

# AVIFAUNA INVERNANTE EN LOS MEDIOS AGRICOLAS DEL NORTE DE ESPAÑA. I. CARACTERIZACION BIOGEOGRAFICA

José Luis TELLERÍA\*  
Tomás SANTOS\*

## INTRODUCCIÓN

Los patrones generales de distribución geográfica de la avifauna invernante en la Península Ibérica han sido estudiados desde diferentes puntos de vista. BERNIS (1966-1971), SANTOS (1982) y ASENSIO (1984) han analizado la distribución de las recuperaciones invernales de aves anilladas de gran parte de las especies ibéricas, y BERNIS (1964), FERNÁNDEZ-CRUZ *et al.* (1981), ENA y PURROY (1982) y PURROY *et al.* (1984), entre otros, han apuntado datos cuantitativos referentes a la distribución de los efectivos de ciertos grupos durante este período del año. En lo concerniente a los Passeriformes, se ha acumulado durante los últimos años una aceptable información sobre la distribución de sus abundancias (véase revisiones de TELLERÍA *et al.* 1983 y TELLERÍA y SANTOS, 1984) que ha permitido ilustrar la relación existente entre la densidad y estructura de diferentes comunidades invernales y ciertas variables ambientales (JORDANO, 1985; SANTOS y TELLERÍA, 1985), aunque, dada la ubicuidad y variedad de respuestas de este grupo de aves es prematuro generalizar sobre los factores determinantes de su distribución invernal (véase, por ejemplo, KRICHER, 1975, y DUNNING y BROWN, 1982).

En este trabajo se analizan las características de la distribución de los passeriformes invernantes (córvidos excluidos) en el norte de España (más concretamente en el País Vasco y áreas circundantes). Se ha seleccionado esta zona por situarse en el límite de las regiones bioclimáticas eurosiberiana y mediterránea (véase OZENDA *et al.*, 1979). Este hecho propicia una rápida sucesión de condiciones ambientales que permiten el análisis de la forma en que la avifauna se adapta a ellas. Por otro lado, esta región (cuya avifauna invernal ya ha sido estudiada desde diversos puntos de vista: TELLERÍA y SANTOS, 1982; TELLERÍA, 1983, *a* y *b*; GALARZA, 1983; CARRASCAL y TELLERÍA, 1985a) presenta unas condiciones ambientales y agrícolas representativas de las de buena parte de la mitad septentrional de la Península Ibérica, lo que puede conferir una mayor trascendencia a los resultados y conclusiones obtenidos en su estudio.

En el presente trabajo se analizan únicamente las áreas cultivadas, por ser éstas las unidades ambientales más importantes y extendidas (45 % de la

\* Cátedra de Zoología (Vertebrados). Facultad de Biología. Universidad Complutense. 28040 Madrid.

superficie total del área; véase Ministerio de Agricultura, 1978), lo que facilita el análisis de las variaciones regionales en la distribución de las aves. Por otro lado, estos medios albergan en esta zona a la mayoría de la avifauna invernante (véase TELLERÍA, 1983 *a*, y SANTOS y TELLERÍA, 1985). En consecuencia, su objetivo concreto es el análisis de la relación entre la distribución de la avifauna y los parámetros climatológicos y paisajísticos asociados a los diferentes sistemas de cultivo existentes en la zona. Para ello se ha compartimentado a la misma en una serie de sectores sobre los que se han definido unos gradientes climatológicos y agrícolas con la ayuda de técnicas multivariantes (véase CAPEN, 1981). Sobre estos gradientes, y siguiendo la metodología propuesta por ROTENBERRY (1978) y ROTENBERRY y WIENS (1981), se ha estudiado la distribución de la avifauna.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### *Area de estudio*

El área de estudio se sitúa entre los 42°25' y 43°30'N y los 1°30' y 3°30'O, incluyendo la totalidad de las provincias de Alava, Guipúzcoa y Vizcaya, así como sectores de las de Burgos, Logroño, Navarra y Santander (figura 1).

La región eurosiberiana está acantonada en las vertientes septentrionales del conjunto de macizos montañosos que cruzan esta región de Este a Oeste y alcanza su óptimo entre el mar y la vertiente atlántica de las Montañas Vascas. Siguiendo a RIVAS MARTÍNEZ (1981), podemos decir que esta región se subdivide en dos pisos bioclimáticos: el piso colino (desde el nivel del mar hasta unos 600 m.s.n.m., caracterizado por presentar temperaturas medias de las mínimas del mes más frío (m) comprendidas entre los 0° y 10°C) y el piso montano (muy poco extenso y situado en las montañas, por encima de los 600 metros, con valores de m comprendidos entre 0° y -4°C). Las áreas cultivadas de esta región se sitúan en el piso colino y se componen fundamentalmente de prados de siega (cultivo dominante ligado a su economía ganadera y que durante el invierno permanece segado) pertenecientes a la asociación fitosociológica *Lino-Cynosuretum* (ALLORGE, 1941), OBERD & R. TÜXEN, 1958, con más de 50 especies de gramíneas, compuestas, papilionáceas, poligonáceas y plantagináceas donde dominan los géneros *Trifolium*, *Dactylis*, *Cynosurus* y *Holcus*, entre otros (véase NAVARRO, 1981). El porcentaje de cultivos de otro tipo es bajo (Ministerio de Agricultura, 1978) y se dedica fundamentalmente al maíz (*Zea mays*), alfalfa (*Vicia*) y a diferentes especies hortofrutícolas. El paisaje agrícola de esta zona consta de una abigarrada alternancia de prados, setos (compuestos por *Rubus*, *Rosa*, *Crataegus*, *Prunus*, etc.) y bosquetes de *Quercus robur* y *Pinus radiata* (véase, por ejemplo, GUINEA, 1949).

La región mediterránea ocupa la mitad meridional de esta zona y se subdivide en dos pisos bioclimáticos (RIVAS MARTÍNEZ, 1981): el piso suprarme-

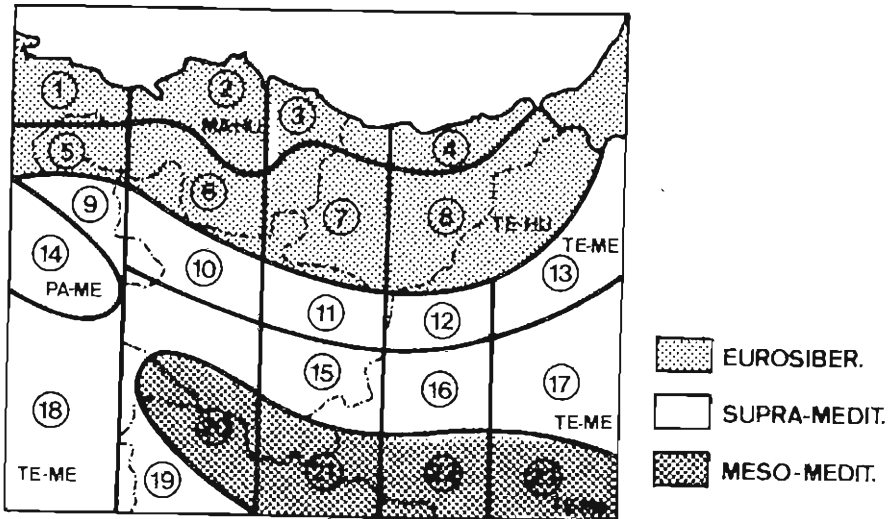
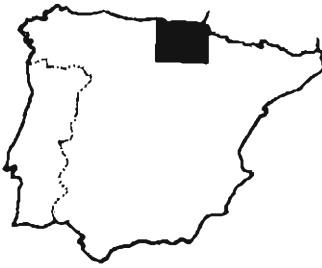
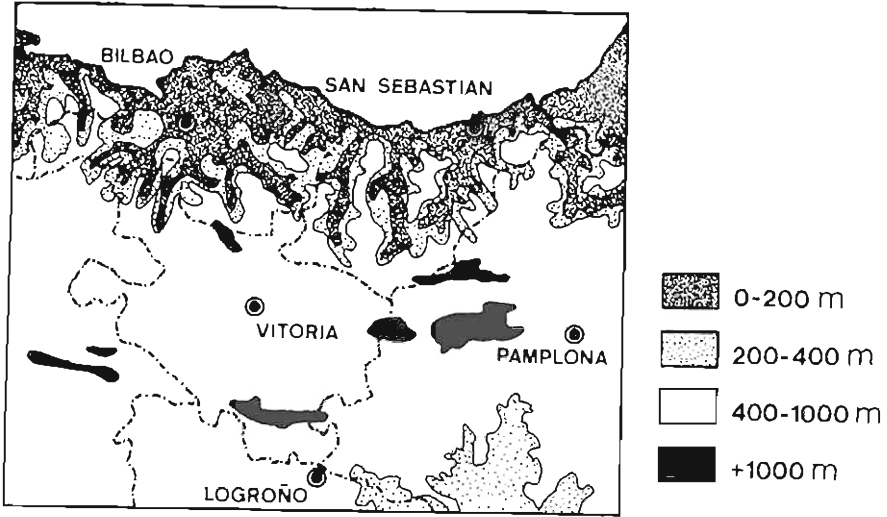
diterráneo (por encima de los 500 m.s.n.m. y con valores de  $m$  entre  $0^{\circ}$  y  $-3^{\circ}\text{C}$ ) y el mesomediterráneo (con valores de  $m$  entre  $0^{\circ}$  y  $3^{\circ}\text{C}$ ) que penetra desde el sureste siguiendo el valle del río Ebro. Toda esta región constituye un auténtico mosaico bioclimático, como queda reflejado en la variedad de sus formaciones vegetales naturales (véase CATÓN y URIBE-ECHEBARRÍA, 1980). Como consecuencia de este hecho, la diversidad de cultivos es grande (FLORISTÁN y LIZÁRRAGA, 1983), dominando los cereales (*Triticum*, *Hordeum*), la patata (*Solanum*), remolacha (*Betta*), así como la vid (*Vitis*), el olivo (*Olea*) y diversos cultivos hortofrutícolas en el piso mesomediterráneo (MANSO, 1981). Pese a esta mayor variedad de cultivos, el paisaje agrícola de esta zona se caracteriza, y diferencia del de la región eurosiberiana, por su deforestación, dado que la vegetación arbórea queda reducida básicamente a las plantaciones de álamos (*Populus*) y vegetación acompañante (*Salix* de los cauces fluviales) en los monocultivos del piso supramediterráneo, aunque la estructura de la vegetación se diversifica más en el piso mesomediterráneo como consecuencia de la presencia de los cultivos leñosos arriba reseñados.

#### *Delimitación de los sectores*

Sobre la base de la caracterización bioclimática arriba comentada, se ha compartimentado el área de estudio en 23 sectores sobre los que se ha analizado la distribución de las aves (figura 1). Estos han sido establecidos atendiendo a dos tipos de criterios:

a) Criterios climatológicos. Siguiendo los tipos climáticos de PAPADAKIS, delimitados por ELÍAS y RUIZ (1977) para este área, se han diferenciado cinco tipos de regiones climáticas caracterizadas por sus peculiares condiciones térmicas y pluviométricas. Estas regiones completan la clasificación bioclimática al dividir los pisos delimitados en una serie de subsectores climatológicos: los tipos climáticos marítimo húmedo (MA-HU, sectores 1, 2, 3 y 4) y templado húmedo (TE-HU, sectores 5, 6, 7 y 8) se incluyen en la región eurosiberiana y denotan la existencia de un gradiente positivo de termicidad a favor de las zonas costeras (véase TELLERÍA, 1983 a). El templado mediterráneo (TE-ME, sectores 15, 16, 17, 18 y 19) y el templado mediterráneo fresco (PA-ME, sector 14) se corresponden también con dos variantes térmicas del piso supramediterráneo, caracterizando el segundo a las zonas más frías durante el invierno. Finalmente, el mediterráneo templado subhúmedo (TE-ME, sectores 20, 21, 22 y 23), más atemperado y seco, coincide con el piso mesomediterráneo.

b) Criterios agrícolas. La consideración de las características de las actividades agrícolas (y su impacto en el paisaje) ha llevado a añadir una región más (sectores 9, 10, 11, 12 y 13 de TE-ME) a las delimitadas por criterios estrictamente climatológicos. Se sitúa en el piedemonte meridional de los Montes Vascos, donde —como consecuencia de su situación limítrofe entre las regiones eurosiberiana y mediterránea— aparece una mezcla abigarrada de cultivos y paisajes de signos diverso.



Cada uno de los sectores ha sido caracterizado mediante 14 variables (véase Apéndice). Las variables climatológicas (referidas al mes de enero cuando se trata de valores mensuales) han sido obtenidas a partir de los resultados aportados por los observatorios meteorológicos enclavados en cada uno de los sectores o en sus proximidades (ELÍAS y RUIZ, 1977). Siguiendo parcialmente a ROTENBERRY (1978), se han seleccionado una serie de parámetros térmicos (temperatura media mensual, temperatura media de las máximas y mínimas absolutas), pluviómetros (precipitación media mensual y precipitación anual) y mixtos (evapotranspiración mensual, número de días con cobertura de nieve y número de días de helada potencial).

Las variables de tipo agrícola se han valorado sobre la base de la información aportada por el Ministerio de Agricultura (1978). Se ha contabilizado el porcentaje de la superficie agraria útil ocupada en cada sector por los siguientes tipos de cultivo: *a*) cultivos de secano herbáceos (*Triticum*, *Hordeum*, etc.); *b*), leñosos (*Vitis* y *Olea*); *c*), cultivos de regadío herbáceos (*Betta*); *d*), leñosos (frutales), y *e*), prados de siega. Además, se ha calculado, mediante el índice de Shannon-Weaver, la diversidad sectorial de cultivos a partir de la distribución porcentual de los cinco tipos arriba señalados, con el fin de valorar la diversificación de las actividades agrarias en cada sector (véase Apéndice).

### *Técnicas de censo*

Las comunidades de aves asentadas en las áreas cultivadas de cada uno de los sectores considerados fueron muestreadas durante diciembre de 1982 y enero de 1983 mediante el método de LÄVINEN y VÄISANEN (1975) en itinerarios lineares de veinte minutos de duración y longitud controlada, siguiendo la estrategia propuesta por TELLERÍA *et al.* (1983). Sin embargo, dadas las peculiares características de las áreas censadas (cultivos vallados, sementeras, etc.), la mayoría de los censos se realizaron a través de sendas, caminos o carreteras poco frecuentadas, donde no era posible mantener una banda de recuento sobre la que establecer las densidades de aves. Por esa razón se realizaron itinerarios de censo en los que se registraba a la totalidad de los individuos contactados, de forma que fue posible establecer índices kilométricos de abundancia (IKA, FERRY y FROCHOT, 1958) con los que caracterizar los patrones regionales de distribución de las especies. En total se recorrieron 264, 5 km. de itinerarios de censo, repartidos por sectores según queda expuesto en el Apéndice.

◀ FIG. 1.—Situación, características orográficas y división en sectores del área de estudio. Clasificación agro-climática de Papadakis: MA-HU (marítimo húmedo), TE-HU (templado húmedo), TE-ME (templado mediterráneo), PA-ME (templado mediterráneo fresco) y TE-Me (templado subhúmedo).

[*Situation, geographical features and sectors considered in the study area. Climatological classification of Papadakis is shown.*]

Con el fin de hacer una aproximación a las densidades reales de las especies, se diseñó un estudio complementario para estimar la relación entre los IKA (número de aves contactadas por km. de recorrido) y el correspondiente valor de la densidad (D: número de aves/10 ha de superficie). Para ello, y sobre los dos tipos de paisajes dominantes (campaña con prados de siega y cultivos deforestados) se realizaron una serie de conteos simultáneos de las aves detectadas dentro y fuera de la banda de recuento de 25+25 m. (véase JÄRVINEN y VÄISÄNEN, 1975). Con todos los pares de valores obtenidos para las diferentes especies en cada tipo de paisaje se establecieron sendas ecuaciones generales para transformar los resultados obtenidos en las campañas norteñas ( $D=0.0848+0.476 \text{ IKA}$ ,  $n=25$ ,  $r=0.98$ ) y en los deforestados cultivos meridionales ( $D=0.273+0.384 \text{ IKA}$ ,  $n=22$ ,  $r=0.93$ ). Aunque este procedimiento no solventa el problema de la desigual detectabilidad de las especies, puede asumirse que, dado el carácter despejado de los medios en estudio y la detección predominantemente visual de la mayoría de los paseriformes invernantes en este área, sus resultados constituyen una aproximación razonablemente precisa a la densidad de la avifauna invernante.

### *Tratamiento de los datos*

A partir de los muestreos realizados en cada sector se obtuvo un IKA para cada una de las especies contactadas de cuyo sumatorio se dedujo un índice de abundancia general para la totalidad de la avifauna.

El número de especies contactadas en cada unidad de muestreo (s) permitió calcular la riqueza media ( $\bar{s}$ ) de cada sector, expresada en número de especies por unidad de muestreo (véase BLONDEL *et al.* 1981), así como el número total de especies (S). Sin embargo, con el fin de eliminar el efecto de la desigual intensidad de muestreo por sectores, se normalizó este valor mediante el método de la rarefacción propuesto por JAMES y RATHBUN (1981), calculándose la riqueza asociada a 100 individuos ( $S_{100}$ ).

Igualmente, y por idénticos motivos, se obtuvo, siguiendo a JÄRVINEN y VÄISÄNEN (1977), la diversidad corregida ( $H'_{cor}$ ). La equitabilidad se calculó mediante la ecuación  $J' = H'_{cor} / \ln S_{100}$  y la dominancia se obtuvo mediante la ecuación  $ID = IKA^1 / IKA_{tot} \times 100$ , donde  $IKA^1$  es el índice de abundancia de la especie más numerosa e  $IKA_{tot}$  el de toda la comunidad (véase MAY, 1975). La biomasa sectorial (expresada en g/10 ha) se obtuvo mediante el producto de los valores específicos de D por el peso medio de cada especie (obtenido a partir de BLONDEL, 1969; JÄRVINEN y VÄISÄNEN, 1977, y PINOWSKI y KENDEIGH, 1977). La tasa de mantenimiento metabólico (EMR), expresada en Kcal/día/10 ha, ha sido calculada a partir de la ecuación  $EMR = \sum 4,969 W_i^{0,51052} D_i$  ( $W_i$ : peso medio en gramos de la especie i;  $D_i$ : densidad de la especie i) propuesta por KENDEIGH *et al.* (1977) para 0°C de temperatura ambiente.

Por último, y con el fin de encontrar factores indicativos de gradientes de

máxima covariación de las características ambientales de los 23 sectores estudiados, se aplicó el análisis de los componentes principales (ACP; véase BHATTACHARYYA, 1981) a la matriz de 14 variables y 23 sectores. Los dos primeros factores fueron rotados por el procedimiento VARIMAX (por ejemplo, CALVO, 1982).

Sobre la distribución de los sectores en los factores, se ha representado gráficamente el valor de las variables consideradas, permitiendo, mediante el establecimiento de isopleas que agrupaban localidades con valores semejantes, estudiar su respuesta a los gradientes definidos por los factores (véase ROTENBERRY y WIENS, 1982, y JAMES y WAMER, 1982). Igualmente, ha sido posible valorar estadísticamente dichos patrones mediante un análisis de regresión simple o múltiple (véase CALVO, 1982) entre los valores de cada variable en cada sector y la situación de éste en cada uno o en varios de los factores considerados medida mediante el valor de los factor-scores.

## RESULTADOS Y ANÁLISIS

### *Caracterización de los gradientes y distribución de las localidades*

En la tabla I se exponen las correlaciones entre las variables y los dos primeros factores obtenidos en el ACP (74,01 % de la varianza original). El

TABLA I

Números peso de las variables consideradas en los dos primeros factores del análisis de componentes principales (véase Apéndice para las siglas).

[Factor-loadings of the studied variables on the first two factors of the Principal Component Analysis — see Appendix for abbreviations.]

<i>Variables</i>	<i>Factor I</i>	<i>Factor II</i>
MMIN . . . . .	-0,8734***	-0,0575
MMAx . . . . .	0,8730***	0,2246
TM . . . . .	0,9637***	0,2079
DN . . . . .	-0,6506***	-0,0427
DH . . . . .	-0,8469***	0,0213
P . . . . .	0,2607	0,8283***
PTOT . . . . .	0,3817	0,8118***
EVP . . . . .	0,8854***	0,3272
SH . . . . .	-0,7004***	-0,2549
SL . . . . .	-0,1458	-0,7989***
RH . . . . .	-0,2937	-0,8782***
RL . . . . .	0,0046	-0,9062***
PR . . . . .	0,4742*	0,7945***
H'A . . . . .	0,2526	-0,6364***
Autovalor . . . . .	5,4785	4,8833
% $\sigma^2$ . . . . .	39,1325	34,8807
$\Sigma$ % $\sigma^2$ . . . . .	39,1325	74,0132

[\*\*\*p<0,001, \*\*p<0,01, \*p<0,05]

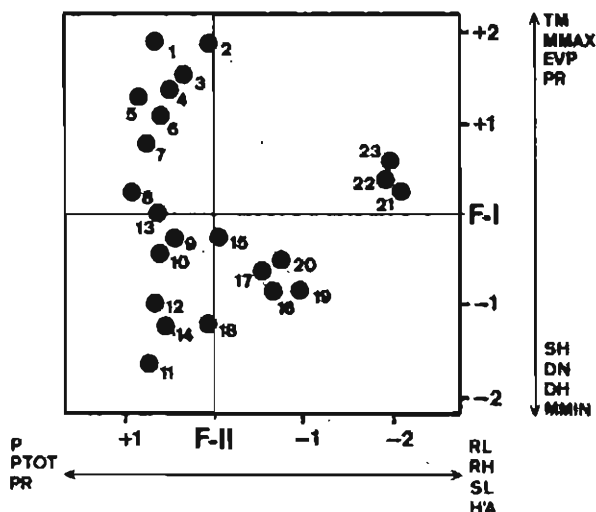


FIG. 2.—Situación de los sectores en el plano factorial. Siglas como en la tabla I.  
 [Situation of the sectors in the factorial plain. Abbreviations as in table I.]

factor I (caracterizado por 6 variables climáticas y 2 agrícolas) define un gradiente en cuyo extremo positivo se sitúan las altas temperaturas y variables climatológicas asociadas (MMAX, TM y EVP), mientras que en el negativo lo hacen las que caracterizan unas condiciones más frías (MMIN, DN y DH). De esta forma, los sectores eurosiberianos (1-8) y los mesomediterráneos (21-23) ocupan el extremo positivo de este gradiente, mientras que los supramediterráneos (9-19) se sitúan en el negativo. El factor II (caracterizado por 5 variables agrícolas y 2 climáticas) define un gradiente predominantemente agrícola al segregar a los cultivos norteños, asociados en esta ocasión a elevados valores de P, de un abigarrado conjunto de cultivos de secano (SL) y regadío (RH y RL) ligados a una elevada diversidad agrícola sectorial (H' A; figura 2). Independientemente de las variables consideradas, la distribución de los sectores en este factor puede valorarse también desde la óptica de la diversidad estructural del hábitat. En su extremo positivo se sitúan los cultivos herbáceos (campañas; sectores 1-13), que hacia el extremo negativo son sustituidas progresivamente por los cultivos cerealistas (sectores 15-19), mucho más simples, que experimentan, sin embargo, un pequeño incremento de su complejidad con los cultivos leñosos y hortofrutícolas en los sectores mesomediterráneos (20-23).

### *Distribución de las especies*

En la figura 3 se expone la distribución en el plano factorial de las 52 especies registradas y en la figura 4 se ilustra la correlación sencilla y múltiple entre los



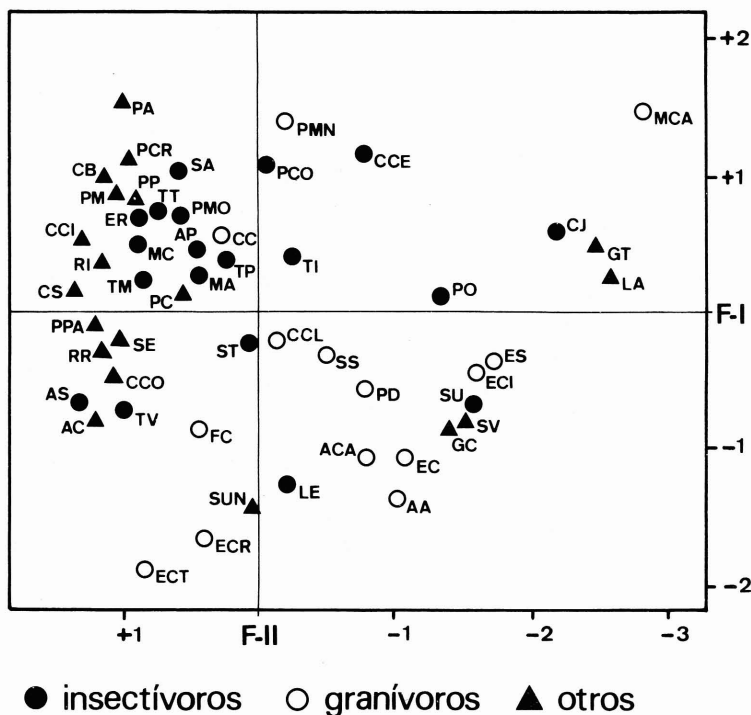


FIG. 3.—Distribución de las especies en el plano factorial, clasificadas según grupos tróficos. [Distribution of the species in the factorial plain. Trophic classification: insectivorous (black dots), granivorous (open dots) and pariforms and others (triangles).]

AA: *Alauda arvensis*, AC: *Aegithalos caudatus*, ACA: *Acanthis cannabina*, AP: *Anthus pratensis*, AS: *Anthus spinoletta*, CB: *Certhia brachydactyla*, CC: *Carduelis carduelis*, CCE: *Cettia cetti*, CCI: *Cinclus cinclus*, CCL: *Carduelis chloris*, CCO: *Coccothraustes coccothraustes*, CJ: *Cisticola juncidis*, CS: *Carduelis spinus*, EC: *Emberiza calandra*, ECI: *Emberiza cia*, ECR: *Emberiza cirius*, ECT: *Emberiza citrinella*, ER: *Erithacus rubecula*, ES: *Emberiza schoeniclus*, FC: *Fringilla coelebs*, GC: *Galerida cristata*, GT: *Galerida theklae*, LA: *Lullula arborea*, LE: *Lanius excubitor*, MA: *Motacilla alba*, MC: *Motacilla cinerea*, MCA: *Melanocorypha calandra*, PA: *Parus ater*, PC: *Parus caeruleus*, PCO: *Phylloscopus collybita*, PCR: *Parus cristatus*, PD: *Passer domesticus*, PMN: *Passer montanus*, PM: *Parus major*, PMO: *Prunella modularis*, PO: *Phoenicurus ochruros*, PP: *Pyrrhula pyrrhula*, PPA: *Parus palustris*, RI: *Regulus ignicapillus*, RR: *Regulus regulus*, SA: *Sylvia atricapilla*, SE: *Sitta europaea*, SS: *Serinus serinus*, ST: *Saxicola torquata*, SU: *Sylvia undata*, SUN: *Sturnus unicolor*, SV: *Sturnus vulgaris*, TI: *Turdus iliacus*, TM: *Turdus merula*, TP: *Turdus philomelos*, Troglodytes troglodytes, TV: *Turdus viscivorus*.

índices de abundancia (IKA) obtenidos para las mismas en cada sector y su situación en los dos factores considerados (figura 2); por este procedimiento (ROTENBERRY, 1978) se valora la relación entre los gradientes definidos por el ACP y la distribución de las diferentes especies (cuyo comportamiento puede analizarse en detalle a partir de dichas figuras).

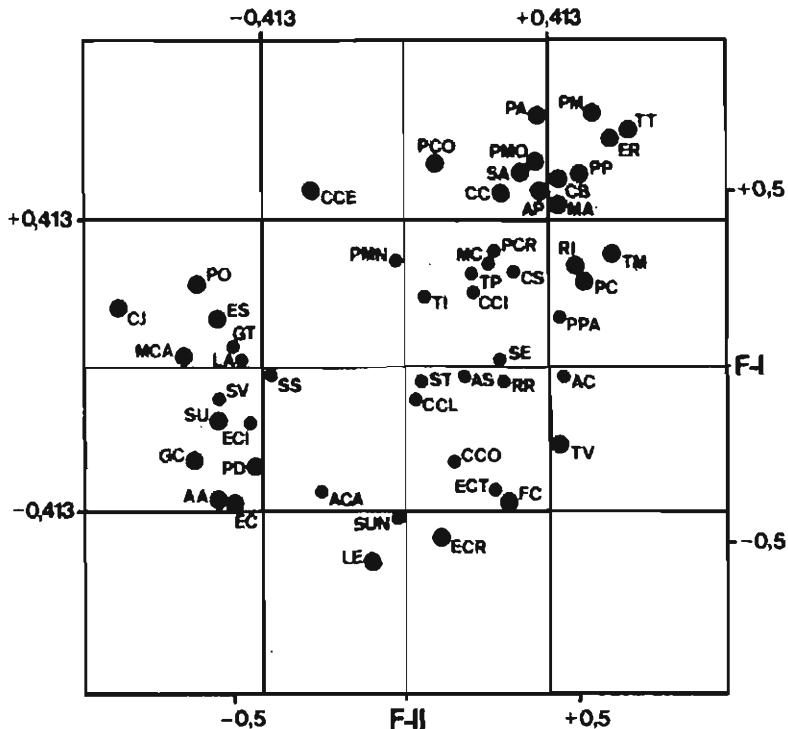


FIG. 4.—Representación de los coeficientes de correlación lineal entre los índices sectoriales de abundancia (IKA) de las diferentes especies y la situación de los sectores en los factores I y II. El valor 0,413 marca el nivel de significación de  $p=0,05$  para las correlaciones simples de los IKA con los factores I y II. Los dobles círculos señalan las correlaciones múltiples significativas ( $p<0,05$ ) con los factores I y II. Siglas como en la figura 3.

[Correlations (black dots) among the sectorial abundance distributions of the species in the sectors and the factor scores of the sectors on factors I and II (0,413 marks the 0,05 significance level). The double circles mark the significant ( $p<0,05$ ) multiple correlations with factors I and II. Abbreviations as in figure 3.]

Como puede observarse en la figura 4, 25 especies (48 %) se correlacionan significativamente con el factor I y 16 (30,8 %) lo hacen con el factor II, siendo el porcentaje medio de la varianza explicada por ambos factores de un 32 % y un 28,8 % respectivamente. El análisis de regresión múltiple entre F-I y F-II y los índices de abundancia dan correlaciones significativas en 29 especies (55,8 %), que explican, en término medio, el 43,9 % de la varianza asociada a su distribución de densidades. Dado que estas 29 especies suponen el 85,9 % de los 35.000 individuos censados, puede asumirse que los mencionados gradientes definen razonablemente bien las variables que inciden en la distribución invernal de la mayor parte de la avifauna del área de estudio.

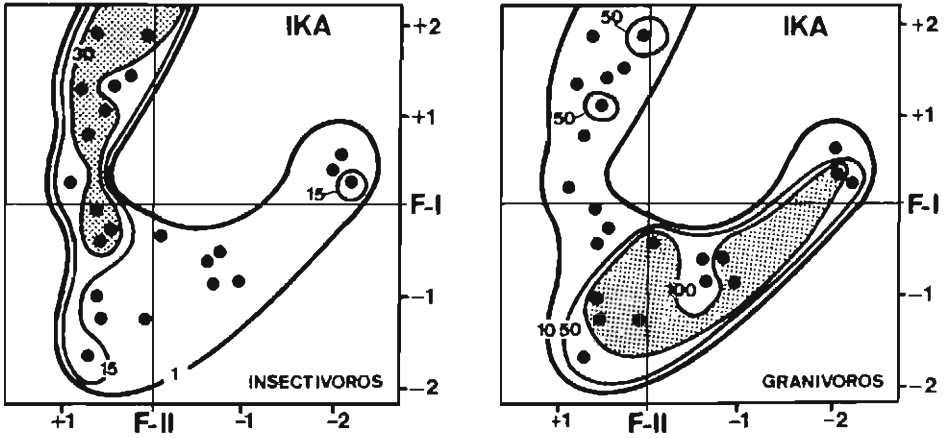


FIG. 5.—Patrones de distribución de la abundancia de aves granívoras e insectívoras en el plano factorial. Los puntos representan la situación de los 23 sectores en dicho plano (véase figura 2). Las isoplethas agrupan a los sectores de acuerdo con los intervalos de abundancia expresados en la gráfica.

[Patterns of distribution of insectivorous and granivorous birds in the factorial plane. Dots mark the situation of sectors on this plane (see figure 2). Isopleths cluster the sectors according to abundance ranks exposed in the figure.]

Un segundo aspecto a tener en cuenta es el de la distribución de las especies en ambos gradientes en función de su comportamiento trófico. Siguiendo a GIL-LEGET (1928, 1944-45), NEWTON (1972), GORSKI (1976), WIENS y DYER (1977) y SIMMS (1978), se las ha clasificado en tres grupos: *a*), predominantemente insectívoras (zoófagas o zoófagas-frugívoras) que se alimentan en el suelo (por lo que se han excluido los pariformes —ULFSTRAND, 1977—); *b*), predominantemente granívoras, y *c*), otras (véase figura 3). La distribución de los dos primeros grupos en el plano factorial es antagónica (figuras 3 y 5), lo que también viene demostrado por la correlación negativa entre los índices de abundancia (IKA) de los granívoros e insectívoros asociados a cada sector ( $r = -0.669$ ,  $p < 0.01$ ). La distribución de los índices de abundancia de los insectívoros en los 23 sectores se correlacionan significativamente con los factores I ( $r = 0.594$ ,  $p < 0.001$ ) y II ( $r = 0.556$ ,  $p < 0.001$ ), mientras que los granívoros lo hacen negativamente con el factor I ( $r = -0.496$ ,  $p < 0.01$ ). En la figura 6 puede observarse más sintéticamente la distribución de las abundancias de insectívoros y granívoros en este último factor. Esta distribución se ha obtenido calculando los valores medios de los IKA de ambos grupos en los cinco intervalos delimitados en dicho factor. En ella puede verse la explicación a la falta de correlación lineal de los granívoros con este gradiente, debido a su máxima abundancia en los tramos intermedios del mismo (sectores menos complejos).

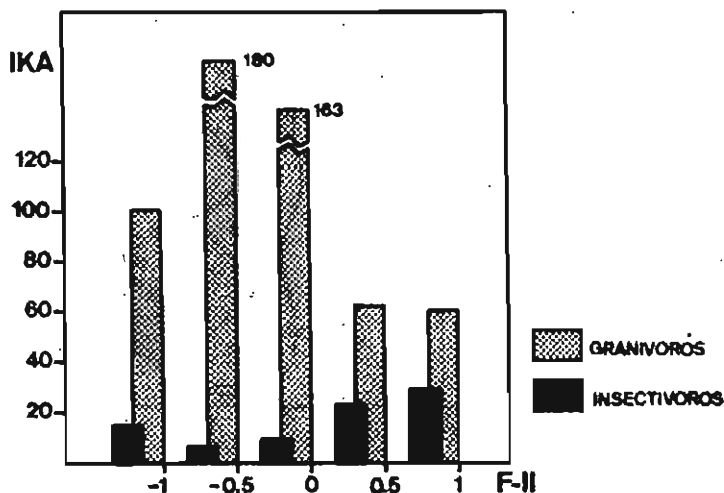


FIG. 6.—Distribución de los índices de abundancia (IKA) de las aves granívoras e insectívoras en el factor II (véase texto).  
 [Distribution of abundance (IKA) of insectivorous and granivorous birds on factor II (see text).]

En consecuencia, los insectívoros aparecen asociados a los medios más térmicos y complejos (campaña norteña y, en menor medida, cultivos mesomediterráneos) y los granívoros a los fríos cultivos cerealistas del piso supramediterráneo. Este último grupo es mucho más abundante que el de los insectívoros (figura 5, Apéndice), y está dominado por unas pocas especies que, como *Passer domesticus*, *Fringilla coelebs* y *Alauda arvensis*, absorben el peso numérico de la avifauna de estos sectores.

#### Variación sectorial de los parámetros de las comunidades

Los valores de los parámetros de las comunidades en cada uno de los sectores se recogen en el Apéndice; en la figura 7 se expone su distribución en el plano factorial y en la tabla II su correlación con los factores. El factor I se correlaciona positivamente con  $\bar{s}$ ,  $H'_{cor}$  y  $J'$ , de manera que las comunidades más diversificadas se asientan en las áreas más templadas. En cambio, las más frías, dominadas por cultivos de secano, mantienen las comunidades más densas y

FIG. 7.—Patrones de distribución de la riqueza media ( $\bar{s}$ ), diversidad ( $H'_{cor}$ ), equitabilidad ( $J'$ ), dominancia (ID), densidad (D) y biomasa (BM) en el plano factorial (véase figura 5).  
 [Patterns of distribution of mean species richness ( $\bar{s}$ ), diversity ( $H'_{cor}$ ), evenness ( $J'$ ), dominance (ID), density (D) and biomass (BM) on the factorial plane (see figure 5).]

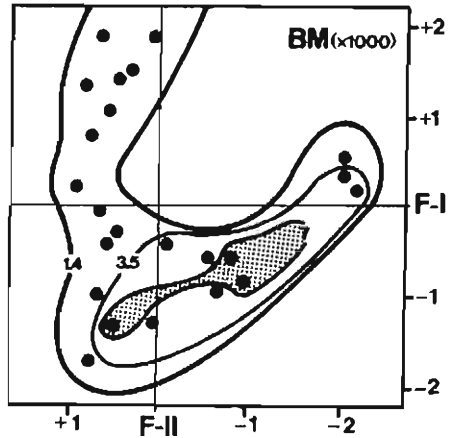
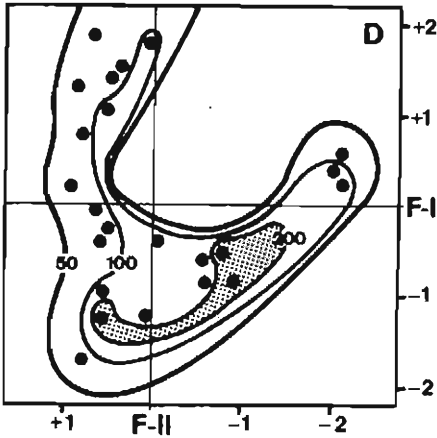
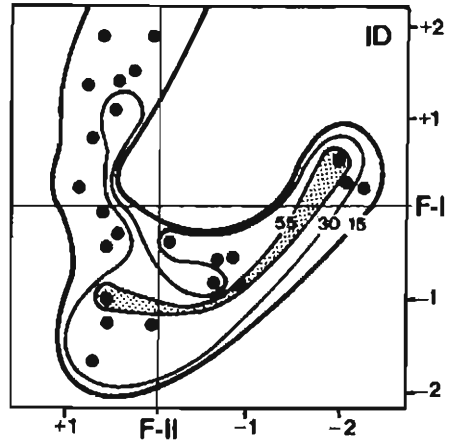
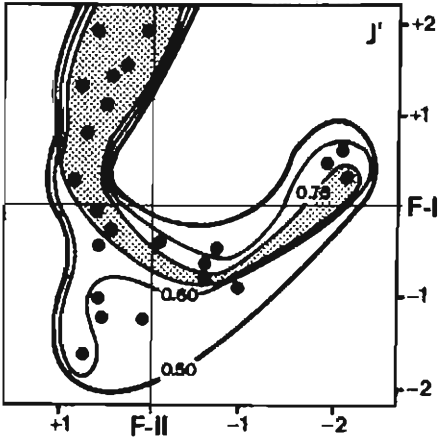
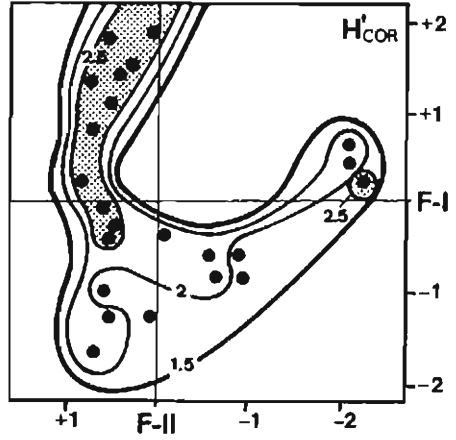
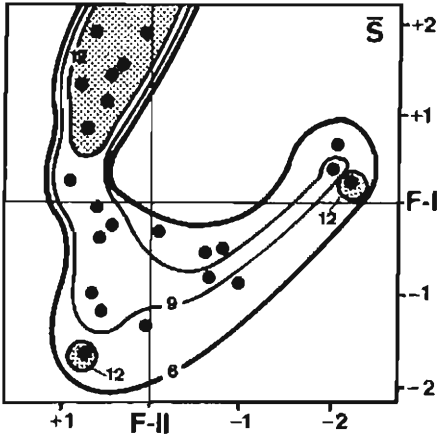


TABLA II

Correlaciones sencillas (primera y segunda columnas) y múltiples (tercera columna) entre los dos factores considerados en el análisis de componentes principales y las variables estimadas para los 23 sectores estudiados.

[Matrix of simple — first and second columns — and multiple — third column — correlations between the first two factors of the Principal Components Analysis and the variables of the 23 sectors studied.]

	Factor I	Factor II	Factor I y factor II
S <sub>100</sub> .....	0,204	0,405	0,444
$\bar{s}$ .....	0,582***	0,463*	0,724**
H <sup>2</sup> .....	0,576***	0,309	0,640**
J.....	0,614***	0,261	0,653**
ID.....	-0,537***	0,316	0,608**
IKA.....	-0,430*	0,298	0,510*
D.....	-0,444*	0,355	0,553*
BM.....	-0,461*	0,434*	0,617**
EMR.....	-0,460*	0,409	0,594*

con valores mayores de la dominancia (correlaciones negativas del factor I con ID, IKA, D, BM y EMR). El factor II, pese a explicar un porcentaje de la varianza semejante al anterior, parece menos ilustrativo, dado que sólo  $\bar{s}$  y BM, con signo opuesto, se correlacionan linealmente con el mismo. Estas diferencias en el valor explicativo de ambos factores pueden justificarse en función del comentado comportamiento de los granívoros en el factor II (figura 6): la falta de correlación lineal de su abundancia con el mismo, unida a su importancia numérica, afecta a la mayoría de los parámetros relacionados con la densidad y la dominancia. No obstante, puede considerarse que los gradientes definidos por ambos factores explican suficientemente el comportamiento de la mayoría de los parámetros, ya que la varianza media explicada en todos ellos supera el 25 % (véase correlación múltiple en tabla II).

La riqueza media ( $\bar{s}$ ) está considerada como un índice de la complejidad estructural de las comunidades locales muestreadas (véase, por ejemplo, BLONDEL *et al* 1981), mientras que la riqueza total (S<sub>100</sub>) viene condicionada por la heterogeneidad ambiental del sector considerado. En consecuencia, es lógico que este último parámetro no sufra variaciones tan notables en los gradientes definidos en razón de la mayor cobertura espacial y consiguiente heterogeneidad de las muestras asociadas a cada sector. Los altos valores de  $\bar{s}$  en los sectores norteños responden a lo esperado en función de la mayor complejidad fisionómica de sus cultivos y de la falta de limitaciones para el asentamiento de las especies insectívoras.

El valor de H<sup>2</sup><sub>cor</sub> sigue un patrón similar al de  $\bar{s}$  (r=0,731, p<0,001) y S<sub>100</sub> (r=0,597, p<0,01); sin embargo, las correlaciones mayores con J<sup>2</sup> (r=0,976, p<0,001) e ID (r= -0,882, p<0,001) pudieran relacionarse con la importancia de la equirrepartición numérica de las especies en la determinación de los

valores de la diversidad, tal y como corresponde a ambientes inestables y rigurosos (TRAMER, 1969, y ROTENBERRY *et al.* 1979). A la luz de lo comentado sobre la distribución de los granívoros, puede considerarse que este grupo es el responsable de los patrones de distribución regional de este parámetro, y dada su elevada dominancia no son de extrañar las correlaciones negativas entre  $\bar{s}$  y D ( $r = -0,409$ ,  $p \geq 0,05$ ), BM ( $r = -0,498$ ,  $p < 0,01$ ) y EMR ( $r = -0,455$ ,  $p < 0,05$ ), así como entre  $H'_{cor}$  y D ( $r = -0,651$ ,  $p < 0,001$ ), BM ( $r = -0,621$ ,  $p < 0,001$ ) y EMR ( $r = -0,649$ ,  $p < 0,001$ ). Esto contradice la relación positiva entre  $\bar{s}$  y la abundancia encontrada por TELLERÍA (1983 a) en la región eurosiberiana del área de estudio y que ya había sido apuntada por WEBSTER (1966) en Norteamérica y explicada de acuerdo con la hipótesis de que la abundancia invernal es consecuencia del número de nichos disponibles en un determinado medio. La presencia de medios restrictivos, con capacidad para acoger comunidades poco diversificadas pero con densidades muy elevadas de unas pocas especies, como lo son los cultivos mediterráneos del área estudiada, justifica estos resultados, demostrando que la densidad y la riqueza pueden seguir patrones contradictorios a los descritos dependiendo de las circunstancias de las regiones en estudio.

## DISCUSIÓN

Como ya se ha expuesto en el apartado anterior, la distribución invernal de las aves insectívoras se ajusta a la variación regional de las temperaturas. Su tendencia a concentrarse en las áreas más térmicas es lógica si se considera el carácter poiquilotermo de los invertebrados que consumen. Por otro lado, también es fácil de comprender su relación con los cultivos de hierba, ya que constituyen un sustrato diversificado florísticamente y no modificado por labranzas regulares, que permite el mantenimiento de una abundante y diversa fauna de invertebrados (MORRIS, 1979, y MORRIS y LAKHANI, 1979). En consecuencia, aunque los insectívoros se asocian a un amplio conjunto de variables (véase tabla I y figura 5), puede considerarse que la temperatura es la de mayor valor predictivo, porque, al margen de la incidencia de otras variables (como la ya comentada estructura de la vegetación), es el determinante último de la abundancia de sus presas. La relación entre la termicidad y los patrones geográficos de distribución invernal de las aves preferentemente zoófagas (véase SIMMS, 1978) en Europa es evidente y viene demostrada por su concentración en las regiones costeras eurosiberianas (véase, por ejemplo, ASHMOLE, 1962; DAVIS, 1966, y LANGSLOW, 1979) o en los tramos más térmicos del Mediterráneo (véase SANTOS, 1982, y SANTOS y TELLERÍA, 1985), donde también influyen otros aspectos que determinan tendencias hacia una dieta mixta o frugívora (véase HERRERA, 1984, y JORDANO, 1985).

La distribución invernal de las especies granívoras viene condicionada por la producción estacional de semillas de los medios sobre los que se asientan (véase,

por ejemplo, GRZYBOWSKI, 1982, y DUNNING y BROWN, 1982). En el área de estudio, los granívoros, pese a encontrarse bien distribuidos en toda la región, presentan las mayores densidades en los cultivos de secano de los pisos mediterráneos. Dado que la abundancia de su alimento no responde en esta zona a causas climatológicas inmediatas que afecten a su accesibilidad (dada la poca innivación), puede asumirse que su distribución viene condicionada por la de las semillas producidas en los diferentes tipos de cultivos durante los períodos previos de actividad vegetativa (véase, por ejemplo, WIENS y JOHNSTON, 1977). Desde esta óptica, resulta llamativa la disponibilidad trófica aparentemente menor de los cultivos de hierva a pesar de su elevada y diversificada cobertura de plantas productoras de semillas, comportamiento contradictorio que puede explicarse desde dos aproximaciones complementarias.

Por un lado, puede aceptarse la existencia de un problema de accesibilidad al quedar las semillas de los prados cubiertas por una densa cobertura de herbáceas. WIENS y JOHNSTON (1977) se han referido a la importancia de este factor limitante de la explotación de los pastizales por parte de muchas especies de aves granívoras. En el caso de los labrados, sin embargo, la falta de cobertura vegetal y el regular volteo del suelo facilitaría el acceso a las semillas existentes (véase NEWTON, 1972). Por otro lado, puede considerarse la existencia de preferencias innatas por unos u otros tipos de cultivos (prados frente a labrados invernales) en las especies granívoras consideradas. Concretamente, varias de las especies dominantes en este grupo trófico (por ejemplo, *Alauda*, *Passer* y *Emberiza*), beneficiadas históricamente por el desarrollo de los cultivos cerealistas (WIENS y JOHNSTON, 1977), manifiestan una clara preferencia por los terrenos labrados en la búsqueda de su alimento, preferencia que también ha sido evidenciada por CARRASCAL y TELLERÍA (1985b) en un estudio de la microdistribución por sustratos (labrados, prados, setos, etc.) de las aves de la campiña atlántica del País Vasco. Incluso aquellas especies que, como *F. coelebs* (granívoro dominante en la región eurosiberiana; véase Apéndice), están adaptadas a la explotación de los prados son capaces de aprovechar masivamente las condiciones de disponibilidad trófica de los labrados (véase, por ejemplo, NEWTON, 1972). La razón de esta receptividad de los labrados a las aves granívoras puede explicarse tanto en función de la comentada accesibilidad como de la abundancia de semillas en los mismos. En este último sentido, puede decirse que, pese a que los labrantíos presentan una densidad y variedad de plantas silvestres sensiblemente inferiores a las de los prados de siega y, por lo tanto, una menor producción de semillas (los cereales sembrados en otoño o perdidos durante la cosecha no son un alimento duradero por germinar rápidamente), la abundancia de este recurso puede llegar a ser muy elevada en razón de las estrategias demográficas de las plantas arvenses (véase CRAWLEY, 1983). FROUD-WILLIAMS *et al.* (1983) comentan que las densidades de semillas de plantas silvestres en campos agrícolas oscilan entre las 1.000 y 20.000 por m.<sup>2</sup> (máximo de 496.000 semillas/m.<sup>2</sup>) en el estrato superficial sujeto a labrado. En consecuencia, y si se tiene en cuenta el oportunismo de las aves granívoras y su



escaso impacto en los reservorios de semillas (PULLIAM y BRAND, 1975, y WIENS y DYER, 1977; véase también DUNNING y BROWN, 1982), parece razonable sugerir que este grupo presenta una dependencia trófica invernal sensiblemente inferior que los insectívoros.

Esta desigual dependencia de los recursos tróficos entre granívoros e insectívoros tiene que influir, en última instancia, en sus patrones de distribución espacial, que no sólo diferirán a nivel geográfico, sino que deben dar lugar a distintas estrategias locales en la utilización de sus recursos. De acuerdo con las ideas comúnmente aceptadas (véase la revisión de WIENS, 1976), es previsible que la discontinuidad en la distribución de los recursos origine patrones de distribución espacial con tendencia a la agregación. Con este fin se ha analizado la evolución de los coeficientes de variación de la abundancia (IKA) de ambos grupos tróficos en cada sector, estimándolos a partir de las correspondientes unidades de muestreo (figura 8). Los granívoros mantienen una distribución espacial caracterizada, dentro de la agregación propia de su estrategia de utilización del medio (WIENS y JOHNSTON, 1977), por una relativa regularidad en todo el área geográfica, mientras que los insectívoros sufren un incremento en la heterogeneidad de su distribución en los sectores que les son menos favorables, donde solamente prosperan al abrigo de ciertas condiciones ambientales muy localizadas.

Este comportamiento antagónico entre insectívoros y granívoros explica, en buena medida, las características de las comunidades asentadas en los sectores delimitados en el área de estudio. La posible incidencia de los insectívoros en un

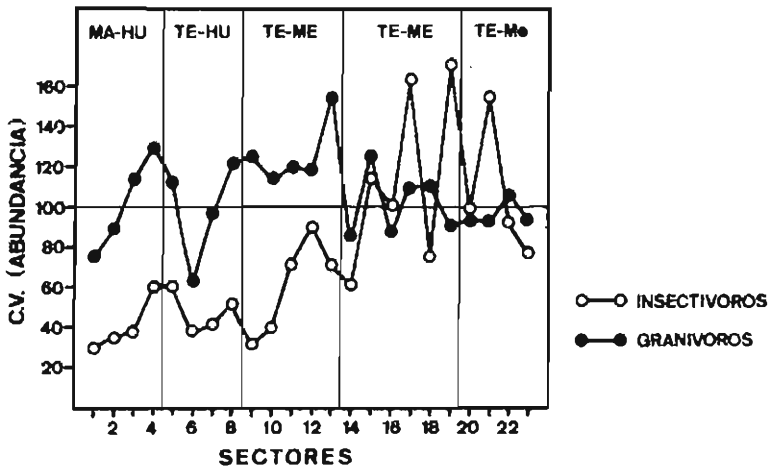


FIG. 8.—Evolución del coeficiente de variación (CV) de los índices sectoriales de abundancia (IKA) de las aves granívoras e insectívoras a lo largo del gradiente bioclimático (véase texto).  
[Coefficient of variation (CV) patterns of sectorial abundances (IKA) of granivorous and insectivorous birds along the bioclimatic gradient (see text).]

determinado sector garantiza el incremento de la riqueza y diversidad de la comunidad allí presente, como lo indica la similitud en la distribución de los índices de abundancia de este grupo trófico y las de la diversidad sectorial y la riqueza media (véase figuras 5 y 7). Los granívoros afectan de manera inversa a estos parámetros (figuras 5 y 7), al ser casi exclusivamente el único grupo adaptado a la explotación de determinados sectores. Las grandes densidades de unas pocas especies determinan, en última instancia, los patrones de densidad (y parámetros asociados) y dominancia en toda esta región.

Una valoración conjunta de los dos grandes tipos de paisajes agrícolas estudiados en este trabajo permite deducir su desigual importancia para la avifauna invernante. La campiña eurosiberiana resulta ser un medio menos restrictivo que la mayoría de los cultivos mediterráneos de este área, incapaces de acoger otras especies que unas pocas granívoras generalistas.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Luis María Carrascal su ayuda en la elaboración de los datos y sus aportaciones a la discusión del trabajo. Igualmente, queremos agradecer a Pedro Jordano su revisión del manuscrito y las valiosas sugerencias de otros dos revisores anónimos. Este trabajo ha sido parcialmente financiado con cargo al proyecto número 1.429-82 de la CAICYT.

#### RESUMEN

En este trabajo se analizan las características de la distribución invernal de los passeriformes (córvidos excluidos) asentados en los medios agrícolas del norte de España. Con este objetivo se han delimitado mediante criterios agrícolas y climáticos 23 sectores sobre los que se han definido unos gradientes mediante técnicas multivariantes (ACP) y cuyas comunidades de aves han sido estudiadas por medio de itinerarios de censo. Los resultados demuestran la existencia de dos gradientes agrícola-climáticos (los factores I y II explican el 74,01 % de la varianza). El factor I define un gradiente fundamentalmente térmico y el factor II uno de tipo estructural que discurre desde los forestados cultivos de hierba norteños hasta los diversificados cultivos de las áreas más térmicas, pasando por las extensiones cerealistas de secano de las comarcas mediterráneas más frías. El 48 y el 31 % de las especies se correlacionan significativamente con los factores I y II respectivamente. La correlación múltiple entre ambos factores y la distribución de abundancia de las aves es significativa en el 55,8 % de las especies (con una varianza media explicada del 43,9 %), que suponen el 85,9 % de las 35.000 aves censadas durante el estudio, por lo que puede asumirse que los gradientes definidos por los dos factores explican razonablemente bien la distribución invernal de la avifauna en el área de estudio. Se produce la concentración de las aves insectívoras en los sectores más atemperados (lo que se explica sobre la base de los requerimientos térmicos de la fauna invertebrada de la que se alimenta), mientras que los granívoros se concentran en las áreas más frías de los sectores mediterráneos, donde dominan los cultivos de cereales de secano. La gran abundancia de unas pocas especies de aves granívoras (*Alauda*, *Passer*, *Fringilla*, etc.) en estos últimos sectores condiciona la distribución regional de la densidad, biomasa y dominancia, y constituye la razón principal de los cambios en la diversidad. Insectívoros y granívoros demuestran tener diferentes limitaciones biológicas que condicionan no sólo su desigual distribución geográfica, sino sus propias estrategias de ocupación del espacio, ya que los insectívoros, a diferencia de los granívoros, sufren un fuerte incremento en su agregación espacial al ocupar las áreas más restrictivas.

**PALABRAS CLAVE:** biogeografía; clima; comunidades invernantes; norte de España; paisaje agrícola; *Passeriformes*.

## SUMMARY

*Wintering avifauna in the agricultural landscapes of Northern Spain.  
I. Biogeographical patterns.*

This paper analyzes the features of the distribution of passerines (crows excluded) wintering in the agricultural fields of Northern Spain (Basque Country and surrounding regions; figure 1). This area is located on the boundary of the Eurosiberian (forested landscape with grass fields as dominant cultures) and Mediterranean (deforested landscape with cereal fields —*Triticum*, *Hordeum*— in the coldest areas and more diversified cultures —cereals, vineyards and orchards— in the more thermic sectors) bioclimatic regions. We have delimited 23 sectors where the bird communities have been censused by means of line-transects and some agricultural-climatical gradients have been defined by means of a Principal Component Analysis (table I and figure 2). Factor I defines a thermic gradient opposing the Eurosiberian grassfields and the Supramediterranean cereal fields on the hot and cold extremes respectively. Factor II defines a structural gradient ranging from the forested grassfields (associated with high precipitations) to the Mesomediterranean diversified cultures, through the cereal fields of the colder Supramediterranean sectors at higher elevations. In this factorial space, the 52 species of wintering birds have been situated in order to illustrate their mean winter distributions (figure 3). On the other hand, and to test the relationships among the species and the gradients defined by factors I and II, we have calculated the correlations between specific abundances of every sector and the factor scores of the sectors. Correlations with factors I and II are significant for 48 and 31 %, respectively, of the bird species. A 55,8 % of the species (accounting for 85,9 % of the 35.000 birds censused) have a significant multiple correlation with factors I and II, so that both gradients offer an adequate representation of the wintering bird patterns in the study area. The isopleths obtained from the distribution of abundance values (IKA) for insectivorous and granivorous species on the factorial space (figures 5,6 and 7), show a concentration of the former in the warmest sectors (according to the thermic exigences of their invertebrate preys). The greatest abundances for granivores are recorded in the coldest Mediterranean sectors, where cereal fields are the dominant landscape. In these sectors the high densities of some granivorous species (*Alauda*, *Passer*, *Fringilla*) are the main factor accounting for the entire regional patterns of variation in density (D), biomass (BM) and dominance (ID). Insectivores and granivores have distinct biological constraints that determine their different geographical patterns and strategies of local distribution (figure 8). The spatial aggregation of insectivorous species (measured as the coefficient of variation of their sectorial densities) shows a strong increase in the most unfavourable —cold and deforested— areas, while granivores have a spatial pattern much more homogeneous.

KEY WORDS: agricultural landscape; biogeography; climate; Northern Spain; *Passeriformes*; wintering communities.

## BIBLIOGRAFIA

- ASENSIO, B. (1984). *Migración en aves fringilidas* (Fringillidae) a base de resultados de anillamiento. Ed. Universidad Complutense. Madrid.
- ASHMOLE, M. J. (1962). The migration of European thrushes: a comparative study based on ringing recoveries. *Ibis*, 104: 314-366, 522-559.
- BERNIS, F. (1964). *Información española sobre anátidas y fochas*. Publ. de la S. E. O. Madrid.
- (1966-71). *Aves migradoras ibéricas*. Publ. S. E. O. Madrid.
- BHATTACHARYYA, H. (1981). Theory and Methods of Factor Analysis and Principal Components. *The Use of Multivariate Statistics in Studies of Wildlife Habitat* (Ed. por D. E. Capen), págs. 72-79. USDA Forest Service. Wermont.
- BLONDEL, J. (1969). *Synécologie des oiseaux résidents et migrants dans le Midi Méditerranéen Français*. C. R. D. P. Marseille.

- FERRY, C., y FROCHOT, B. (1981). Point Counts with unlimited distance. *Studies in Avian Ecology*, 6: 414-420.
- CALVO, F. (1982). *Estadística aplicada*. Deusto, S. A. Bilbao.
- CAPEN, D. E. (Ed.) (1981). *The Use of Multivariate Statistics in Studies of Wildlife Habitats*. USDA Forest Service, Wermont.
- CARRASCAL, L. M., y TELLERÍA, J. L. (1985a). Estudio multidimensional del uso del espacio en un grupo de aves insectívoras forestales durante el invierno. *Ardeola*, 32: 95-113.
- (1985b). Avifauna invernante en los medios agrícolas del Norte de España. II. Papel de la estructura de la vegetación y la competencia interespecifica. *Ardeola*, 32: 000-000.
- CATÓN, B., y URIBE-ECHERARRÍA, P. (1980). *Mapa de vegetación de Alava*. Diputación Foral de Alava. Vitoria.
- CRAWLEY, M. J. (1983). *Herbivory*. Blackwell, Oxford.
- DAVIS, P. (1966). The movements of Pied Wagtails as shown by ringing. *Bird Study*, 13: 147-162.
- DUNNING, J. B., y BROWN, J. H. (1982). Summer rainfall and winter Sparrow densities: a test of the food limitation hypothesis. *Auk*, 99: 123-129.
- ELIAS, F., y RUIZ, L. (1977). *Agroclimatología de España*. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- ENA, V., y PURROY, F. J. (1982). *Censos invernales de aves acuáticas en España* (enero 1978, 1979 y 1980). Ministerio de Agricultura. Madrid.
- FERNÁNDEZ-CRUZ, M. *et al.* (1981). La migración e invernada de la Grulla Común (*Grus grus*) en España. Resultados del proyecto Grus (Crane Project). *Ardeola*, 26-27: 3-164.
- FERRY, C., y FROCHOT, B. (1958). Une méthode pour dénombrer les oiseaux nicheurs. *Terre et Vie*, 12: 85-102.
- FLORISTÁN, A., y LIZÁRRAGA, M. A. (1983). Factores de la diversidad agraria. Navarra. *El Campo*, 91: 5-9.
- FROUD-WILLIAMS, R. J.; CHANCELLOR, R. J., y DRENNON, D. S. H. (1963). Influence of cultivation regime upon buried weed seeds in arable cropping systems. *J. Appl. Ecol.*, 20: 199-208.
- GALARZA, A. (1983). *Distribución estacional y espacial de las comunidades de aves en la ría de Guernica*. Univ. País Vasco.
- GIL-LLETGET, A. (1928). Estudios sobre la alimentación de las aves. II. Examen del contenido estomacal de 58 aves de Candeleda (Aviá). *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat.*, 28: 171-194.
- (1944-45). Bases para un estudio científico de la alimentación de las aves, y resultado del análisis de 400 estómagos. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat.*, 42: 459-469, 553-564 y 43: 9-23.
- GÓRSKI, W. (1976). Badania nad ptakami zimujacymi na polach pod Poznaniem. *Acta Ornithologica*, 16: 79-116.
- GRZYBOWSKI, J. A. (1982). Population structure in grassland bird communities during winter. *Condor*, 84: 137-152.
- GUINEA, E. (1949). *Vizcaya y su paisaje vegetal*. Junta de Cultura de Vizcaya. Bilbao.
- HERRERA, C. M. (1984). A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecol. Monographs*, 54: 1-23.
- JAMES, F. C., y RATHBUN, S. (1981). Rarefaction, relative abundance, and diversity of avian communities. *Auk*, 98: 785-800.
- y WAMER, N. O. (1982). Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. *Ecology*, 63: 159-171.
- JÄRVINEN, O., y VAISÄNEN, R. A. (1975). Estimating relative densities of breeding birds by the line transect method. *Oikos*, 26: 316-322.
- (1977). Constants and formulae for analysing line transect data. Helsinki.
- JORDANO, P. (1985). El ciclo anual de los passeriformes frugívoros en el matorral mediterráneo del sur de España: importancia de su invernada y variaciones interanuales. *Ardeola*, 32: 69-94.
- KENDEIGH, S. C.; DOLNIK, V. R., y GRAVILOV, V. M. (1977). Avian energetics. *Granivorous birds in ecosystems*. (Ed. por J. Pinowski y S. C. Kendeigh), págs. 127-204. Cambridge, University Press. Cambridge.
- KRICHER, J. C. (1975). Diversity in two wintering bird communities: possible weather effects. *Auk*, 92: 766-777.

- LANGSLOW, D. R. (1979). Movements of blackcaps ringed in Britain and Ireland. *Bird Study*, 26: 239-252.
- MANSO, J. R. (1981). Visión de conjunto y aspectos comarcales de la agricultura de Alava. *El Campo*, 80: 10-16.
- MAY, R. M. (1975). Patterns of species abundance and diversity. *Ecology and evolution of communities* (Ed. por M. L. Cody y J. M. Diamond), págs. 81-120. Belknap. Cambridge.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA (1978). *Tipificación de las comarcas agrarias españolas*. Madrid.
- MORRIS, M. G. (1979). Grasslands management and invertebrate animals a selective review. *Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society, Series A*, 6: 129-139.
- y LAKHANI, K. H. (1979). Responses of grassland invertebrates to management by cutting. I. Species diversity of Hemiptera. *J. Appl. Ecol.*, 16: 77-98.
- NAVARRO, C. (1981). *Contribución al estudio de la flora y vegetación del Duranguesado y la Busturia*. Ed. Univ. Complutense. Madrid.
- NEWTON, I. (1972). *Finches*. Collins. London.
- OZENDA, P., NOIRFALISE, A., y TRAUTMANN, W. (1979). *Carte de la végétation des états membres du Conseil de l'Europe*. Conseil de l'Europe. Strasbourg.
- PINOWSKI, J., y KENDEIGH, S. C. (ed.) (1977). *Granivorous birds in ecosystems*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- PULLIAM, H. R., y BRAND, M. R. (1975). The production and utilization of seeds in plain grasslands of Southeastern Arizona. *Ecology*, 56: 1158-1166.
- PURROY, F. J.; RODERO, M., y TOMIALOJC, L. (1984). The ecology of wood pigeons, *Columba palumbus* wintering in the Iberian Peninsula. *Acta Orn.*, 20: 111-146.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1981). Les étages bioclimatiques de la végétation de la Péninsule Ibérique. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 37: 251-168.
- ROTBERRY, J. T. (1978). Components of avian diversity along a multifactorial climatic gradient. *Ecology*, 59: 693-699.
- ROTBERRY, J. T.; FITZNER, R. E., y RICKARD, W. R. (1979). Seasonal variation in avian community structure: differences in mechanisms regulating diversity. *Auk*, 96: 499-505.
- y WIENS, J. A. (1981). A synthetic approach to principal component analysis of bird/habitat relationships. *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat* (Ed. D. E. Capen), págs. 197-208. USDA Forest Service. Vermont.
- SANTOS, T. (1982). *Migración e invernada de zorzales y mirlos (Género Turdus) en la Península Ibérica*. Ed. Univ. Complutense. Madrid.
- y TELLERÍA, J. L. (1985). Patrones generales de la distribución invernal de Passeriformes en la Península Ibérica. *Ardeola*, 32: 17-30.
- SIMMS, E. (1978). *British Thrushes*. Collins. London.
- TELLERÍA, J. L. (1983 a). La distribución invernal de las aves en el País Vasco atlántico. *Munibe*, 35: 93-100.
- (1983 b). La invernada de las aves en los bosques montanos del País Vasco atlántico. *Munibe*, 35: 101-108.
- y SANTOS, T. (1982). Las áreas de invernada de zorzales y mirlos (género *Turdus*) en el País Vasco. *Munibe*, 34: 361-365.
- (1984). Bird wintering in Spain. A review. *Proceed. First Conf. Birds Wintering in the Mediterranean Regions*. Aulla, Italia.
- y SUÁREZ, F. (1983). The use of line-transects in the study of Iberian habitats. Advantages and drawbacks. *Censos de aves en el Mediterráneo* (Ed. por F. J. Purroy), págs. 70-78. Universidad de León. León.
- TRAMER, B. J. (1969). Bird species diversity: components of Shannon's formula. *Ecology*, 50: 927-929.
- ULFSTRAND, S. (1977). Foraging niche dynamics and overlap in a guild of passerine bird in a south Swedish coniferous woodland. *Oecologia, Berlin*, 27: 23-45.
- WEBSTER, J. D. (1966). An analysis of winter bird-population studies. *Wilson Bull.*, 78: 456-461.
- WIENS, J. A. (1976). Population responses to patchy environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7: 81-120.

— y DYER, M. I. (1977). Assessing the potential impact of granivorous birds in ecosystems. *Granivorous birds in ecosystems* (Ed. por J. Pinowski y S. C. Kendeigh), págs. 205-266. Cambridge Univ. Press. Cambridge.

— y JOHNSTON, R. F. (1977). Adaptive correlates of granivory in birds. *Granivorous birds in ecosystems* (Ed. por J. Pinowski y S. C. Kendeigh), págs. 301-340. Cambridge Univ. Press. Cambridge.

[Recibido: 28.5.85]

#### APÉNDICE

Variables utilizadas en la caracterización de los sectores (1-14); temperaturas (°C), precipitaciones (mm) y superficies ocupadas por cultivos (porcentajes). Abundancias (expresadas en IKA: núm. de aves/km) de insectívoros, granívoros y de las especies más abundantes (15-22). Valores de los parámetros ecológicos obtenidos en las comunidades de aves de cada uno de los sectores (23-32).

[Variables considered in the characterization of the sectors (1-14); temperatures (°C), precipitations (mm) and extensions of agricultural fields (percent of total area). Abundances (expressed in IKA: n° birds/km) of insectivores, granivores and the most abundant species (15-22). Values of the ecological parameters in the sectorial bird communities.]

Sectores (km censados)	1(14,6)	2(10,9)	3(8,7)	4(10,9)	5(23,2)	6(3,2)	7(11,2)	8(10,2)	9(5,2)
1) Media mínimas absolutas (MMIN) . . . . .	-2,80	-0,60	-1,80	-2,10	-4,10	-4,10	-3,80	-4,40	-6,20
2) Media máximas absolutas (MMAX) . . . . .	21,30	18,70	18,50	18,70	17,50	17,50	18,40	16,50	16,50
3) Temperatura media (TM) . . . . .	9,40	9,30	8,60	8,30	6,70	6,70	7,10	6,30	5,60
4) Número días con nieve (DN) . . . . .	1,60	2,90	5,80	2,40	6,50	6,50	3,60	9,30	5,16
5) Número días con helada (DH) . . . . .	130,00	73,00	93,00	120,00	146,00	146,00	146,00	145,00	199,00
6) Precipitación media (P) . . . . .	121,00	96,00	125,00	119,00	154,00	154,00	151,00	157,00	101,00
7) Precipitación total (PTOT) . . . . .	1400,00	1026,00	1195,00	1334,00	1459,00	1459,00	1429,00	1489,00	1059,00
8) Evapotranspiración (EVP) . . . . .	27,00	24,00	24,00	22,00	16,00	16,00	17,00	15,00	15,00
9) Secanos herbáceos (SH) . . . . .	18,00	45,00	45,00	32,11	8,60	45,00	32,11	32,11	68,06
10) Secanos leñosos (SL) . . . . .	0,21	0,40	0,40	0,75	0,44	0,40	0,75	0,75	0,17
11) Regadíos herbáceos (RH) . . . . .	0,03	0,04	0,04	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,89
12) Regadíos leñosos (RL) . . . . .	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
13) Prados (PR) . . . . .	81,76	54,56	54,56	67,14	90,96	54,56	67,14	67,14	30,82
14) Diversidad de cultivos (H'A) . . . . .	0,70	1,03	1,03	0,97	0,46	1,03	0,97	0,97	0,98
15) IKA total insectívoros . . . . .	42,35	39,64	27,57	25,22	33,23	33,44	31,61	26,16	33,83
16) IKA <i>Erethacus rubecula</i> . . . . .	10,00	7,25	7,24	6,97	6,59	12,19	6,07	6,76	10,00
17) IKA <i>Anthus pratensis</i> . . . . .	7,47	17,34	8,51	4,04	6,47	3,44	9,55	5,39	1,15
18) IKA <i>Turdus philomelos</i> . . . . .	6,16	3,85	1,84	1,38	7,11	1,25	0,45	0,29	9,04
19) IKA total granívoros . . . . .	37,53	64,50	34,58	12,39	24,35	54,07	21,16	21,96	19,04
20) IKA <i>Fringilla coelebs</i> . . . . .	18,01	26,24	15,86	4,31	17,50	36,88	9,20	3,73	11,54
21) IKA <i>Passer domesticus</i> . . . . .	14,32	12,94	9,08	3,39	3,23	14,69	5,71	13,43	5,00
22) IKA <i>Alauda arvensis</i> . . . . .	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
23) Riqueza total (S) . . . . .	27	29	27	28	32	27	29	29	23
24) Riqueza corregida (S <sub>100</sub> ) . . . . .	21,07	23,76	24,43	24,43	23,75	29,02	24,84	25,28	23,02
25) Riqueza media (S̄) . . . . .	13,06	13,69	12,30	12,73	12,90	17,00	12,69	11,62	10,83
26) Diversidad (H') . . . . .	2,61	2,52	2,66	2,96	2,69	2,50	2,84	2,81	2,59
27) Equitabilidad (J') . . . . .	0,86	0,80	0,83	0,93	0,85	0,76	0,88	0,87	0,83
28) Dominancia (ID) . . . . .	20,70	23,10	21,60	14,60	26,20	33,80	14,60	19,90	18,10
29) IKA total (núm. ind./km) . . . . .	86,60	113,40	73,40	47,70	66,70	109,10	65,50	67,30	73,30
30) Densidad en núm./10 ha (D) . . . . .	88,10	114,70	75,80	52,60	69,30	111,80	69,50	71,30	75,10
31) Biomasa en gr/10 Ha (BM) . . . . .	2700,30	2719,10	1716,00	1426,20	2161,00	2685,10	1677,00	1796,00	3457,10
32) Tasa de energía metabólica (EMR) (Kcal/día × 10 ha) . . . . .	2230,00	2583,10	1651,10	1228,90	1750,30	2510,10	1546,60	1613,00	2320,00

	10(14,0)	11(3,8)	12(8,9)	13(13,5)	14(20,7)	15(9,1)	16(5,3)	17(19,5)	18(10,0)	19(17,1)	20(13,1)	21(14,0)	22(11,8)	23(5,6)
-6,20	-6,40	-7,00	-1,60	-8,10	-6,20	-6,20	-6,90	-6,70	-7,60	-5,40	-4,90	-3,70	-4,10	
16,50	11,50	13,30	17,30	16,00	14,80	14,80	15,10	13,30	15,30	15,50	15,80	15,40	15,50	
5,60	3,20	4,00	5,20	3,60	3,80	3,80	4,60	3,50	4,20	5,10	5,10	5,40	5,40	
5,10	12,40	8,50	8,90	10,40	9,10	9,10	8,50	3,40	20,40	6,50	8,30	5,80	2,00	
199,00	190,00	200,00	213,00	231,00	192,00	192,00	180,00	205,00	158,00	187,00	166,00	154,00	154,00	
101,00	74,00	133,00	172,00	95,00	62,00	62,00	110,00	66,00	71,00	34,00	35,00	30,00	33,00	
1059,00	855,00	1223,00	1260,00	787,00	611,00	611,00	1078,00	661,00	886,00	457,00	434,00	393,00	463,00	
15,00	10,00	12,00	17,00	10,00	10,0	10,00	12,00	10,00	12,00	12,00	12,00	12,00	12,00	
72,12	95,33	73,13	73,13	68,06	91,38	82,16	74,18	95,67	67,51	51,10	48,95	60,16	60,16	
0,00	0,03	1,64	1,64	0,17	0,00	9,29	11,05	0,96	17,48	46,94	19,37	6,94	6,94	
1,29	0,48	1,25	1,25	0,89	1,87	5,22	13,54	2,00	13,70	1,80	23,72	26,94	26,94	
0,00	0,00	0,06	0,06	0,06	0,00	0,64	0,70	0,36	0,90	0,16	5,83	5,96	5,96	
26,59	4,16	23,92	23,92	30,82	6,75	2,69	0,53	1,01	0,41	0,00	2,13	0,00	0,00	
0,93	0,30	1,01	1,01	0,98	0,49	0,96	1,15	0,34	1,31	1,13	1,81	1,46	1,46	
36,48	23,17	7,75	40,30	9,85	8,58	11,88	7,23	1,40	1,23	7,71	20,30	10,59	2,86	
5,50	2,11	2,13	8,15	1,79	0,88	1,32	0,10	0,10	0,12	0,38	1,00	1,27	0,00	
8,50	7,37	1,69	12,81	0,58	3,85	0,75	4,51	0,70	0,29	4,73	0,79	2,37	0,89	
9,43	1,84	0,11	3,04	2,22	0,00	0,94	0,46	0,10	0,06	0,23	3,79	2,46	1,25	
43,71	64,48	107,97	31,56	231,74	162,86	75,47	80,41	136,90	239,53	325,04	93,34	126,69	48,40	
22,64	43,16	85,39	22,89	103,14	57,36	12,08	4,97	13,50	10,70	27,63	14,71	12,12	1,07	
15,71	5,79	4,38	4,59	26,52	21,87	24,34	22,21	42,80	46,73	137,63	25,07	72,63	3,57	
2,86	7,63	4,27	1,04	14,59	66,04	12,45	37,44	70,6	160,35	129,39	35,93	67,71	33,75	
32	27	26	34	36	23	24	27	20	21	27	35	29	18	
26,31	26,98	25,19	26,63	25,09	19,08	22,68	20,11	17,96	15,21	19,75	25,38	22,43	20,85	
11,07	12,25	9,27	11,93	10,96	8,90	11,00	7,00	6,00	5,76	8,52	12,00	9,71	6,83	
2,56	2,36	1,59	2,76	2,03	2,13	2,66	2,29	1,72	1,47	1,82	2,76	2,05	2,04	
0,78	0,72	0,49	0,84	0,60	0,72	0,85	0,76	0,60	0,54	0,59	0,85	0,66	0,67	
26,10	45,60	70,40	26,00	40,00	35,40	19,60	35,50	47,60	64,40	34,80	26,70	38,90	60,40	
86,80	94,80	121,30	88,00	257,30	186,70	124,30	105,60	148,20	249,10	395,20	134,40	186,90	56,00	
90,90	97,80	122,60	92,40	248,70	175,50	120,50	122,20	143,40	221,50	341,00	156,70	186,80	69,10	
3274,20	2803,80	2964,20	2571,30	7250,10	5842,70	4415,80	4592,30	5260,40	7903,70	13213,70	5674,60	6613,60	2348,10	
2500,00	2414,90	2837,80	2205,10	6198,70	4720,40	3394,20	3484,00	4085,40	6272,90	9968,30	4364,60	5209,10	1891,70	