

MUNIBE (Ciencias Naturales - Natur Zientziak)	Nº 48	3-16	SAN SEBASTIAN	1996	ISSN 0214-7688
---	-------	------	---------------	------	----------------

# Selección de hábitat de la avifauna en una comarca agrícola del Alto Valle del Ebro (Norte de España)

## Habitat selection of the avifauna in an agricultural area in the Upper Ebro Valley (N Spain)

PALABRAS CLAVE: Comunidades de aves, Selección de hábitat, Paisaje agrícola, Rioja Alavesa

KEY WORDS: Bird communities. Habitat selection. Agricultural landscape, Rioja Alavesa, Spain.

GAKO-HITZAK: Hegazti-komunitateak, Habitat-hautapena, Nekazal paisaia, Errioxa Arabarra.

**José Antonio GAINZARAIN \***

### RESUMEN

Por medio de muestreos puntuales en los que se estimaron las coberturas de diez variables descriptoras del medio, se han estudiado las preferencias de hábitat de la avifauna nidificante e invernante en la Rioja Alavesa, una comarca agrícola con paisaje en mosaico dominado por el cultivo de la vid. Con los datos obtenidos se han calculado índices de selección de cada variable por parte de las diferentes especies de aves y se ha llevado a cabo un Análisis de Componentes Principales. Los distintos elementos del paisaje desempeñan un papel complementario para la avifauna a lo largo del ciclo anual. Durante la estación reproductora los hábitats menos intervenidos (vegetación esclerófila y de ribera) son los seleccionados preferentemente por las aves y muy pocas especies se ven atraídas por las parcelas cultivadas. En invierno por el contrario son los cultivos los medios preferidos por un mayor número de especies, sobre todo aquellas de dieta granívora. Esta diferencia estacional en la selección de hábitat de las aves es especialmente apreciable en las especies temporales, pero también las especies residentes muestran un desplazamiento generalizado en las preferencias de hábitat desde áreas de vegetación espontánea en primavera a las parcelas cultivadas en invierno. Mientras las especies granívoras se muestran más especializadas en su selección de hábitat en invierno, el resto de especies presenta en general unas preferencias menos estrictas en esta época. Dominan en primavera las especies de aves que muestran una mayor amplitud de hábitat, mientras que en invierno no se ha encontrado relación significativa entre abundancia y amplitud de hábitat.

### SUMMARY

By means of point samplings in which coverages of ten variables describing the landscape were estimated, we have studied the habitat preferences of the breeding and wintering bird communities in the Rioja Alavesa, an area with a patched landscape dominated by vineyards. The obtained data have been used to calculate selection indexes by the different species for each variable, and to carry out a Principal Component Analysis. The different landscape elements play a complementary role for the avifauna along the annual cycle. In the breeding season the less managed habitats (sclerophyllous and riparian vegetation) are those preferably selected by birds, and just a few species are attracted by cultivated fields. In winter, on the contrary, these are preferred by most birds, mainly by granivorous species. This seasonal difference in bird habitat selection is particularly notorious in non-resident species, but most resident species shift too their habitat requirements from areas with spontaneous vegetation in spring towards crops in winter. Whereas granivorous species are more specialized in winter, the rest of bird species have usually less strict preferences in this season. While the breeding bird community is dominated by species with the broadest habitat-width, in winter a significant relationship between abundance and habitat-width has not been found.

### LABURPENA

Arabako Errioxa mosaiko erako paisaia duen nekazal-eskualde bat da, non mahatsondoa landaketarik hedatuena den. Eskualde hone-tan ugaltzen diren eta negua pasatzen duten hegaztien habitat-hautapena ikertu da, ingurua deskribatzen duten hamar aldagietako estal-dura estimatu zireneko lagin puntualen bidez. Erdiestutako datuez, espezie ezberdinen hautapen-indizeak kalkulatu dira aldagai bakoitzarako, eta Konponente Nagusien Análisi bat burutu da. Paisaiaren elementu ezberdinek osagarritzko betekizuna jotzen dute urtearen zikloaren zehar. Umatze-sasoian hegaztiekin habitat "naturalagoak" (landaredi esklerofiloa eta urbazterrekoa) hautatzen dituzte nagusiki, eta soroek oso espezie gutxi erakartzen dute. Neguan, aitzitik, espezie kopururik handienak (batez ere alejaleen kasuan) lurzati landuak hautatzen dit-u. Hegaztien habitat-hautapenaren ezberdintasun hau batez ere espezie tenporalengan nabaritzen da, baina espezie sedentarioen kasuan ere, habitat-preferentzien desplazatu orokorra ikusten da, berezko landaredia duten lekuetatik udaberrian soro landuetara neguan. Neguan espezie alejaleek habitat-hautapen espezializatuagoa erakusten duten bitartean, sasoi honetan gainerako espezieen preferentziak zabalago-ak dira orokorrean. Udaberrian, habitat-anplituderik handiena erakusten duten espezieak nagusiak dira, baina neguan ugaritasuna eta habi-tat-anplitudearen arteko harreman esangarririk ez da aurkitu.

\* Instituto Alavés de la Naturaleza. Apdo. de Correos 2092.  
01080 Vitoria-Gasteiz.

## INTRODUCCION

Las profundas modificaciones que en la actualidad sufren los sistemas agroganaderos, dirigidas básicamente a un incremento de la productividad que se traduce en la simplificación del paisaje agrícola, con la desaparición de hábitats marginales, suponen importantes alteraciones en la capacidad de acogida de estos medios para las aves (p. ej. MOLLER, 1983; BEZZEL, 1985; SOLONEN, 1985; O'CONNOR y SHRUBB, 1986; LACK, 1992; DIAZ et al., 1993). Tanto es así que la mayor parte de las aves que presentan un estado de conservación desfavorable a nivel europeo son aquellas ligadas a los hábitats agrícolas, por delante de las que ocupan medios tan castigados históricamente como los bosques o las zonas húmedas (TUCKER y HEATH, 1994). De cara a la conservación de las ornitocenosis de medios agrícolas destaca la importancia de conocer en qué medida determinan las características de éstos su ocupación por parte de las diferentes especies de aves, así como el modo en que se organizan las ornitocenosis en relación con la diversidad de hábitats presentes.

Con el presente estudio se pretende conocer cuáles son las preferencias de hábitat de las especies que componen la avifauna de la Rioja Alavesa y cómo se estructura la ornitocenosis de la comarca en relación con la heterogeneidad espacial del paisaje que ocupa. En la Rioja Alavesa los cultivos leñosos mediterráneos -principalmente el viñedo- constituyen el aprovechamiento principal en gran parte de su superficie (ASEGINOLAZA et al., 1988), y alternan con retazos de vegetación natural de diversa identidad conformando un mosaico que da lugar a un paisaje marcadamente heterogéneo (CATON y URIBE-ECHEBARRIA, 1980). De este modo, resulta ésta un área especialmente apropiada para estudiar los patrones de distribución de las diferentes especies de aves y sus respuestas a la variación del medio en el plano horizontal. El paisaje dominado por un mosaico de este tipo de cultivos ocupa una importante extensión en la península y la atención que ha recibido desde el punto de vista ornitológico ha sido escasa, por lo que consideramos de interés el estudio de la selección de hábitat de las aves que lo ocupan, siguiendo la línea de otros trabajos sobre las ornitocenosis de diversos sistemas agrícolas peninsulares, concretamente la campaña del País Vasco atlántico (CARRASCAL y TELLERIA, 1985, 1988) y las extensiones cerealistas de la Meseta Norte (TELLERIA et al., 1988a). Debido a las marcadas variaciones en las preferencias de hábitat de la avifauna a lo largo del ciclo anual en

latitudes medias (véase p. ej. RICE et al., 1980; BILCKE, 1984; WIENS, 1989), se ha desarrollado el trabajo tanto en la época reproductora como durante la temporada invernal.

## MATERIAL Y METODOS

### Área de estudio

La comarca de la Rioja Alavesa se halla situada en el extremo noroccidental del valle del Ebro, ocupando una extensión de unos 300 km<sup>2</sup>. La precipitación anual oscila entre 450 y 700 mm, y su altitud oscila desde los 400 a los 700 m sobre el nivel del mar. La mayor parte de la comarca pertenece al piso mesomediterráneo, excepto la franja más septentrional, de características supramediterráneas. Desde el punto de vista biogeográfico, la Rioja Alavesa se incluye en el sector riojano-estellés de la región mediterránea (RIVAS-MARTINEZ, 1981).

El paisaje vegetal de la comarca se encuentra profundamente transformado por la acción humana. Los primitivos bosques de *Quercus rotundifolia* han sido reducidos a unos pocos rodales de extensión mínima, y una abigarrada mezcla de cultivos y pastos ha pasado a dominar el paisaje. Los viñedos -por lo general en pequeñas parcelas- ocupan grandes extensiones de terreno, alternando con algunos cultivos de cereal (mayoritarios en el norte de la comarca), y pequeñas plantaciones de almendros y olivos. En las laderas de los cerros que se elevan entre los campos de cultivo se asienta un pasto xerófilo de *Brachypodium retusum* con *Genista scorpius*, *Thymus vulgaris*, *Lavandula latifolia*, etc., y arbustos dispersos como *Rosmarinus officinalis* y *Quercus coccifera*. En los arroyos de caudal escaso e irregular que atraviesan el área se desarrolla una fresneda-olmeda, en general muy degradada y frecuentemente sustituida por zarzales.

### Muestreos de aves

El estudio de la selección de hábitat de las diferentes especies de aves se ha llevado a cabo durante el invierno 93-94 (meses de diciembre y enero) y la primavera de 1994 (mayo y junio). Se ha empleado un método similar al utilizado por otros autores para estudiar las preferencias de hábitat de la avifauna en diversos tipos de paisajes agrícolas peninsulares (CARRASCAL y TELLERIA, 1985; TELLERIA et al., 1988a). y que se aparta de los métodos más clásicos de abordar el estudio de las comunidades de aves (p. ej. BIBBY et al., 1992),

propios para ser aplicados en áreas de cierta extensión de hábitat más o menos homogéneo. Hemos puesto en práctica una aproximación autoecológica (JAMES, 1971) a las preferencias de hábitat de las aves, tomando como base las localizaciones concretas en las que se detectan.

Se ha recorrido el área de estudio prestando atención a cubrir eficazmente la totalidad de los hábitats presentes. A lo largo de los recorridos, los mismos en primavera que en invierno, se recogió información sobre varias características del medio (véase tabla 1) en un círculo de 20 m de radio en nuestro caso- cuyo centro lo determina la posición de cada ave o bando contactados. Las variables - estimadas visualmente- se han expresado en tanto por ciento y posteriormente han sido clasificadas según una escala con los siguientes intervalos: 0, 1-5, 6-12, 13-25, 26-50, 51-75 y 76-100 (Véase p. ej., PRODON y LEBRETON, 1981).

De este modo, para cada especie obtenemos un conjunto de datos a partir de los cuales podemos calcular los valores medios ponderados de las variables correspondientes a los lugares en los que ha sido detectada, y así conocer cuáles son las características medias del hábitat que ocupa en el área de estudio.

TABLA 1

VID - Cobertura de viñedos
A/O - Cobertura de almendros y olivos
CER - Cobertura de parcelas de cereal
HER - Cobertura de herbazales
PTR - Cobertura de pasto-tomillar-romeral
ENC - Cobertura de <i>Q. rotundifolia</i> (>2'5 m)
MMA- Cobertura de matorral mediterráneo (0'75- 2,5 m)
MMB- Cobertura de matorral mediterráneo (0'25-0'75 m)
MAC- Cobertura de matorral caducifolio
ARC- Cobertura de árboles caducifolios

Tabla 1. Relación de las variables consideradas en el análisis de la selección de hábitat de las diferentes especies de aves.

### Caracterización del medio

Con el fin de precisar la disponibilidad que de los distintos elementos del paisaje existe en la comarca, a lo largo de los recorridos efectuados se establecieron puntos de muestreo del hábitat a intervalos de tiempo prefijados (concretamente cada media hora), de modo que fueran representativos del área cubierta por los recorridos. En cada una de estas muestras (80 en total) se cuantificaron en un radio de 20 m las mismas variables utilizadas en el caso de las aves. De esta manera se

obtuvo un conjunto de datos a partir de los cuales se pudieron calcular los valores medios de las variables descriptoras del paisaje independientemente de la presencia de aves, y así conocer cuál es la disponibilidad de los diferentes elementos en las áreas cubiertas por los muestreos, que pueden ser comparados con los valores obtenidos para las especies de aves, indicadores del uso que cada una de ellas hace del medio.

### Distribución de las especies

Una vez conocidos los datos acerca de la utilización del hábitat y la disponibilidad de los diferentes elementos del medio, hemos calculado un índice de disponibilidad de cada variable, mediante los valores medios de las coberturas correspondientes a las estaciones de muestreo del hábitat. Del mismo modo, se ha calculado un índice de uso de cada variable por parte de cada una de las especies con un tamaño de muestra suficiente (que se ha establecido en cinco contactos), también mediante la media ponderada de las coberturas de cada variable en los puntos en los que se ha detectado la especie en cuestión. Para el cálculo de las medias se han utilizado los valores correspondientes a las categorías definidas previamente (del 1 al 7), con el fin de conceder una mayor importancia a la frecuencia de aparición de los elementos del paisaje y atenuar la incidencia de los valores más altos de cobertura, que podrían distorsionar en cierta medida los resultados.

Para comparar disponibilidad y uso de un elemento del paisaje por parte de cada especie de ave, nos hemos basado en la fórmula de Ivlev (en ATIENZA, 1994):

$$IS_{xi} = (D_x - U_{xi}) / (D_x + U_{xi})$$

En esta fórmula  $IS_{xi}$  es el índice de selección para la variable  $x$  por la especie  $i$ ,  $D_x$  es el índice de disponibilidad de la variable  $x$  y  $U_{xi}$  el índice de uso por parte de la especie  $i$  de la variable  $x$ . Se ha tomado arbitrariamente el valor mínimo de 0'25 para este índice como indicador de selección positiva.

Tras el cálculo de los índices de selección de cada variable individual por cada especie, y con el fin de resumir la información obtenida en un menor número de variables que definan gradientes ambientales amplios que sinteticen la variabilidad ambiental del área de estudio, se ha llevado a cabo un Análisis de Componentes Principales (ACP; véase p. ej. CALVO, 1982; MALLO, 1985) con los datos correspondientes a las estaciones de mues-

treo del hábitat. Como paso previo, se han transformado las variables mediante  $x_i' = \log(x_i + 1)$ , y normalizado a  $x_i' = 1$  y d.e. = 0.

Una vez definido a través del Análisis de Componentes Principales el espacio multidimensional que resume la información acerca de las características del medio, se ha calculado -a partir de los valores obtenidos para las diversas variables- las posiciones medias en los distintos factores de cada una de las especies de aves con un mínimo de cinco contactos. Para obtener un índice de la amplitud de distribución de cada una de estas especies en los principales factores, se ha dividido cada eje en cinco tramos de la misma amplitud, teniendo en cuenta el rango total de variación de la situación de las especies en él. Después se han situado en el factor en cuestión todas las muestras obtenidas para la especie y calculado el número de individuos incluido en cada sector (véase ROTENBERRY y WIENS, 1980; CARRASCAL y TELLERIA, 1985, para un empleo similar de este método). Con esta información se ha aplicado la siguiente fórmula:

$$AH_a = \exp(-\sum p_i \ln p_i),$$

donde AH, es un índice de amplitud de distribución de la especie a lo largo del factor a, y  $p_i$  es la proporción de individuos de la especie en cuestión en el sector i del eje (BLONDEL, 1985). La AH total de cada especie sería el producto de sus valores de AH en los principales ejes.

Con el fin de determinar la significación de las relaciones y diferencias entre diversas variables se han empleado diferentes tests no paramétricos que se pueden encontrar por ejemplo en CALVO (1982).

## RESULTADOS

### Avifauna del área de estudio

Durante los muestreos primaverales se han obtenido un total de 811 contactos para 60 especies de aves, totalizando 1.241 individuos. En invierno por su parte, el número total de contactos ha sido de 746, que corresponden a 5.415 individuos de 49 especies. En total se han obtenido información acerca de 75 especies de aves, de las cuales 34 se han observado en los dos periodos de estudio, 15 exclusivamente en invierno y 26 en primavera. De ellas, para 37 en primavera y 31 en invierno se ha obtenido el mínimo establecido de cinco contactos, y con éstas se han realizado los análisis correspondientes.

Las especies más abundantes durante la época de reproducción en las zonas cubiertas por los recorridos resultaron ser, por este orden, *Carduelis cannabina*, *Serinus serinus*, *Miliaria calandra*, *Sylvia undata* y *Luscinia megarhynchos*, mientras que en invierno fueron *Sturnus vulgaris*, *Turdus iliacus*, *Carduelis cannabina*, *Fringilla coelebs* y *Alauda arvensis*. Se observa una gran diferencia entre la ornitocenosis invernante y la reproductora (sólo *C. cannabina* aparece entre las especies más abundantes en ambas), lo que indica una elevada estacionalidad de la comunidad. El dominio corresponde en primavera a tres especies de aves granívoras propias de espacios abiertos, seguidas por dos insectívoros que ocupan zonas de matorral. Durante la temporada invernal el predominio numérico corresponde a especies fuertemente gregarias y de dieta eminentemente fitófaga, lo que se corresponde con lo observado en otros sistemas agrícolas, que mantienen durante esta época elevadas densidades de aves de dieta granívora y frugívora (MUÑOZ-COBO y PURROY, 1979; SANTOS y TELLERIA, 1985; TELLERIA y SANTOS, 1985; TELLERIA et al., 1988a; O'CONNOR y SHRUBB, 1986). Más información sobre la composición de la comunidad de aves del área de estudio se puede encontrar en NUEVO (1990, 1991).

### Selección de hábitat de las especies de aves

En la tabla 2 figuran los valores del índice de selección para las diversas especies durante la época de reproducción. Destaca sobre todo el exiguo número de especies que selecciona positivamente los cultivos (especialmente significativo resulta el hecho de que sólo una *-Calandrella brachydactyla* parece preferir los viñedos, el medio más extendido en el área de estudio), así como el hecho de que los elementos del medio seleccionados por un mayor número de especies sean aquellos relacionados con la vegetación natural, sobre todo el arbolado y matorral caducifolio -que se encuentran predominantemente en los sotos fluviales- y, en menor medida, el pasto-tomillar. Así, para un total de 14 especies el arbolado caducifolio resulta ser la característica del paisaje por la que muestran un mayor grado de selección positiva, lo que ocurre con siete especies en el caso del pasto-tomillar. El especial atractivo de los sotos ribereños adquiere una especial relevancia si tenemos en cuenta que el resto de medios arbolados tan sólo son seleccionados positivamente según nuestros datos por cuatro especies, y de ellas, únicamente para dos resultan ser los medios favo-

ritos (fincas de almendros y olivos para *Upupa epops* y encinares para *Sylvia cantillans*). En lo que a migrantes transaharianos respecta, el matorral caducifolio es el elemento al que se halla ligado un mayor número de especies (cinco), si bien para ninguna de ellas resulta ser el preferido en primer lugar, lo que sí sucede en el caso de los medios

que le siguen, el arbolado caducifolio (cuatro especies) y del pasto-tomillar (tres).

Los resultados obtenidos en el cálculo de los índices de selección durante el invierno (tabla 3) muestran unas preferencias de la avifauna notablemente diferentes a las de la época de cría, con un buen número de especies que prefieren las

TABLA2

ESPECIE	VID	A/O	CER	HER	PTR	ENC	MMA	MMB	MAC	ARC
<i>Alectoris rufa</i>	-0,24	-0,18	0,14	0,18	0,14	-0,40	-0,08	0,04	-0,21	-0,25
<i>Streptopelia turtur</i>	0,00	0,11	-0,09	-0,49	-0,46	-0,18	-0,20	<b>0,57</b>	<b>0,82</b>	
<i>Upupa epops</i>	-0,46	<b>0,39</b>	-0,10	<b>0,30</b>	-0,33	-0,26	0,04	-0,01	-0,43	-1,00
<i>Melanocorypha calandra</i>	-0,78	-1,00	-0,23	<b>0,48</b>	-1,00	-1,00	-0,82	-1,00	-0,79	-1,00
<i>Galerida cristata</i>	0,12	-0,37	0,23	0,18	-0,25	-1,00	-0,50	-0,34	-0,48	-1,00
<i>Galerida theklae</i>	-0,78	-0,33	-0,36	-0,10	<b>0,46</b>	-1,00	0,16	<b>0,34</b>	-1,00	-1,00
<i>Calandrella brachydactyla</i>	<b>0,33</b>	-1,00	-0,21	0,07	-1,00	-0,50	-0,76	-0,57	-1,00	
<i>Alauda arvensis</i>	-0,90	-1,00	-1,00	<b>0,43</b>	0,15	-1,00	-0,43	-0,04	-0,85	-1,00
<i>Lullula arborea</i>	-0,75	-0,26	-0,87	0,04	<b>0,40</b>	0,15	0,27	<b>0,33</b>	-0,37	-1,00
<i>Anthus campestris</i>	-0,15	-0,52	-0,27	-0,01	<b>0,38</b>	-1,00	-0,03	0,22	-0,42	-1,00
<i>Troglodytes troglodytes</i>	0,07	0,08	-1,00	-0,25	-0,34	-0,38	-0,18	-0,49	<b>0,61</b>	<b>0,83</b>
<i>Luscinia megarhynchos</i>	-0,06	-0,47	-0,33	-0,30	-0,23	0,01	-0,13	-0,21	<b>0,55</b>	<b>0,77</b>
<i>Saxicola torquata</i>	-0,38	-0,79	0,11	-0,19	-0,07	-0,44	0,11	0,14	0,05	-0,61
<i>Turdus merula</i>	-0,28	-1,00	-0,40	-0,43	-0,14	<b>0,27</b>	0,11	-0,04	<b>0,46</b>	<b>0,72</b>
<i>Cettia cetti</i>	-0,01	-0,33	0,05	-0,23	-0,33	-1,00	-0,54	-0,34	<b>0,63</b>	<b>0,82</b>
<i>Oenanthe oenanthe</i>	-0,15	-1,00	0,24	0,19	0,15	-1,00	-0,26	0,01	-0,57	-1,00
<i>Oenanthe hispanica</i>	0,22	-0,70	-1,00	0,09	<b>0,25</b>	-1,00	-0,09	0,01	-0,29	-1,00
<i>Hippolais polyglotta</i>	-0,28	-0,40	0,19	-0,11	-0,40	-0,36	-0,22	-0,24	<b>0,58</b>	<b>0,69</b>
<i>Sylvia communis</i>	-0,71	-1,00	<b>0,57</b>	-0,06	-0,26	0,20	0,08	-0,19	<b>0,40</b>	-1,00
<i>Sylvia atricapilla</i>	-0,19	-1,00	-0,42	-0,10	-0,50	-0,19	-0,54	-0,44	<b>0,63</b>	<b>0,82</b>
<i>Sylvia undata</i>	-0,59	-0,51	-0,76	-0,14	<b>0,37</b>	-0,83	<b>0,39</b>	<b>0,38</b>	-0,46	-1,00
<i>Sylvia cantillans</i>	-0,57	-0,80	-0,17	-0,67	-0,18	<b>0,62</b>	<b>0,50</b>	<b>0,32</b>	-0,25	-1,00
<i>Sylvia melanocephala</i>	-0,47	-0,03	-0,84	-0,80	<b>0,29</b>	<b>0,33</b>	<b>0,53</b>	<b>0,37</b>	-0,39	-1,00
<i>Parus major</i>	-0,06	0,18	-0,78	-0,10	-0,01	0,02	-0,13	-0,04	<b>0,38</b>	<b>0,69</b>
<i>Lanius excubitor</i>	-0,03	-0,26	-0,30	-0,25	<b>0,37</b>	-0,63	<b>0,36</b>	<b>0,34</b>	-0,63	-0,22
<i>Stumus unicolor</i>	-0,07	0,08	-0,01	<b>0,26</b>	-0,07	-1,00	0,11	-0,02	-0,15	0,01
<i>Oriolus oriolus</i>	-0,07	-0,21	-0,32	-0,17	-0,40	-0,60	-0,63	-0,46	<b>0,65</b>	<b>0,86</b>
<i>Pica pica</i>	0,00	-0,37	-0,19	0,03	-0,02	0,00	-0,01	0,10	0,21	<b>0,41</b>
<i>Corvus corone</i>	0,02	-0,36	0,13	0,17	-0,15	-0,17	-0,20	-0,30	-0,16	-1,00
<i>Passer domesticus</i>	0,18	-0,07	<b>0,26</b>	<b>0,26</b>	-0,24	-0,78	-0,29	-0,22	<b>0,41</b>	<b>0,54</b>
<i>Carduelis carduelis</i>	0,04	0,15	-0,06	0,19	-0,47	-1,00	-0,77	-0,48	<b>0,47</b>	<b>0,66</b>
<i>Carduelis chloris</i>	-0,57	-0,06	<b>0,27</b>	0,08	-0,11	<b>0,34</b>	-0,23	-0,19	<b>0,38</b>	<b>0,58</b>
<i>Carduelis cannabina</i>	-0,16	-0,35	-0,32	0,16	0,18	-0,31	0,12	0,17	-0,20	-1,00
<i>Serinus serinus</i>	-0,22	-0,27	-0,22	-0,05	0,14	0,17	0,21	0,16	0,22	<b>0,47</b>
<i>Emberiza cirius</i>	-0,33	-0,13	-0,04	-0,12	<b>0,29</b>	0,01	0,24	0,22	0,03	-0,01
<i>Emberiza hortulana</i>	-0,32	-1,00	-1,00	0,22	<b>0,38</b>	-1,00	0,08	0,24	-0,29	-1,00
<i>Miliaria calandra</i>	-0,19	-0,14	<b>0,40</b>	0,16	-0,23	-0,63	-0,27	-0,20	0,10	-0,71

Tabla 2. Valores de los índices de selección de hábitat primaverales para cada variable. Se destacan aquellos superiores a 0,25. Para las abreviaturas de las variables véase la tabla 1, y para las de especies, la figura 1.

TABLA 3

ESPECIE	VID	A/O	CER	HER	PTR	ENC	MMA	MMB	MAC	ARC
<i>Alectoris rufa</i>	0,08	-0,8	-0,16	-0,14	<b>0,33</b>	-0,42	-0,23	0,19	-0,29	-1
<i>Picus viridis</i>	-0,13	<b>0,41</b>	0	<b>0,28</b>	0,16	-0,54	-0,14	-0,05	0,21	0,12
<i>Galerida cristata</i>	0,10	-0,51	<b>0,50</b>	0,11	-0,85	-1,00	-0,78	-0,80	-0,15	-1,00
<i>Alauda arvensis</i>	-0,50	-1,00	<b>0,63</b>	-0,66	-0,90	-1,00	-0,89	-0,88	-0,66	-0,84
<i>Anthus pratensis</i>	-0,24	-0,31	0,02	<b>0,38</b>	-0,47	-0,79	-0,64	-0,54	-0,42	-1,00
<i>Troglodytes troglodytes</i>	0,07	0,12	-0,42	-0,09	0,05	-0,05	0,06	-0,05	<b>0,30</b>	<b>0,52</b>
<i>Prunella modularis</i>	-0,16	0,24	-0,42	-0,49	0,1	-0,12	0,23	0,19	<b>0,30</b>	<b>0,63</b>
<i>Erithacus rubecula</i>	-0,1	0,19	-0,46	0,04	-0,07	<b>0,32</b>	0,2	0,06	0,08	0,14
<i>Turdus merula</i>	-0,02	-0,01	-0,23	-0,02	0,05	0,15	0,15	0,03	0,24	<b>0,43</b>
<i>Turdus philomelos</i>	0,13	<b>0,47</b>	-0,38	0,19	-0,12	-0,61	-0,12	-0,15	<b>0,33</b>	<b>0,28</b>
<i>Turdus iliacus</i>	<b>0,40</b>	-0,66	-0,65	-0,45	-0,40	-0,39	-0,27	-0,43	-0,54	-0,52
<i>Turdus viscivorus</i>	-0,59	-0,23	0,24	0,11	0,15	<b>0,42</b>	<b>0,25</b>	0,20	-0,01	-0,05
<i>Turdus pilaris</i>	<b>0,33</b>	0,17	-0,25	-0,21	-0,62	-1,00	-0,71	-0,63	0,05	<b>0,34</b>
<i>Sylvia atricapilla</i>	0,17	<b>0,57</b>	-0,32	0,03	-0,28	-0,40	-0,23	-0,15	0,22	0,17
<i>Sylvia undata</i>	-0,10	-0,33	-0,15	-0,05	<b>0,35</b>	-0,33	0,22	<b>0,26</b>	-0,15	-0,62
<i>Sylvia melanocephala</i>	-0,14	-0,17	-0,30	-0,18	-0,03	0,15	<b>0,34</b>	<b>0,29</b>	0,01	-1,00
<i>Regulus ignicapillus</i>	-0,55	-0,26	-0,42	-0,53	0,10	<b>0,60</b>	<b>0,45</b>	0,23	0,16	<b>0,43</b>
<i>Parus caeruleus</i>	-0,02	<b>0,27</b>	-0,10	-0,04	-0,17	0,24	-0,02	-0,10	0,13	0,10
<i>Parus major</i>	-0,10	<b>0,30</b>	0,10	0,08	0,02	<b>0,25</b>	0,15	0,06	0,08	-0,04
<i>Lanius excubitor</i>	0,13	-0,12	<b>0,27</b>	-0,05	-0,11	-0,31	-0,22	-0,41	-0,06	0,01
<i>Stumus vulgaris</i>	<b>0,36</b>	-0,83	-0,10	0,16	-0,91	-0,99	-0,92	-0,93	-0,31	-0,97
<i>Pica pica</i>	-0,02	0,00	-0,03	0,11	-0,15	0,14	-0,09	-0,12	-0,01	<b>0,31</b>
<i>Corvus corone</i>	-0,14	<b>0,42</b>	<b>0,35</b>	-0,03	-0,44	-1,00	-0,61	-0,37	-0,31	0,04
<i>Passer domesticus</i>	0,07	-0,71	<b>0,51</b>	-0,14	0	-0,97	-0,17	-0,24	<b>0,27</b>	<b>0,39</b>
<i>Fringilla coelebs</i>	-0,15	-0,43	<b>0,37</b>	0,16	-0,67	0,13	-0,39	-0,62	0,2	0,24
<i>Carduelis carduelis</i>	-0,37	-0,92	<b>0,43</b>	<b>0,28</b>	-0,51	0,03	-0,16	-0,47	<b>0,38</b>	0,06
<i>Carduelis chloris</i>	-0,03	0,14	-0,59	<b>0,26</b>	-0,55	0,15	-0,15	-0,36	0,13	<b>0,56</b>
<i>Carduelis cannabina</i>	0,13	-0,19	<b>0,32</b>	0,16	-0,63	-0,46	-0,73	-0,50	-0,12	-0,59
<i>Serinus serinus</i>	<b>0,35</b>	<b>0,34</b>	-0,53	<b>0,25</b>	-0,57	-0,33	-0,62	-0,66	-0,55	-0,35
<i>Emberiza cirlus</i>	-0,04	0,00	0,19	<b>0,26</b>	-0,25	-0,45	-0,28	-0,14	<b>0,27</b>	-0,26
<i>Miliaria calandra</i>	0,15	-0,63	-0,09	<b>0,36</b>	-0,77	-1,00	-0,80	-0,25	<b>0,35</b>	-1,00

Tabla 3. Valores de los índices de selección de hábitat durante el invierno. Se destacan los superiores a 0,25. Las abreviaturas de las diferentes especies aparecen en las figuras 1 y 2.

áreas cultivadas y muy pocas ligadas a la vegetación esclerófila. El matorral y, sobre todo, el arbolado caducifolio atrae también a diversas especies, pero con menor intensidad que durante la época de cría. Varias de ellas se hallan asimismo ligadas a alguna variable relacionada con los medios cultivados (por ejemplo, herbazales en el caso de *Carduelis chloris* y *C. carduelis*, almendros y olivos para *Turdus philomelos*, viñedos para *Turdus pilaris*, o cereal para *Passer domesticus*), lo que señalaría sus preferencias ecotónicas en esta época. Los elementos del medio que resultan ser los preferidos en primer lugar por un mayor número de

especies son los cultivos de cereal, las parcelas de almendros y olivos, y el arbolado caducifolio, cada uno de ellos con seis especies. Es de destacar la selección positiva de los herbazales por parte de seis especies, lo que resalta la importancia de este elemento del paisaje, que ocupa parcelas abandonadas y bordes de fincas, y que también en primavera atrae a un significativo número de especies, sobre todo en comparación con el resto de medios ligados a campos de cultivo.

Los resultados del Análisis de Componentes Principales realizado a continuación se muestran en la tabla 4. Hemos seleccionado únicamente los

tres primeros factores (autovalores mayores que 1) que en su conjunto absorben el 63,9 % de la varianza total. El factor 1 -25,95 % de la varianza se caracteriza por segregar las variables asociadas a la vegetación de ribera (MAC y ARC) y, en menor medida, a los viñedos, en su extremo positivo, mientras que en el negativo agrupa a las variables relacionadas con la cobertura de especies leñosas mediterráneas (desde caméfitos hasta encinas: PTR, ENC, MMA y MMB). El segundo factor por su parte explica un 23,28 % de la varianza y en él la vegetación de áreas cultivadas (excepto cereales) aparece con valores negativos, mientras que en la parte positiva del eje se establece un gradiente de complejidad de la vegetación esclerófila, tomando los mayores valores la cobertura de encinas (ENC). Finalmente, la tercera componente (14,67 % de la varianza) segrega en su parte positiva sobre todo a los cultivos de cereal (CER) y, en menor medida, herbazales (HER), mientras que en su parte negativa agrupa a diversas variables relacionadas tanto con el matorral como los cultivos mediterráneos.

TABLA 4

	F1	F2	F3
VID	0,4274***	-0,5698***	-0,2413*
A/O	-0,0230	-0,5483***	-0,4632***
CER	-0,0759	-0,0475	0,8009***
HER	-0,1549	-0,6000***	0,2502*
PTR	-0,5945***	0,2029	-0,4737***
ENC	-0,2238*	0,7713***	0,0027
MMA	-0,5322***	0,6668***	-0,2667*
MMB	-0,6486***	0,4634***	-0,4042***
MAC	0,7019***	-0,1620	-0,1025
ARC	0,8844***	0,1372	-0,1206
Autovalor	2,5953	2,3278	1,4668
Varianza explicada	25,95 %	23,28 %	14,67 %
Varianza acumulada	25,95 %	49,23 %	63,90 %

Tabla 4. Resultados del Análisis de Componentes Principales llevado a cabo a partir de las diez variables de cobertura (\*,  $p < 0'05$ ; \*\*\*,  $p < 0'001$ ).

Tras calcularse la situación de los "centros de gravedad" de la distribución de las especies de aves con un mínimo de cinco contactos en el espacio definido por los dos primeros ejes, se ha elaborado la figura 1. En la época de reproducción los dos primeros factores segregan claramente a las diversas especies, sobre todo a las que se hallan ligadas a la vegetación de ribera (extremo positivo de F1) y a las áreas de vegetación esclerófila (ex-

tremo positivo de F2). Entre las primeras destacan *Oriolus oriolus*, *Cettia cetti*, *Troglodytes troglodytes*, *Sylvia atricapilla* y *Streptopelia turtur*. De las que prefieren las etapas de sustitución de carrascal toman los mayores valores en el segundo factor las ligadas a la vegetación de mayor porte, so-

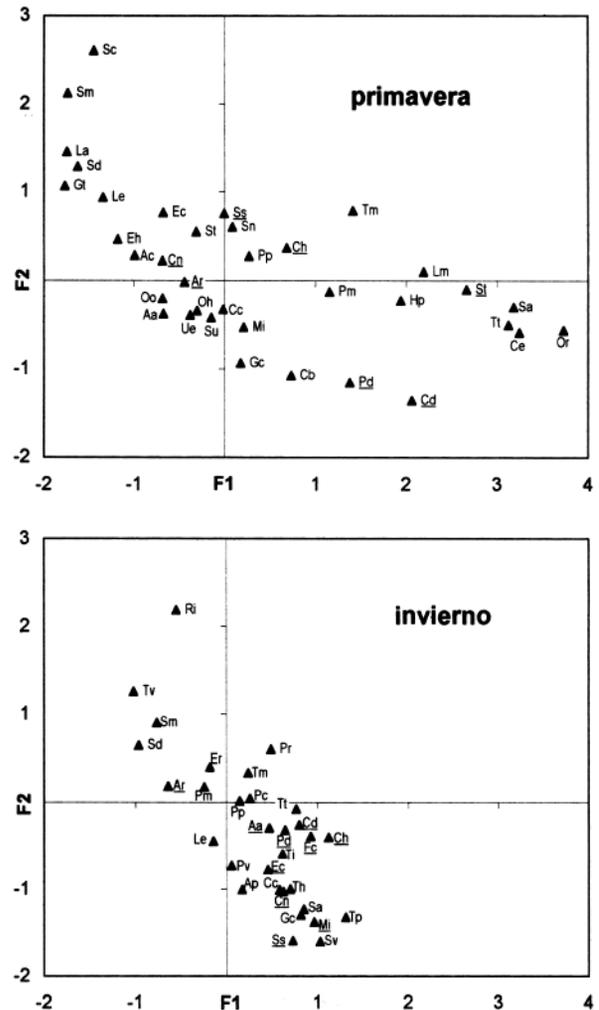


Fig. 1. Posición en el espacio definido por los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales de las diferentes especies durante la primavera y el invierno. Las abreviaturas corresponden a: Aa- *Alauda arvensis*; Ac- *Anthus campestris*; Ap- *Anthus pratensis*; Ar- *Alectoris rufa*; Cb- *Calandrella brachydactyla*; Cc.- *Corvus corone*; Cd- *Carduelis carduelis*; Ce- *Cettia cetti*; Ch- *Carduelis chloris*; Cn- *C. cannabina*; Ec- *Emberiza cirius*; Eh- *E. hortulana*; Er- *Erithacus rubecula*; Fc- *Fringilla coelebs*; Gc- *Galerida cristata*; Gt- *G. theklae*; Hp- *Hyppolais polyglotta*; La- *Lullula arborea*; Le- *Lanius excubitor*; Lm- *Luscinia megarhynchos*; Me- *Melanocorypha calandra*; Mi- *Miliaria calandra*; Oh- *Oenanthe hispanica*; Oo- *O. oenanthe*; Or- *O. oriolus*; Pc- *Parus caeruleus*; Pd- *Passer domesticus*; Pm- *Parus major*; Pp- *Pica pica*; Pr- *Prunella modularis*; Pv- *Picus viridis*; Ri- *Regulus ignicapillus*; Sa- *Sylvia atricapilla*; Sc- *S. cantillans*; Sd- *S. undata*; Sm- *S. melanocephala*; Sn- *S. communis*; Ss- *Serinus serinus*; St- *Streptopelia turtur*; Su- *Sturnus unicolor*; Sv- *Sturnus vulgaris*; St- *Saxicola torquata*; Ti- *Turdus iliacus*; Th- *T. philomelos*; Tm- *Turdus merula*; Tp- *T. pilaris*; Tt- *Troglodytes troglodytes*; Tv- *T. viscivorus*; Ue- *Upupa epops*. Aparecen subrayadas las correspondientes a las especies de dieta granívora.

bre todo *Sylvia cantillans* y *S. melanocephala*, tras las cuales aparece en este segundo eje un grupo de especies que seleccionan áreas de matorral de menor desarrollo (*Lullula arborea*, *Sylvia undata*, *Galerida theklae* y *Lanius excubitor*). En posiciones menos extremas, aparecen en el sector negativo de F2 tres especies de alúridos propias de cultivos mediterráneos (*Melanocorypha calandra*, *Galerida cristata* y *Calandrella brachydactyla*), así como *Passer domesticus* y *Carduelis carduelis*, que, aunque frecuentan este tipo de medios, muestran asimismo predilección por la vegetación de ribera. El tercer eje -no representado- contribuye en menor medida a diferenciar las preferencias de hábitat de las especies, aunque en su extremo positivo segrega claramente a *Melanocorypha calandra* (valor en F3 de 1.58), *Sylvia communis* (1,50) y *Miliaria calandra* (0,98), que ocupan preferentemente áreas de cereal y herbazales (*S.communis* ligada al matorral de diversa naturaleza en los linderos de las parcelas).

Durante el invierno las posiciones medias de las diversas especies de aves en el espacio definido por los dos primeros ejes se sitúan notablemente más próximas al centro, lo que es especialmente patente en el primer factor. No existen aves ligadas estrictamente a la vegetación de ribera (algunas que sí lo están, como *Cettia cetti* y *Pyrrhula pyrrhula*, cuentan con muy pocos contactos en esta época y han sido excluidas de los análisis), y tan sólo unas pocas a la vegetación esclerófila de buen porte, sobre todo *Regulus ignicapillus*. La mayoría de las especies se sitúan en el sector correspondiente a las zonas cultivadas, donde se observa una gran concentración, especialmente llamativa si la comparamos con la situación en primavera. En lo que respecta al tercer eje, destaca un buen número de especies que toman valores positivos, sobre todo *Alauda arvensis* (2,26), pero también *Galerida cristata* (1,72), *Carduelis carduelis* (1,50), *Fringilla coelebs* (1,33), *Carduelis cannabina* (1,15), *Anthus pratensis* (1,12) y *Passer domesticus* (0,93).

### Variaciones interestacionales en la selección de hábitat

Con el fin de ilustrar las diferencias en la selección de hábitat de las aves entre la temporada de reproducción y el invierno, se han situado en el espacio definido por los factores 1 y 2 del ACP los centros de distribución de las especies estivales (doce, todas ellas migrantes transaharianos) e invernantes (nueve) en el área de estudio (fig. 2).

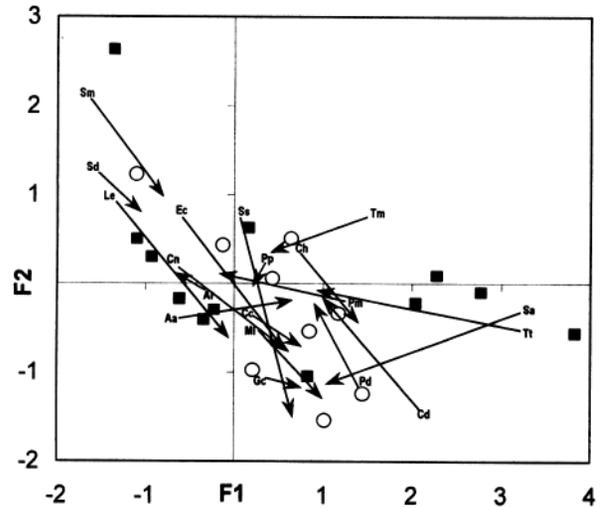


Fig. 2. Posición en el espacio definido por los dos primeros ejes de las especies de aves estivales (cuadrados negros) e invernantes (círculos blancos) en el área de estudio. Asimismo, mediante flechas que van desde la situación en primavera a la invernal se representa la variación interestacional en la posición ocupada por las especies sedentarias, cuyos nombres se indican en abreviatura al inicio de cada flecha (véase figura 1).

También se representa, mediante flechas, el desplazamiento estacional en las preferencias medias de hábitat de las especies de aves residentes (diecinueve) a lo largo de todo el año.

Es patente una notable diferencia entre los patrones de selección de hábitat de las aves invernantes y nidificantes. En lo que a las especies temporales respecta, se aprecia una concentración de las estivales en las áreas más periféricas del espacio definido por los dos primeros factores, sobre todo en los sectores dominados por matorral y arbolado caducifolio y, en menor medida, en las áreas con vegetación esclerófila. Las especies estrictamente invernantes por su parte, a excepción de *Turdus viscivorus*, se sitúan claramente en posiciones más centrales, y se concentran en el tramo negativo del segundo eje, lo que indica su predilección por las áreas cultivadas.

Las variaciones estacionales en la selección de hábitat de las especies residentes muestran características coincidentes con lo observado para las aves de presencia temporal. Se aprecian en casi todas ellas desplazamientos muy acusados entre sus posiciones medias en la primavera y el invierno que se dirigen claramente desde posiciones periféricas primaverales hacia situaciones más centrales en la época invernal, sobre todo situadas en el cuadrante inferior derecho del gráfico, que se corresponde con las zonas cultivadas.

### Amplitud de hábitat de las especies de aves

Según se puede observar en la tabla 5, que muestra los productos de los valores de AH de las diferentes especies a lo largo de los dos primeros factores, las aves que muestran una mayor amplitud de hábitat son en primavera *Carduelis chloris*, *Serinus serinus* y *Parus major*, y en invierno *Turdus merula*, *Erithacus rubecula* y *Parus caeruleus*. Por su parte, las más exigentes en este aspecto serían *Melanocorypha calandra*, *Calandrella brachydactyla* y *Oriolus oriolus* en la época de cría, y *Sturnus vulgaris*, *Alauda arvensis* y *Serinus serinus* durante el invierno.

La amplitud de hábitat del conjunto de las especies resulta ser algo mayor en invierno que en primavera, aunque la diferencia no es estadísticamente significativa (test de la U). Las especies residentes muestran por término medio valores de AH sensiblemente mayores que las temporales, aunque la diferencia no llega a ser significativa ni en primavera (10,29 vs 7,93; test de la U, n.s.) ni en invierno (10,36 vs 9,69; test de la U, n.s.). Limitando el análisis a las especies residentes y atendiendo a su categoría trófica, observamos que las aves que durante el invierno se alimentan básicamente de semillas presentan valores de AH sig-

nificativamente menores en esta época que en primavera (6,59 vs 12,62; n= 9; test de Wilcoxon,  $p < 0,01$ , mientras que el resto de especies muestran la tendencia contraria, mostrándose menos exigentes en sus patrones de selección de hábitat durante el invierno (12,69 vs 9,33; n= 10; test de Wilcoxon,  $p < 0,05$ ).

Con el fin de comprobar la relación existente entre dominancia y amplitud de hábitat, se han correlacionado para cada estación los valores de AH de cada especie con el porcentaje que suponen los registros de esa especie con respecto al total de individuos contactados. Los resultados obtenidos muestran que, mientras durante la época de cría dominancia y amplitud de hábitat se hallan positivamente relacionadas ( $r_s = 0,426$ ; n= 37;  $p < 0,01$ ), en el invierno la relación entre estos dos parámetros, aunque sin llegar a ser significativa, es de signo negativo ( $r_s = -0,280$ ; n= 31; n.s.). De este modo, la abundancia de cada especie en primavera dependería en buena medida de la flexibilidad que muestre en sus requerimientos de hábitat, que le permitiría explotar una mayor variedad de condiciones ambientales y, de este modo, alcanzar una elevada dominancia en el conjunto de la comunidad. En la época invernal, sin embargo, el

ESPECIE	AH pri	AH inv	ESPECIE	AH pri	AH inv
<i>A. rufa</i>	16,35	6,21	<i>C. cetti</i>	6,99	
<i>S. turtur</i>	13,32		<i>S. undata</i>	3,92	9,77
<i>U. epops</i>	8,64		<i>S. melanocephala</i>	4,61	13,03
<i>P. viridis</i>		13,76	<i>S. communis</i>	8,52	
<i>Mel. calandra</i>	1,14		<i>S. atricapilla</i>	7,02	13,49
<i>C. brachydactyla</i>	1,96		<i>S. cantillans</i>	4,01	
<i>A. arvensis</i>	4,81	3,15	<i>R. ignicapillus</i>		8,58
<i>L. arborea</i>	5,13		<i>P. major</i>	16,98	16,25
<i>G. cristata</i>	8,05	3,82	<i>P. caeruleus</i>		17,55
<i>G. theklae</i>	2,49		<i>O. oriolus</i>	2,00	
<i>A. pratensis</i>		6,33	<i>L. excubitor</i>	5,20	8,25
<i>A. campestris</i>	8,98		<i>C. corone</i>	8,32	10,60
<i>T. troglodytes</i>	10,40	16,83	<i>P. pica</i>	14,47	16,11
<i>P. modularis</i>		11,94	<i>S. unicolor</i>	6,73	
<i>E. rubecula</i>		17,59	<i>S. vulgaris</i>		2,50
<i>L. megarhynchos</i>	14,94		<i>F. coelebs</i>		8,32
<i>O. oenanthe</i>	4,73		<i>C. chloris</i>	19,89	10,45
<i>O. hispanica</i>	10,33		<i>C. carduelis</i>	8,42	4,61
<i>S. torquata</i>	11,02		<i>C. cannabina</i>	12,41	7,55
<i>T. merula</i>	14,33	18,78	<i>S. serinus</i>	18,58	3,61
<i>T. iliacus</i>		7,83	<i>P. domesticus</i>	9,75	7,10
<i>T. philomelos</i>		13,82	<i>E. hortulana</i>	2,59	
<i>T. pilaris</i>		6,51	<i>E. cirrus</i>	11,72	12,21
<i>T. viscivorus</i>		11,03	<i>Mil. calandra</i>	11,68	4,46
<i>H. polyglotta</i>	15,12		<b>MEDIAS</b>	<b>9,07</b>	<b>10,07</b>

Tabla 5. Valores de amplitud de hábitat (producto de las amplitudes en los dos primeros ejes del ACP) primaverales (AH pri) e invernales (AH inv) de las especies de aves.

signo negativo de la relación dominancia-amplitud de hábitat parece indicar que las especies que representan una mayor fracción numérica de la ornitocenosis logran alcanzar elevados valores de abundancia concentrándose en determinados sectores del medio (cultivos en nuestro caso, que son los hábitats que seleccionan preferentemente), que presumiblemente son los que ofrecen una mayor disponibilidad de recursos tróficos en invierno (véase TELLERIA et al., 1988a).

## DISCUSION

Las especies que dominan la ornitocenosis de la Rioja Alavesa son en general propias de áreas despejadas o de medios ecotónicos. La presencia de aves forestales es muy reducida, en contraste con lo que ocurre en los medios agrícolas con paisaje en mosaico del centro y norte de Europa (p. ej. MÖLLER, 1983; O'CONNOR y SHRUBB, 1986) o de sectores más húmedos de la península Ibérica (CARRASCAL y TELLERIA, 1988), en los que los bosquetes y setos arbolados constituyen un elemento característico y muy extendido. De este modo, de las nueve especies que BLONDEL y FARRE (1984) citan como base común de las ornitocenosis forestales europeas, tan sólo *Parus major*, *Columba palumbus*, *Troglodytes troglodytes*, *Sylvia atricapilla* y *Turdus merula* se presentan en el área de estudio durante la época de reproducción, lo que es atribuible tanto a la reducida extensión de los retazos forestales existentes, como al aislamiento de los mismos, factores ambos que afectan negativamente según numerosos estudios a la riqueza de la ornitofauna (p. ej. GALLI et al., 1976; AMBUEL y TEMPLE, 1983; ASKINS et al., 1987). Además, las propias características de la avifauna forestal europea, cuya representación en los bosques esclerófilos del sur del continente se halla empobrecida con respecto a las masas forestales centro y norteamericanas, origen de su distribución (BLONDEL y FARRE, 1988). contribuirían a explicar este fenómeno.

En la ocupación del medio en primavera, destaca la acusada dependencia de la vegetación ribereña por parte de un segmento importante de la avifauna, para la que este medio constituye prácticamente su único refugio en el área. Suponen pues los bosquetes y matorrales riparios, a pesar de su reducida extensión y su estado de degradación, un elemento diversificador de primer orden para la avifauna de la Rioja Alavesa, lo que coincide con lo observado por diversos autores en otros sistemas agrícolas que conforman paisajes emi-

nentemente desarbolados (TELLERIA et al., 1988a; GAINZARAIN, 1990). Estas formaciones de carácter higrófilo representan además una vía de penetración de especies de distribución peninsular atlántico-montana (véase DE JUANA, 1980; TELLERIA, 1987), como es el caso, en nuestra área de estudio, de *Sylvia atricapilla* o *Troglodytes troglodytes*.

Los enclaves de vegetación esclerófila también atraen en la época de reproducción a un buen número de especies, algunas de ellas en su límite septentrional de distribución en la región (ÁLVAREZ et al., 1985). Por el contrario, hemos encontrado a muy pocas asociadas a los campos de cultivo, lo que coincide con lo observado por TELLERIA et al. (1988a) en la meseta norte. La mayor riqueza de especies en los medios menos intervenidos (vegetación de la serie del carrascal y formaciones ribereñas) resulta explicable por la mayor adaptación de la avifauna en general a ocupar los hábitats naturales frente a medios "artificiales" como son los cultivos, intensamente manejados y orientados hacia la producción masiva y puntual de recursos muy concretos. Por otro lado, se ha de tener en cuenta la importancia que de cara a determinar la riqueza y diversidad de la avifauna presenta la estructura fisionómica del medio, tanto en el plano vertical (MACARTHUR y MACARTHUR, 1961) como horizontal (TOMOFF, 1974; ROTH, 1976). Los campos de cultivo constituyen un medio de una acentuada simplicidad estructural, lo que sin duda también contribuye a explicar su pobreza en especies de aves, al menos durante la época de reproducción.

Los viñedos en especial -un cultivo sobre cuya avifauna apenas se dispone de datos- demuestran tener un escaso poder de atracción sobre las aves durante la primavera y, de hecho, tan sólo *Calandrella brachyactyla* muestra una selección positiva hacia este sustrato. Habida cuenta de que el viñedo es el medio que ocupa una mayor extensión de terreno en la comarca, su generalizado rechazo por parte de la avifauna reproductora es especialmente significativo y resalta la importancia para las aves del resto de hábitats (véase NUEVO, 1990). Entre los demás cultivos, mientras que el cereal -a pesar de su menor complejidad estructural- parece ser menos rechazado que el resto, almendrales y olivares también se ven en primavera evitados en general por las aves, lo que puede parecer sorprendente dado su carácter de islas de arbolado, si bien su reducida extensión y la inexistencia de estrato arbustivo en la mayoría de ellos explicarían en buena medida este fenómeno.

En definitiva, nuestros datos ponen de manifiesto el hecho de que el grueso de las aves de las comarcas agrícolas dependen en la época de cría de los retazos de vegetación de carácter más natural que se sitúan entre las parcelas cultivadas, mientras que tan sólo un reducido número de especies escoge los campos de cultivo como hábitat de nidificación. Esta escasez de aves propias de cultivos en nuestra zona se ve determinada también por las propias características topográficas, climáticas y geográficas del área, que impiden o dificultan el asentamiento de ciertas especies de aves esteparias (ortegas, alcaravanes, sisones, avutardas, calandrias, terreras, etc.) que habitan campos de cultivo más meridionales (DE JUANA, 1980; ELOSEGUI, 1985; TELLERIA, 1987), así como de las especies que ocupan los cultivos de suelo húmedo de latitudes más norteñas (p. ej. avefrías, agachadizas, lavanderas...; véase p. ej. MOLLER, 1983; O'CONNOR y SHRUBB, 1986; LACK, 1992).

Fuera de la época de cría, la ocupación del medio por parte de las aves sufre variaciones considerables, que se manifiestan en dos sentidos opuestos según la dieta de las especies implicadas (granívoros frente a zoófagos-frugívoros), lo que coincide con lo observado a nivel regional por TELLERIA y SANTOS (1985). Por una parte, las aves granívoras se concentran en las tierras de labor, preferentemente las destinadas al cultivo del cereal. Por otra, el resto de especies muestra en general unas preferencias de hábitat menos estrictas y se distribuye más ampliamente que en primavera por los hábitats disponibles (véase BILCKE, 1984; SANTOS y TELLERIA, 1987; también sin embargo, RICE et al., 1980), presumiblemente como resultado de su menor dependencia de ciertas características del medio que les son necesarias para nidificar (por ejemplo, disponibilidad de arbolado- SAARI, 1977; BILCKE, 1984) y de la ampliación de su espectro trófico, con lo que varias especies con dieta primaveral básicamente insectívora reaccionan a la disminución de la disponibilidad de artrópodos en invierno (véase TELLERIA et al., 1988a) comportándose en esta época como polívoros, lo que les permite explotar de modo más amplio los recursos que el medio les ofrece.

Durante el invierno, las formaciones que en primavera atraen a la mayoría de las especies de aves se ven abandonadas de forma generalizada, debido tanto al éxodo de las aves estivales como al desplazamiento en las preferencias de las especies residentes. Especialmente notable resulta la deserción por parte de las aves de los matorrales de menor porte, que de albergar a una rica comu-

nidad estival, pasan en invierno a estar prácticamente desprovistos de aves. Por contra, en esta época se produce una concentración de especies en las áreas dominadas por los cultivos, al igual que se observa en las áreas cerealistas de la meseta (TELLERIA et al., 1988a). Este tipo de medios albergan tanto a la mayor parte de las aves estrictamente invernantes como a un segmento importante de las poblaciones de aves residentes, que modifican en invierno sus requerimientos de hábitat con respecto a la época de cría, cuando evitan generalizadamente los cultivos. Las especies que alcanzan una mayor abundancia a nivel comarcal durante el invierno son las más dependientes de los medios cultivados y presentan densidades muy elevadas en los sectores favorables. Este comportamiento motiva que durante esta época la dominancia de las diversas especies en el conjunto de la ornitocenosis no se halle correlacionada (en todo caso, existiría una relación negativa, si bien no llega a ser significativa) con sus amplitudes de hábitat, al igual que observan CARRASCAL y TELLERIA (1985) en las campiñas del País Vasco atlántico, y en contra del modelo de McNAUGHTON y WOLF (1970), así como de los estudios de diversos autores (p. ej. HAILA et al., 1980). Durante la época de reproducción, por el contrario, sí existe una relación directa entre amplitud de hábitat y dominancia, coincidiendo este contraste entre la situación primaveral y la invernal con lo observado por CARRASCAL y TELLERIA (1985, 1988) en las campiñas del País Vasco atlántico, que estos autores entienden como consecuencia de un exceso productivo y una mayor impredecibilidad ambiental durante el invierno que impedirían la saturación en individuos de la ornitocenosis.

En otras ocasiones también se ha observado un general desplazamiento de las preferencias de las aves en invierno desde las áreas forestadas a sectores más abiertos (BILCKE, 1984; véase sin embargo MORRISON et al., 1986). lo que se interpreta como un reflejo de la menor importancia que las características estructurales del medio tienen fuera de la época de cría. En invierno, cuando en nuestras latitudes se produce en general una carestía de recursos alimentarios, los condicionamientos de orden trófico adquirirían el principal papel en la selección de hábitat de las aves (HUTTO, 1985), que se concentran de este modo en los lugares con mayor disponibilidad de alimento (p. ej. NILSSON, 1979; DUNNING y BROWN, 1982; GRZYBOWSKI, 1982).

En las áreas cerealistas en concreto, los bancos de semillas de las parcelas cultivadas suponen

en invierno un recurso trófico abundante que atrae a grandes cantidades de aves granívoras (p. ej. O'CONNOR y SHRUBB, 1986), lo que se manifiesta tanto a escala local (TELLERIA et al., 1988a; presente estudio) como regional (TELLERIA y SANTOS, 1985), así como en el conjunto de la Península Ibérica (SANTOS y TELLERIA, 1985; TELLERIA et al., 1988b). Según TELLERIA et al. (1988a), la disponibilidad de semillas durante el invierno es mayor en las parcelas en barbecho, y es en estos lugares precisamente donde estos autores detectan una mayor concentración de aves granívoras, lo que también ocurre en nuestra área (obs. pers.).

En la Rioja Alavesa, además del atractivo que las parcelas de cereal presentan en invierno para las especies granívoras, los viñedos y olivares también sustentan durante esta época a importantes cantidades de aves de dieta eminentemente frugívora (p. ej. JORDANO y HERRERA, 1981; SOLER et al., 1988) que explotan la disponibilidad de uvas (caso de *Turdus iliacus* y probablemente de *Sturnus spp.*) y aceitunas (*Sylvia atricapilla* y *Turdus philomelos*). Muestran en general las especies frugívoras un comportamiento altamente oportunista gracias al cual están perfectamente adaptadas para aprovechar las abundancias temporales de frutos (HERRERA, 1985). De este modo pueden explotar eficazmente la gran cantidad de alimento que les brindan los cultivos mediterráneos de la zona en la época invernal y, de hecho, pueden alcanzar densidades muy altas en estos medios, al igual que ocurre en los monocultivos de olivos del sur y centro de la península (SUAREZ y MUÑOZ-COBO, 1984; SANCHEZ, 1991).

El grupo de aves que selecciona los cultivos está constituido por especies adaptadas a explotar la abundancia temporal de recursos de origen vegetal y que encuentran en los terrenos cultivados un hábitat apropiado para invernar, al ser éstos medios con picos de disponibilidad de recursos que probablemente muestren un patrón temporal opuesto al de los medios naturales, que presentan un máximo de producción en primavera y verano (TELLERIA et al., 1988a). cuando los cultivos ofrecen una escasa cantidad y variedad de posibilidades tróficas para las aves (BEZZEL, 1985; O'CONNOR y SHRUBB, 1986). De este modo, las especies residentes que pueden adaptar su dieta a estas variaciones en la disponibilidad de recursos modifican de una época a otra sus patrones de selección de hábitat para ocupar los medios más ricos en alimento en cada época. Por su parte, las especies temporales, tanto invernantes como estivales, ocuparían durante su respectivos periodos de es-

tancia en la zona los sectores más productivos, lo que se puede interpretar, siguiendo a HERRERA (1981) como un aprovechamiento del exceso de recursos que no consumen las especies residentes.

Para finalizar, señalaremos que nuestros datos ponen de manifiesto cómo la importancia que para la avifauna presentan los diferentes elementos que componen el paisaje de la Rioja Alavesa varía de modo acusado según los distintos momentos del ciclo anual. Mientras que en la temporada de reproducción los medios de carácter natural (vegetación de ribera y esclerófila) son los seleccionados preferentemente por las aves, en invierno los cultivos de diversa naturaleza resultan ser los que atraen a un mayor número de especies y, sobre todo, a una mayor proporción de individuos. De este modo, los medios naturales y los cultivados desempeñan un papel complementario a lo largo del ciclo anual en el mantenimiento de la capacidad de acogida de la comarca para la avifauna, por lo que la conservación de la heterogeneidad espacial del agrosistema estudiado resulta clave para mantener la riqueza y diversidad de la comunidad de aves a nivel comarcal en el conjunto del ciclo anual. En este sentido, el aumento en número y extensión de los fragmentos forestales en la zona contribuiría de modo significativo a incrementar la diversidad ornítica, ya que, como se ha señalado anteriormente, los medios arbolados existentes en la Rioja Alavesa, sobre todo los retazos de bosque mediterráneo, resultan insuficientes para albergar ornitocenosis forestales medianamente estructuradas, y tan sólo acogen a un puñado de especies poco exigentes en sus requerimientos de hábitat.

## AGRADECIMIENTOS

A Mikel de Francisco, por su inestimable colaboración en el tratamiento estadístico de los datos. A Txema Fernández, por su ayuda en la búsqueda de bibliografía y su lectura crítica del borrador, y a Roberto Ruiz y Roberto González, por su grata compañía en algunas jornadas de campo. El presente estudio fue parcialmente subvencionado a través de una ayuda del Departamento de Agricultura del Gobierno Vasco.

## BIBLIOGRAFIA

- ÁLVAREZ, J.; BEA, A.; FAUS, J.M.; CASTIÉN, E. & MENDIOLA, I.  
1985 *Atlas de los vertebrados continentales de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa*. Gobierno Vasco. Vitoria-Gasteiz.

- AMBUÉL, B. & TEMPLE, S. A.  
1983 Areadependent changes in the bird communities and vegetation of Southern Wisconsin forests. *Ecology*, 64: 1057-1068.
- ASEGINOLAZA, C.; GÓMEZ, D.; LIZAUR, X.; MONTSERRAT, G.; MORANTE, G.; SALAVERRIA, M.R. & URIBE-ECHEBARRIA, P.M.  
1988 *Vegetación de la Comunidad Autónoma del País Vasco*. Gobierno Vasco. Vitoria-Gasteiz.
- ASKINS, R.A.; PHILBRICK, M.J. & SUGENO, D.S.  
1987 Relationships between the regional abundance of forest and the composition of forest bird communities. *Biological Conservation*, 39: 129-152.
- ATIENZA, J. C.  
1994 La utilización de índices en el estudio de la selección de recursos. *Ardeola*, 41: 173-175
- BEZZEL, E.  
1985 Birdlife in intensively used rural and urban environments. *Ornis Fennica*, 62: 90-95.
- BIBBY, C.J.; BURGESS, C.J. & HILL, D.A.  
1992 *Bird Census Techniques*. Academic Press. Londres.
- BILCKE, G.  
1984 Seasonal changes in habitat use of resident passerine: dependence on the vegetation structure. *Ardea*, 72: 223-227.
- BLONDEL, J.  
1985 *Biogeografía y Ecología*. Academia. León.
- BLONDEL, J. & FARRE, H.  
1988 The convergent trajectories of bird communities along ecological successions in European forests. *Oecologia (Berlin)*, 75: 83-93.
- CALVO, F.  
1982 *Estadística aplicada*. Ed. Deusto. Bilbao.
- CARRASCAL, L.M. & TELLERÍA, J.L.  
1985 Avifauna invernante en los medios agrícolas del norte de España. II. Papel de la estructura de la vegetación y de la competencia interespecifica. *Ardeola*, 32: 95-113.  
1988 Relación entre la avifauna y la estructura de la vegetación en los medios agrícolas del Norte de la península Ibérica (País Vasco Atlántico). *Munibe*, 40: 9-17.
- CATÓN, B. & URIBE-ECHEBARRIA, P.M.  
1980 *Mapa de Vegetación de Alava*. Diputación Foral de Alava. Vitoria-Gasteiz.
- DE JUANA, E.  
1980 *Atlas Ornitológico de la Rioja*. Instituto de Estudios Riojanos. Logroño.
- DÍAZ, M.; NAVESO, M.A. & REBOLLO, Z.  
1993 Respuestas de las comunidades nidificantes de aves a la intensificación agrícola en cultivos cerealistas de la Meseta Norte (Valladolid-Palencia, España). *Aegypius*, 11: 1-6.
- DUNNING, S.B. & BROWN, J.H.  
1982 Summer rainfall and winter sparrow densities: a test of the food limitation hypothesis. *Auk*, 99: 123-127.
- ELOSEGUI, J.  
1985 *Navarra. Atlas de Aves Nidificantes*. Caja de Ahorros de Navarra. Pamplona.
- GRZYBOWSKI, J.A.  
1982 Population structure in grassland bird communities during winter. *The Condor*, 84: 137-152.
- GAINZARAIN, J.A.  
1990 Las comunidades de aves en las riberas fluviales de la Llanada Alavesa. *Est. Mus. Cienc. Nat. de Alava*, 5: 147-161.
- GALLI, A.E.; LECK, C.F. & FORMAN, T.T.  
1976 Avian distribution patterns in forest islands of different sizes in Central New Jersey. *Auk*, 93: 356-364.
- HAILA, Y.; JÄRVINEN, O. & VAISANEN, R.A.  
1980 Habitat distributions and species associations of land bird populations on the Aland Islands, SW Finland. *Ann. Zool. Fennici*, 17: 87-106.
- HERRERA, C.M.  
1981 Organización temporal en las comunidades de aves. *Doñana Acta Vertebrata*, 8: 79-101,  
1985 Habitat-consumer interactions in frugivorous birds, pp 341-365 de M.L. Cody (ed.): *Habitat Selection in Birds*. Academic Press. Orlando.
- HUTTO, R.L.  
1985 Habitat selection by nonbreeding migratory land birds, pp 455-476 de M.L. Cody (ed.): *Habitat Selection in Birds*. Academic Press. Orlando.
- JAMES, F.J.  
1971 Ordination of habitat relationships among breeding birds. *Wilson Bulletin*, 83: 215-236.
- JORDANO, P. & HERRERA, C.M.  
1981 The frugivorous diet of the Blackcap populations *Sylvia atricapilla* wintering in southern Spain. *Ibis*, 123: 502-507.
- LACK, P.  
1992 *Birds on lowland farms*. HMSO. Londres.
- MACARTHUR, R.H. & MACARTHUR, J.  
1961 On bird species diversity. *Ecology*, 42: 594-598.

- MALLO, F.  
1985 *Análisis de Componentes Principales y Técnicas Factoriales Relacionadas*. Universidad de León. León.
- McNAUGHTON, S.J. & WOLF, L.L.  
1970 Dominance and the niche in ecological systems. *Science*, 167: 131-139.
- MOLLER, A.P.  
1983 Changes in Danish farmland habitats and their populations of breeding birds. *Holarctic Ecology*, 6: 95-100.
- MORRISON, M.L.; KIMBERLY, A.W. & TIMOSSO, I.C.  
1986 The structure of a forest bird community during winter and summer. *Willson Bulletin*. 98: 214-230.
- MUÑOZ-COBO, J. & PURROY, F.J.  
1979 Wintering bird communities in the Olive tree plantations of Spain. *Proc. VI Int. Conf. Bird Census Work and Nature Conservation*. Göttingen. 1980.
- NILSSON, S.G.  
1979 Seed density, cover, predation and the distribution of birds in a beech wood in Southern Sweden. *Ibis*, 121: 177-185.
- NUEVO, J.A.  
1990 Avifauna nidificante en los medios agrícolas de la provincia de Alava. *Est. Mus. Cienc. Nat. de Alava*, 5: 137-145.  
1991 Composición y estructura de las comunidades de aves invernantes en los medios agrícolas de la provincia de Alava. *Est. Mus. Cienc. Nat. de Alava*, 6: 127-134.
- O'CONNOR, R.J. & SHRUBB, M.  
1986 *Farming and birds*. Cambridge University Press.
- PRODON, R. & LEBRETON, J.D.  
1981 Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the Holm Oak and Cork Oak series in the eastern Pyrénées. I. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos*, 37: 21-38.
- RICE, J; ANDERSON, B.W. & OHMART, R.D.  
1980 Seasonal habitat selection by birds in the lower Colorado River Valley. *Ecology*, 61 : 1402-11.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S.  
1981 Les étages bioclimatiques de la végétation de Péninsule Ibérique. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 37: 251:268.
- ROTEBERRY, J.T. & WIENS, J.A.  
1980 Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology*, 61 : 1228-1 250.
- ROTH, R.R.  
1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology*, 57: 773-782.
- SAARI, L.  
1977 Change of habitat preference during the summer in certain passerines. *Ornis Fennica*, 54: 154-159.
- SANCHEZ, A.  
1991 Estructura y estacionalidad de las comunidades de aves en la sierra de Gredos: *Ardeola*, 38: 207-231.
- SANTOS, T. & TELLERÍA, J.L.  
1985. Patrones generales de la distribución invernal de passeriformes en la península Ibérica. *Ardeola*, 32: 17-30.  
1987 Cambios estacionales en las preferencias de hábitat de la avifauna de los medios cerealistas del centro de España. *Actas I Cong. Int. Aves Esteparias, León, 1987: 369-377.*
- SOLER, M; PÉREZ-GONZÁLEZ, J.A.; TEJERO, E. & CAMACHO, I.  
1988 Alimentación del zorzal alirrojo (*Turdus iliacus*) durante su invernada en olivares de Jaén (S de España). *Ardeola*, 35: 183-1 96.
- SOLONEN, T.  
1985 Agriculture and birdlife in Finland. A review. *Ornis Fennica*, 62: 47-55.
- SUAREZ, F. & MUNOZ-COSO, J.  
1984 Comunidades de aves invernantes en cuatro medios diferentes de la provincia de Córdoba. *Doñana Acta Vertebrata*, 11 : 45-64.
- TELLERÍA, J.L.  
1987 Biogeografía de la avifauna nidificante en España central. *Ardeola*, 34: 145-166.
- TELLERÍA, J.L. & SANTOS, T.  
1985 Avifauna invernante en los medios agrícolas del norte de España. I. Caracterización biogeográfica. *Ardeola*, 32: 203-225.
- TELLERÍA, J.L.; SANTOS, T.; ÁLVAREZ, G. & SÁEZ-ROYUELA, C.  
1988a Avifauna de los campos de cereales del interior de España. *Monografías SEO*, 2: 173-319.
- TELLERÍA, J.L.; SANTOS, T. & CARRASCAL, L.M.  
1988b La invernada de los passeriformes (O. Passeriformes) en la península Ibérica. *Monografías SEO*, 1: 153-166.
- TOMOFF, C.S.  
1974 Avian species diversity in desert scrub. *Ecology*, 55: 396-403.
- TUCKER, G.M. & HEATH, M.F.  
1994 Birds in Europe: their conservation status. Cambridge, U.K.: BirdLife International (BirdLife Conservation Series nº 3).
- WIENS, J.A.  
1989 *The Ecology of Bird Communities. Vol. 1: Foundations and patterns*. Cambridge University Press. Cambridge.