

**DISCRIMINACION DE LOS LUGARES DE NIDIFICACION
DE ALGUNAS AVES PASSERIFORMES EN UN BIOTOPO
MEDITERRANEO DE SIERRA MORENA.**

**NEST-SITE DISCRIMINATION OF SOME PASSERIFORMES
BIRDS IN A MEDITERRANEAN HABITAT OF SIERRA MORENA**

por
Ramón Maicas¹ y Luis Arias de Reyna²

RESUMEN

Se ha estudiado la selección de lugar de nidificación de algunas aves Passeriformes en un biotopo perturbado de tipo mediterráneo donde el sotobosque de matorral, el estrato arbustivo y parte del estrato arbóreo son de crecimiento secundario.

Se llevó a cabo un muestreo parcialmente al azar del área de estudio y utilizamos el análisis discriminante por etapas para comparar los datos de ese muestreo con los de los nidos de cada especie. Hemos identificado características de la vegetación y topográficas que discriminan el habitat de nidificación de cada especie del habitat total disponible, compuesto éste por habitat usado y no usado.

Los diferentes patrones de asociación exhibidos por las especies en relación con algunas variables de observación pueden explicar, al menos en parte, su dispersión por el área disminuyendo el solapamiento espacial y promoviendo su coexistencia.

SUMMARY

The nest-site selection of some Passeriformes birds has been studied in a disturbed Mediterranean habitat where the scrub undergrowth, bush layer and some parts of the wood are of secondary growth.

A partially random sampling of the study area was carried out and we have used the stepwise discriminant analysis to compare the sampling data with each of the species. We have indentified

(1) Departamento de Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de Córdoba. Córdoba. España.

(2) Cátedra de Fisiología Animal. Facultad de Ciencias. Universidad de Córdoba. Córdoba. España.

vegetation and topographical characteristics that discriminate the nest-site habitat of each species from available habitat, which is composed of used and not used habitat.

The dispersion of species through the area could be explained by the different patterns of correlation they display in relation to some observation variables. These patterns would decrease the spatial overlap and promote coexistence between species.

INTRODUCCION

En las dos últimas décadas se han llevado a cabo diversas investigaciones sobre las preferencias de habitat ejercidas por las especies que componen las comunidades de aves ubicadas en ecosistemas de tipo mediterráneo de la subregión paleártica, contemplando dichas preferencias a lo largo de un ciclo anual sobre la base de datos de presencia-ausencia de especies residentes y no residentes (HERRERA 1980, TORRES 1981).

Otros tienen en cuenta sólo la época de reproducción con la misma clase de datos pero excluyendo, por ausencia, a las especies migradoras que llevan a cabo su reproducción en otras áreas (BLONDEL 1965, FERRY y FROCHOT 1970, CODY y WALTER 1976, PRODON y LEBRETON 1981). En todas ellas se describe la estructura de la comunidad y su organización en el espacio-habitat en función de la utilización que hacen las especies de ciertos estratos de la cubierta vegetal, del suelo y del aire libre.

Sin embargo, escasean los estudios del ecosistema mediterráneo en que se aborde la utilización del habitat por las aves de una comunidad en reproducción a partir del emplazamiento de los nidos y desde una perspectiva multivariante, correlacionando los lugares de nidificación con ciertos atributos de la vegetación. Tal perspectiva es la adoptada por TITUS y MOSHER (1981), MACKENZIE y SEALY (1981) y MACKENZIE *et al.* (1982) para establecer esas correlaciones pero los resultados obtenidos por estos autores son referibles a ecosistemas templados de la subregión neártica.

El empleo de las técnicas multivariantes de análisis estadístico ha permitido el estudio de la selección de habitat de las aves considerando simultáneamente múltiples factores ambientales. Basándose en esta metodología son cada vez más abundantes las investigaciones que tratan de comprender la organización de las comunidades de aves en función del uso de gradientes multidimensionales de recursos o características del habitat que por ser críticos (alimento, lugares de nidificación, pro-

tección contra los predadores, etc.) pueden constituir diferentes ejes del nicho multidimensional de Hutchinson (CODY 1968, JAMES 1971, ANDERSON y SHUGART 1974, WHITMORE 1975, 1977, SMITH 1977, JAMES y WAMER 1982).

En el presente estudio hemos tratado de poner de manifiesto la correlación entre algunas características del habitat y los lugares de nidificación de las especies suponiendo, como lo hacía HILDEN (1965), que tales características actúan como factores próximos que promueven selección de habitat, y presumiblemente, como factores últimos por su asociación con otros recursos esenciales.

MATERIAL Y METODOS

1. Area de estudio.

El área de estudio se encuentra en la finca denominada «Campo Bajo» de la Sierra de Córdoba (sistema de Sierra Morena) y las coordenadas geográficas: 37° 59' Lat N y 1° 06' Long W. Su extensión es de 14 Ha. Se trata de una depresión con laderas orientadas en todas las direcciones y cuya pendiente oscila entre 5° y 35°. El gradiente altitudinal sobre el nivel del mar va desde los 530 a los 620 m. El área pertenece a una región con clima de tipo termo-mediterráneo atenuado (EMBERGER *et al.* 1963) con veranos secos y cálidos e inviernos lluviosos de temperaturas moderadamente frías (MONTERO y GONZALEZ 1974).

Su cubierta vegetal, propia de un ecosistema mediterráneo perturbado por el hombre, refleja los efectos de los usos a que ha sido sometida la misma en un pasado reciente, tales como ganadería y repoblación forestal con *Pinus pinea*, generalmente entremezclado con el encinar de *Quercus rotundifolia*. Esos usos repercutieron en los estratos de vegetación, arbóreo, arbustivo y matorral, retrotrayendo la evolución de dicha cubierta vegetal a una etapa anterior de la climáx.

El estrato arbóreo está constituido por *Q. rotundifolia* y *P. pinea*, especies que se encuentran dispersas por el área constituyendo distintas clases de bosque, bien bosque puro de cualquiera de las dos especies bien bosque mixto con predominio de una u otra según los sitios. De los dos tipos de bosque mono-específico abundaba más el constituido por encinas.

El estrato de matorral bajo varía dentro del área tanto en su abundancia relativa como en la diversidad específica de su composición. Las especies de matas que más abundan son *Cistus ladanifer*, *Cistus monspelliensis* y *Genista hirsuta* que, en algunas partes del área, forman un estrato muy denso, homogéneo y uniespecífico. La mayor parte de este estrato de matorral, igual que parte del estrato arbóreo más joven, puede considerarse como de crecimiento secundario. Algunas otras especies de matas se hallan más diseminadas y en menor abundancia: *Cistus albidus*, *Lavandula stoechas*, *Cistus crispus*, *Cistus populifolius*, *Thymus mastichina*, *Phlomis purpurea*.

Menos conspicuo que los anteriores es el estrato arbustivo del cual no existen formaciones aparentes encontrándose sus representantes muy dispersos por el área: *Quercus coccifera*, *Arbutus unedo*, *Pistacia lentiscus*, *Pistacia terebinthus*, *Rubus ulmifolius*, *Crataegus monogyna*. Una de las características de la composición florística del área, comparada con otras zonas no perturbadas, es la poca importancia de este estrato en relación con la de los estratos arbóreo y matorral. Esta importancia es valorada en términos de biomasa vegetal lo que no impide que la diversidad de arbustos contribuya a la heterogeneidad horizontal añadiendo complejidad a la estructura de la vegetación.

2. Métodos de muestreo.

La búsqueda de nidos abarcó dos meses desde finales de abril hasta finales de junio de 1981. Dicha búsqueda se llevaba a efecto recorriendo sistemáticamente el área a lo largo de transectos paralelos cuya trayectoria era señalada mediante señales visibles en la vegetación. Una vez que se encontraba un nido construido ese año se medían las variables del apéndice I.

La mayor parte de las variables describen una configuración estructural de la vegetación y su composición florística basada en la riqueza de los estratos de matorral, arbustivo y arbóreo; otras variables describen distintos gradientes de características relacionadas con la topografía del área, tales como la orientación de las laderas y la pendiente de las mismas.

Para conocer los patrones de variación a través del área de esas características se llevó a cabo un muestreo parcialmente al azar. A estos efectos consideramos suficiente dividir el área en 89 cuadrados de 40 x 40 m. (GOLDSMITH y HARRISON 1976). Dentro de cada cuadrado se fijó un punto al azar utilizando pares de números aleatorios.

Si el punto no coincidía con un soporte vegetal determinado escogíamos aquél más próximo a ese punto que perteneciese a cualquiera de las especies realmente usadas por las aves en estudio. El muestreo del área se llevó a cabo después de finalizada la época de reproducción. Dado el tipo de variables que medíamos, éstas permanecían constantes a lo largo de la época de cría por lo que los datos de los nidos y los del muestreo eran perfectamente comparables.

Tanto en el caso de los nidos como en el de los puntos aleatorios la unidad de muestreo seleccionada fue la parcela circular de 0.03 Ha (10 m. de radio). Esta dimensión se considera adecuada en este tipo de estudios por ser lo suficientemente pequeña para pertenecer a los territorios de las aves y porque contienen una muestra adecuada de vegetación (JAMES y SHUGART 1970, JAMES 1971, WHITMORE 1977, NOON 1981).

La orientación de las pendientes se desdobló en dos componentes, la componente norte-sur y la componente este-oeste. Para ello se hicieron las siguientes transformaciones: 1) Si X es el valor medido de la variable de observación original (orientación de la ladera con respecto al norte) y X' el valor de la componente N-S, para obtener este valor en un nido o punto aleatorio cualesquiera se estimó que si $X > 180^\circ$, $X' = 360^\circ - X$; y si $X \leq 180^\circ$, $X' = X$. 2) para obtener el valor de la componente E-W, siendo X' ese valor se estimó que si X varía de 0° a 90° , $X' = 90^\circ - X$; si X está entre 90° y 180° , $X' = X - 90^\circ$; si X está entre 180° y 270° , $X' = X - 90^\circ$; y por último, Si X varía de 270° a 360° , $X' = 450^\circ - X$.

De esta manera la componente norte-sur consta de un gradiente de orientación que va de 0° a 180° de tal forma que a medida que aumenta el valor del gradiente va aumentando también la orientación hacia el sur. Los extremos de ese gradiente lo ocuparían aquellas laderas que se orientan completamente hacia el norte o hacia el sur. La componente este-oeste está representada, asimismo, por un gradiente que va también de 0° a 180° y los extremos del mismo son las laderas que están completamente orientadas al este o al oeste.

3. Métodos estadísticos.

Nos hemos servido del análisis discriminante por etapas (ADE) para poner de manifiesto aquellas características que mejor discriminan los lugares de nidificación de cada especie de todos los lugares potenciales. Esa técnica multivariante resulta de gran utilidad para nuestros propósitos ya que optimiza la separación de los grupos que se comparan.

Aunque a partir de los datos del muestreo del área había correlación significativa entre dos variables cuando su $r > 0.27$ ($\alpha = 0.01$), solamente consideramos para el análisis discriminante aquéllas cuya correlación con cualesquiera otras no fuera mayor de 0.7 (TITUS y MOSHER 1981, NOON 1981); de dos variables o de un grupo de ellas altamente correlacionadas. Sólo una era seleccionada para el análisis de acuerdo con su interpretabilidad ecológica. Estos criterios de selección responden a que el análisis discriminante utilizado asume la independencia estadística de variables (DIXON 1981) y las muy correlacionadas miden características similares del habitat.

De este modo, de las 20 variables de observación medidas un subconjunto de 12 se incluyó en los ADE ya que prescindimos de ALNI, PEMARB, DIGARB, DIPARB, DIMARB, DIMABU, ALTIT y NARB. Preferimos no incluir la variable que medía la altitud (muy poco correlacionada con las demás variables) porque es muy corriente que su significado responda a la influencia de otras variables ambientales, como humedad y temperatura por ejemplo, que nosotros no medimos (MCNAUGHTON y WOLF 1984).

Nosotros hemos tenido en cuenta el valor absoluto de los coeficientes asociados a las variables discriminantes para ponderar su contribución relativa a la discriminación dentro de las variables canónicas. WILLIAMS (1983) considera inapropiado basar la interpretación de los resultados del análisis discriminante en los coeficientes individuales debido a que las variables pueden estar muy correlacionadas y estima más correcto hacer una interpretación de acuerdo con los coeficientes obtenidos según la siguiente ecuación: $\text{Corr}(V_i, X_j) = \lambda^{-1/2} (a_{ij} + \sum_{k \neq j} a_{ik} \rho_{kj})$ donde $\text{corr}(V_i, X_j)$ es la correlación entre la variable canónica V_i y la variable de observación X_j ; a_{ij} es el coeficiente canónico estandarizado de X_j en la variable canónica i ; ρ_{kj} es la correlación entre X_k y X_j ; y λ es el autovalor de la correspondiente variable canónica.

La matriz de F resultante de cada análisis nos sirvió para valorar si había diferencia significativa entre los centroides respectivos de los grupos comparados. Asimismo, se calcularon los límites de confianza (95%) de cada centroide para llevar a cabo la representación gráfica de la distribución de cada grupo sobre los ejes discriminantes.

Por otra parte, el uso complementario del test de la U de Mann-Whitney ha resultado muy valioso para efectuar comparaciones univariantes apareadas entre los grupos ornitológicos en relación con algunas variables, incluidas o no en los ADE.

Los niveles de significación en las pruebas de hipótesis se simbolizan del siguiente modo: + = $p \leq 0.05$; ++ = $p \leq 0.01$; +++ = $p \leq 0.001$.

RESULTADOS

Los resultados que hemos obtenido no se basan en la comparación del habitat usado por cada especie con el de las demás sino en la comparación entre el habitat de cada especie individual y el habitat total disponible representado por el muestreo el cual incluye tanto habitat usado como no usado. CARNES y SLADE (1982) discuten algunos aspectos del problema de hacer comparaciones entre los habitats de las especies en base a datos de presencia únicamente, ignorando los datos procedentes del muestreo de aquellos lugares del habitat donde están ausentes.

Encontramos 53 nidos de los cuales 26 pertenecían a tres especies de currucas (*Sylvia spp*), 20 al mirlo común (*Turdus merula*) y 7 al chochín (*Troglodytes troglodytes*). Solamente en algunos casos pudo determinarse la pertenencia de los nidos de las currucas a una de las tres especies reproduciéndose en el área *S. melanocephala*, *S. undata* y *S. cantillans*. Esta dificultad para la identificación específica de los nidos de estos sílvidos reside en que tanto los huevos como los nidos son muy parecidos y en que era muy difícil ver a los adultos propietarios de los nidos una vez que éstos eran descubiertos.

La inclusión a nivel de género de las diferentes especies de currucas en el grupo *Sylvia spp* para su tratamiento estadístico y teórico respondió a un criterio basado en su ecología, pues de acuerdo con CODY y WALTER (1976) existe un considerable solapamiento de nicho-fundamental de esas especies exhibiendo un rango de habitat recíprocamente aceptable e intercambiable.

En la tabla 1 se presentan la media, desviación típica de cada grupo para cada una de las variables medidas.

Discriminación del habitat de nidificación de Sylvia spp (H₀) del habitat total disponible (H₁).

Esta discriminación puede hacerse en función de las variables PEPARB, ARBPER, SPPMAT y OPNS, en orden decreciente de importancia de acuerdo con el valor absoluto de su coeficiente asociado (ta-

bla 2). Salvo ARBPER y OPNS, ninguna de ellas está correlacionada significativamente con las demás ($r < 0.27$) por lo que constituyen gradientes independientes de las características que representan. Esos gradientes se refieren al estrato arbóreo (PEPARB y ARBPER), al de matas (SPPMAT) y al de orientación de las laderas en la componente norte-sur (OPNS). Los nidos de las currucas se encuentran tanto en lugares con un bosque de composición monoespecífica (42% de los nidos), constituido por *Q. rotundifolia*, como en lugares con bosque mixto de esta especie y *P. pinea* (58% de los nidos).

Por otra parte, todo el gradiente de riqueza específica del matorral bajo disponible en el área es ocupado por *Sylvia spp* pero con diferente intensidad ya que las currucas utilizan preferentemente el extremo superior de dicho gradiente constituido por las parcelas que contienen entre cinco y ocho especies de matas. Es en estos lugares donde se encuentran el 66% de los nidos de las currucas lugares que, por otra parte, son menos abundantes que los de menor riqueza específica ya que suponen un 36% de los lugares potenciales de nidificación.

Del gradiente norte-sur de orientación de las laderas (0° a 180°) las currucas se asocian principalmente (82%) con el comprendido entre 90° y 180° , es decir, utilizan preferentemente laderas orientadas hacia el sur en mayor o menor grado (Fig. 1). Si se tiene en cuenta, además, su comportamiento en la componente este-oeste de la orientación de esas laderas (96% de los nidos entre 90° y 180°) se obtiene una idea más completa de la correlación de los sílvicos con esta variable del habitat en el sentido de que la mayoría de sus nidos son emplazados en laderas orientadas al SW. Como se desprende de la figura 1, estas laderas son las que más abundan en el área y, asimismo, son las más frecuentemente ocupadas por las currucas. Como veremos más adelante, el comportamiento de las currucas con respecto a ese factor topográfico es totalmente inverso al exhibido por *T. troglodytes* que, al parecer, busca conseguir efectos contrarios a los obtenidos por aquellas (OPNS: $Z = 2.52$ $p < 0.01$; OPEO: $Z = 2.20$ $p < 0.01$. Test de Mann-Whitney).

Los patrones de utilización de las características discriminantes mencionadas determinan la segregación del habitat ocupado por las currucas del habitat promedio a lo largo de la función discriminante. Dicha segregación se apoya en la significación estadística de la distancia entre los respectivos centroides ($F = 3.84$; $G1 = 8$, 106; $p = 0.01$) y se ha representado en la figura 2.

Discriminación del habitat de nidificación de T. merula (H_m) del (H_d).

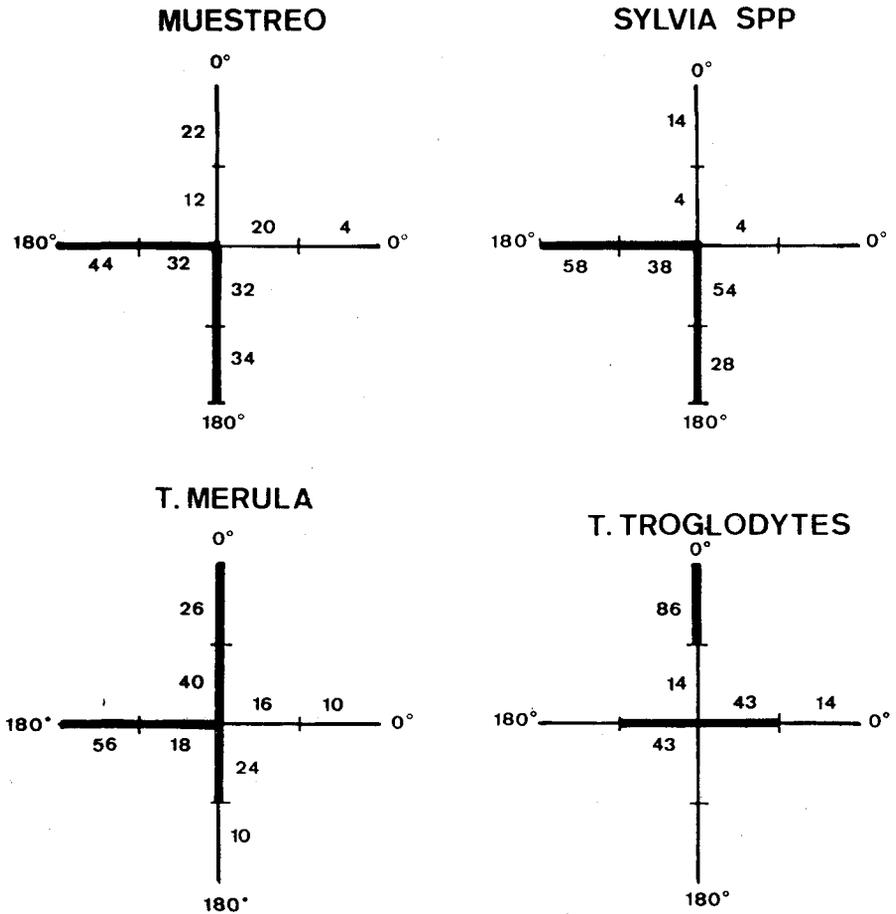


Figura 1.— Utilización del gradiente norte-sur (eje vertical) y este-oeste (eje horizontal) de orientación de las laderas por las especies. Los segmentos más gruesos son los preferidos. Los números son porcentajes de nidos y de muestras aleatorias.

De las cinco variables que constituyen la función discriminante (tabla 2), PEGARB, ARBPER, DIGABU y SPPMAT son las que más contribuyen a la diferenciación de los lugares de nidificación del H_d , asociándose esta especie con dichas características en mayor medida de lo esperado únicamente por azar. La posición de los nidos de *T. merula* a lo largo de la función muestra diferencia significativa con respecto a la de las muestras aleatorias en el test de la distancia entre centroides

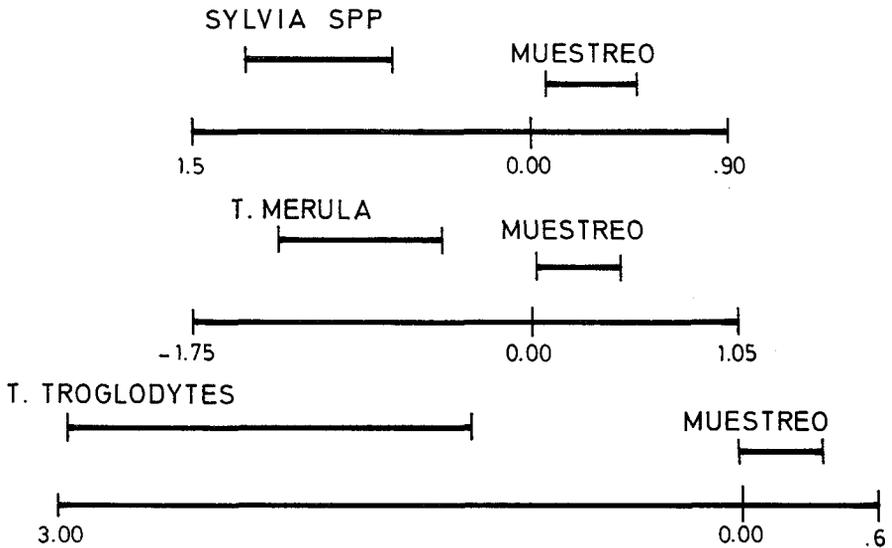


Figura 2.—Centroides y límites de confianza (95%) de la distribución canónica de los valores discriminantes correspondientes a cada especie y al muestreo aleatorio en los ADE respectivos.

($F = 4.33$ $Gl = 5$, $103 p = 0.01$), diferencia reflejada gráficamente en la figura 2.

La función discriminante constituye un gradiente de características del habitat relacionadas con la composición y desarrollo del bosque, la proximidad del nido al estrato arbustivo circundante y la riqueza específica del sotobosque. Si en la discriminación del habitat de nidificación de *Sylvia spp* era importante las pequeñas dimensiones de algunos de los árboles próximos al nido, en el caso del mirlo la importancia primordial la adquiere la mayor dimensión de alguno de esos árboles indicando, posiblemente, una asociación de esa especie con bosque más desarrollado y, por tanto, con más cobertura arbórea. Por otra parte, *T. merula* muestra una clara preferencia por nidificar en aquellas partes del habitat donde existe bosque mixto de encinas y pinos (90% de los nidos) no utilizando prácticamente sitios con bosque monoespecífico o sin bosque alguno.

Con un peso en la función similar a ARBPER se encuentra DIGABU, característica que refleja un patrón de proximidad del nido a los arbustos. Esta importancia del estrato arbustivo en los lugares de nidi-

ficación del mirlo no la tiene en los lugares ocupados por las currucas y el chochín. En el caso del chochín ni siquiera forma parte esta variable de la función discriminante. Así pues, el mirlo nidificaba en manchas de vegetación con una densidad de arbustos superior a la de otras partes del área. Asimismo, la segregación del H_m con respecto a H_d obedece a la pauta de utilización del gradiente de riqueza específica del matorral por parte de esta especie hallándose asociados sus nidos a los valores mayores de esa riqueza, aunque, como las currucas, utiliza todo el gradiente de esta característica (SPPMAT) presente en el área.

*Discriminación del habitat de nidificación de *T. troglodytes* (H_c) del (H_d).*

De las cuatro variables que constituyen la función discriminante correspondiente (tabla 2), principalmente son SPPMAT y OPEO las que mayor poder muestran para segregar el H_c del H_d . A diferencia de las currucas y el mirlo, el chochín sólo usa el extremo superior del gradiente de SPPMAT que, por otra parte, es el que menos abunda en el área. De esta manera la distribución de esta especie quedaba restringida a aquellos puntos donde se encontraban sus requerimientos en relación al matorral.

La respuesta de selección de *T. troglodytes* con respecto al emplazamiento de sus nidos en las laderas es distinta a la de las currucas tanto en la componente E-O como en la componente N-S (Fig. 1). De todo el gradiente de orientación E-O disponible en las laderas, el chochín utiliza principalmente el comprendido entre los 45° y 135° donde se encuentran el 86% de los nidos. Esta especie no nidifica en el sector entre los 135° y 180° que es el que más abunda en el área junto con el comprendido entre 90° y 135° donde sí se encuentran parte de sus nidos.

Por otra parte, las laderas donde se encuentran los nidos de esta especie tienen una orientación en el gradiente norte-sur que se halla entre los 22° y los 52° de todo ese gradiente lo que significa que se hallan orientadas preferentemente hacia el norte.

Si se tienen en cuenta simultáneamente la componente este-oeste y la componente norte-sur de la orientación de las laderas se deduce que el 58% de los nidos de *T. troglodytes* están emplazados en laderas orientadas al NE y el 42% restante en laderas orientadas al NO. Presumiblemente, esta localización de los nidos sea la más favorable para la especie de cara a conseguir un microhabitat adecuado ya que las laderas orientadas hacia el norte son las que menos cantidad de radiación solar reciben y, por tanto, sufren un menor calentamiento que las demás.

La segregación de los nidos del chochín y de las muestras aleatorias es estadísticamente significativa ($F = 9.01$; $Gl = 4, 91$; $p = 0.01$). Posiblemente, los amplios intervalos de confianza al 95% alrededor del centroide de los nidos de esta especie se deba a que dichos intervalos se muestran muy sensibles a pequeños tamaños de muestra lo que es considerado por CODY (1978) como una desventaja metodológica al utilizar tanto el análisis discriminante como otras técnicas multivariantes.

El nivel de segregación que la estructura del habitat de nidificación de cada especie mantiene con respecto al H_d puede predecirse a partir del cálculo de la distancia entre los centroides de aquéllas y el H_d . Esa distancia se considera como un indicador del grado de semejanza o similitud de las parcelas ocupadas por cada grupo con las características propias del habitat promedio de manera que a medida que la distancia es mayor también es mayor la diferencia entre las características descriptivas de los territorios de las aves y las descriptivas de H_d . Para la obtención de esa medida del nivel de segregación se llevó a cabo un ADE mediante el que se compararon simultáneamente H_s , H_m , H_c , y H_d .

De acuerdo con ese criterio, las especies pueden ordenarse del siguiente modo según la similaridad decreciente que su habitat estructural de nidificación tiene con respecto a H_d : *Sylvia spp* > *T. merula* > *T. troglodytes* (tabla 3). De esta manera, el chochín es la especie que mayor disimilaridad muestra en relación con H_d y H_s el de mayor similitud. La de H_m es intermedia entre H_c y H_s aunque más próxima a la de las currucas que a la del chochín. Por tanto, la escasa diferencia entre la magnitud de la distancia de H_s y H_m a H_d (0.55 y 0.71 respectivamente) nos lleva a pensar que, en general, la idoneidad del área para la nidificación de las currucas y el mirlo es parecida.

DISCUSION

LUGAR DE NIDO Y GRADIENTES DE HABITAT

Considerando el área como un mosaico ambiental en el que las características medidas se distribuyen heterogéneamente, la asociación de tales características con los nidos de las especies puede responder a una utilización de las mismas a manera de grano fino o de grano grueso. Así, la riqueza específica del matorral se halla asociada a los lugares de nidificación de las currucas, mirlo y chochín como si fuera un recurso explotado a manera de grano grueso ya que, de todo el gradiente dis-

ponible, esas especies seleccionan principalmente los lugares con mayor riqueza. No obstante existen diferencias interespecíficas en los patrones de utilización de esa característica.

Si se comparan los patrones de utilización exhibidos por esas especies ninguno difiere entre sí salvo los del mirlo y chochín ($U = 22$, $p = 0.05$ Test de Mann-Whitney) mostrando el primero una asociación más amplia que el segundo con el gradiente de riqueza. Ambas especies representan los extremos de utilización de ese gradiente. Si en relación con la disponibilidad de riqueza en el matorral del área esas dos especies se asocian a la misma a la manera de grano grueso, entre sí exhiben respuestas dispares ya que el mirlo utiliza también algunas parcelas con menos riqueza de matas lo cual no se observa en el chochín que se halla estrictamente asociado al extremo superior del gradiente.

Las currucas, por el contrario, se superponen al mirlo y al chochín (Test de Mann-Whitney: $Z = 0.908$ $p > 0.05$ y $Z = 1.235$ $p > 0.05$ respectivamente) debiéndoselas considerar como más generalistas que aquéllas en su asociación con esta variable ya que puede utilizar lugares idóneos tanto para el mirlo como para el chochín.

Para las currucas y el chochín, especies que nidifican en el matorral, esta característica adquiere un significado funcional especial. Una mayor diversidad específica en la composición de un estrato de vegetación lleva consigo una mayor complejidad estructural de la misma (MARGALEF 1974, HARPER 1977) lo que para ambas especies puede reportar ventajas, entre otras razones, porque así aumenta la probabilidad de encontrar un lugar idóneo para nidificar y establecer el territorio. Por otro lado, la selección de lugares con un sotobosque adecuado de matorral es especialmente relevante para estas especies que son forrajeadoras de matorral (ARMSTRONG 1955, WILLIAMSON 1969, CODY Y WALTER 1976).

Por otra parte, el mirlo muestra una dependencia muy estricta (selección de grano grueso) de las manchas de bosque mixto a diferencia de la respuesta de grano fino puesta de manifiesto por *Sylvia spp* al nidificar en manchas de bosque mixto y de bosque monoespecífico (de encinas, principalmente). Así pues, ninguna de las manchas de vegetación sin estrato arbóreo disponibles en H_d fue utilizada para nidificar por esas especies, lo que implica que existen sitios vacíos.

Esos sitios no son idóneos para el mirlo por carecer de los soportes donde esa especie emplaza el nido. Por el contrario, no tenemos evi-

dencia de por qué las currucas no habían emplazado sus nidos en esas partes de H_d puesto que tales partes disponían de cobertura de matorral.

Aunque esta característica (ARBPÉR) no discrimina los lugares de nido del chochín del H_d , sólo diremos que esa especie mostraba una estricta asociación con el bosque mixto no encontrándose ni en bosque monoespecífico ni en parcelas deforestadas. Esta especificidad por el bosque mixto atribuible al mirlo y al chochín se correlaciona negativamente ($r = -0.45$) con el gradiente norte-sur de orientación de las laderas. Tal correlación se explicaría por la presencia mucho más masiva de *P. pinea* mezclado con *Q. rotundifolia* en las laderas orientadas hacia el norte en las cuales se encuentran la mayor parte de los nidos de esas especies (Fig. 1).

Otro parámetro de la cobertura vegetal del área relacionado con el estrato arbóreo y ante el cual las currucas y el mirlo exhiben respuestas dispares es el que refleja un mayor o menor desarrollo de aquel estrato predicho por el perímetro del tronco de los árboles. Esta variable es la que más contribuye a la discriminación de H_s y H_m respecto a H_d , sobre todo en el caso del mirlo.

A pesar de que la respuesta de las currucas es la más variable, sin embargo está clara su preferencia por aquellas manchas del área con el bosque menos desarrollado (PEPARB); el mirlo, por el contrario, nidificaba en manchas que contenían el bosque más desarrollado (PEGARB). Así pues, los lugares de nidificación de *Sylvia spp* y *T. merula* responden a características heterogéneas en relación con el estrato arbóreo, a saber; a) bosque monoespecífico y mixto, de menor desarrollo que el de otros puntos del área, asociado a las currucas; y b) bosque mixto, de mayor desarrollo en el área, asociado con el mirlo.

La nidificación de las especies en sectores preferidos de orientación de las laderas (*Sylvia spp*: SW, *T. merula*: NW y *T. troglodytes*: NE-NW) tiene consecuencias relacionadas con el microhabitat de los lugares de nido debido a la diferente incidencia de la radiación solar en aquellos sectores. Las currucas, como lo pone de manifiesto la literatura (LACK 1971, CODY y WALTER 1976), estaban en las laderas más calientes y secas (laderas de solana) a diferencia del chochín que estaba en los sitios más húmedos y frescos (laderas de umbría). El mirlo tenía un rango más amplio con respecto a esta variable topográfica aunque se evidencia una preferencia por lugares de umbría.

Esas diferencias hacen sospechar la existencia de una selección activa de habitat de nidificación cuyos factores últimos se expresarían a

través de requerimientos de distinta naturaleza y relacionados con la biología de reproducción de esas especies. Una temperatura o humedad determinadas serían algunos de esos requerimientos.

EURITOPISMO Y ESTENOTOPISMO.

Las aves son estenotópicas en las márgenes de su área de distribución de cría y euritópicas en el centro de la misma (HILDEN 1965). Si en los habitats templados *T. troglodytes* se comporta como especie euritópica (BONGIORNO 1982), al ser muy ubicua y estar en densidades superiores (ARMSTRONG 1955, GARSON 1980) en el ecosistema mediterráneo de Sierra Morena se comporta como especie estenotópica en lo que a selección de lugar de nidificación se refiere. La distribución topográfica antes descrita y la densidad de nidos (5/10 Ha) así lo predicen. Los nidos estaban emplazados en unos sitios que les evitaría el *stress* térmico e hídrico.

Las currucas y el mirlo, por el contrario, se comportan como especies euritópicas. La densidad de nidos es mucho mayor (19/10 Ha y 14/10 Ha, respectivamente) hallándose distribuidos por la mayor parte del área. Las currucas, como grupo de especies congéneres, son más euritópicas que el mirlo.

Existe, por tanto, un gradiente en la distribución topográfica de nidificación: desde el estenotopismo del chochín al euritopismo de las currucas, pasando por el comportamiento mixto del mirlo.

En Resultados relacionábamos la idoneidad del área para la nidificación (o sea, la disponibilidad de lugares potenciales de nido) con la distancia de H_s , H_m y H_c al centroide de H_d . Pues bien, a medida que la distancia a H_d se hace mayor implica una disimilaridad mayor con respecto al habitat promedio disponible, es decir, los lugares de nido de la especie más lejana de H_d responden menos a las características predominantes en el área. De este modo, la idoneidad del área para la nidificación de esa especie es menor que la que tiene para la especie más próxima a H_d .

Esa idoneidad se correlaciona con la condición de especie euritópica o estenotópica de tal manera que la especie más euritópica (*Sylvia spp*) en su nidificación dispone de mayor cantidad de habitat apropiado y la más estenotópica (*T. troglodytes*) dispone de menos cantidad de ese habitat.

Aunque la asociación de las especies estudiadas con partes determinadas del habitat no implica que dichas partes sean activamente seleccionadas, sin embargo puede inferirse, de acuerdo con ROTENBERRY y WIENS (1980) que las aves responden a las variables medidas o al menos a características no medidas que están muy asociados con aquellas variables.

La asociación de las currucas, el mirlo y el chochín con gradientes multivariantes heterogéneos de características del habitat es un factor que contribuye a la organización de aquellas especies dentro de la comunidad de aves en el espacio-habitat de Campo Bajo. Así, el área de cría se repartía entre ellas por efecto de la selección de un lugar de nidificación, hallándose las especies confinadas en subconjuntos del mosaico de vegetación.

La distribución en mosaico o manchas de ocupación preferente reduciría la solapación espacial y, en consecuencia, contribuiría a un alivio de la competencia por seleccionar un lugar donde emplazar el nido. Precisamente las especies con mayor potencial competitivo, *Sylvia spp* y *T. troglodytes*, tanto por la altura de nidificación como por ser forrajeadoras del matorral, son las más segregadas en el espacio. Esa segregación facilitaría su coexistencia en el área.

AGRADECIMIENTOS

De gran utilidad para nosotros han sido las sugerencias formuladas por Carlos M. Herrera, de la Estación Biológica de Doñana, quien se molestó en leer el manuscrito. Queremos agradecer a Carmen Piñeiro y Vicente Castelló su inestimable ayuda en la recolección de datos de campo. Asimismo, reconocer la contribución que de una u otra manera han hecho M.^a José Suso, José Trujillo, Juan Carranza y Pedro Jordano.

VARIABLE	SYLVIA SPP	T. MERULA	T. TROGLODYTES	MUESTREO		
NARB.....	2.92 ±	4.95 ±	4.29	1.95	2.76 ±	2.70
DIGARB.....	19.72 ±	14.79 ±	5.84	13.23	16.90 ±	7.43
DIPARB.....	6.22 ±	5.29 ±	3.03	1.91	5.83 ±	3.51
DIMARB.....	13.20 ±	9.68 ±	3.30	3.48	11.16 ±	4.54
PEGARB.....	1.23 ±	1.32 ±	0.35	0.34	1.24 ±	0.24
PEPARB.....	0.51 ±	0.56 ±	0.29	0.18	0.62 ±	0.25
PEMARB.....	0.87 ±	0.89 ±	0.23	0.31	0.94 ±	0.21
ARBPER.....	1.58 ±	1.90 ±	0.31	0.60	1.43 ±	0.64
SPPBU.....	2.12 ±	2.20 ±	0.70	0.38	1.93 ±	0.74
SPPMAT.....	6.00 ±	5.75 ±	1.12	1.11	5.29 ±	1.24
COBARB.....	9.47 ±	20.52 ±	11.3	20.0	16.74 ±	14.06
DIGABU.....	10.82 ±	10.81 ±	4.64	5.55	12.89 ±	5.99
DIPABU.....	4.13 ±	3.39 ±	2.84	2.49	3.98 ±	2.49
DIMABU.....	7.34 ±	6.62 ±	3.09	4.03	8.04 ±	3.33
COBMAT.....	59.34 ±	48.97 ±	13.80	13.76	50.93 ±	14.83
PENLAD.....	14.86 ±	16.60 ±	6.59	9.44	17.52 ±	6.32
ALNI.....	0.62 ±	2.55 ±	2.10	0.23	-----	-----
OPNS.....	108.27 ±	83.60 ±	61.34	9.92	99.57 ±	54.77
OPEO.....	137.81 ±	120.40 ±	48.18	40.65	124.99 ±	38.75
ALTT.....	568.46 ±	559.75 ±	19.43	25.82	566.25 ±	33.25

Tabla 1.—Media, desviación típica de las especies y muestras aleatorias para cada una de las variables de observación.

	H_d CO	versus	H_s CD	H_d CO	versus	H_m CD	H_d CO	versus	H_c CD
PEPARB.....	0.880		1.727						
DIGABU.....	0.102		0.442	0.085		-1.504			
ARBPER.....	-0.597		-1.330	-1.301		-1.690			
SPPMAT.....	-0.371		-0.557	-0.358		-0.907			-0.834
COBARB.....	0.023		0.210						0.024
COBMAT.....	0.023		-0.390	0.019		-0.131			
PEGARB.....				-2.266		-4.201			
OPNS.....	-0.007		0.740						0.014
OPEO.....									0.015
PENLAD.....	0.076		-0.543						0.292
Autovalor.....		0.29			0.21				0.40
Proporción acumulada de dispersión total....		1.00			1.00				1.00
Correlación canónica.....		0.47			0.42				0.53

Tabla 2.—Resumen de los resultados de los análisis discriminantes efectuados para comparar el habitat de cada especie (H_s , H_m , H_c) con el habitat total disponible (H_d). CO: coeficiente original; CD: coeficiente derivado según la ecuación de Williams. Ver texto para explicación.

**Distancia al
centroide de H_d**

Sylvia spp	(H_s).....	0.553+
T. merula	(H_m).....	0.712++
T. troglodytes	(H_c).....	1.549+++

Tabla 3.—Nivel de significación de la distancia entre el centroide de cada especie y el centroide de H_d . Para este test se ha utilizado la matriz de F del ADE correspondiente. Ver texto para su explicación.

APENDICE I

Relación y descripción de las variables del habitat medidas en las parcelas de los nidos y en las parcelas de las muestras aleatorias.

1. NARB. Número de árboles presentes en las parcelas circulares.
2. DIGARB. La circunferencia cuyo centro es el tronco del soporte real o potencial de los nidos se dividió en cuatro cuadrantes. En cada uno de ellos se midió la distancia que había desde el tronco al árbol más cercano a la altura de 20 cms. del suelo. Esta variable es la mayor de esas cuatro distancias.
3. DIPARB. Es la menor de las cuatro distancias anteriores.
4. DIMARB. Es la media de las distancias mencionadas en (2).
5. PEGARB. Es el perímetro mayor de los cuatro árboles correspondientes cada uno a los cuadrantes mencionados en (2). El perímetro se midió a 20 cms. del suelo.
6. PEPARB. Perímetro menor de los árboles mencionados en (5).
7. PEMARB. Perímetro medio de los árboles mencionados en (5).
8. DIGABU. En cada cuadrante se midió la distancia que había entre el tronco del soporte al arbusto más cercano a la altura de 20 cms. del suelo. Esta variable es la mayor de esas cuatro distancias.
9. DIPABU. Es la menor de las cuatro distancias mencionadas en (8).
10. DIMABU. Es la media de las cuatro distancias mencionadas en (8).
11. ARBPER. Número de especies de árboles perennifolios presentes en las parcelas.
12. SPPABU. Número de especies de arbustos presentes en las parcelas.
13. SPPMAT. Número de especies de matas presentes en las parcelas.
14. ALTIT. Altitud a la que se encontraban los nidos o los puntos al azar.
15. COBARB. Cobertura arbórea presente en las parcelas. Se obtuvo trazando en ellas ocho radios formando entre ellos ángulos de 45° . La cobertura se midió a lo largo de esos radios de 10 m. de longitud.
16. COBMAT. Cobertura de matas presente en las parcelas. Se obtenía de la misma forma que (15).
17. OPNS. Orientación de la pendiente de la ladera donde estaban las parcelas en relación con el eje norte-sur. Ver métodos para la explicación de su cálculo.
18. OPEO. Orientación de la pendiente de la ladera donde estaban las parcelas en relación con el eje este-oeste. Ver métodos para la explicación de su cálculo.
19. PENLAD. Inclinación de la pendiente de la ladera donde se hallaban las parcelas. Se expresaba en grados.
20. ALNI. Altura de los nidos sobre el suelo.

BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, S.H. y SHUGART, H.H. (1974): Habitat selection of breeding birds in an east Tennessee deciduous forest. *Ecology* 55: 828-837.
- ARMSTRONG, E.A. (1955): *The wren*. London: Collins.
- BLONDEL, J. (1965): Etude des populations d'oiseaux dans une garrigue méditerranéenne: description du milieu, de la méthode de travail et exposé des premiers résultats obtenus à la période de reproduction. *La Terre et la Vie*: 311-341.
- BONGIORNO, S.F. (1982): Land use and Summer birds populations in northwestern Galicia, Spain. *Ibis* 124 (1): 1-20.
- CARNES, B.A. y SLADE, N.A. (1982): Some comments on niche analysis in canonical space: *Ecology* 63 (4): 888-893.
- CODY, M.L. (1968): On the methods of resource division in grassland bird communities. *American Naturalist* 102: 107-147.
- y WALTER, H. (1976): Habitat selection and interspecific interactions among mediterranean sylviid warblers. *Oikos* 27: 210-238.
- (1978): Habitat selection and interspecific territoriality among the sylviid warblers of England and Sweden. *Ecological Monographs* 48 (4): 351-396.
- DIXON, W.J. (1981). (Ed.): *BMDP Statistical Software*. University of California Press, Berkeley, USA. 792 pp.
- EMBERGUER, L., GAUSSEN, H., KASAS, M. y DE PHILIPPIS. (1963): *Carte bioclimatique de la zona méditerranéenne*. Unesco, Fao, Paris y Roma.
- FERRY, C. y FROCHOT, B. (1970): L'avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pédonculés en Bourgogne: étude de deux successions écologiques. *Terre et Vie* 24: 153-250.
- GARSON, P.J. (1980): The breeding ecology of the wren in Britain. *Bird study* 27: 63-72.
- GOLDSMITH, F.B. y HARRISON, C.M. (1976): Description and analysis of vegetation. pp. 85-155. En *Methods in plant ecology*. Edited by S.B. Chapman. Blackwell scientific publications.
- HARPER, J.L. (1977): *Population biology of plants*. Academic Press. 892 pp.
- HERRERA, C.M. (1980): Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de Passeriformes en el sur de España. *Doñana. Acta Vertebrata*. Vol. 7. n.º 4: 340 pp.
- HILDEN, O. (1965): Habitat selection in birds. A review. *Ann. Zool. Fenn.* 2: 53-75.
- JAMES, F.C. (1971): Ordinations of habitats relationships among breeding birds. *Wilson Bull* 83 (3): 215-236.
- y WAMER, N.O. (1982): Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. *Ecology* 63 (1): 159-171.
- JAMES, F.C. y SHUGART Jr., H.H. (1970): A quantitative method of habitat description. *Audubon Field Notes* 24: 727-736.
- LACK, D. (1971): *Ecological Isolation in birds*. Harvard University Press. Cambridge.
- MACKENZIE, D.I. y SEALY, S.G. (1981): Nest site selection in eastern and western kingbirds: a multivariate approach. *The Condor* 83 (4): 310-321.

- SEALY, S.G. y SUTHERLAND, G.D. (1982): Nest-site characteristics of the avian community in dune ridge forest, Delta Marsh, Manitoba: a multivariate analysis. *Can. J. Zool* 60 (9): 2.212-2.223.
- MARGALEF, R. (1974): *Ecología*. Ed. Omega. Barcelona.
- MCNAUGHTON, S.J. y WOLF, L.L. (1984): *Ecología General*. Ediciones Omega, S.A. Barcelona, 713 pp.
- MONTERO, J.L. y GONZALEZ, J.L. (1974): *Diagramas Bioclimáticos*. I.C.O.N.A. Madrid.
- NOON, B.R. (1981): The distribution of an avian guild along a temperate elevational gradient: the importance and expression of competition. *Ecological Monographs* 51 (1): 105-124.
- PRODON, R. y J-D. LEBRETON. (1981): Breeding avifauna of a mediterranean succession: the holm oak and oak series in the eastern Pyrenees. 1. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos* 37: 21-38.
- ROTEBERRY, J.T. y J.A. WIENS. (1980): Habitat structure, patchiness and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology* 61 (5): 1.228-1.251.
- ROTH, R.R. (1976): Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* 57 (4): 773-782.
- SMITH, K.G. (1977): Distribution of summer birds along a forests moisture gradient in an ozark watershed. *Ecology* 58: 810-819.
- TITUS, K. y MOSHER, J.A. (1981): Nest-site habitat selected by Woodland hawks in the Central Appalachians, USA. *Auk* 98 (2): 270-281.
- TORRES, J.A. (1981): *Estructura, composición y dinámica temporal de una comunidad mediterránea de Passeriformes en Sierra Morena Central*. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba.
- WHITMORE, R.C. (1975): Habitat ordination of passerine birds of the Virgin River Valley, Southwestern Utah: *Wilson Bull* 87: 65-74.
- (1977): Habitat partitioning in a community of passerine birds. *Wilson Bull* 89: 253-265.
- WILLIAMS, B.K. (1983): Some observations on the use of discriminant analysis in ecology. *Ecology* 64 (5): 1.283-1.292.
- WILLIAMSON, K. (1969): Habitat preference of the wren on english farmland. *Bird Study* 16: 53-59.