

AVIFAUNA INVERNANTE EN LOS MEDIOS AGRICOLAS DEL NORTE DE ESPAÑA. II. PAPEL DE LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACION Y LA COMPETENCIA INTERESPECIFICA

Luis M. CARRASCAL*
José L. TELLERÍA*

INTRODUCCIÓN

La campiña es el medio agrícola más extendido en la región eurosiberiana de la Península Ibérica. Su heterogeneidad en el plano horizontal determina su carácter ecotónico, ya que en una escasa superficie de terreno pueden encontrarse cultivos, prados, setos, sotos fluviales, etc. Los recientes estudios de su avifauna (GALARZA, 1982; TELLERÍA, 1983; MUÑOZ, 1985, y CARRASCAL, *en prensa*) caracterizan a sus ornitocenosis como muy estacionales, estando constituidas en el invierno mayoritariamente por especies estrictamente invernantes o que no están presentes durante la época reproductora. En este sentido destaca por ser el medio más importante para la recepción de invernantes de todos los existentes en el País Vasco atlántico (TELLERÍA, 1983; CARRASCAL, *en prensa*). No obstante, el carácter puramente observacional de estos estudios ha aportado poca información sobre la estructura y organización de estas comunidades invernantes.

Debido a su condición de ecotono a pequeña escala, los métodos de censo extensivos tradicionales (TELLERÍA, 1978) no son apropiados para estudiar las respuestas de las aves a este mosaico ambiental. Por ello se ha preferido utilizar una aproximación autoecológica a las preferencias de hábitat de cada especie previa al estudio de la ornitocenosis como conjunto (véase, por ejemplo, JAMES, 1971; SABO, 1980, y COLLINS *et al.*, 1982, y JAMES y BOECKLEN, 1984, para una discusión de este aspecto en el seno de las teorías ecológicas de comunidades). Este análisis ilustra las relaciones existentes entre las aves y los gradientes ambientales obtenidos a partir de variables discretas por el empleo de técnicas multivariantes (véase, por ejemplo, CAPEN, 1981, y los artículos allí presentados).

Posteriormente se ha ensayado un nuevo planteamiento de estudio de comunidades mediante el análisis de los parámetros de las asociaciones interespecíficas dentro de los gradientes ambientales multivariantes más representativos. Esta aproximación al concepto de comunidad, más «experimental»

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

que observacional por el empleo del control estadístico de los datos (OSBORNE, 1984), permite analizar la composición y estructura de la ornitocenosis desde múltiples puntos de vista.

Desde que HUTCHINSON (1957) y MACARTHUR (1958) apuntaron que la competencia interespecífica podría estructurar las comunidades, ésta ha sido la principal idea en torno a la cual ha girado la ecología de taxocenosis. Este argumento, junto con los hechos, muchas más veces supuestos que demostrados, de que las comunidades están saturadas y en equilibrio, ha sido recientemente rechazado o puesto en duda (véase, por ejemplo, CONNELL, 1975; WIENS, 1977; ROTENBERRY, 1980; ROTENBERRY y WIENS, 1980; WIENS y ROTENBERRY, 1981; SCHLUTER, 1982; SIMBERLOFF, 1982; JAMES y BOECKLEN, 1984). Este es el motivo por el que este trabajo, siguiendo la línea propuesta por WIENS (1984), analizará la estructura de la ornitocenosis invernante en las campiñas del País Vasco atlántico, tratándola de situar en un «gradiente de estados de equilibrio».

Dentro del contexto del estudio de la composición y estructura de las ornitocenosis invernantes en los medios agropecuarios del centro-norte de la Península Ibérica (véase TELLERÍA y SANTOS, 1985), este trabajo analizará, a una escala geográfica más limitada, los siguientes aspectos:

- factores estructurales determinantes de la selección de hábitat de las especies y respuesta de las aves a éstos;
- amplitud en las preferencias de hábitat; relación entre dominancia y amplitud;
- estructura de las asociaciones de especies más destacadas atendiendo a la estructura de la vegetación;
- papel de la competencia interespecífica en la selección de hábitat;
- relación entre el patrón de distribución de las especies a nivel local (este estudio) y regional (véase TELLERÍA y SANTOS, 1985).

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se sitúa en el norte de la Península Ibérica, sector oriental de la cornisa cantábrica, dentro del País Vasco atlántico. Para una descripción de las características botánicas de esta zona, véase TELLERÍA (1983), TELLERÍA y SANTOS (1985), y referencias allí dadas.

Los muestreos se llevaron a cabo en el invierno de 1984-85 (24-XII-1984 a 3-II-1985) a lo largo de nueve días de campo en seis localidades distribuidas por el área de estudio y representativas de las condiciones ambientales de las áreas agrícolas del País Vasco atlántico. Estas son las siguientes:

- a) Iturrigorri (Bilbao, Vizcaya): 43° 14' N, 2° 56' W. \approx 200 m.s.n.m.
- b) Urdúliz-Butrón (Vizcaya): 43° 23' N, 2° 56' W. \approx 80 m.s.n.m.
- c) Gatika-Mungua (Vizcaya): 43° 22' N, 2° 52' W. \approx 75 m.s.n.m.

d) Arechavaleta-Mondragón (Guipúzcoa): 43° 03' N, 2° 31' W. \approx 250 m.s.n.m.

e) Aramayona (Alava): 43° 03' N, 2° 34' W. \approx 350 m.s.n.m.

f) Valle de Orduña (Vizcaya-Alava): 42° 59' N, 3° 00' W. \approx 300 m.s.n.m.

Los inviernos en las zonas de valle del área de estudio están caracterizados por temperaturas medias comprendidas entre 10 y 5°C y precipitaciones, casi exclusivamente en forma de lluvia, que oscilan entre 100 y 175 mm/m² por mes (véase datos de ELÍAS y RUIZ, 1977). En el invierno 1984-1985 un temporal frío polar afectó durante enero el área de estudio, cubriéndola con una espesa capa de nieve y trayendo consigo temperaturas extremadamente bajas (hasta -10°C) que se prolongaron durante unas tres semanas. No obstante, todos los muestreos se realizaron en condiciones invernales «típicas» antes y después del temporal (la nieve no cubría el suelo de las campiñas).

MÉTODOS

Para estudiar las relaciones entre las aves y la estructura del medio se recorrieron, a lo largo de todo el día de muestreo, las zonas de estudio tratando de pasar por el mayor número de sitios con el fin de no sesgar los datos hacia alguno de los tipos de hábitats (setos, prados, cultivos, etc.). Cada vez que se observaba un ave solitaria o un bando, tanto monoespecífico como heteroespecífico, se tomaba una muestra circular de 25 m. de radio, cuyo centro venía definido por la situación del individuo observado, o por el punto medio del espacio ocupado por el bando. Esta técnica ha sido utilizada por numerosos autores en estudios que atañen a una gran variedad de especies, habiéndose empleado radios de diferentes longitudes (véase, por ejemplo, JAMES y SHUGART, 1970; NOON, 1981a, 1981b; RAPHAEL, 1981; COLLINS *et al.*, 1982; JAMES *et al.*, 1984, y RATTI *et al.*, 1984). En cada una de estas parcelas circulares de aproximadamente 0,2 ha se anotaron los siguientes datos: especie(s) ornítica(s), número de individuos de cada especie y 28 variables estructurales. Debido a que muchas de las 28 variables estaban fuertemente correlacionadas entre sí o proporcionaban información irrelevante habida cuenta de la escasa representación de los atributos que median, se han considerado tan solo las diez siguientes:

- CTL: cobertura (%) de superficie, arada o en barbecho, desprovista de vegetación viva;
- CH: cobertura (%) de herbáceas (prados o plantas de huerta);
- CA: cobertura (%) de arbustos (*Rubus* spp. fundamentalmente);
- CAA1: cobertura (%) de árboles con menos de tres metros de altura (estrato subarbóreo);
- CAA2: cobertura (%) del estrato arbóreo por encima de tres metros de altura (estrato arbóreo superior);

- hA: altura media (m) del estrato arbustivo;
- hAA: altura media (m) del estrato arbóreo;
- hmAA: altura máxima (m) del arbolado;
- nt1: número de troncos con un diámetro, a la altura del pecho, comprendido entre 10 y 30 cm.
- nt2: número de troncos con un diámetro superior a 30 cm.

El estrato arbóreo estaba compuesto mayoritariamente por *Crataegus monogyna*, *Salix* spp., *Prunus* spp., *Quercus* spp., *Betula pendula*, *Alnus* spp., *Castanea sativa* y *Pinus radiata*.

Todas las estimas se realizaron visualmente de modo aproximado previo entrenamiento. Las coberturas se midieron utilizando una escala de ocho categorías (0, 1-5, 6-12, 13-25, 26-50, 51-75, 76-90 y 91-100 %) empleando el procedimiento propuesto por PRODON (1976). El motivo de que se hayan establecido cuatro categorías de cobertura por debajo del 25 % viene determinado por el hecho apuntado por ciertos autores (por ejemplo, WILLSON, 1974, y PRODON y LEBRETON, 1981) de que las relaciones entre avifauna y estructura de la vegetación no son lineales, siendo muy importante la presencia de un estrato a pesar de que tenga una escasa cobertura.

Debido a que cada muestra de la mayoría de las especies incluye a más de un individuo (rango: 1-100), se ha optado por dar para cada especie la media ponderada de cada variable (véase Apéndice), siguiendo el procedimiento empleado por otros autores (por ejemplo, SABO, 1980, y MAURER *et al.*, 1981). A estos datos se les aplicó el análisis de las componentes principales (PCA; NIE *et al.*, 1975; BHATTACHARYYA, 1981) en la versión del método centroide (CALVO, 1982); con el propósito de simplificar en mayor medida la solución factorial inicial, se han rotado los factores segundo y tercero por el procedimiento Varimax (CALVO, 1982). Los cálculos multivariantes se han efectuado con los programas en lenguaje BASIC, ACPC, ACPCFS y VARIMAX (Luis M. Carrascal, inédito). La matriz inicial (véase Apéndice) se analizó previa transformación logarítmica de las variables $x' = \log(x+1)$ y estandarización de éstas a $\bar{x}=0$ y $\sigma=1$. Tan sólo se han considerado aquellos factores con autovalores mayores que 1.

Debido a que el análisis efectuado con las medias ponderadas de cada especie en las diez variables no informa de la variabilidad de la respuesta de las aves al distribuirse en los gradientes generados por el PCA, se ha obtenido la situación de todas las muestras de cada especie en los dos primeros factores (79,3% de la varianza; véase tabla I), utilizando la matriz de los *factor-scores* de las variables (coeficientes de regresión de cada variable en cada factor) previa transformación logarítmica y estandarización de los datos (véase ROTENBERRY y WIENS, 1981, para la descripción de la metodología y aplicaciones de este análisis).

Teniendo en cuenta el rango de variación de la situación de las muestras en cada factor, se ha dividido cada componente en cinco sectores de igual amplitud en los cuales se han distribuido los individuos de cada especie según la inclusión

TABLA I

Correlaciones entre las variables y los tres primeros factores del análisis de las componentes principales. Sólo se indican las correlaciones significativas a $p < 0,05$. $\% \sigma^2$: porcentaje de varianza explicado.

[Results of principal component analysis (PCA) on the data in Appendix. Only correlations between each variable and factor at $p < 0,05$ are shown. $\% \sigma^2$: percentage of total variance accounted for by each factor. Autovalor: eigenvalue. See Appendix for symbols.]

	PC1	PC2	PC3
CTL	-0,434	-0,872	
CH		0,929	
CA	0,763		-0,565
CAA1	0,853		
CAA2	0,945		
hA	0,732		-0,521
hAA	0,921		
hmAA	0,966		
nt1	0,934		
nt2	0,797		0,443
Autovalor	6,277	1,653	1,060
$\% \sigma^2$	62,773	16,528	10,603
$\Sigma \% \sigma^2$	62,773	79,302	89,905

de sus muestras en estos sectores (véase ROTENBERRY y WIENS, 1980, para el empleo del mismo procedimiento).

La amplitud de distribución de las especies en cada factor se ha medido mediante el antilogaritmo del índice de diversidad de Shannon-Wiener: $\exp H'$, donde $H' = -\sum p_i \cdot \ln p_i$ y p_i es la proporción de la especie en el sector i (véase HILL, 1973, y ALATALO y ALATALO, 1977).

Los solapamientos interespecíficos dentro de los factores se han calculado mediante el índice de similitud de porcentajes (RENKONEN, 1938).

En el análisis de la estructura de las subcomunidades que explotan los barbechos y arados, los prados y las zonas con setos se han empleado los siguientes parámetros.

- Riqueza: número de especies en 100 individuos (S_{100}). Obtenido mediante las curvas de rarefacción (JAMES y RATHBUN, 1981).
- Equitabilidad (J): $((1/\sum p_i^2) - 1) / (\exp H' - 1)$, donde p_i es la proporción de la especie i en la subcomunidad y $\exp H'$ el antilogaritmo de la diversidad de especies en ésta (ALATALO y ALATALO, 1980).
- Diversidad (H'_{cor}): diversidad corregida para evitar el efecto del distinto tamaño muestral (JÄRVINEN y VÄISÄNEN, 1977).

$$H'_{\text{cor}} = H' + (S-1)/(2 \cdot N)$$

donde S es el número de especies en la muestra de N individuos.

Por último, hay que destacar que los datos referentes a las subcomunidades incluyen a todas las aves observadas independientemente de la distancia a la que fueron vistas por primera vez (en todas las ocasiones inferior a 100 m.). Aunque este procedimiento sesga los datos referentes a la composición de las asociaciones interespecíficas (véase, por ejemplo, TELLERÍA, 1978) debido a la diferente detectabilidad de las especies, los resultados de riqueza, equitabilidad y diversidad proporcionan las mismas tendencias que los obtenidos con otros métodos de censo más apropiados (por ejemplo, taxiado; véase MUÑOZ, 1985, y TELLERÍA y SANTOS, 1985, para un análisis de este aspecto en áreas agrícolas).

RESULTADOS

Factores estructurales determinantes de la distribución de las especies. Asociaciones interespecíficas en las preferencias de hábitat

Con los datos presentados en el Apéndice se ha efectuado el análisis de las componentes principales. Se han encontrado tres factores «significativos» que, en conjunto, explican el 89,9 % de la varianza (tabla I).

El primero de ellos (PC1) define un gradiente de «complejidad estructural» que va desde las zonas en barbecho o aradas (valores negativos), a los lugares que presentan setos arbolados y/o arbustivos (valores positivos). Este carácter de gradiente de complejidad estructural viene apoyado por la alta correlación existente entre la situación de las especies en este factor, y la diversidad de estratos (herbáceo, arbustivo, subarbóreo y arbóreo) del espacio medio ocupado por éstas en la campiña (véase figura 1 y e^{H^*} en el Apéndice). Atendiendo a la situación de las especies en el espacio definido por PC1 y e^{H^*} (figura 1), se han distinguido tres grupos teniendo en cuenta la complejidad de la estructura de la vegetación de las zonas que ocupan. GIII incluye a las aves que seleccionan aquellas áreas con todos los estratos de la vegetación bien representados (lugares con predominio de setos desarrollados de porte arbóreo o arbustivo). Agrupa a *Certhia brachydactyla*, *Parus caeruleus*, *Pyrrhula pyrrhula* y *Cettia cetti*. GII lo constituyen aquellas especies que ocupan preferentemente zonas de complejidad estructural media (lugares con setos arbustivos o arbóreos poco desarrollados con dominio de prados y huertos). En este grupo se incluyen *Prunella modularis*, *Phylloscopus collybita*, *Regulus ignicapillus*, *Sylvia atricapilla*, *Erithacus rubecula*, *Turdus merula*, *Parus major* y *Troglodytes troglodytes*. Por último, GI reúne a las aves que ocupan terrenos despejados sin arbustos y árboles, o con muy pocos (véase Apéndice).

El segundo factor (PC2) define un gradiente de «uso del suelo-actividades agrícolas», ya que opone la presencia en zonas aradas o en barbecho (valores negativos) a la ocupación de prados (valores positivos). Los lugares con dominio de arbustos cubriendo el suelo ocupan posiciones intermedias en este factor. Este factor segrega netamente a las especies de GI. Así, *Gallinago*

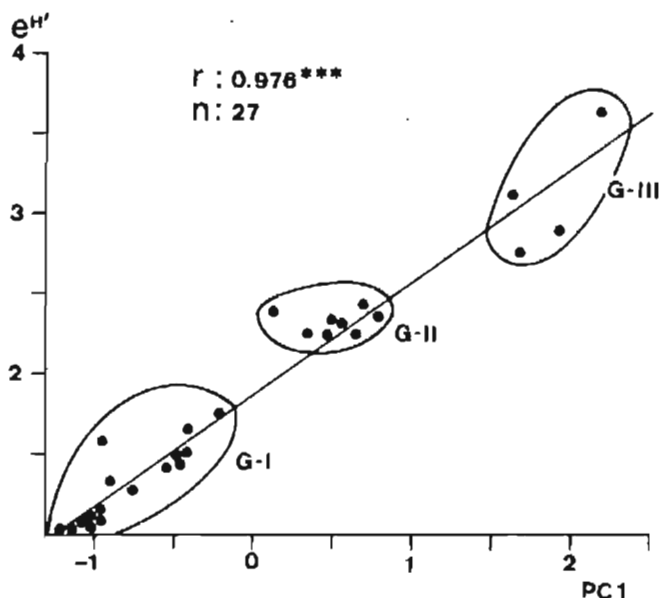


FIG. 1.—Relación entre la situación de las especies en PC1 y la diversidad de estratos de la vegetación (e^H) del hábitat de cada especie. GI, GII, GIII: grupos de especies atendiendo a la complejidad de la estructura de la vegetación.

[Relation between the position of species in PC1 and the vegetation layer diversity (e^H) of their habitats. GI, GII, GIII: groups of species taking into account the structural complexity of the vegetation.]

gallinago, *Turdus iliacus*, *Phoenicurus ochruros*, *Turdus philomelos*, *Anthus pratensis*, *Acanthis cannabina* y *Vanellus vanellus* son las aves que mayor preferencia muestran por los prados, mientras que *Passer domesticus* y *Emberiza cirius* son las que en mayor medida seleccionan los cultivos y/o barbechos (figura 2).

Por último, PC3 segrega a las especies del grupo GIII atendiendo a la estructura de los setos, ya que distingue los de porte arbustivo (valores negativos) de los que tienen un predominio de árboles maduros (troncos con más de 30 cm. de diámetro; extremo positivo). Este factor parece definir un gradiente pseudosucesional dentro de las áreas no sometidas a explotación agrícola. *Cettia cetti* destaca por ser el pájaro que requiere zonas con mayor desarrollo de arbustos, mientras que *Certhia brachydactyla* prefiere lugares con predominio de árboles con troncos gruesos. También actúa separando a ciertas especies de GII y GI atendiendo al desarrollo del estrato arbustivo en las zonas en que habitan (especialmente *Phoenicurus ochruros*, *Sylvia atricapilla*, *Erithacus rubecula* y *Saxicola torquata*).

En la figura 2 pueden observarse las asociaciones interespecíficas en las preferencias de hábitat. Destaca el hecho de que las zonas de baja complejidad

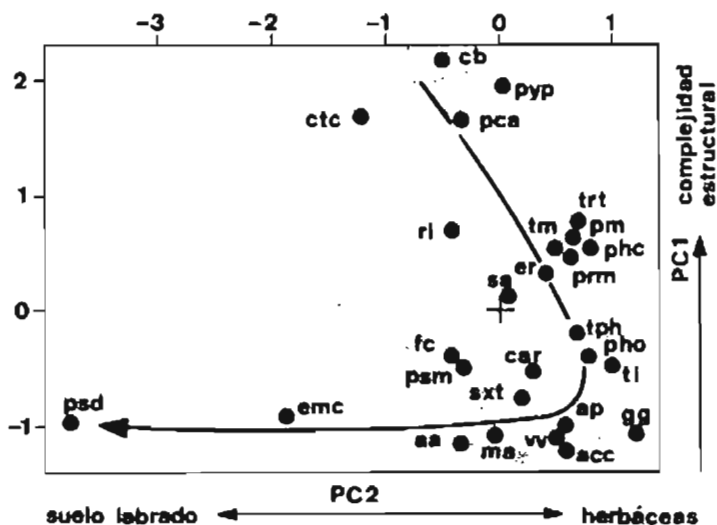


FIG. 2.—Situación de las especies en el espacio definido por PC1 y PC2. La flecha indica un gradiente global de complejidad de la estructura de la vegetación. Véase Apéndice para los símbolos de las especies.

[Location of the species on the plane spanned by PC1 and PC2. The arrow indicates a global structural gradient. See Appendix for species' symbols.]

estructural con predominio de prados (altos valores negativos en PC1 y positivos en PC2) acojan a más especies que los lugares con mayor complejidad y volumen de la vegetación. Por otro lado, las aves mayoritaria o estrictamente invernantes en las campiñas (*Vanellus vanellus*, *Gallinago gallinago*, *Alauda arvensis*, *Anthus pratensis* y *Turdus iliacus*; ELÓSEGUI, 1980; GALARZA, 1982; CARRASCAL, *en prensa*, y FERNÁNDEZ y GALARZA, com. per. para composición de la comunidad reproductora) seleccionan las zonas estructuralmente más simples, con predominio de prados, no incidiendo en los setos.

Distribución de las especies en los gradientes estructurales definidos por PC1 y PC2. Amplitud de distribución

Considerando la importancia de los factores PC1 y PC2 como descriptores de gradientes estructurales con sentido biológico, se ha obtenido la distribución de los individuos observados para todas las especies en los cinco intervalos en que se ha dividido a estas componentes (véase Métodos y figura 3). Esto no se ha realizado con PC3 debido a la escasez numérica de las especies sobre las que actúa.

Dentro del gradiente de complejidad estructural (PC1; figura 1), se aprecia cómo las aves inciden mayoritariamente en las zonas más simples (sector I;

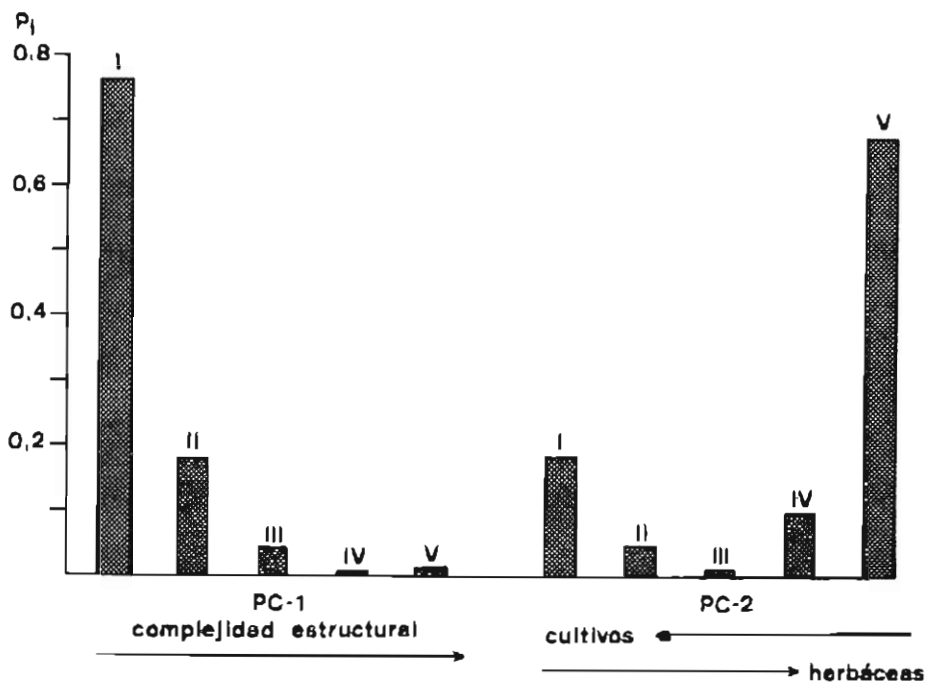


FIG. 3.—Distribución frecuencial de la abundancia de aves en PC1 y PC2. Véase Métodos.
[Frequency distribution of species' abundance in PC1 and PC2. See Métodos.]

prados, tierra arada y barbechos), empleando muy escasamente los lugares más complejos y de mayor volumen de la vegetación (sectores IV y V; setos). Atendiendo a la distribución de las aves en el gradiente «uso agrícola del suelo» (PC2), se observa que las especies ocupan mayoritariamente los prados (sector V).

En la figura 4 se ilustra la distribución de los efectivos de las especies, con más de 6 muestras y 10 individuos censados, en PC1. Aunque no se representa, otro tanto se ha hecho para PC2.

En la tabla II se muestran las amplitudes de distribución de las especies en PC1 y PC2. Atendiendo a la complejidad estructural del medio (PC1), *Turdus merula* y *Troglodytes troglodytes* son las más versátiles en su distribución, mientras que *Acanthis cannabina* y *Alauda arvensis* presentan menores valores de este parámetro. Respecto al uso agrícola del suelo (PC2), *Gallinago gallinago* es la especie más restringida en su distribución y *Fringilla coelebs*, la más versátil.

Teniendo en cuenta que PC1 y PC2 son ortogonales, y por tanto independientes, el producto de las amplitudes en cada una de estas dos dimensiones da una medida de la amplitud de distribución en las campiñas (véase CODY, 1974; MAY, 1975, y PIANKA, 1975, y T en tabla II). *Gallinago gallinago*, *Acanthis*

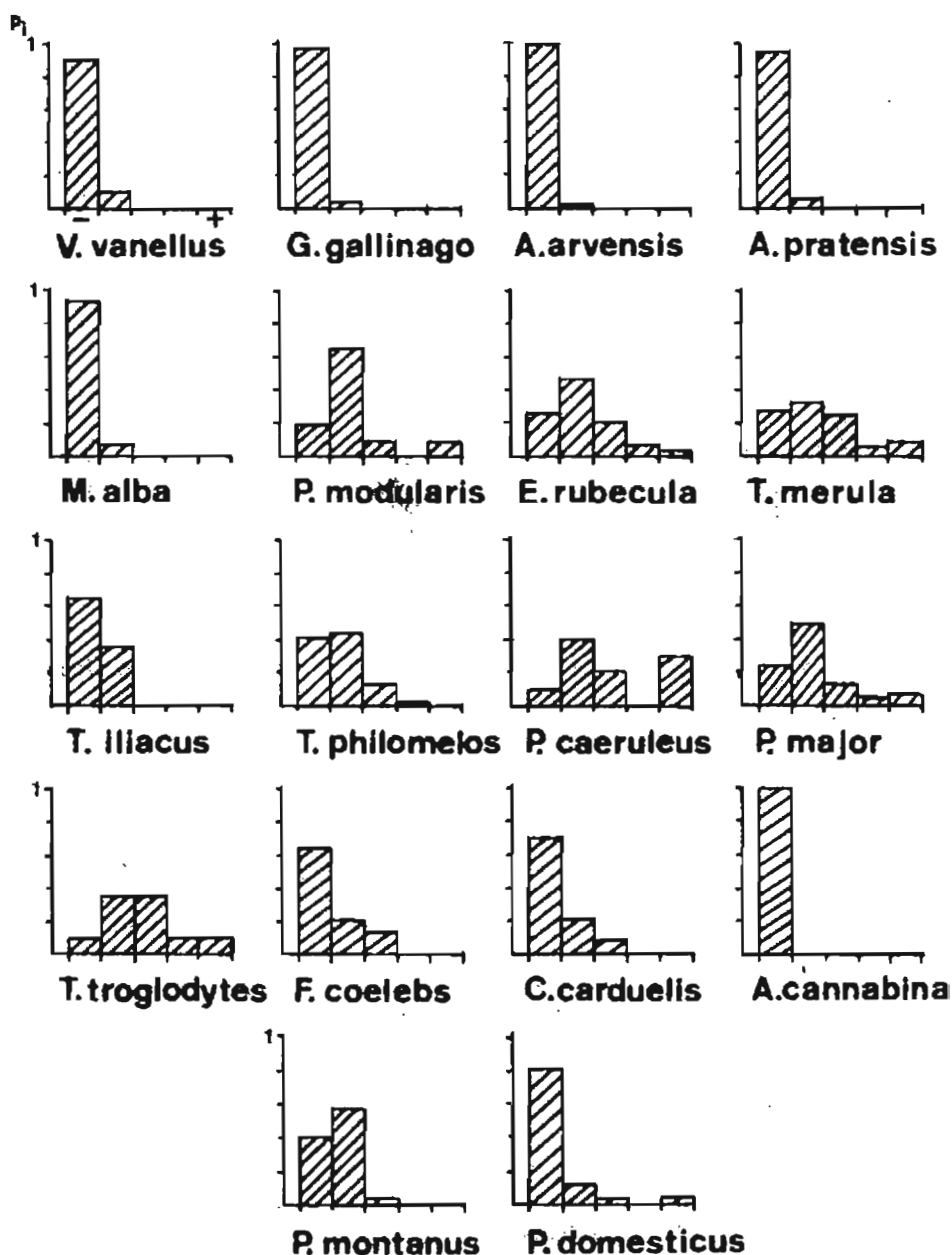


FIG. 4.—Distribución frecuencial de las especies más numerosas en cinco sectores de PCI.
 [Frequency distribution of the most abundant species in five sectors of PCI.]

TABLA II

Valores de amplitud de distribución de las especies en PC1 y PC2. Véase Métodos. T: producto de los valores de cada especie en PC1 y PC2.
 [Habitat-width for the distributions of species in PC1 y PC2. See Métodos. T: product of PC1 × PC2.]

	PC1	PC2	T
<i>Vanelus vanellus</i>	1,39	2,00	2,77
<i>Gallinago gallinago</i>	1,12	1,00	1,12
<i>Alauda arvensis</i>	1,02	2,49	2,55
<i>Anthus pratensis</i>	1,27	1,98	2,53
<i>Motacilla alba</i>	1,29	2,56	3,31
<i>Prunella modularis</i>	2,81	1,80	5,05
<i>Erithacus rubecula</i>	3,65	2,20	8,02
<i>Turdus merula</i>	4,32	1,86	8,03
<i>Turdus iliacus</i>	1,97	1,11	2,19
<i>Turdus philomelos</i>	2,96	1,72	5,10
<i>Parus caeruleus</i>	3,60	2,57	9,24
<i>Parus major</i>	3,71	1,98	7,34
<i>Troglodytes troglodytes</i>	4,01	1,99	8,00
<i>Fringilla coelebs</i>	2,46	3,32	8,17
<i>Carduelis carduelis</i>	2,18	1,99	4,33
<i>Acanthis cannabina</i>	1,00	1,29	1,29
<i>Passer domesticus</i>	1,90	1,85	3,50
<i>Passer montanus</i>	2,19	1,86	4,08

cannabina, *Anthus pratensis* y *Alauda arvensis* son las especies más restringidas en su distribución, mientras que *Parus caeruleus*, *Fringilla coelebs*, *Turdus merula*, *Erithacus rubecula* y *Troglodytes troglodytes* son las más extendidas al ocupar los distintos sectores estructurales de las campiñas.

La teoría clásica del nicho multidimensional (HUTCHINSON, 1957) predice que grandes amplitudes o solapamientos en una dimensión se relacionan con bajos valores de estos parámetros en otra dimensión («complementariedad entre los ejes del nicho»; SCHOENER, 1974; MAY, 1975; PIANKA, 1975). Para analizar este hecho, se ha seguido el procedimiento empleado por ROTENBERRY y WIENS (1980) dentro de un espacio multivariante, pero empleando valores de amplitud en vez de solapamiento. Tras haber correlacionado los valores de amplitud que toman las especies en los dos primeros factores del PCA, no se ha encontrado ni complementariedad ni «suplementariedad» (CODY, 1974) entre ambas dimensiones ($r=0,187$, $n=18$, $p>0,1$).

Con el fin de conocer la relación existente entre dominancia y amplitud (véase MCNAUGHTON y WOLF, 1970) se ha correlacionado el porcentaje de cada especie dentro del total de individuos muestreados con su amplitud total (T de la tabla II). La distribución de las aves en las campiñas no parece ajustarse al modelo de MCNAUGHTON y WOLF (1970), según el cual, a mayor amplitud, mayor dominancia, ya que ambas variables no están correlacionadas significativamente y se alejan del patrón de relación directa ($r=-0,433$, $n=18$, $p>0,05$).

*Solapamiento interespecífico en las preferencias de hábitat.
Contribución de los factores a la segregación*

Con el propósito de conocer cuál de los dos primeros factores del PCA segrega en mayor medida a las aves en su selección de hábitat, se han solapado las 18 especies consideradas en el análisis anterior en PC1 y PC2 (153 valores de solapamiento en cada componente). El solapamiento medio en PC1 ($\bar{x}=0,578$) es menor que el que se da en PC2 ($\bar{x}=0,675$), siendo esta diferencia estadísticamente significativa (test de la t efectuado con los valores de solapamiento transformados mediante la función $x'=\log(x+1)$; $p<0,001$). Teniendo en cuenta la contribución de cada componente a la segregación ($1-[\text{solapamiento medio}]$), se obtiene que PC1 es responsable del 56,5 % de separación interespecífica y PC2 del 43,5 % restante (contribución de PC1: 0,422; contribución de PC2: 0,325; contribución total: 0,747) (véase HERRERA, 1980, para un análisis similar). Estos hechos indican que aunque el «gradiente de complejidad estructural» es el factor que más varianza explica de la variabilidad observada en la distribución de las especies en las campiñas, y asimismo la componente que en mayor medida segrega a las especies. El «factor uso agrícola del suelo» también desempeña un importante papel en la segregación interespecífica a nivel de selección de hábitat, a pesar del menor porcentaje de varianza que explica (3,8 veces menos que PC1; véase tabla I).

Las especies estrictamente invernantes en las campiñas (véase apartado 1 de Resultados) muestran un fuerte solapamiento entre sí ($\bar{x}=0,843$ en PC1 y $\bar{x}=0,800$ en PC2), mayor que el que se produce entre las aves que, con distinto grado de variación estacional en sus efectivos (véase GALARZA, 1982, y CARRASCAL, *en prensa*), crían en las campiñas ($\bar{x}=0,573$ en PC1 y $\bar{x}=0,657$ en PC2), siendo esta diferencia significativa (test de la t con los datos transformados mediante la función $x'=\log(x+1)$; $p<0,01$ en las dos pruebas). Asimismo, el solapamiento entre las especies estrictamente invernantes es mayor que el que se produce entre éstas y las presentes durante todo el año en las campiñas ($\bar{x}=0,544$ en PC1 y $\bar{x}=0,677$ en PC2), siendo esta diferencia significativa (test de la t con los datos transformados; $p<0,01$ en los dos tests).

Teniendo en cuenta que la competencia interespecífica ha de producirse fundamentalmente entre especies morfológica y biométricamente muy semejantes (véase revisión de WIENS, 1982), se ha analizado el posible papel de la competencia como mecanismo determinante de la distribución de las especies más similares dentro de la comunidad (véase la tabla III para los pares de especies considerados). Para ello se ha simulado, mediante ordenador, 1.000 valores elementales de solapamiento en una dimensión de cinco categorías (mismo número en que se ha dividido el rango de variación de PC1 y PC2). Estos valores de solapamiento se han corregido teniendo en cuenta el espectro de uso global de hábitats en los dos factores (véase figura 3). Comparando los valores de solapamiento observados para cada par de especies con la media de los simulados (véase tabla III), se obtiene que no existen diferencias significati-

TABLA III

Valores de solapamiento en pares de especies morfológicamente muy similares sobre los factores PC1 y PC2, y resultados de los tests de la t efectuados para comparar el solapamiento observado con el esperado por azar (modelo neutro).

[Overlap values between congeneric and morphologically very similar species over PCA axes, and results of t-tests comparing observed and expected overlaps. ns: non-significant.]

	PC1	PC2
T. merula-T. philomelos	0,748 ns	0,710 ns
T. merula-T. iliacus	0,599 ns	0,842 ns
T. philomelos-T. iliacus	0,767 ns	0,843 ns
P. caeruleus-P. major	0,711 ns	0,643 ns
C. carduelis-A. cannabina	0,708 ns	0,842 ns
P. montanus-P. domesticus	0,545 ns	0,419 ns
Azar (Random); \bar{x}	0,753	0,711
σ	0,182	0,183

vas (test de la t para comparar un dato con una serie de datos; $p > 0,05$ en las 12 pruebas efectuadas; véase ALATALO y ALATALO, 1979; PÖYSÄ, 1983, y WAITE, 1984, para un análisis similar). Esto es, las especies morfológica y biométrica-mente más similares dentro de la ornitocenosis no muestran distribuciones tendentes a disminuir el solapamiento interespecífico en la selección de hábitat.

Estructura de las subcomunidades más destacadas en relación con la estructura de la vegetación

Con el propósito de analizar la estructura de las asociaciones específicas (subcomunidades) en zonas aradas y en barbecho, prados y lugares con predominio de setos, se han reunido los datos de todas las especies dentro de ciertos sectores del espacio definido por PC1 y PC2 (véase figura 5). En cada uno de éstos se han calculado los parámetros de la tabla IV.

Las especies estrictamente invernantes tienen mayor importancia relativa (%I) en los prados que en los setos y zonas aradas o en barbecho, siendo los lugares con setos el hábitat que menor proporción de estas aves mantiene. Respecto a las aves preferentemente forestales (*Regulus ignicapillus*, *Parus caeruleus*, *Parus major* y *Certhia brachydactyla*), los setos acogen la mayor proporción (%F) de estas especies, aunque no obstante suponen una escasa fracción del total de la subcomunidad que los utiliza. El resto de la asociación está constituida por especies de zonas arbustivas o que, dentro del conjunto de los medios del País Vasco atlántico, prefieren las campiñas (véase TELLERÍA, 1983, y CARRASCAL, *en prensa*).

La riqueza de especies (S^{100}) toma el mayor valor en los setos y el menor en las zonas de cultivo desprovistas de vegetación. Otro tanto se obtiene al analizar

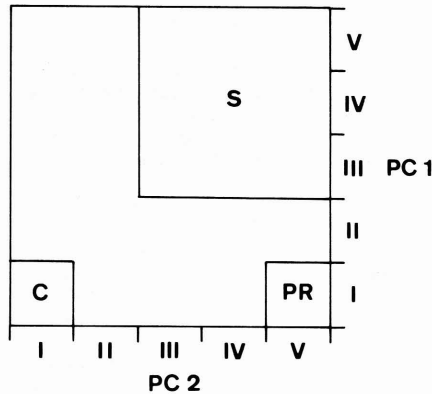


FIG. 5.—Sectores del plano PC1 × PC2 empleados en el análisis de las subcomunidades. S: zonas con setos. PR: prados. C: lugares arados y/o en barbecho.
 [Sectors of the plane defined by PC1 and PC2 used in the analysis of the subcommunities. S: places with hedges. PR: pastures. C: fallows and ploughed areas.]

la diversidad (H'_{cor}) de cada subcomunidad. La equitabilidad es, sin embargo, menor en las zonas aradas y en barbecho y mayor en los prados (J; tabla IV).

Debido a que estas medidas sintéticas de la estructura de la ornitocenosis pueden oscurecer las distribuciones de abundancia de las especies, se han construido las curvas de dominancia-diversidad de las tres subcomunidades (véase MAY, 1981). En general, las tres asociaciones específicas presentan distribuciones cuyas tendencias siguen el modelo geométrico (figura 6), de manera similar a lo encontrado por MØLLER (1984) para áreas agrícolas en centro Europa. No obstante, la ornitocenosis asociada a los setos muestra una

TABLA IV

Parámetros de las subcomunidades asociadas a las zonas con setos (S), prados (PR) y lugares arados y/o en barbecho (C). N: número de individuos. %I: porcentaje de invernantes estrictos. %F: porcentaje de aves mayoritariamente forestales. S_{100} : número de especies en 100 individuos. J: equitabilidad. H'_{cor} : diversidad (corregida).

[Parameters of the subcommunities exploiting ploughed fields and fallows (C), pastures (PR) and places with hedges (S). N: number of individuals. %I: percentage of strictly wintering birds. %F: percentage of woodland birds. S_{100} : expected number of species in 100 bird individuals. J: evenness. H'_{cor} : diversity.]

	S	PR	C
N	129	1144	385
%I	1,6	70,6	24,7
%F	15,6	0,9	0,3
S_{100}	16,8	13,7	6,8
J	0,69	0,73	0,60
H'_{cor}	2,56	2,26	1,41

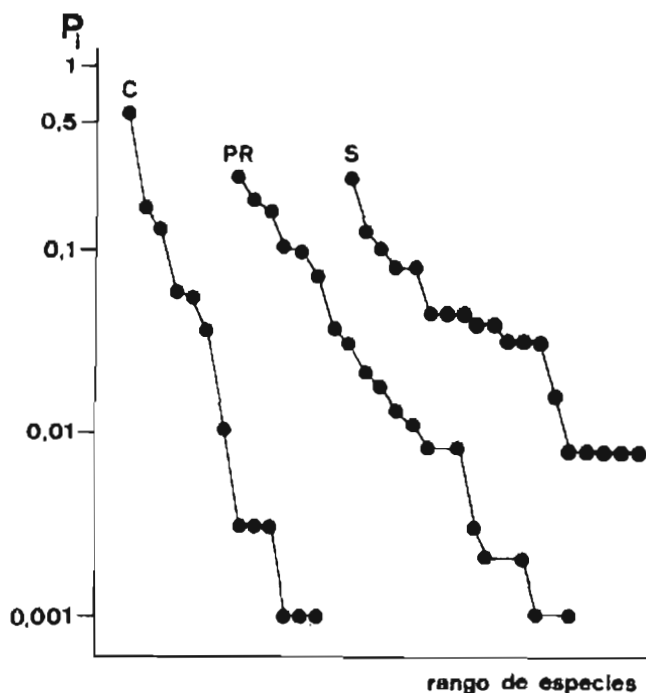


FIG. 6.—Curvas de dominancia-diversidad de las subcomunidades ligadas a lugares arados y/o barbecho (C), prados (PR) y zonas con setos (S).
 [Dominance-diversity curves of the subcommunities exploiting fallows and ploughed areas (C), pastures (PR) and places with hedges (S).]

tendencia a la lognormalidad. La subcomunidad que emplea las zonas de cultivo (aradas o en barbecho; C) muestra un reparto menos uniforme de los efectivos de las especies que la que utiliza los prados (PR), y ésta menor que la que habita los lugares con setos (S), como puede comprobarse al analizar las pendientes de las curvas. Esto es, la ornitocenosis ligada a los arados y barbechos está compuesta por pocas especies con elevadas dominancias, mientras que, por el contrario, en los lugares con vegetación arbustiva y/o arbórea la distribución de abundancias es más equitativa, existiendo más especies con dominancias intermedias.

Relación entre la distribución de las especies a nivel local y regional

Con el fin de conocer si existe relación entre la distribución de las aves a nivel regional (datos de TELLERÍA y SANTOS, 1985) y las preferencias de hábitat

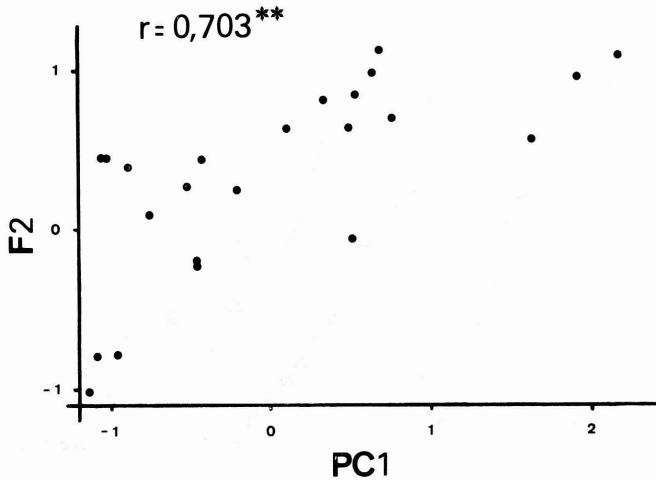


FIG. 7.—Correlación entre la situación de 23 especies en el factor estructural regional de Tellería y Santos (1985) (F2) y la posición en PC1.
[Correlation between the position of 23 species in F2 (regional structural factor of Tellería & Santos, 1985) and PC1.]

a nivel local (este trabajo), se ha correlacionado la situación de las especies comunes a ambos estudios en el factor estructural regional (campañas arboladas-cultivos de secano; F2) de TELLERÍA y SANTOS (1985) con su posición en PC1 y PC2. Se han excluido de este análisis a *Cettia cetti* y *Phoenicurus ochruros* por estar pobremente representadas o presentar unas preferencias de hábitat muy particulares a nivel regional.

La situación de las especies en el «gradiente de complejidad estructural» local (PC1) está significativamente correlacionado con la distribución de las aves a nivel regional (F2; $r=0,703$, $n=23$, $p<0,01$; véase figura 7). Por el contrario, el gradiente «uso agrícola del suelo» (PC2) no está correlacionado significativamente con el factor estructural regional (F2; $r=0,275$, $n=23$, $p<0,1$). En conjunto, la posición de las especies en PC1 y PC2 explica en buena medida la distribución de las especies a nivel regional (análisis de correlación múltiple entre F2 y PC1 y PC2; $r^2=0.507$, $n=23$, 3 variables, $p<0,01$).

DISCUSIÓN

Las teorías competitivas predicen una separación regular de las especies a lo largo de los ejes del nicho cuando los recursos son limitantes (*overdispersion of niches* de SCHOENER, 1974). Este fenómeno suele venir acompañado por la complementariedad entre las dimensiones del nicho (SCHOENER, 1974; MAY, 1975, y PIANKA, 1975), de manera que las especies muy solapadas en una

dimensión están bien segregadas en otra. Los resultados aportados en este trabajo no confirman estas ideas debido a que existen fuertes solapamientos entre las aves en su selección de hábitat. Además, las componentes más importantes determinantes del nicho espacial (PCI y PC2 de la tabla I) no son complementarias. Analizando más en detalle las relaciones interespecíficas a nivel de pares de especies congénéricas o morfológicamente muy similares, no se encuentra que las aves estén más separadas de lo que cabría esperar por azar.

Por otro lado, la ausencia de relación entre la amplitud y la dominancia está en contradicción con las predicciones de McNAUGHTON y WOLF (1970) y los resultados proporcionados por otros autores (por ejemplo, HAILA *et al.*, 1980; ALATALO, 1981; VANDER WALL y McMAHON, 1984). Esto indica que la abundancia de las aves en la campiña no viene determinada por la amplitud de empleo de recursos (en esta ocasión hábitats), y que, por lo tanto, cada especie ajusta su abundancia dentro de la ornitocenosis independientemente de las demás.

El hecho de que las especies estrictamente invernantes se solapen entre sí en mayor medida de lo que lo hacen con las residentes, y que este solapamiento sea mayor que el que se produce entre ambos grupos de aves, indica que la fracción de la comunidad estrictamente invernante muestra unas estrategias de uso del espacio muy similares, ocupando hábitats estructuralmente muy simples y poco empleados por la porción constante de la ornitocenosis. Este patrón de organización de la comunidad debe estar relacionado con una estacionalidad productiva del medio no limitante para las aves durante el invierno y con hechos que se produzcan en otros periodos del ciclo anual como han indicado varios autores (HERRERA, 1978, 1981; RABENOLD, 1978, 1979; ALERSTAM y ENCKELL, 1979; ARROYO y TELLERÍA, 1984, y MUÑOZ, 1985, entre otros).

Sin embargo, la ocupación de las campiñas por las aves invernantes es variable y no parece rastrear las condiciones de disponibilidad de alimento en el tiempo, tal y como ha indicado FOLSE (1982) (véase, no obstante, GRZYBOWSKI, 1982, y JORDANO, 1985). Esto se deduce de los cambios de abundancia de ciertas especies antes y después del temporal frío de enero de 1985; así *Vanellus vanellus* pasó de 0 aves/hora de muestreo a 21,3; *Gallinago gallinago*, de 0 a 3,5, y *Turdus iliacus*, de 0,2 a 15,6 (6,75 y 11,58 horas de muestreo antes y después del temporal frío respectivamente en las localidades a, b, f). Este hecho debe guardar relación con las condiciones ambientales que ocurren fuera de los límites de la comunidad (en el sentido de HERRERA, 1981), muy posiblemente como consecuencia de fugas de tempero (BERNIS, 1966) de localidades más norteñas. Esto determina que la ocupación de las campiñas en esta zona eurosiberiana de la Península Ibérica sea un fenómeno impredecible, lo que plantea que la ornitocenosis no está saturada (en especies y número de individuos) ni en equilibrio con los recursos del medio, como ha indicado WIENS (1974, 1977, 1984) para ambientes muy variables.

Todos estos hechos indican que las campiñas del País Vasco atlántico son ocupadas durante el invierno por especies oportunistas que explotan un

ambiente cambiante y que no parecen organizarse en ornitocenosis, en donde las relaciones interespecíficas desempeñan un papel importante en su estructuración. El exceso productivo no aprovechado de los cultivos y barbechos, unido a una continuada productividad de los prados debido a una prolongada actividad vegetativa (LAUTENSACH, 1967), y la impredecibilidad de las condiciones meteorológicas, fuera y dentro de la zona, debe impedir que la ornitocenosis se sature y esté en equilibrio con los recursos. Esto debe permitir la coexistencia de especies ecológicamente muy similares que pueden solaparse ampliamente en los gradientes ambientales estructurales. Este resultado coincide con lo encontrado por otros autores para avifaunas invernantes en áreas agrícolas europeas (JABLÓNSKI, 1972; MURTON y WESTWOOD, 1974; ARROYO y TELLERÍA, 1984; véase, no obstante, MØLLER, 1984), y para distintas comunidades reproductoras (por ejemplo, WIENS y ROTENBERRY, 1981; COLLINS *et al.*, 1982; PÖYSÄ, 1983; JAMES y BOECKLEN, 1984; TELLERÍA y POTTI, 1984), situando a esta ornitocenosis hacia el extremo de las «asociaciones de especies no en equilibrio» dentro del gradiente de estructuración de taxocenosis propuesto por WIENS (1984).

Al igual que se ha encontrado en otras comunidades mediante la aplicación de técnicas multivariantes (por ejemplo, MAURER *et al.*, 1981; PRODON y LEBRETON, 1981; COLLINS *et al.*, 1982; OSBORNE, 1984), este trabajo pone de manifiesto la importancia de los gradientes de complejidad estructural (PC1 y PC3 de la tabla I) en la determinación del nicho espacial de las especies y organización de las ornitocenosis. Así, la riqueza y diversidad de las tres subcomunidades distinguidas guarda una relación directa con el incremento del volumen del follaje y complejidad de la estructura de la vegetación, del mismo modo que han reconocido otros autores (MACARTHUR y MACARTHUR, 1961; KARR, 1968; BLONDEL *et al.*, 1973; WILLSON, 1974; NILSSON, 1979; LANYON, 1981; BILCKE, 1982; MØLLER, 1984, y VANDER WALL y MACMAHON, 1984, entre otros). Además de estos factores, el hombre ha intervenido a través de las actividades agropecuarias creando una nueva dimensión (uso agrícola del suelo, PC2) que contribuye a definir el hipervolumen (CAREY, 1981) utilizado por la ornitocenosis y que tiene gran importancia segregando a las especies.

HOLMES (1981) discute la importancia que tiene el conocimiento de las estrategias del uso del espacio a nivel local en la comprensión de las respuestas de las aves a gradientes ambientales amplios (por ejemplo, a nivel regional). En apoyo a esta idea, NOON *et al.* (1980), encuentran una gran constancia en la selección de hábitat a nivel geográfico (véase, sin embargo, COLLINS, 1983) y ALATALO (1981) pocos cambios interanuales. Los resultados aportados en este trabajo apoyan estas ideas, ya que las preferencias de hábitat en las áreas agrícolas a nivel local explican en buena medida el patrón general de ocupación de los medios agropecuarios a una escala geográfica más amplia (sector central del norte de la Península Ibérica; TELLERÍA y SANTOS, 1985). El hecho de que el factor «complejidad de la estructura de la vegetación» sea el que en mayor medida predice la distribución de las especies a nivel regional, pone de

manifiesto una vez más la gran importancia de esta dimensión en la determinación de la distribución de las aves. Por otro lado, la relación entre distribución local y regional corrobora la idea de que «los procesos locales son realmente el origen de los globales, ya que estos últimos resultan simplemente del solapamiento y la combinación multiplicativa de las respuestas adaptativas a las condiciones locales» (tomado de HERRERA, 1981; véase, no obstante, WIENS y ROTENBERRY, 1981, y WIENS, 1984). Esto explica además el estrecho paralelismo entre los resultados de la estructura de las ornitocenosis (riqueza y diversidad) a nivel local (este estudio) y regional (TELLERÍA y SANTOS, 1985).

CONCLUSIONES

Teniendo en cuenta los resultados aportados en este trabajo y en TELLERÍA y SANTOS (1985; fuertes relaciones entre abundancia de las especies y factores ambientales), puede decirse que la composición y estructura de las comunidades de aves que habitan durante el invierno las áreas agrícolas del norte de la Península Ibérica es el resultado de las respuestas particulares de cada especie a los gradientes ambientales, en donde las relaciones interespecíficas a nivel competitivo no desempeñan un papel importante (ajuste a la «hipótesis de gradientes» de TERBORGH, 1971, y a la «hipótesis individualista» de GLEASON, 1926 —en MCNAUGHTON y WOLF, 1984— sobre organización de comunidades).

La impredecibilidad ambiental dentro y fuera del espacio ocupado por la ornitocenosis parece influir de modo decisivo en su estructuración, impidiendo que se sature en especies e individuos.

La composición y estructura de la comunidad a nivel regional viene determinada en buena medida por las preferencias de hábitat a nivel local.

AGRADECIMIENTOS

A Koldo Gochicoa por acompañarnos durante algunos días de muestreo. Aitor Galarza y Alberto Fernández nos cedieron una copia de un trabajo suyo aún no publicado que nos fue de gran utilidad. Mauricio Camacho tradujo el resumen al inglés y atendió con paciencia todas nuestras consultas. Pedro Jordano y Tomás Santos revisaron, con una «finura» a veces agobiante, varias versiones del trabajo. Durante la realización del estudio uno de nosotros (Luis M. Carrascal) disfrutó de una beca dentro del proyecto de investigación CAICYT 1429-82, que también ha contribuido materialmente a la realización del trabajo.

RESUMEN

Este artículo estudia la composición y estructura de la comunidad de aves invernante en las campiñas del País Vasco atlántico, así como las preferencias de hábitat de las especies. Para ello se han tomado 455 muestras puntuales (25 m de radio) de la estructura de la vegetación del espacio ocupado por 27 especies.

Mediante el empleo del análisis de las componentes principales (PCA) con los datos medios de cada especie (véase Apéndice) se han encontrado tres factores significativos determinantes del nicho espacial de las aves (tabla I): gradiente de complejidad estructural (PC1), uso agrícola del suelo (PC2) y madurez de los setos (PC3) (véanse figuras 1 y 2 para la situación de las especies en los factores).

La abundancia de las especies no guarda relación con la amplitud de hábitat, no pudiéndose afirmar la relación entre dominancia y amplitud propuesta por McNAUGHTON y WOLF (1970).

El fuerte solapamiento existente entre las especies en PC1 y PC2 (especialmente entre las temporales estrictamente invernantes), la ausencia de complementariedad entre las componentes del nicho espacial consideradas y el hecho de que las especies congénicas y morfológicamente muy similares no se solapan entre sí menos de lo que cabría esperar por azar en un modelo neutro (tabla III), plantea que la competencia no interviene determinando la distribución de las especies. Debido a la inestabilidad y adversidad ambiental, fuera y dentro del área, la comunidad no está saturada ni en especies ni en individuos. Estos hechos indican que la ornitocenosis no está en equilibrio (en el sentido de WIENS, 1984) y que su composición y estructura es el resultado de las preferencias de hábitat de cada especie.

Correlacionando la situación de las especies en el factor estructural regional de TELLERÍA y SANTOS (1985; F2) con la situación de las especies en PC1 y PC2, se ha obtenido que las preferencias de hábitat a nivel local explican en buena medida el patrón de distribución a nivel regional (véase figura 7).

PALABRAS CLAVE: amplitud; áreas agrícolas; avifauna invernante; competencia; gradientes multivariantes; norte de España; preferencias de hábitat.

SUMMARY

Wintering avifauna in the agricultural landscapes of northern Spain. II. The role of habitat structure and interspecific competition.

This paper deals with the composition and structure of the wintering bird community in the agricultural areas of the Atlantic Basque Country and the habitat preferences of the species. To study this, 455 samples (0,2 ha) of the vegetation structure of the space occupied by 27 species have been taken («point centered count» method of Noon 1981a).

Using the Principal Component Analysis (PCA) and considering weighted average data for each species (see Appendix), it has been found that the spatial niche is determined by 3 significant factors (table I): structural complexity gradient (PC1), agricultural exploitation of the soil (PC2) and maturity of the hedges (PC3) (see figures 1 and 2 for the position of species in relation with these factors).

Species abundance has no relation with habitat-width (table II). The relation between dominance and habitat-width proposed by McNaughton and Wolf (1970) was not supported by our data.

The strong interspecific overlap on PC1 and PC2 (especially among strictly wintering species), the lack of complementarity among the components of spatial niche and the fact that congeneric and morphologically very similar species do not overlap less than expected by chance (table III), suggest that competition does not determine the distribution of species. As a consequence of environment instability and adversity, outside and inside the area considered, the community is not saturated either for species or individuals. All these facts indicate that the bird community is not in equilibrium (in the sense of Wiens 1984) and that its composition and structure is the result of species-specific habitat preferences.

Correlating the position of species in a regional structural factor (F2 in TELLERÍA & SANTOS, 1985) with their position on PC1 and PC2, it has been observed that local habitat preferences explain fairly well the regional distribution pattern (see figure 7).

KEY WORDS: agricultural areas; habitat preference; habitat-width; interspecific competition; northern Spain; Principal Component Analysis; wintering bird community.

BIBLIOGRAFIA

- ALATALO, R. V. (1981). Habitat selection of forest birds in the seasonal environment of Finland. *Ann. Zool. Fennici*, 18: 103-114.
- y ALATALO, R. H. (1977). Components of diversity: multivariate analysis with interaction. *Ecology*, 58: 900-906.
- y ALATALO, R. H. (1979). Resource partitioning among a flycatcher guild in Finland. *Oikos*, 33: 46-54.
- (1980). Seasonal variation in evenness in forest bird communities. *Ornis Scand*, 11: 217-222.
- ALERSTAM, T.; ENCKELL, P. H. (1979). Unpredictable habitats and evolution of bird migration. *Oikos*, 33: 228-232.
- ARROYO, B., y TELLERÍA, J. L. (1984). La invernada de las aves en el área de Gibraltar. *Ardeola*, 30: 23-31.
- BERNIS, F. (1966). Migración en aves. Publicación de la S.E.O. Madrid.
- BHATTACHARYYA, H. (1981). Theory and methods of factor analysis and principal components, págs. 72-79 En Capen, D. E. (ed.): *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. USDA Forest Service. General Technical Report RM-87.
- BILCKE, G. (1982). Breeding songbird community structure: influences of plot size and vegetation structure. *Acta Oecologica*, 3: 511-521.
- BLONDEL, J.; FERRY, C.; FROCHOT, B. (1973). Avifaune et végétation, essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, 41: 63-84.
- CALVO, F. (1982). *Estadística aplicada*. Ediciones Deusto, S. A. Bilbao.
- CAPEN, D. E. (1981). The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat. USDA Forest Service. General Technical Report RM-87.
- CAREY, A. B. (1981). Multivariate analysis of niche, habitat, and ecotope, págs. 104-113 en Capen, D. E. (ed.): *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. USDA Forest Service. General Technical Report RM-87.
- CARRASCAL, L. M. (*en prensa*). Caracterización ecológica y biogeográfica de la avifauna de un macizo montañoso vizcaíno (País Vasco). *Munibe*.
- CODY, M. L. (1974). *Competition and structure of bird communities*. Monogr. Pop. Biol. Princeton Univ. Press, Princeton.
- COLLINS, S. L. (1983). Geographic variation in habitat structure of the black-throated green warbler (*Dendroica virens*). *Auk*, 100: 382-389.
- JAMES, F. C., y RISSER, P. G. (1982). Habitat relationships of wood warblers (*Parulidae*) in northern central Minnesota. *Oikos*, 39: 50-58.
- CONNEL, J. H. (1975). Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments, págs. 460-490 en Cody, M. L.; Diamond, J. M. (eds.): *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- ELÍAS, F.; RUIZ, L. (1977). *Agroclimatología de España*. INIA, cuaderno núm. 7. Madrid.
- ELOSEGUI, J. (1980). Influencia de las repoblaciones de coníferas en la avifauna, págs. 769-836 en Aranzadi: *Estudio ecológico y económico de las repoblaciones de coníferas exóticas en el País Vasco*. Caja Laboral Popular, Mondragón.
- FOLSE, L. J. (1982). An analysis of avifauna-resource relationships on the Serengeti Plains. *Ecol. Monogr.*, 52: 111-127.
- GALARZA, A. (1982). *Distribución estacional y espacial de las comunidades de aves de la ría de Gernika (País Vasco atlántico)*. Tesis de licenciatura. Univ. País Vasco.
- GLEASON, H. A. (1926). The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club*, 53: 7-26.
- GRZYBOWSKI, J. A. (1982). Population structure in grassland bird communities during winter. *Condor*, 52: 137-152.
- HAILA, Y.; JÄRVINEN, O.; VÄISÄNEN, R. A. (1980). Habitat distribution and species associations of land bird populations on the Åland Islands, SW Finland. *Ann. Zool. Fennici*, 17: 87-106.
- HERRERA, C. M. (1978). On the breeding distribution pattern of European migrant birds: MacArthur's theme reexamined. *Auk*, 95: 496-509.

- (1980). Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de Passeriformes. *Doñana, Acta Vertebrata*, 7: 1-340.
- (1981). Organización temporal de las comunidades de aves. *Doñana, Acta Vertebrata*, 8: 79-101.
- HILL, M. O. (1973). Diversity and evenness: an unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.
- HOLMES, R. T. (1981). Theoretical aspects of habitat use by birds, págs. 33-37 en Capen, D. E. (ed.): *The use of multivariate statistics in studies of wildlife Habitat*. USDA Forest Service. General Technical Report RM-87.
- HUTCHINSON, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22: 415-427.
- JABLONSKI, B. (1972). The phenological interchange of bird communities in agricultural biotopes in the eastern part of the Masovian lowland region. *Acta Orn.*, 13: 282-316.
- JAMES, F. C. (1971). Ordinations of habitat relationships among breeding birds. *Wilson Bull.*, 83: 215-236.
- y BOECKLEN, W. (1984). Interspecific morphological relationships and the densities of birds, págs. 458-477 en Strong, D. R.; Simberloff, D.; Abele, L. G.; Thistle, A. (eds.): *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton Univ. Press: Princeton, New Jersey.
- JOHNSTON, R. F.; WAMER, N. O.; NIEMI, G. J.; BOECKLEN, W. J. (1984). The Grinnellian niche of the wood thrush. *Am. Nat.*, 124: 17-30.
- RATHBUN, S. (1981). Rarefaction, relative abundance, and diversity of avian communities. *Auk*, 98: 785-800.
- SHUGART, H. H. (1970). A quantitative method of habitat description. *Audubon Field-Notes*, 24: 727-736.
- ; WAMER, N. O. (1982). Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. *Ecology*, 63: 159-171.
- JÄRVINEN, O., y VÄISÄNEN, R. A. (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.
- KARR, J. R. (1968). Habitat and avian diversity on strip-mined land in east-central Illinois. *Condor*, 70: 348-357.
- LANYON, W. E. (1981). Breeding birds and old field succession on Fallow Long Island farmland. *Bull. of the American Museum of Natural History*, 168: 1-59.
- LAUTENSACH, H. (1967). *Geografía de España y Portugal*. Vicens-Vives. Barcelona.
- MACARTHUR, R. H. (1958). Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, 39: 599-619.
- y MACARTHUR, R. W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42: 594-598.
- MAURER, B. A.; MACARTHUR, L. B.; WHITMORE, R. C. (1981). Habitat associations of birds breeding in clearcut deciduous forests in West Virginia, págs. 167-172 en Capen, D. E. (ed.): *The use of multivariate statistics in studies of wildlife Habitat*. USDA Forest Service. General Technical Report RM-87.
- MAY, R. M. (1975). Some notes on estimating the competition matrix, α . *Ecology*, 56: 737-741.
- (1981). Patterns in multi-species communities, págs. 197-227 en May, R. M. (ed.): *Theoretical ecology*. Blackwell Scientific Publications, London.
- MCNAUGHTON, S. J., y WOLF, L. L. (1970). Dominance and the niche in ecological systems. *Science*, 167: 131-139.
- y WOLF, L. L. (1984). *Ecología General*. Ed. Omega. Barcelona.
- MØLLER, A. P. (1984). Community structure of birds in agricultural areas in summer and winter in Denmark. *Holarct. Ecol.*, 7: 413-418.
- MUÑOZ, J. C. (1985). *Evolución estacional de la comunidad de aves de una campiña supramediterránea*. Tesis de licenciatura. Univ. del País Vasco.
- MURTON, R. K., y WESTWOOD, N. J. (1974). Some effects of agricultural change on the English avifauna. *Brit. Birds*, 67: 41-69.

- NIE, N. H.; HULL, C. H.; JENKINS, J. G.; STEINBERGER, K., y BENT, D. H. (1975). *Statistical Package for the Social Sciences (SPSS)*. McGraw-Hill. New York.
- NILSSON, S. G. (1979). Density and species richness of some forest bird communities in South Sweden. *Oikos*, 33: 392-401.
- NOON, B. R. (1981a). Techniques for sampling avian habitats, págs. 42-52 en Capen, D. E. (ed.): *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. USDA Forest Service. General Technical Report RM-87.
- (1981b). The distribution of an avian guild along a temperate elevational gradient: the importance and expression of competition. *Ecol. Monogr.*, 51: 105-124.
- ; DAWSON, D. K.; INKLEY, D. B.; ROBBINS, C. S., y ANDERSON, S. H. (1980). Consistency in habitat preference of forest bird species, págs. 226-244 en *Transactions of the 45th North American Wildlife and Natural Resources Conference*. Publicación de Wildlife Management Institute, Washington, D. C.
- OSBORNE, P. (1984). Bird numbers and habitat characteristics in farmland hedgerows. *J. Appl. Ecol.*, 21: 63-82.
- PLANKA, E. R. (1975). Niche relations of desert lizards, págs. 292-314 en Cody, M. L.; Diamond, J. M. (eds.): *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- POYSA, H. (1983). Resource utilization pattern and guild structure in a waterfowl community. *Oikos*, 40: 295-307.
- PRODON, R. (1976). *Le substrat, facteur écologique et éthologique de la vie en eau courante: observations et expériences sur les larvas de Microptera testacea et Cordulegaster annulatus*. Thèse 3^e cycle. Univ. Lyon I.
- y LEBRETON, J. D. (1981). Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the holm oak and cork oak series in the eastern Pyrenees, 1. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos*, 37: 21-38.
- RABENOLD, K. N. (1978). Foraging strategies, diversity, and seasonality in bird communities of Appalachian spruce-fir forests. *Ecol. Monogr.*, 48: 397-424.
- (1979). A reversed latitudinal diversity gradient in avian communities of eastern deciduous forests. *Am. Nat.*, 114: 275-286.
- RAPHAEL, M. G. (1981). Interspecific differences in nesting habitat of sympatric woodpeckers and nuthatches, págs. 142-150 en Capen, D. E. (ed.): *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. USDA Forest Service. General Technical Report RM-87.
- RATTI, J. T.; MACKAY, D. L., y ALLDREDGE, J. R. (1984). Analysis of spruce grouse habitat in north-central Washington. *J. Wildl. Manage.*, 48: 1188-1196.
- RENKONEN, O. (1938). Statistisch-ökologische untersuchungen über die terrestrische käferwelt der finnischen bruchmoore. *An. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo*, 6: 1-231.
- ROTEBERRY, J. T. (1980). Dietary relationships among shrub-steppe passerine birds: competition or opportunism in a variable environment. *Ecol. Monogr.*, 50: 93-110.
- y WIENS, J. A. (1980). Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology*, 61: 1228-1250.
- (1981). A synthetic approach to principal component analysis of bird/habitat relationships, págs. 197-208 en Capen, D. E. (ed.): *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. USDA Forest Service. General Technical Report RM-87.
- SABO, S. R. (1980). Niche and habitat relations in subalpine bird communities of the White Mountains of New Hampshire. *Ecol. Monogr.*, 50: 241-259.
- SCHOENER, T. W. (1974). Resources partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- SCHLUTER, D. (1982). Distributions of Galápagos ground finches along an altitudinal gradient: the importance of food supply. *Ecology*, 63: 1504-1517.
- SIMBERLOFF, D. (1982). The status of competition theory in ecology. *Ann. Zool. Fennici*, 19: 241-253.
- SOKAL, R. R., y ROHLF, F. J. (1979). *Biometria*. H. Blume Ed. Madrid.
- TELLERIA, J. L. (1978). Introducción a los métodos de estudio de las comunidades nidificantes de aves. *Ardeola*, 24: 19-65.
- (1983). La distribución invernal de las aves en el País Vasco atlántico. *Munibe*, 35: 93-100.

- y POTTI, J. (1984). La segregación espacial de los Túrpidos (Turdidae) en el Sistema Central. *Ardeola*, 31: 103-113.
- y SANTOS, T. (1985). Avifauna invernante en los medios agrícolas del norte de España. I. Caracterización biogeográfica. *Ardeola*, 32:
- TERBORGH, J. (1971). Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Perú. *Ecology*, 52: 23-40.
- VANDER WALL, S. B., y MACMAHON, J. A. (1984). Avian distribution patterns along a Sonoran Desert bajada. *J. Arid Environments*, 7: 59-74.
- WAITE, R. K. (1984). Winter habitat selection and foraging behaviour in sympatric corvids. *Ornis Scand.*, 15: 55-62.
- WIENS, J. A. (1974). Climatic instability and the «ecological saturation» of bird communities in North American grasslands. *Condor*, 76: 385-400.
- (1977). On competition and variable environments. *Amer. Sci.*, 65: 590-597.
- (1982). On size ratios and sequences in ecological communities: are there no rules? *Ann. Zool. Fennici*, 19: 297-308.
- (1984). On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes, págs. 439-457 en Strong, D. R.; Simberloff, D.; Abele, L. G.; Thistle, A. B. (eds.): *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey.
- y 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.

[Recibido: 17.7.85]

APÉNDICE

Valores medios de las especies en cada variable (véase Material y Métodos para el significado de los símbolos). n: número de muestras. N: número de individuos. e^H: antilogaritmo de la diversidad de cobertura de estratos (efectuada con CH, CA, CAA1 y CAA2). GI, GII, GIII: grupos de especies atendiendo a sus preferencias de hábitat.

[Mean values of variables for each species. n: number of plots. N: number of individuals. e^H: vegetation layer diversity (exp H²; taking into account CH, CA, CAA1 and CAA2). GI, GII, GIII: groups of species considering the structural complexity of the vegetation. See Figure 1. C: indicates vegetation cover. CTL: % ploughed fields and fallows. CH: % grass. CA: % bushes. CAA1: % trees under 3 m. CAA2: % trees above 3 m. hA: mean height of bushes (in m). hAA: mean height of trees (in m). hmAA: height of the highest tree (in m). nt1: number of trunks of 10-30 cm in Ø in 0,2 ha. nt2: number of trunks > 30 cm in Ø in 0.2 ha.]

	n	N	CTL	CH	CA	CAA1	CAA2	hA	hAA	hmAA	nt1	nt2	e ^H	
<i>Vanelus vanelinus</i> (VV)	14	247	12,3	83,8	0,3	0,3	0,3	0,13	0,42	0,42	0,11	0	1,08	GI
<i>Gallinago gallinago</i> (GG)	6	41	0,0	92,7	0,5	0,5	0,3	0,02	0,52	0,78	0,34	0	1,09	GI
<i>Alauda arvensis</i> (AA)	34	287	20,7	67,1	0,1	0,0	0	0,03	0,03	0,03	0,01	0	1,01	GI
<i>Anthus pratensis</i> (AP)	75	355	10,3	82,5	0,9	0,6	0,4	0,10	0,50	0,61	0,37	0,05	1,14	GI
<i>Motacilla alba</i> (MA)	14	25	17,0	71,5	0,9	0,2	0,1	0,15	0,21	0,29	0,12	0	1,11	GI
<i>Prunella modularis</i> (PRM)	11	11	1,7	76,8	11,0	5,2	8,1	0,80	4,55	6,77	7,54	0,73	2,23	GIII
<i>Cettia cetti</i> (CTC)	4	4	0	28,5	66,8	3,8	12,5	1,25	4,13	7,50	14,25	0,50	2,76	GIII
<i>Regulus ignicapillus</i> (RI)	5	5	17,2	63,0	8,6	6,0	9,4	0,80	4,70	6,60	14,80	0,60	2,43	GII
<i>Phylloscopus collybita</i> (PHC)	4	5	0	79,0	13,2	4,4	10,0	0,95	5,10	6,00	4,40	1,60	2,30	GII
<i>Saxicola torquata</i> (T)	5	7	17,6	76,1	3,4	0,4	0,4	0,79	0,50	0,57	0	0	1,27	GI
<i>Sylvia atricapilla</i> (SA)	5	6	12,7	69,7	14,1	2,5	11,5	1,07	2,17	3,33	2,53	0,33	2,38	GII
<i>Erethacus rubecula</i> (ER)	34	35	2,9	70,9	17,0	3,6	5,4	0,94	3,99	5,69	4,43	0,77	2,26	GII
<i>Phoenicurus ochruros</i> (PHO)	3	4	0	77,8	13,3	0,8	0,8	1,00	1,00	1,25	0,75	0,25	1,65	GI
<i>Turdus iliacus</i> (TI)	22	180	0,8	86,5	6,5	0,6	1,7	0,27	3,38	3,88	2,42	0,85	1,45	GI
<i>Turdus merula</i> (TM)	26	31	0,8	73,0	11,7	3,7	10,4	0,70	4,87	6,76	8,45	1,90	2,31	GII
<i>Turdus philomelos</i> (TP)	29	38	4,2	79,7	6,8	2,2	4,2	0,61	2,87	3,91	3,84	0,37	1,74	GI
<i>Parus major</i> (PM)	28	39	2,0	78,0	10,5	5,9	8,7	0,68	5,96	7,56	6,31	2,82	2,26	GII
<i>Parus caeruleus</i> (PC)	9	10	4,1	55,8	19,3	6,8	18,5	0,70	6,50	10,20	15,20	7,30	3,12	GIII
<i>Certhia brachydactyla</i> (CB)	5	5	7,6	57,4	24,0	10,0	26,4	0,63	8,00	11,40	15,40	8,80	3,38	GIII
<i>Troglodytes troglodytes</i> (TRT)	12	12	0	77,7	12,4	3,8	13,3	0,82	5,83	7,58	10,84	1,58	2,36	GII
<i>Fringilla coelebs</i> (FC)	41	228	23,6	66,3	3,0	1,6	2,2	0,43	3,39	3,91	1,92	0,37	1,51	GI
<i>Pyrrhula pyrrhula</i> (PYP)	4	8	0	63,0	23,8	2,3	23,3	0,95	7,69	11,13	21,63	8,00	2,88	GIII
<i>Carduelis carduelis</i> (CAR)	18	48	8,4	73,3	2,3	1,6	1,8	0,25	2,73	3,51	1,94	0,52	1,40	GI
<i>Acanthis cannabina</i> (ACC)	6	84	9,7	83,4	0	0	0	0	0	0	0	0	1,00	GI
<i>Passer domesticus</i> (PSD)	19	263	74,6	17,4	1,0	0,5	0,6	0,18	0,83	0,93	0,51	0,05	1,58	GI
<i>Passer montanus</i> (PSM)	18	181	23,6	69,9	1,2	2,8	2,8	0,26	3,51	3,87	1,57	0,07	1,48	GI
<i>Emberiza cirius</i> (EMC)	4	12	42,4	43,6	0	1,5	1,5	0	1,50	1,50	0	0	1,33	GI