

Influencia de las condiciones ambientales sobre la organización de la comunidad de aves invernante en un bosque subalpino mediterráneo

LUIS M. CARRASCAL

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

*U.E.I. Vertebrados. Museo Nacional de Ciencias Naturales. C.S.I.C.
J. Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid. España*

INTRODUCCIÓN

La influencia de las condiciones físicas ambientales adversas sobre la composición y estructura de comunidades de aves, ha sido un tema poco tratado (sequía: IMMELMANN 1973, CODY 1981, SMITH 1982a, etc.; adversidad meteorológica invernal: HOPE JONES 1966, KRICHER 1975, YAHNER 1981, etc.). A estos períodos adversos se asocian situaciones de una mayor escasez o menor disponibilidad de alimento, lo cual ha sido considerado de gran importancia en la organización de ornitocenosis en medios de gran variabilidad ambiental (p. ej. WIENS 1977). Acompañando a estos cambios en la estructura de las comunidades se dan desplazamientos en el uso del espacio por parte de cada especie que traen consigo disminuciones en el solapamiento interespecífico en los períodos de adversidad (véase GRUBB 1975, 1977, 1978, SMITH *et al.* 1978 y ALATALO 1982a entre otros), de acuerdo con la hipótesis de SVARDSON (1949) sobre competencia interespecífica.

Teniendo en cuenta la importancia del invierno como regulador del tamaño de las poblaciones de aves (LACK 1966, FRETWELL 1972, SLAGSVOLD

1975), este trabajo abordará el estudio de la influencia de las tormentas de nieve sobre la avifauna invernante en un bosque subalpino mediterráneo, abarcando el problema desde la perspectiva de la composición y estructura de la comunidad y el uso del espacio y relaciones interespecíficas entre sus componentes. Teniendo en cuenta estos aspectos, este artículo tratará de contestar a las siguientes cuestiones:

- ¿qué variables contribuyen a explicar la magnitud de los cambios observados en los efectivos de las especies?
- tras realizar una aproximación analítica al conocimiento de las estrategias del uso del espacio (véase HOLMES *et al.* 1979 por ejemplo), ¿qué estrategias y qué gremios (ROOT 1967) de especies se ven más afectados por las condiciones ambientales adversas?
- ¿cómo afecta la severidad ambiental el uso del espacio de las especies constantes en la comunidad?
- ¿en qué sentido se producen los cambios en la “amplitud de nicho” y solapamiento interespecífico?
- ¿qué porciones del espacio proporcionado por el medio —“estados de recurso” según HERRERA (1980)— son las principales responsables de los cambios observados en la ornitocenosis?

MATERIAL Y METODOS

Area y épocas de estudio

Se ha estudiado un bosque subalpino de *Pinus sylvestris* situado en la vertiente septentrional de la Sierra de Guadarrama, en las cercanías del monte Siete Picos, a una altura de 1.750 m s.n.m. (40° 40' N y 4° 8' W). Los pinares se extienden en esta sierra ocupando una gran banda de alturas que va desde los 2.000 a los 1.100 m s.n.m.

El pinar, sometido a explotación forestal (entresaca de árboles de gran porte), está constituido por pinos de más de 150 años. La altura media del arbolado es de 18 m, siendo la densidad de unos 200 pinos/ha (árboles de más de 4 m de altura), la cobertura del estrato arbustivo (vegetación de más de 0,5 m y menos de 2 m de altura) un 5 %, y la del herbáceo un 10 % (datos obtenidos mediante conteos aproximados en 25 puntos repartidos por el área de muestreo).

La toma de datos se realizó en diciembre de 1982 y enero y febrero de 1983. A lo largo de este período se han distinguido dos situaciones ambientales (H y NH) cuyas características se resumen a continuación. Temperatura media de muestreo: —0,5° C en H y 6,5° C en NH; cobertura de nieve en el suelo: 100 % en H y 33 % en NH; hielo en los pinos (follaje): sí en H y nada en NH. Hay que destacar que la cobertura de

hielo en H afectó, casi exclusivamente, a las porciones más distales de la copa de los pinos (acículas, ramitas periféricas y piñas). Sin embargo, los troncos y las ramas gruesas se vieron afectados en pequeña medida.

Métodos de muestreo

Con el propósito de obtener las densidades de las especies presentes en el pinar en ambas épocas de estudio, se aplicó el método del taxiado (TELLERÍA 1978) con bandas de 25 m a cada lado del trayecto. Se diferenciaron unidades de muestreo de un kilómetro de recorrido (equivalente a 5 ha de superficie) con el fin de aplicar el análisis estadístico a los datos obtenidos. La componente de variación intermuestras, debida a la diferente estructura de la vegetación, se redujo restringiendo el área de muestreo a un trayecto de 2,5 km de longitud, dentro de una zona de bosque considerada *a priori* uniforme.

El uso del espacio por parte de cada especie se muestreó a intervalos de 30 segundos, anotando para cada ave en observación un máximo de 6 muestras (no más de 3 en un mismo árbol) (véase CARRASCAL 1984a y referencias allí dadas para un análisis de las ventajas de este sistema de toma de datos). El espacio proporcionado por el bosque se compartimentó en 7 sustratos (suelo, arbustos, tronco, ramas de más de un cm de diámetro, ramas sin acículas de menos de un cm de diámetro, acículas y piñas) y 5 alturas dentro del pino (a intervalos de 4 m).

Análisis de datos

Los parámetros empleados en el análisis de la comunidad han sido los siguientes:

- Densidad (D): aves/10 ha.
- Riqueza: número de especies en 50 ha (S_{50}). Obtenido mediante las curvas de rarefacción (JAMES y RATHBUN 1981), comparada estadísticamente mediante el test de pendientes de rectas de regresión (SOKAL y ROHLF 1979).
- Equitabilidad: $J = ((1/\sum p_i^2) - 1) / (\exp H' - 1)$ (ALATALO y ALATALO 1980), donde p_i es la proporción de la especie i en la comunidad y $\exp H'$ el antilogaritmo de la diversidad.
- Diversidad: $H' = -\sum p_i \times \ln p_i$
- Tasa de mantenimiento metabólico: $EMR = \sum 4,969 \times W_i^{0,51} \times D_i$ donde W_i y D_i son el peso y la densidad de la especie i respectivamente. Viene expresada en kcal/10 ha/día (KENDEIGH *et al.* 1977). Los pesos utilizados son los aportados por BLONDEL (1969) y JARVINEN y VAISANEN (1977).

Las curvas de dominancia se han construido a partir de las tasas de mantenimiento metabólico (secuencia de especies por orden de abundancia —abscisas— frente a logaritmo del tanto por uno del EMR de cada especie dentro de la comunidad [$\sum EMR_i$] —ordenadas—).

La amplitud de nicho se ha medido mediante el antilogaritmo de la diversidad de empleo de los sustratos o las alturas.

El solapamiento interespecífico en el uso de sustratos y alturas, y las afinidades entre subcomunidades, se han calculado mediante el índice

$$FT = \sum (p_i \times q_i)^{1/2} \text{ (SMITH 1982b)}$$

donde p_i y q_i son las proporciones de las especies p y q en el sustrato o altura i (o, en el caso de las subcomunidades, p_i y q_i son las proporciones de las subcomunidades p y q en la especie i).

En el análisis del uso del espacio por todas las especies se han obtenido las subcomunidades que utilizan cada sustrato o altura, siguiendo el procedimiento utilizado por NILSSON y ALERSTAM (1976) y EMLEN (1981) entre otros. Este tratamiento tiene en cuenta el porcentaje de cada especie dentro de la comunidad y su proporción de uso de cada recurso (sustrato o altura).

En el estudio de los datos del uso del espacio por parte de cada especie se ha utilizado el análisis factorial y el método de rotación factorial Varimax (BHATTACHARYYA 1981 y CALVO 1982) mediante los programas ANFACT y VARIMAX (Luis M. Carrascal, inédito). Tan sólo se han considerado aquellas componentes con autovalores ≥ 1 . Acompañando a estas técnicas multivariantes se han empleado tests estadísticos que se citan, en su momento, en el texto (SOKAL y ROHLF 1979, CALVO 1982).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Composición y estructura de la comunidad

La composición porcentual de la comunidad en ambas situaciones ambientales es muy diferente (test de la G , $P < 0,001$). Así, al helarse el pinar disminuyen significativamente las densidades de *Regulus regulus*, *Parus ater*, *Fringilla coelebs*, *Carduelis spinus*, *Serinus citrinella* y *Loxia curvirostra* (test de la U de MANN-WHITNEY, $p < 0,05$ en los 6 tests efectuados) (véase Cuadro 1).

En H la ornitocenosis muestra un reparto menos uniforme de los efectivos de las especies que en NH, como puede comprobarse al analizar la pendiente de las curvas de dominancia (véase Figura 1). Esto es, en las situaciones ambientales más severas aumenta la dominancia en la comunidad, como consecuencia de existir pocas especies pero con altas proporciones.

En H se produce un fuerte descenso de la densidad global y riqueza de la comunidad (test de la U , $p < 0,001$ en los dos parámetros). La equitabilidad es, así mismo, menor en H que en NH. La diversidad disminuye considerablemente en H siguiendo la tendencia apuntada por los parámetros anteriores (test de HUTCHESON —HUTCHESON 1970—, $p < 0,001$). La tasa de mantenimiento metabólico disminuye también en H, con lo cual se puede afirmar que el medio es menos productivo para las aves en la situación ambiental más adversa, ya

Cuadro 1

Composición de la comunidad en condiciones invernales normales (NH) y durante los temporales fríos (H). Para cada especie se da su densidad (D: aves/10 ha) y porcentaje (%) en cada situación ambiental. +: presente pero muy escasa. *: especies constantes.

Composition of the wintering bird community during snowstorms (H) and in normal situations (NH). D: density in birds/10 ha. %: percentage of each species in the community. +: present but very scarce. *: constant species.

		D		%	
		H	NH	H	NH
<i>Picus viridis</i>		—	+	—	+
* <i>Dendrocopos major</i>	DM	0,7	0,9	8,2	4,7
<i>Turdus merula</i>	TM	—	0,1	—	0,4
<i>Turdus viscivorus</i>	TV	—	0,3	—	1,5
<i>Regulus regulus</i>	RR	—	1,5	—	8,4
* <i>Parus cristatus</i>	PC	2,8	2,9	33,0	16,1
<i>Parus ater</i>	PA	+	3,1	+	16,8
* <i>Certhia brachydactyla</i>	CB	0,7	1,6	8,2	8,8
* <i>Sitta europaea</i>	SE	4,1	3,5	48,5	19,0
<i>Fringilla coelebs</i>	FC	—	0,7	—	3,7
<i>Fringilla montifringilla</i>		—	0,1	—	0,4
<i>Carduelis carduelis</i>		—	+	—	+
<i>Carduelis spinus</i>	CS	—	0,9	—	5,1
<i>Serinus citrinella</i>	SC	—	1,3	—	6,9
* <i>Loxia curvirostra</i>	LC	0,2	1,5	2,1	8,4

que extraen menos energía de éste. Respecto al peso medio de las aves en la comunidad en ambos períodos de muestreo, no se ha encontrado una diferencia significativa (test de la t con datos transformados mediante la función $x' = \sqrt{x}$, $p > 0,1$) (consúltese el Cuadro 2 para los valores de estos parámetros).

Los resultados aquí presentados concuerdan con los aportados por otros autores respecto al papel desempeñado por las condiciones ambientales en la determinación de la densidad, riqueza y diversidad de las ornitocenosis durante el invierno, en el sentido de que a mayor adversidad menor densidad, riqueza y diversidad (nivel biogeográfico: TRAMER 1974, CYBULIN 1977, SANTOS y TELLERÍA en prensa; nivel local: SHIELDS y GRUBB 1974, KRICHER 1975, YAHNER 1981, GRABER y GRABER 1983, TELLERÍA 1983, etc.).

Aunque es muy posible que los temporales fríos intervengan aumentando la mortalidad invernal en estas aves, el hecho de que el bosque estudiado esté situado en el extremo superior de un gradiente altitudinal forestal, plantea la posibilidad de que las aves puedan reducir, mediante desplazamientos altitudi-

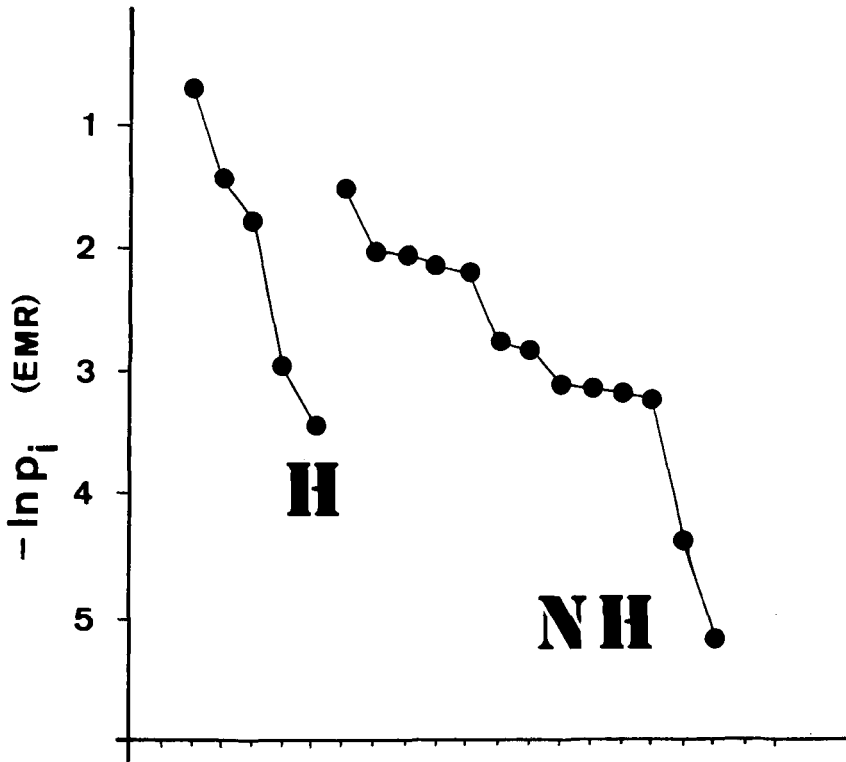


Fig. 1. Curvas de dominancia-diversidad basadas en las tasas de mantenimiento metabólico de las especies (EMR). En abscisas secuencia de especies por orden de abundancia.

Dominance-diversity curves based on existence metabolism rate (EMR). The different points represent the relative importance of species on a logarithmic scale (ordinate) plotted in a sequence of decreasing abundance (abscissa).

dinales, la influencia de la adversidad meteorológica sobre la mortalidad. Esto es, superarían el estrés ambiental impuesto por las tormentas, descendiendo en altitud hacia otras porciones del bosque con condiciones menos desfavorables. Esto lo pueden conseguir, normalmente, con desplazamientos de pocos kilómetros. En este sentido, los movimientos altitudinales en estos bosques subalpinos mediterráneos, deben reducir la importancia de la severidad de las condiciones físicas ambientales, en relación con la disponibilidad trófica del medio (LACK 1966, FRETWELL 1972), en el tamaño de las poblaciones de las aves invernantes.

GATES (1969) sugiere una relación inversa entre tamaño de los organismos

Cuadro 2

Parámetros de la comunidad en las dos situaciones ambientales analizadas. ha: superficie muestreada en ha. N: aves censadas. D: densidad (aves/10 ha). S_{50} : especies en 50 ha. J: equitabilidad. H': diversidad. w: peso medio de las aves en la comunidad (en gramos). EMR: tasa de mantenimiento metabólico (kcal/10 ha/día). FT_s : solapamiento medio en el uso de sustratos (dentro de las especies constantes). FT_h : solapamiento medio en el uso de las alturas del pino.

Parameters of the community in the two weather situations analyzed (NH, normal weather conditions, low snow cover; H, extreme cold weather with high snow cover). ha: hectares censused. N: number of individual birds censused. D: density (birds/10 ha). S_{50} : species in 50 ha. J: evenness. H': diversity. w: mean weight of an individual bird in the community (in g). EMR: existence metabolic rate (kcal/10 ha/day). FT_s : mean overlap in the use of substrates among constant species (see Table 1). FT_h : idem for tree heights.

	H	NH
ha	115	150
N	97	275
D	8,4	18,3
S_{50}	3,9	9,3
J	0,76	0,85
H'	1,21	2,24
w	24,0	21,5
EMR	187,6	366,9
FT_s	40,2	53,6
FT_h	47,5	71,0

homeotermos y su susceptibilidad al estrés térmico cuando la temperatura ambiente se encuentra por debajo del valor crítico inferior (25°C según HELMS 1968). Teniendo en cuenta esta relación, habría que esperar que las aves de menor tamaño fuesen aquellas que más se vieran afectadas por los temporales fríos y, por lo tanto, aquellas que en mayor medida redujeran sus efectivos en H. Para comprobar este hecho se han correlacionado los cambios de densidad relativos, en H respecto a NH ($[D_{nh} - D_h]/D_{nh}$, donde D_{nh} y D_h son las densidades de la especie en los períodos NH y H respectivamente), con los pesos corporales de las aves, habiéndose encontrado una correlación no significativa entre ambas variables ($r=0,079$, $n=12$, $p>0,1$, prueba de una cola; correlación efectuada con las especies para las cuales se han obtenido datos del uso del espacio). Esta falta de asociación entre tamaño corporal y cuantía de descendos de

Cuadro 3

Uso porcentual del espacio (sustratos y alturas) por las especies en ambas situaciones ambientales. Sustratos: suelo (S), arbustos (U), tronco (T), ramas de más de 1 cm de diámetro (B), ramas de menos de 1 cm de diámetro (Tw), acículas (N) y piñas (C). Alturas: 0-4 m (I), 4-8 m (MI), 8-12 m (MM), 12-16 m (MS) y más de 16 m (Sup). n: número de muestras.

Percentage use of substrates and heights in the two weather situations analyzed. Substrates: ground (S), bushes (U), trunk (T), thick branches (> 1 cm in Ø, B) twigs (<1 cm in Ø, Tw), needles (N) and pine-cones (C). Heights: 0-4 m (I), 4-8 m (MI), 8-12 m (MM), 12-16 m (MS) and more than 16 m (Sup). n: number of records (at 30-s intervals). For the other symbols refer Table 1.

	S	U	T	B	Tw	N	C	I	MI	MM	MS	Sup	n
DM H	0	0	96	4	0	0	0	0	4	4	42	50	26
DM NH	0	0	56	42	0	0	2	2	5	28	30	34	96
TM NH	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10
TV NH	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10
RR NH	0	0	0	5	25	70	0	0	35	25	40	0	20
PC H	2	0	2	33	55	7	0	3	33	46	10	9	82
PC NH	10	0	1	40	46	3	0	3	18	41	24	14	115
PA NH	2	0	2	6	21	68	0	0	2	20	28	50	47
CB H	0	0	93	7	0	0	0	80	16	4	0	0	55
CB NH	1	0	72	24	3	0	0	40	28	23	4	5	76
SE H	1	0	80	15	3	1	0	70	17	5	8	0	208
SE NH	5	0	46	44	4	1	0	26	18	40	12	5	167
FC NH	12	0	0	75	13	0	0	0	0	0	86	14	16
CS NH	0	8	0	42	33	17	0	0	9	46	18	27	12
SC NH	79	0	0	21	0	0	0	0	0	33	0	67	29
LC H	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	51	49	45
LC NH	3	0	0	3	1	0	93	0	0	0	15	85	70

densidad, puede venir determinada por la escasa diferencia entre las temperaturas en H y NH, o porque en las dos situaciones ambientales analizadas no se dan temperaturas extremadamente bajas, como son las que se aportan en otros estudios (p. ej. YAHNER 1981, ALATALO 1982a). Además este hecho concuerda con la inexistencia de diferencia significativa entre el peso medio de las aves en H y NH.

Uso del espacio por las especies

En el Cuadro 3 puede verse el uso del espacio (sustratos y alturas) por parte de cada especie en las dos situaciones de estudio. Tras haber realizado el análisis factorial con estos datos se han encontrado tres factores que en conjunto

Cuadro 4

Correlaciones de las variables utilizadas en el análisis factorial con los factores. Para las siglas véase el Cuadro 3. Sólo se han indicado las correlaciones significativas ($p \leq 0,05$). $\% \sigma^2$: varianza explicada en %.

Correlations between the variables used in the factor analysis and the factors. Only significant correlations ($p \leq 0,05$) are shown. For symbols see Table 3. $\% \sigma^2$: variance explained (in %). Autovalor: eigenvalue.

	F1	F2	F3
S	-0,937		
U			0,766
T			-0,525
B	0,701		
Tw			0,536
N			0,624
C		0,888	
I			-0,552
MI	0,595	-0,644	
MM	0,493	-0,614	
MS	0,686		
Sup		0,548	0,532
Autovalor/Eigenvalue	3.105	2,862	2,493
$\% \sigma^2$	25,871	23,854	20,776
$\Sigma \% \sigma^2$	25,871	49,725	70,501

explican el 70,5 % de la varianza (véase el Cuadro 4 para las correlaciones de los factores con las variables). El primero de ellos determina dos estrategias bien diferenciadas del uso del espacio: empleo del suelo frente al del árbol (a través de sus porciones más generalistas —ramas y alturas medias del pino—). El segundo factor está fuertemente relacionado con la utilización de las piñas como recurso alimenticio; no obstante, y debido a su situación en las porciones altas del árbol, también aparece asociada una componente de segregación en alturas. El tercer factor separa a las aves según su posición en el eje horizontal del pino, de modo que las diferencia según el uso de las porciones externas o internas de la copa. Al igual que en el segundo factor aparece asociada una componente altura del árbol, de manera que la utilización de las acículas y ramitas aparece relacionada con la de las partes más altas del pino, y la del tronco con la de las más bajas. El empleo de los arbustos está asociado al del uso del follaje de los árboles (acículas y ramitas), denotando los similares requerimientos para su utilización.

Las tres componentes obtenidas determinan cuatro estrategias de uso del

espacio bien diferenciadas, a las cuales se asocian otros tantos gremios de especies: explotación del suelo (*Turdus merula*, *T. viscivorus*, *Serinus citrinella*), piñas (*Loxia curvirostra*), porciones centrales del pino (*Dendrocopos major*, *C. brachydactyla*, *Sitta europaea*) y follaje (porciones externas de las copas y arbustos; *R. regulus*, *P. cristatus*, *P. ater*, *F. coelebs* y *C. spinus*) (véase Figura 2). De estos cuatro gremios, el que utiliza las porciones centrales del pino mantiene su composición y densidad en H, mientras que el relacionado con el suelo desaparece, y los que emplean las piñas y las porciones externas del pino disminuyen considerablemente su densidad, reduciendo este último su composición a una especie (*P. cristatus*) (véanse Figuras 2 y 3).

Con el fin de conocer si existe relación entre cambios en los efectivos de las especies y el uso del espacio, como parece apuntar la Figura 3, se ha realizado un análisis de correlación múltiple entre los descensos porcentuales de densidad (en H respecto a NH) y la situación de las especies en las componentes de utilización de sustratos y alturas. Tras considerar todas las combinaciones posibles de factores, se ha encontrado que las componentes primera (uso del suelo frente al árbol) y tercera (situación en el eje horizontal y vertical del pino) explican el 51,0 % de los cambios relativos de densidad observados ($R^2=0,510$, $n=12$, 3 variables, $p<0,05$). Esto es, cuanto mayor sea la intensidad de uso del suelo y de las partes externas de los pinos, mayores serán los descensos de densidad que muestran las especies en las situaciones de temporales fríos invernales.

Cambios en el uso del espacio en las especies constantes

Si se atiende a las cinco especies constantes, *D. major*, *P. cristatus*, *C. brachydactyla* y *S. europaea* cambian considerablemente su uso de sustratos (test de la G, $p\leq 0,05$ en las cuatro pruebas), mientras que *L. curvirostra* no muestra desplazamientos significativos (test de la G, $p>0,1$) entre ambas situaciones ambientales. Sin embargo, respecto a las alturas de empleo del pino se dan cambios significativos en todas las especies (test de la G, $p<0,05$ en los cinco tests). Puntualizando más estos cambios puede decirse que *D. major*, *C. brachydactyla* y *S. europaea* se concentran en el tronco abandonando las ramas en H. *P. cristatus* y *S. europaea* pasan a utilizar en mayor medida el suelo en NH. *D. major* desciende la altura de búsqueda de alimento en el árbol, pasando a emplear más intensamente la porción central de éste, en NH. *S. europaea* y *C. brachydactyla* por el contrario descienden a la parte inferior del pino abandonando la mitad de

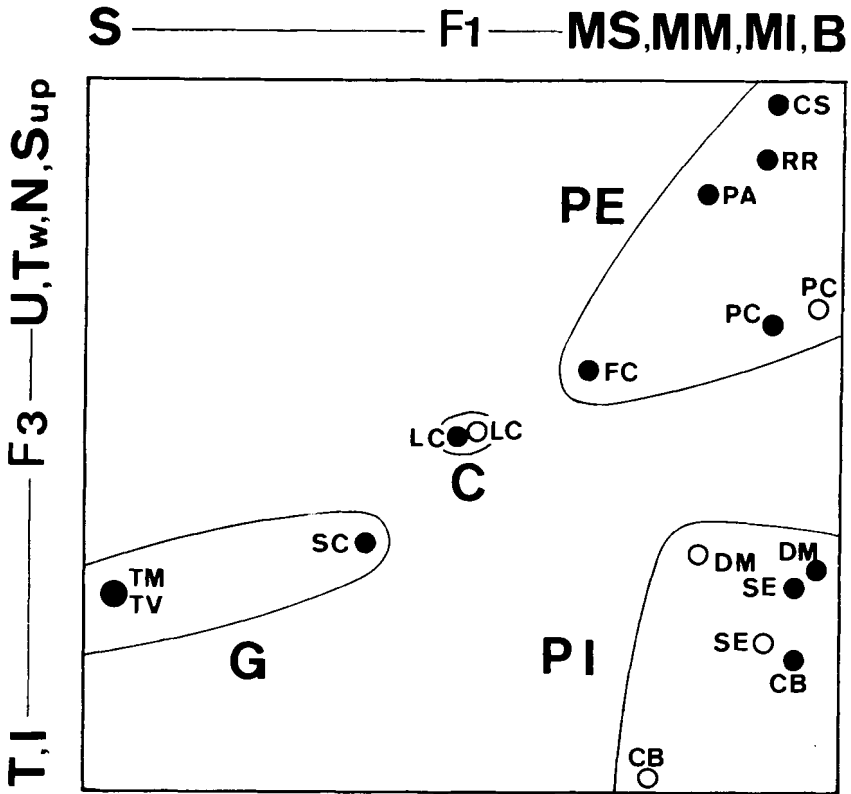


Fig. 2. Situación de las especies en el plano definido por los factores 1 y 3 del Cuadro 4. Véanse los símbolos en los Cuadros 1 y 3. Círculos negros: especies en NH. Círculos blancos: especies en H. G: gremio explotador del suelo; C: gremio explotador de las piñas; PI: gremio explotador de las porciones centrales del pino; PE: gremio explotador del follaje.

Situation of the species on the plane spanned by factors 1 and 3 in the Table 4. For symbols see Table 1 and 3. Black circles: species in NH. Open circles: species in H. G: ground searchers; C: cone-seeds eater; PI: trunk and thick branches searchers; PE: foliage gleaners.

éste en H. Otro tanto ocurre con *P. cristatus* que pasa a utilizar la mitad inferior, desplazándose de la mitad superior del pino en H (todos estos cambios son significativos a $p < 0,05$; test de la t para la igualdad de dos proporciones observadas en series independientes; 17 pruebas estadísticas).

En general puede decirse que al descender la temperatura y helarse el bosque, las especies se desplazan hacia porciones más centrales (ramas gruesas y tronco) y bajas del pino, abandonando el suelo. Estos cambios concuerdan con

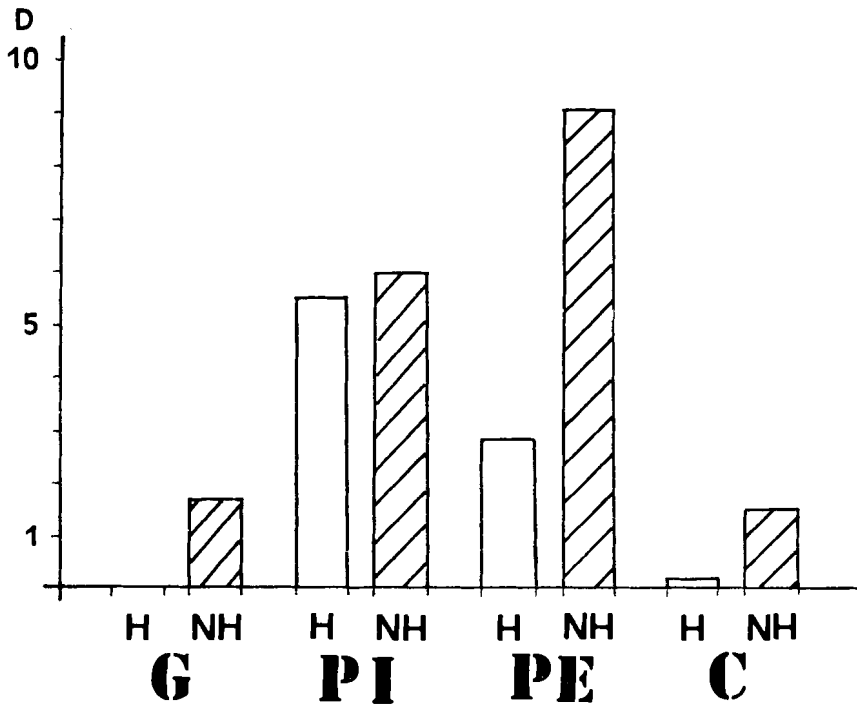


Fig. 3. Densidad (D) de los grupos de especies definidos en la Figura 2 en H y NH. Ver la Figura 2 para las siglas.

Density (D) of groups of species defined in Figure 2 in H and NH. For symbols refer to Figure 2.

los resultados obtenidos por otros autores (véase GRUBB 1975 y ALATALO 1982a entre los trabajos más destacados).

*"Amplitud de nicho" y solapamiento interespecífico
en las especies constantes*

D. major, *C. brachydactyla* y *S. europaea* descienden la amplitud de uso de sustratos en H (test de la diversidad de HUTCHESON, $p < 0,001$ en las tres pruebas), aunque *P. cristatus* y *L. curvirostra* no muestran ningún cambio significativo en este parámetro ($p > 0,05$). Respecto a la distribución en alturas la amplitud desciende en *C. brachydactyla* y *S. europaea* ($p < 0,001$), aumenta en

L. curvirostra ($p < 0,001$), y no varía significativamente en *D. major* y *P. cristatus* ($p > 0,1$) en H (véase el Cuadro 5 para las amplitudes de las especies en ambos períodos de muestreo).

Acompañando a los desplazamientos en el uso del espacio se producen cambios en el solapamiento interespecífico. Así se observa que el solapamiento en el uso de sustratos desciende en H, siendo este descenso significativo (test de WILCOXON, $p < 0,025$). Otro tanto se obtiene al analizar el solapamiento en el uso de las alturas del pino (test de WILCOXON, $p < 0,01$). Dicho de otro modo, cuando se producen los temporales fríos disminuye la afinidad entre las especies en el empleo de las alturas del árbol y sustratos. Esto está de acuerdo con el descenso generalizado de la amplitud antes indicado (solapamientos medios en Cuadro 2).

Estos resultados concuerdan con los aportados por numerosos autores, en el sentido de que cuando disminuye la disponibilidad del alimento en el medio, desciende la amplitud del uso del espacio y el solapamiento interespecífico (p. ej. GIBB 1954, NEWTON 1967, MORSE 1967, BAKER y BAKER 1973, FEINSINGER 1976, HERRERA 1978, SMITH *et al.* 1978 y referencias allí dadas, ALATALO 1980, WAGNER 1981, ALATALO 1982a y c, etc.). Aunque estos hechos concuerdan con las hipótesis de competencia interespecífica de SVARDSON (1949), MORSE (1967), etc., esto no quiere decir que los descensos de solapamiento estén relacionados con fenómenos competitivos (SMITH *et al.* 1978). Si se tienen en cuenta los datos aportados en este trabajo, parece muy inverosímil que la competencia interespecífica sea la causa determinante del descenso de solapamiento y amplitud en H, habida cuenta de que varias especies, dentro de las constantes, deben estar competitivamente muy poco relacionadas entre sí, si es que lo están en alguna medida (p. ej. *L. curvirostra* y *S. europaea*, *D. major* y *P. cristatus*, *D. major* y *C. brachydactyla*, etc.). Por este motivo parece más plausible que las disminuciones en amplitud y solapamiento vengán causadas por el hecho de que cada especie se relega, dentro de los sustratos y alturas menos afectados por las condiciones ambientales adversas, a aquellos recursos que utilizan más eficientemente.

En NH el solapamiento entre las especies constantes en el uso de los sustratos del pino (tronco, ramas, ramitas, acículas y piñas) está muy relacionado con el que se produce en alturas ($r = 0,722$, $n = 10$, $p < 0,05$), de modo que a mayor similitud en el empleo de sustratos, mayor semejanza en el uso de alturas. Este hecho pone de manifiesto la gran dependencia existente entre estas dos dimensiones como consecuencia de las características estructurales del pino, y está en consonancia con los resultados del análisis factorial (fuerte asociación

Cuadro 5

Amplitudes de uso de sustratos (S) y alturas (A) por las especies constantes en ambas situaciones ambientales. Véase el Cuadro 1 para las demás siglas.

Niche width (exp H') in the use of substrates (S) and heights (A) in constant species during the two weather situations analyzed. See Table 1 for the other symbols.

	S		A	
	H	NH	H	NH
<i>Dendrocopos major</i>	1,18	2,16	2,61	3,22
<i>Parus cristatus</i>	2,91	2,99	3,52	4,04
<i>Certhia brachydactyla</i>	1,30	2,07	1,81	3,83
<i>Sitta europaea</i>	1,92	2,92	2,45	4,16
<i>Loxia curvirostra</i>	1,00	1,40	2,00	1,52

entre sustratos y alturas del árbol mostrada por los factores segundo y tercero). Esto concuerda con las ideas aportadas por otros autores (p. ej. HOLMES *et al.* 1978, ALATALO 1982b, CARRASCAL 1984b), y pone de manifiesto la ausencia de complementariedad (LEVINS 1968, CODY 1974, SCHOENER 1974, PIANKA 1976, etc.) entre estos ejes del nicho. Sin embargo, en H no existe relación entre el solapamiento en estas dos dimensiones ($r=0,061$, $n=10$, $p>0,1$). Esta falta de "relaciones suplementarias" (CODY 1974) entre sustratos y alturas del pino en el período de máxima adversidad meteorológica, puede deberse a que las aves, en H, se relegan, dentro del espectro de sustratos que más eficientemente explotan, a la utilización de aquellas alturas en las cuales estos se vean menos afectados por la severidad ambiental. Esto es, en H las aves explotan los sustratos del árbol dentro de un rango más limitado de alturas. Esto concuerda con el descenso generalizado de amplitud de uso de alturas aportado más arriba (la excepción planteada por *L. curvirostra*, se debe a que al helarse la parte superior de los pinos —en donde hay más piñas—, la especie se desplaza a alturas inferiores con el fin de utilizar piñas menos afectadas por el hielo).

Uso del espacio por toda la comunidad

En el Cuadro 6 se muestran los parámetros de las subcomunidades relacionadas con los sustratos. En H la explotación recae fundamentalmente en el tronco, disminuyendo drásticamente el empleo de las piñas, acículas y suelo. La diversidad global de uso de sustratos por toda la ornitocenosis es menor en H. La cons-

Cuadro 6

Uso porcentual de los sustratos por todas las especies en ambas situaciones ambientales. H'_i : diversidad de empleo de sustratos por la comunidad. CONS: similitud de la composición específica entre las subcomunidades que explotan cada sustrato en H y NH (índice FT). Para las siglas véanse los Cuadros 1 y 3.

Percentage use of substrates by the community in two weather conditions. H'_i : diversity of use of substrates by the community. CONS: affinity between the subcommunities exploiting each substrate in H and NH (FT index). So as to know other symbols see Tables 1 and 3.

	H	NH	CONS
S	0,94	11,25	48,58
U	—	0,42	—
T	54,98	18,27	95,47
B	19,24	26,86	79,75
Tw	19,77	16,41	70,76
N	2,89	18,71	16,70
C	2,10	7,90	99,40
H'_i	1,19	1,74	

tancia en la composición de las subcomunidades que utilizan los sustratos, en relación con las condiciones ambientales adversas, es muy grande en las piñas y el tronco, y muy pequeña en el suelo y las acículas. Así mismo, la constancia disminuye del eje central del pino (tronco) a la periferia de la copa (acículas). El gran valor que toma este parámetro en las piñas hay que entenderlo desde la perspectiva de la gran especialización que requiere este recurso para su explotación (véase CONS en el Cuadro 6).

Respecto a las alturas de los árboles se observa que en H desciende la altura de explotación a las porciones inferiores, abandonándose, casi por completo, las partes superiores (altura media de utilización del pino en H: 7 m; en NH: 11,7 m). La diversidad global de uso de alturas no parece cambiar. La constancia en las subcomunidades que utilizan los cinco intervalos de alturas va disminuyendo de las partes más bajas a las más altas, de manera que son las porciones superiores del pino aquellas que mantienen subcomunidades más afectadas por las condiciones ambientales adversas (correlación de la constancia con la altura $r = -0,982$, $n = 5$, $p < 0,01$) (véase Cuadro 7).

Algunos autores han puesto de manifiesto que la estructura de las comunidades de aves parece rastrear las condiciones ambientales a lo largo del tiempo, y que los cambios observados en los patrones de utilización de los recursos

Cuadro 7

Uso porcentual de las alturas por todas las especies en ambas situaciones ambientales. H'_t : Diversidad de empleo de alturas por la comunidad. CONS: similitud entre las subcomunidades que explotan cada altura en H y NH (índice FT). Para las siglas véanse los Cuadros 1 y 3.

Percentage use of tree heights by the community in both weather situations. H'_t : diversity of use of tree heights by the community. CONS: affinity between the subcommunities exploiting each height in H and NH (FT index). So as to know other symbols see Tables 1 and 3.

	H	NH	CONS
I	41,34	9,79	94,84
MI	20,58	13,86	78,77
MM	18,21	27,50	71,18
MS	11,82	22,98	62,52
Sup	8,03	25,87	56,45
H'_t	1,46	1,54	

son fácilmente relacionables con la disponibilidad de recursos (véase HERRERA 1981 y referencias allí dadas). Teniendo en cuenta estos hechos, parece lógico pensar que los cambios apuntados en este trabajo sobre la composición, estructura y organización de la comunidad, vienen determinados por la distinta susceptibilidad de los recursos proporcionados por el medio a las condiciones ambientales adversas. En este sentido, las porciones del bosque más afectadas por los temporales fríos, y que menos intervienen en la estabilidad de la ornitocenosis son el suelo, los arbustos y las partes altas y externas de las copas de los pinos. En general estos hechos concuerdan con los resultados aportados por CARRASCAL 1984c al analizar, a mayor escala temporal (octubre-febrero), la organización de la comunidad de aves de estos bosques.

Si se tienen en cuenta los niveles de constancia en la composición de las subcomunidades, podría pensarse que al aumentar la edad de un pinar, aumentaría la estabilidad de su ornitocenosis ante condiciones meteorológicas adversas durante el invierno, ya que los sustratos y estratos más "maduros" (troncos y ramas gruesas y porciones inferiores de los pinos) son los principales amortiguadores de la variabilidad impuesta por la severidad ambiental. Esto es, al crecer un pinar, y por tanto complicarse la estructura de la vegetación, se incrementaría la constancia de la comunidad de aves que lo habitase a lo largo del invierno, estando este hecho en consonancia con las teorías clásicas sobre la sucesión (MARGALEF 1968, ODUM 1969, 1971).

CONCLUSIONES

Los temporales fríos invernales producen importantes cambios en la composición, estructura y organización de la ornitocenosis. Dentro del medio se pueden identificar grupos de especies, con similares estrategias de utilización del espacio (gremios), y recursos que muestran una diferente susceptibilidad ante las condiciones meteorológicas adversas, y que son los últimos responsables de la constancia de la ornitocenosis ante distintas circunstancias ambientales.

Los descensos de densidad impuestos por la severidad ambiental están íntimamente asociados con el uso del espacio por parte de las especies, no habiéndose encontrado una relación significativa entre tales descensos y la susceptibilidad de las aves al estrés térmico.

Las condiciones meteorológicas adversas desplazan a las especies hacia sustratos y alturas ambientalmente menos afectadas y/o con mayor disponibilidad trófica. Estos desplazamientos traen consigo una disminución generalizada de la "amplitud de nicho" y solapamiento interespecífico, que no parecen asociarse a fenómenos competitivos.

Se ha encontrado una relación positiva entre solapamiento en alturas y en sustratos del árbol, denotando este hecho que ambas dimensiones son dependientes y no complementarias. En las situaciones adversas éstas son independientes, como consecuencia de restringirse el uso de sustratos a las alturas menos afectadas por la severidad ambiental.

RESUMEN

Se ha analizado la influencia de los temporales fríos invernales sobre la comunidad de aves de un bosque subalpino mediterráneo de *Pinus sylvestris* (Sistema Central, España).

Las condiciones ambientales adversas disminuyen la densidad, riqueza y diversidad de la ornitocenosis. El uso del espacio de las especies explica en buena medida los descensos de densidad que estas manifiestan.

Dentro de las especies constantes se producen importantes cambios en el empleo del espacio, de manera que en las situaciones de mayor severidad ambiental las especies se desplazan a las partes centrales (tronco y ramas) y bajas de los pinos, abandonando el suelo. Acompañando a estos desplazamientos, se dan descensos en la "amplitud de nicho" y solapamiento interespecífico que no se han podido relacionar con fenómenos competitivos. Las dos dimensiones del nicho analizadas, sustratos y alturas, muestran relaciones de dependencia que cambian entre las dos situaciones ambientales estudiadas.

Por último, se discute el papel desempeñado por los desplazamientos en el gradiente altitudinal en la estructuración de la comunidad, y la distinta contribución de los sustratos y alturas a la estabilidad de la ornitocenosis en las épocas desfavorables.

SUMMARY

Influence of snow torms in the organization of the wintering bird community of a Mediterranean subalpine coniferous forest

This paper deals with the influence of snow torms in the structure and organization of a bird community wintering in a mediterranean subalpine coniferous forest of *Pinus sylvestris* (Sistema Central, Spain). The community changes its composition and decreases the density, species richness and diversity during snow torms (Tables 1 and 2 and Figure 1). No relation was found between density decrease rate and body weight of the species. This fact suggests a lack of association between susceptibility to thermal stress in bird species and change in the composition and structure of the community. With the data related to foraging behaviour of the species (Table 3), I have carried out the factor analysis. The three components found (70,5 % of the variance; Table 4) define four major foraging modes: foraging in pine-cones, trunk, foliage (twigs and needles in trees and bushes) and ground (Figure 2). Trunk searches are the least affected by the snow torms (Figure 3). Using a multiple linear correlation I have found that the first (use of ground) and third (position in the horizontal and vertical axes of the pine) components explain 51 % of variation in the density decreases. During adverse weather conditions the birds shift to the central (trunk and thick branches) and low parts of the pines and the use of ground decreases. Both niche width (Table 5) and overlap (Table 2) decrease during snow torms. These changes seem to be not related to interspecific competition hypotheses. The two niche axes analyzed (tree parts and heights) are positively correlated showing supplementary relationships between them; however, both dimensions are independent during snowtorms. The total exploitation of feeding sites is less diverse during adverse weather conditions. The most important substrates providing constancy to the composition and structure of the bird community are trunk and branches (Tables 6 and 7).

AGRADECIMIENTOS

María Consuelo de la Puente me ayudó en la tediosa tarea de la puesta a punto de la primera versión del manuscrito. Tomás Santos y José Luis Tellería me cedieron una copia de un trabajo suyo aún no publicado. Georgina Alvarez, Tomás Santos, Francisco Suárez y Pedro Jordano leyeron y criticaron el manuscrito original. José Luis Tellería puso a mi disposición su ordenador con el que efectué el análisis factorial. Vaya a todos ellos mi más sincero agradecimiento. Este trabajo es una contribución al proyecto "Biología y distribución de los Vertebrados Forestales Ibéricos" (PB86-0006-C02-00).

BIBLIOGRAFÍA

- ALATALO, R. V. (1980): Seasonal dynamics of resource partitioning among foliage-gleaning passerines in northern Finland. *Oecologia*, 45: 190-196.
- (1982a): Effects of temperature on foraging behaviour of small forest birds wintering in Northern Finland. *Ornis Fennica* 59: 1-12.
- (1982b): Multidimensional foraging niche organization of foliage-gleaning birds in Northern Finland. *Ornis Scand.* 13: 56-71.
- (1982c): Evidence for interspecific competition among European tits *Parus* spp. *Ann. Zool. Fennici* 19: 309-317.
- ; R. H. ALATALO (1980): Seasonal variation in evenness in forest bird communities. *Ornis Scand.* 11: 217-222.
- BAKER, M. C.; A.E.M. BAKER (1973): Niche relationships among six species of shorebirds on their wintering and breeding ranges. *Ecol. Monogr.* 43: 193-212.
- BHATTACHARYYA, H. (1981): Theory and methods of factor analysis and principal components. pp. 72-79 en CAPEN, D. E. (ed.): *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. USDA Forest Service.
- BLONDEL, J. (1969): *Synécologie des passereaux résidents et migrants dans le Midi Méditerranéen Français*. C.R.D.P. Marseille.
- CALVO, F. (1982): *Estadística aplicada*. Ediciones Deusto, S. A. Bilbao.
- CARRASCAL, L. M. (1984a): Análisis comparativo de cinco sistemas de muestreo del uso del espacio en aves forestales. *Ardeola* 30: 45-55.
- (1984b): Cambios en el uso del espacio en un gremio de aves durante el período primavera-verano. *Ardeola* 31: 47-60.
- (1984c): Organization of a wintering bird community in a subalpine coniferous forest in Central Spain. *First Conference on Birds Wintering in the Mediterranean Region* (Aulla, Italy). Póster.
- CODY, M. L. (1974): *Competition and the structure of bird communities*. Monogr. Pop. Biol. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- (1981): Habitat selection in birds: the roles of vegetation structure, competitors and productivity. *BioScience* 31: 107-113.
- CYBULIN, S. M. (1977): Geographic variation of birds' population density in the forest landscapes in winter. *Ekologiya* 56: 489-595. En ruso; resumen en inglés.
- EMLEN, J. T. (1981): Divergence in the foraging responses of birds on two Bahama Islands. *Ecology* 62: 289-295.
- FEINSINGER, P. (1976): Organization of a tropical guild of nectarivores birds. *Ecol. Monogr.* 46: 257-291.
- FRETWELL, S. D. (1972): *Populations in a seasonal environment*. Princeton, New Jersey, Princeton Univ. Press.
- GATES, D. M. (1969): Climate and stability. *Brookhaven Symp. Biol.* 22: 115-127.

- GIBB, J. (1954): Feeding ecology of tits, with notes on treecreeper and goldcrest. *Ibis* 96: 513-543.
- GRABER, J. W., R. R. GRABER (1983): Expectable decline of forest bird populations in severe and mild winters. *Wilson Bull.* 95: 682-690.
- GRUBB, T. C. (1975): Weather-dependent foraging behavior of some birds wintering in a deciduous woodland. *Condor* 77: 175-182.
- (1977): Weather-dependent foraging behavior of some birds wintering in a deciduous woodland. II. Horizontal adjustments. *Condor* 79: 271-274.
- (1978): Weather-dependent foraging rates of wintering woodland birds. *Auk* 95: 370-376.
- HELMS, C. W. (1968): Food, fat and feathers. *Amer. Zool.* 8: 151-167.
- HERRERA, C. M. (1978): Ecological correlates of residence and non-residence in a mediterranean passerine bird community. *J. Anim. Ecol.* 47: 871-890.
- (1980): Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes. *Doñana, Acta Vertebrata* 7: 1-340.
- (1981): Organización temporal de las comunidades de aves. *Doñana, Acta Vertebrata* 8: 79-101.
- HOLMES, R. T., R. E. BONNEY, S. W. PACALA (1979): Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach. *Ecology* 60: 512-520.
- HOPE JONES, P. (1966): Effects of consecutive, contrasting, winters on the bird population of an Anglesey pine plantation. *Bird Study* 59: 77-83.
- HUTCHESON, K. (1970): A test for comparing diversities based on Shanon formula. *J. Theor. Biol.* 29: 151-154.
- IMMELMANN, K. (1973): Role of the environment in reproduction as source of "predictive" information. pp. 121-147 en FARNER, D. S. (Ed.): *Breeding biology of birds*. National Academy of Sciences, Washington, D.C. U.S.A.
- JAMES, F. C., S. RATHBUN (1981): Rarefaction, relative abundance, and diversity of avian communities. *Auk* 98: 785-800.
- JARVINEN, O., R. A. VAISANEN (1977): *Constants and formulae for analysing line transect data*. Helsinki.
- KENDEIGH, S. C., DOL'NIK, V. R., V. M. GAVRILOV (1977): Avian energetics. pp. 129-204 en PINOWSKI, J., S. C. KENDEIGH (Eds.): *Granivorous birds in ecosystems*. Cambridge Univ. Press.
- KRICHER, J. C. (1975): Diversity in two wintering bird communities: possible weather effects. *Auk* 92: 766-777.
- LACK, D. (1966): *Population studies of birds*. Oxford, Clarendon.
- LEVINS, R. (1968): *Evolution in changing environments*. Princeton Univ. Press. Princeton.
- MARGALEF, D. R. (1968): *Perspectives in ecological theory*. Chicago, Univ. Chicago.
- MORSE, D. H. (1967): Foraging relationships of Brown-headed Nuthatches and Pine Warblers. *Ecology* 48: 94-103.

- NEWTON, I. (1967): The adaptative radiation and feeding ecology of some British finches. *Ibis* 109: 33-98.
- NILSSON, S. G., T. ALERSTAM (1976): Resource division among birds in North Finnish coniferous forest in autumn. *Ornis Fennica* 53: 15-27.
- ODUM, E. P. (1969): The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- (1971): *Fundamentals in ecology*. Philadelphia, Saunders.
- PIANKA, E. R. (1976): Competition and niche theory. pp. 114-141 en May, R. M. (Ed.): *Theoretical ecology: principles and applications*. Blackwell, Oxford.
- ROOT, R. B. (1967): The niche exploitation pattern of the bluegray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37: 317-350.
- SANTOS, T., J. L. TELLERÍA (en prensa): Patrones generales de la distribución invernal de passeriformes en la Península Ibérica. *Ardeola*.
- SCHOENER, T. W. (1974): Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- SHIELDS, W. M., T. C. GRUBB (1974): Winter bird densities on north and south slopes. *Wilson Bull.* 86: 125-130.
- SLAGSVOLD, T. (1975): Critical period for regulation of Great tit (*Parus major* L.) and Blue tit (*Parus caeruleus* L.) populations. *Norw. J. Zool.* 23: 67-88.
- SMITH, K. G. (1982a): Drought-induced changes in avian community structure along a montane sere. *Ecology* 63: 952-961.
- SMITH, E. P. (1982b): Niche breadth, resource availability, and inference. *Ecology* 63: 1.675-1.681.
- SMITH, J. N. M., P. R. GRANT, B. R. GRANT, I. J. ABBOT, L. K. ABBOT (1978): Seasonal variation in the feeding habits of Darwin's finches. *Ecology* 49: 831-843.
- SOKAL, R. R., F. J. ROHLF (1979): *Biometría*. H. Blume Ed. Madrid.
- SVARDSON, G. (1949): Competition and habitat selection in birds. *Oikos* 1: 157-174.
- TELLERÍA, J. L. (1978): Introducción a los métodos de estudio de las comunidades nidificantes de aves. *Ardeola* 24: 19-65.
- (1983): La distribución invernal de las aves en el País Vasco Atlántico. *Munibe* 35: 93-100.
- TRAMER, E. J. (1974): On latitudinal gradients in avian diversity. *Condor* 76: 123-130.
- WAGNER, J. L. (1981): Seasonal change in guild structure: oak woodland insectivorous birds. *Ecology* 62: 973-981.
- WIENS, J. A. (1977): On competition and variable environments. *American Scientist* 65: 590-597.
- YAHNER, R. H. (1981): Avian winter abundance patterns in farmstead shelterbelts: weather and temporal effects. *J. Field Ornithol.* 52: 50-56.

(Recibido 22, oct. 1984)