione di associazioni di Turdidae in ambienti montani temperati nord-americani e mediterranei, e con le considerazioni teoriche degli stessi Autori, di Fretwell (1972) e Wiens (1977), in base alle quali la segregazione intra-habitat è un fenomeno più raro nelle zone temperate, fortemente stagionali, che negli ambienti tropicali, nei quali le specie sono più densamente "impacchettate" (packed), vicine alla capacità portante dell'ambiente e prevalentemente sedentarie.

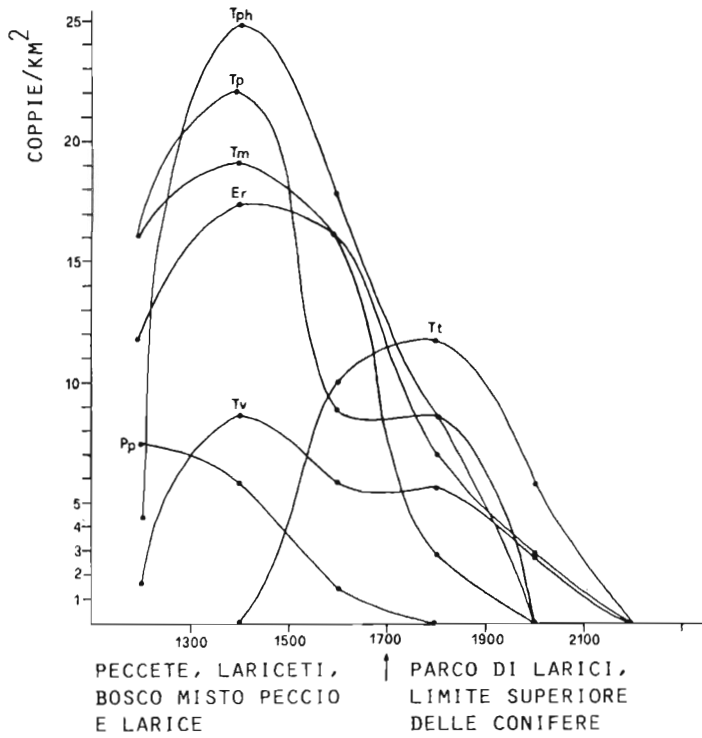


FIGURA 4. Densità dei Turdidae lungo il gradiente altitudinale definito dagli ambienti boschivi (A-E). La freccia indica la posizione di un ecotone.

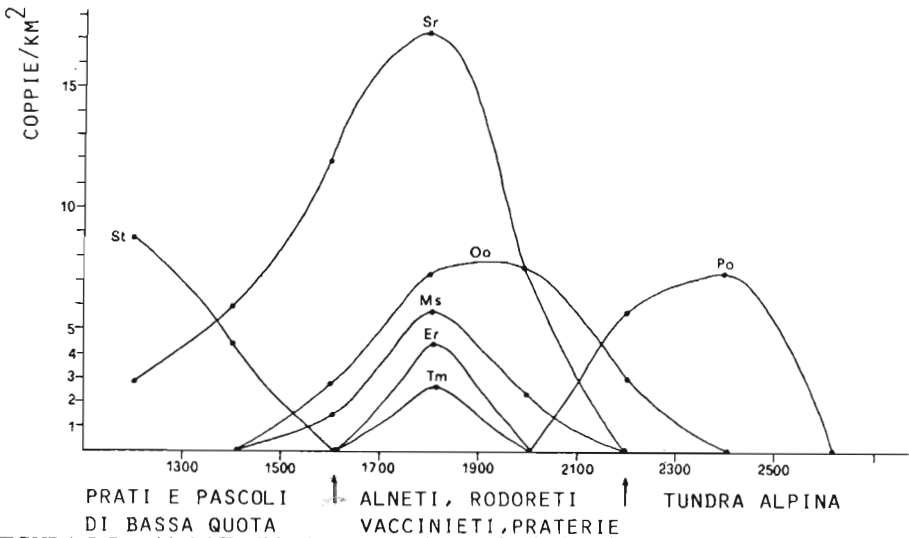


FIGURA 5. Densità dei Turdidae lungo il gradiente altitudinale definito da prati-pascoli e cespuglieti (F-L). Le frecce indicano la posizione di ecotoni.

Un risultato interessante è costituito dalla maggiore efficacia degli ecotoni (intesi come brusche discontinuità floristiche e strutturali legate al gradiente) negli ambienti a bassa vegetazione che in quelli boschivi: una possibile interpretazione è legata alla considerazione che in ambienti strutturalmente semplici la segregazione è più facilmente realizzata tramite separazione orizzontale delle specie basata su discontinuità dell'habitat (Cody 1974). Questo risultato è in apparente contrasto con i dati riportati da Telleria e Potti (1984), che nel Sistema Centrale spagnolo hanno riscontrato una uguale inefficacia degli ecotoni nei due tipi di formazione da loro considerati. E' possibile tuttavia che gli ambienti a bassa vegetazione mediterranea del Sistema centrale spagnolo, molto più complessi e strutturalmente variati delle praterie e dei cespuglieti alpini oggetto del presente studio, consentano una selezione strutturale d'habitat dello stesso tipo di quella che si riscontra in ambienti boschivi ed indipendente dalla presenza di discontinuità (prevalentemente floristiche) lungo il gradiente.

Infine la già citata correlazione negativa tra ampiezza d'habitat e densità massima delle specie che frequentano ambienti boschivi sembra indicare che, nella strutturazione della associazione dei Turdidae in ambiente forestale alpino, gioca un ruolo importante la presenza di un gradiente del grado di specializzazione. Nei termini dei modelli di selezione dell' habitat di Brown (1969) e di distribuzione libera ideale di Fretwell (1972), e cioè supponendo che le densità di ogni specie in ambienti diversi siano funzione crescente del grado di adattamento all'ambiente (fitness, cfr. anche O'Connor e Fuller 1985), per Cesena e Merlo alcuni ambienti (A e B) presentano convenienze (=adattamento) estremamente elevate rispetto agli altri, e quindi queste due specie possono essere considerate "specialiste" (*sensu* Rosenzweig 1981); all'estremo opposto è situata la Tordela, che presenta densità più basse ma simili nei vari ambienti e che quindi può essere considerata la più "generalista" del gruppo nel settore alpino indagato.

Risultati di questo genere, apparentemente sorprendenti, sono stati ottenuti in ambiente alpino, e non possono ovviamente essere considerati rappresentativi di una diversa realtà territoriale.

SUMMARY

The spatial segregation of Turdidae in Central Alps

- The patterns of distribution of the twelve species of Turdidae breeding in an ecological sector of the Valle Camonica (Central Alps, Province of Brescia, Fig. 1) were analyzed. The abundance of each species was studied in relation to habitat type (Tab.1) and to elevational gradient (range = 1100-2700 m).
- We estimated the density of each species in each habitat by the linear transect method (Emlen 1977).
- In order to investigate species/habitat relationships, Principal Component Analysis was performed on the correlation matrix species x species (Fig.2, Fig.3, Tab.III, Tab.IV).
- Population density curves along two elevational gradients with differing habitats (woods, Fig.4, and low vegetation, Fig.5) were interpreted according to Terborgh's (1971) models.
- Our results indicate that the ecological segregation of these species is achieved by means of species-specific patterns of habitat selection, whereas direct interspecific competition is not important.
- Vegetational ecotones along the elevational gradient are more effective in those habitats characterized by low vegetation than in wooded ones. This is probably due to the more complex vegetational structure of the latter habitats.
- Habitat Breadth is negatively correlated with maximum density in the guild of the species which live in wooded habitats (genus *Turdus* and *Erithacus rubecula*); this result suggests that a gradient of habitat specialization plays a major role in structuring the Turdid guild in alpine wooded environment.

FIG. 1. Study area.

FIG. 2. Position of the twelve habitats in the space defined by the first two Principal Components of Tab.III, and Factor loadings of the species. For abbreviations see Tab.I and Tab.II.

FIG. 3. Position of the six habitats (A-F) in the space defined by the factors of Tab.IV, and Factor loadings of the species. For abbreviations see Tab. I and Tab. II.

FIG. 4. Distribution of the Turdid species along the elevational gradient defined by woods. Arrow: ecotone.

FIG. 5. Distribution of the Turdid species along the elevational gradient defined by grasslands and shrubs. Arrows: ecotones.

TAB. I. Habitat types and their elevational range.

TAB. II. Habitat breadth and maximum density (pairs/10ha) of the Turdid species breeding in the investigated area.

TAB. III. Factor loadings of the Principal Component Analysis of the species densities (all species included).

TAB. IV. Factor loadings of the Principal Component Analysis of the species densities (genus *Turdus* and *Erithacus rubecula* only).

OPERE CITATE

- Able, K.P. e Noon, B.R. 1976. Avian community structure along elevational gradients in the Northeastern United States. *Oecologia* 26: 275-294.
- Brown, J.L. 1969. Territorial behaviour and population regulation in birds. *Wilson Bull.* 81: 293-329.
- Casini, L. e Gellini, S. 1987. Distribuzione altitudinale di alcuni Passeriformi nidificanti in un settore dell'Italia settentrionale. *Avocetta* 11: 47-56.
- Cody, M.L. 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton University Press, Princeton.
- Daget, J. 1979. Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris.
- Emlen, J.T. 1971. Population densities of birds derived from transect counts. *Auk* 88: 323-342.
- Emlen, J.T. 1977. Estimating breeding season bird densities from transect counts. *Auk* 94: 455-468.
- Fretwell, S.D. 1972. Populations in a seasonal environment. Princeton.
- Lebreton, P. e Broyer, J. 1981. Contribution a l'étude des relations avifaune/altitude. I.- Au niveau de la region Rhone-Alpes. *Oiseau* 51: 265-285.
- James, F.C. 1971. Ordination of habitat relationships among breeding birds. *Wilson Bull.* 83: 215-236.
- MacArthur, R.H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 43: 293-295.
- MacArthur, R.H. 1960. On the relative abundance of species. *Amer.Nat.* 94: 25-36.
- Mountainspring, S. e Scott, J.M. 1985. Interspecific competition among hawaiian forest birds. *Ecol. Monogr.* 55: 219-239.
- Noon, B.R. 1981. The distribution of an avian guild along a temperate elevational gradient: the importance and expression of competition. *Ecol.Monogr.* 51: 105-124.
- O'Connor, R.J., Fuller, R.J. 1985. Bird population responses to habitat. Pp.197-211 in Taylor, K., Fuller, R.J. e Lack, P.C. (eds.). Bird census and atlas studies. BTO, Tring.
- Pielou, E. 1969. An introduction to mathematical ecology. Wiley, New York.
- Rosenzweig, M.L. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology* 62: 327-335.
- Rotenberry, J.T. e Wiens, J.A. 1980. Habitat structure, patchiness and communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology* 61: 1228-1250.
- Roth, R.R. 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* 57: 773-782.
- Telleria, J.L. e Potti, J. 1984. La segregación espacial de los Turdidos (Turdidae) en el Sistema Central. *Ardeola* 31: 103-113.
- Terborgh, J. 1971. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52: 23-40.
- Terborgh, J. 1985. The role of ecotones in the distribution of Andean birds. *Ecology* 66: 1237-1246.
- Wiens, J.A. 1977. On competition and variable environments. *Am.Sci.* 65: 590-597.
- Wiens, J.A. e Rotenberry, J.T. 1981. Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecol.Monogr.* 51: 21-41.
- Willson, M.F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55: 1017-1029.
- Withmore, R.C. 1977. Habitat partitioning in a community of passerine birds. *Wilson Bull.* 89: 253-265.

Ricevuto 15 maggio 1987