

## IMPACTO DE LAS REPOBLACIONES DE *PINUS RADIATA* SOBRE LA AVIFAUNA FORESTAL DEL NORTE DE ESPAÑA

Luis M. CARRASCAL \*  
José Luis TELLERÍA \*\*

### INTRODUCCIÓN

Desde la década de los años 50 se ha llevado a cabo una amplia campaña de repoblación forestal con coníferas en gran parte de España (ICONA, 1979). A pesar de las profundas alteraciones de la vegetación y del paisaje que han supuesto estas plantaciones, en muy escasa medida se ha analizado su impacto sobre la avifauna (véase, no obstante, ELÓSEGUI, 1980; TELLERÍA, 1980; BONGIORNO, 1982; POTTI, 1985a; CARRASCAL, 1987). Aspectos como la dinámica sucesional de la avifauna asociada a estos bosques artificiales, o la fracción de la base ornítica que coloniza estos medios son aún muy poco conocidos.

Una de las zonas más afectada por esta política forestal ha sido el Norte de la Península Ibérica, donde las plantaciones de *Pinus radiata* (especie originaria de California, también plantada en Chile, Sudáfrica, Australia y Nueva Zelanda; CEBALLOS y RUIZ, 1979) cubren en la actualidad un elevado porcentaje de la superficie (40-60 %, ICONA, 1979). Estas repoblaciones han dado lugar a un abigarrado mosaico forestal, en el que es posible encontrar parcelas con diferente grado de desarrollo debido a las continuas plantaciones, talas y otras prácticas selvícolas. A pesar de esta vasta remodelación del paisaje, falta un análisis detallado de las preferencias de hábitat de las especies que se reproducen en estas repoblaciones, y de la composición y estructura de sus ornitocenosis desde una perspectiva sucesional (véase ELÓSEGUI, 1980; TELLERÍA, 1983; CARRASCAL y TELLERÍA, 1986, para una descripción de la avifauna de estos bosques).

Para ampliar el conocimiento ornitológico existente sobre estas repoblaciones y comprender los patrones de respuesta de las aves a rápidos gradientes pseudosucesionales, se abordarán las siguientes cuestiones:

---

\* U. E. I. Ecología Evolutiva. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid.

\*\* Departamento de Biología Animal I. Facultad de Biología, Universidad Complutense. 28040 Madrid, España.

1. Identificación de las especies de aves forestales a las que favorecen o perjudican las plantaciones industriales de *Pinus radiata*.
2. Análisis de las variables estructurales que determinan la riqueza y densidad de aves.
3. Tasa anual de creación de comunidades de aves forestales diversificadas.
4. Elaboración de recomendaciones para una gestión forestal que favorezca a la avifauna.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### *Area de estudio*

Durante los meses de mayo y junio de 1985 se estudiaron las plantaciones de *Pinus radiata* situadas en siete localidades de las provincias de Vizcaya, Alava y Guipúzcoa entre los 80 y 650 m s.n.m. Asimismo, se muestrearon bosques caducifolios autóctonos compuestos fundamentalmente por una mezcla de hayas (*Fagus sylvatica*; dominante) y robles (*Quercus robur*, *Q. petraea* y/o *Q. pyrenaica*; minoritarios), situados en tres localidades de Alava y Guipúzcoa entre los 600 y 800 m s.n.m. (no hay bosques suficientemente extensos a menores altitudes, por haber sido transformados en pastos o sustituidos por plantaciones de pinos).

Todas las zonas estudiadas se situaron en la porción atlántica del País Vasco (43° N, 03° W), en plena región Eurosiberiana de la Península Ibérica (OZENDA *et al.*, 1979). Para un estudio detenido de las características climatológicas del área, véase ELÍAS y RUIZ (1977).

### *Métodos de muestreo*

Para el estudio comparado de la avifauna de los bosques autóctonos y las plantaciones de pinos se empleó el método del itinerario de censo o transecto con bandas de recuento de 25 m a cada lado del trayecto (JÄRVINEN y VÄISÄNEN, 1975, y TELLERÍA, 1986). Cada transecto se compartimentó en muestras de 500 m de longitud, definiendo así unidades de muestreo de 2,5 ha. Para el estudio de la serie sucesional de *Pinus radiata* se censaron 59 unidades de muestreo (147,5 ha), mientras que de los bosques caducifolios se censaron 21 unidades (52,5 ha).

La estructura de la vegetación en los pinares repoblados fue estudiada dentro de cada unidad de muestreo mediante cinco parcelas circulares de 25 m de radio, separadas 100 m entre sí. En cada una de estas parcelas se cuantificaron 14 variables (véase Tabla 2). Las estimas de cobertura se

efectuaron visualmente, siguiendo el procedimiento de estima propuesto por PRODON (1976). La estructura de la vegetación de cada unidad de muestreo de 2,5 ha se estimó mediante la media de los resultados obtenidos para cada variable en las cinco parcelas circulares.

### *Análisis de datos*

Para el análisis de las diferencias entre las abundancias de las especies en bosques caducifolios y repoblaciones maduras de *Pinus radiata*, se ha recurrido a la comparación de las frecuencias de aparición de cada especie en las muestras de 2,5 ha en ambos medios. Para ello se ha utilizado el test de la t de Student para proporciones observadas en series de datos independientes (SOKAL y ROHLF, 1979). El empleo de la frecuencia en el análisis estadístico de las diferencias de abundancia tiene la ventaja de permitir el estudio de las tendencias de aquellas especies escasas que no muestran distribuciones normales (requisito del test de la t para medias), o que presentan muchas repeticiones (ceros o unos), con lo que se hace difícil la aplicación del test no paramétrico de la U de Mann-Whitney. Esta aproximación al estudio de diferencias entre densidades se ha efectuado considerando la estrecha relación existente entre frecuencia y densidad en la distribución de las aves en el periodo reproductor (FRELIN, 1982; véase CARRASCAL, 1987, para un análisis similar).

En el análisis de los datos relativos a la estructura de la vegetación de las 59 unidades de muestreo de la serie sucesional de *Pinus radiata* se ha utilizado el Análisis de las Componentes Principales (ACP; BHATTACHARYYA, 1981) con el objeto de obtener factores (o componentes) ortogonales que describan gradientes fisionómicos sobre los que analizar la distribución de las aves (véase PRODON y LEBRETON, 1981, y LEBRETON y YOCCOZ, 1987, para una discusión sobre la lógica de estas aproximaciones). Una vez obtenidas las componentes, se dividió el primer factor en cinco sectores (S1, ..., S5) de igual amplitud en los que se situaron las 59 unidades de muestreo. Cada uno de estos sectores fue tratado como una unidad para lo cual se obtuvo la media de cada variable estructural, la densidad de cada especie y el valor de cada parámetro ornitocenótico (véase ROTENBERRY y WIENS, 1980, para el empleo de un procedimiento similar). Asimismo, se obtuvo la situación media ponderada de cada especie en los factores más representativos mediante la ecuación:

$$S = \sum_{i=1}^{59} FSM_i \cdot n_i$$

donde S es la situación media de la especie en el factor,  $FSM_i$  la situación de la muestra i en la componente y  $n_i$  el número de individuos en la muestra i. Con el objeto de analizar la relación entre los gradientes definidos en el ACP y la

estructura de las comunidades, se establecieron correlaciones simples entre los valores alcanzados por la densidad y la riqueza en las unidades de muestreo y la situación de éstas en las componentes del ACP. Además, se han utilizado otras pruebas estadísticas que se citan en su momento en el texto (SOKAL y RHOLF, 1979; CALVO, 1982).

Los parámetros ornitocenóticos utilizados en el estudio de las comunidades han sido la riqueza media ( $\bar{s}$ ; número medio de especies en parcelas de 2,5 ha), número de especies en 30 ha ( $S_{30}$ ; obtenido mediante el método de la rarefacción: JAMES y RATHBURN, 1981), equitabilidad ( $J$ ; según el índice de ALATALO y ALATALO, 1980), diversidad ( $H'$ ; índice de SHANNON y WEAVER, 1949, dando los valores en nats) y tasa de cambio en la composición y diversidad de la ornitocenosis (TCH; mediante la  $\beta$ -diversidad; véase GLOWACINSKI y JÄRVINEN, 1975, y BLONDEL, 1986).

La amplitud de distribución de las especies en el primer factor se ha obtenido mediante el antilogaritmo de la diversidad de distribución en los cinco sectores en que se ha dividido (HILL, 1973, y ALATALO y ALATALO, 1973).

## RESULTADOS

### *Diferencias entre los pinares desarrollados y los bosques caducifolios autóctonos*

En la tabla 1 se muestran las densidades de las aves que pueblan los pinares y hayedos-robleales maduros del área de estudio. *Parus caeruleus*, *P. palustris*, *P. major* y *Sitta europaea* son considerablemente más densas en las masas caducifolias que en los disclimax de *Pinus radiata*. Por el contrario, *Dendrocopos major*, *Prunella modularis*, *Phylloscopus collybita*, *Regulus ignicapillus*, *P. ater*, *P. cristatus*, *Troglodytes troglodytes* y *Fringilla coelebs* son más abundantes en las repoblaciones (todas las diferencias son significativas a  $p < 0,05$ ). En resumen, dada la base ornítica forestal del área de estudio (22 especies con densidades superiores a 0,4 aves/10 ha), ocho son favorecidas por las plantaciones de *Pinus radiata* a juzgar por sus incrementos de abundancia, mientras que cuatro no encuentran en las repoblaciones un medio adecuado para su subsistencia.

Analizando en detalle las características de los 12 pájaros en los que estriban las diferencias, se obtiene que de las cuatro especies que son más densas en las masas caducifolias que en las de coníferas, el 100% son trogloditas arbóreas (*P. caeruleus*, *P. palustris*, *P. major* y *S. europaea*) frente a dos sobre las ocho que son más abundantes en los pinares (*P. cristatus* y *D. major*; el 25%). Esta diferencia es aún mayor si se tiene en cuenta que, a diferencia de lo que ocurre con *P. caeruleus*, *P. palustris*, *P. major* y *S.*

TABLA I

Densidad de las especies (aves/10 ha) y parámetros comunitarios de los hayedo-robleales y pinares desarrollados (más de 15 m de altura y dieciocho años de edad). Se señalan a la derecha los resultados del test de proporciones para cada especie, indicando el tipo de bosque preferido. [Density (birds/10 ha) of each species in the oak-beech (HR) and pine (reafforestation of *Pinus radiata*, P) forest. D: density of the bird community;  $S_{30}$ : expected number of species in 30 ha; J: evenness;  $H'$ : diversity (nats);  $\bar{s}$ : species/2.5 ha; ha: number of ha censused. In the right part of the table results of t-tests of proportions comparing frequency of appearance of each species in HR and P.

	Hayedo/ Robledal (HR)	Pinar (P)	
<i>Columba palumbus</i>	0,57	0,21	ns
<i>Cuculus canorus</i>	0,19	—	ns
<i>Dendrocopos major</i> (DM)	—	0,42	*P
<i>Anthus trivialis</i> (AT)	—	0,21	ns
<i>Prunella modularis</i> (PRM)	—	1,89	***P
<i>Sylvia borin</i>	0,57	0,21	ns
<i>Sylvia atricapilla</i> (SA)	1,71	2,32	ns
<i>Phylloscopus collybita</i> (PHC)	—	1,68	***P
<i>Regulus ignicapillus</i> (RI)	7,81	16,84	*P
<i>Erithacus rubecula</i> (ER)	3,81	4,63	ns
<i>Turdus merula</i>	0,71	0,21	ns
<i>Turdus philomelos</i>	1,33	0,42	ns
<i>Turdus viscivorus</i>	0,19	—	ns
<i>Aegithalos caudatus</i> (AC)	1,52	1,47	ns
<i>Parus ater</i> (PA)	2,10	11,16	***P
<i>Parus major</i> (PM)	1,90	0,42	*HR
<i>Parus cristatus</i> (PC)	1,14	4,00	*P
<i>Parus palustris</i> (PP)	3,43	0,42	*HR
<i>Parus caeruleus</i>	3,43	—	***HR
<i>Sitta europea</i>	0,95	—	*HR
<i>Certhia brachydactyla</i> (CB)	2,48	4,84	ns
<i>Troglodytes troglodytes</i> (TT)	0,19	2,32	**P
<i>Fringilla coelebs</i> (FC)	2,67	10,74	***P
<i>Serinus serinus</i>	—	0,21	ns
<i>Serinus citrinella</i>	—	0,21	ns
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	—	0,42	ns
<i>Garrulus glandarius</i> (GG)	0,38	0,42	ns
Indeterminados	1,52	1,47	
Densidad total (D)	38,67	76,16	
Número especies en 30 ha ( $S_{30}$ )	16,09	21,52	
Equitabilidad (J)	0,75	0,67	
Diversidad ( $H'$ )	2,61	2,32	
Número especies/2,5 ha ( $\bar{s}$ )	5,33	7,21	
Número ha muestreadas (ha)	52,5	47,5	
Número parcelas de 2,5 ha (n)	21	19	

\* $p < 0,05$ . \*\* $p < 0,01$ .  $p < 0,001$ .

*europaea* (trogloditas arbóreas que no construyen sus nidos), *D. major* (fundamentalmente) y *P. cristatus* (en menor medida) pueden crear cavidades en troncos y tocones, aprovechando porciones de madera muerta (HARRISON, 1977). No se ha incluido a *P. ater* en este análisis debido a que suele situar sus nidos en agujeros del suelo (datos inéditos, PURROY, 1974, y POTTI, 1985 a), por lo que es relativamente independiente de la vegetación arbórea para su nidificación. De las especies que aumentan sus efectivos en las repoblaciones, *P. ater* y *P. cristatus* manifiestan unas marcadas preferencias por el follaje de las coníferas como sustrato de alimentación (véase CARRASCAL, 1985, y CARRASCAL y TELLERÍA, 1985a, para los patrones macro y microespaciales de distribución de estas aves en el Norte de Iberia). Por otro lado, *P. modularis*, *T. troglodytes*, *P. collybita* y *R. ignicapillus* seleccionan los arbustos para reproducirse y/o alimentarse (*P. collybita* y *R. ignicapillus* también el follaje de los pinos; véase CARRASCAL y TELLERÍA, 1985a), y *F. coelebs* está ligado a las plantaciones por su alimentación en el suelo (CARRASCAL, 1984, y datos inéditos para estas repoblaciones). Este hecho guarda relación con un mayor desarrollo del estrato herbáceo en las repoblaciones respecto a los hayedos-robleales (la cobertura media de herbáceas en los pinares es del 31,5 % y del 5,1 % en el hayedo-robleal).

La densidad total de aves (D en tabla 1) es considerablemente mayor en las repoblaciones de *Pinus radiata* que en los hayedo-robleales. La riqueza (tanto la media  $\bar{s}$  como  $S_{30}$ ) es mayor en las plantaciones de *Pinus radiata* que en las masas caducifolias ( $p < 0,05$  en el test de la t de Student para comparar  $\bar{s}$ ). Sin embargo, tanto la equitabilidad (J) como la diversidad ( $H'$ ) son mayores en los hayedos-robleales.

La ornitocenosis ligada a las masas caducifolias tiene un patrón de dominancia-diversidad (MAY, 1981; Fig. 1) tendente a la lognormalidad, mientras que en las plantaciones de *Pinus radiata* se ajusta a un modelo geométrico. La comunidad de hayedos-robleales tiene una mayor proporción de especies con abundancias intermedias (con porcentajes del total de la ornitocenosis comprendidos entre el 1 y 10 % especies) que la de las repoblaciones (8 especies). Los pinares presentan un mayor número de especies muy raras (con porcentajes inferiores al 1%; 12 frente a 4 en los bosques caducifolios) y una mayor cantidad de especies muy abundantes (aves por encima del 10%; 3 frente a 1) que acaparan el 59 % de los efectivos de toda la comunidad en las plantaciones frente al 19 % de hayedo-robleales. Por tanto, la mayor riqueza de las repoblaciones maduras es debida a pájaros muy raros que colonizan estos bosques a unas densidades muy bajas. La mayor diversidad de las masas caducifolias viene determinada por la preponderancia de especies con abundancias intermedias.

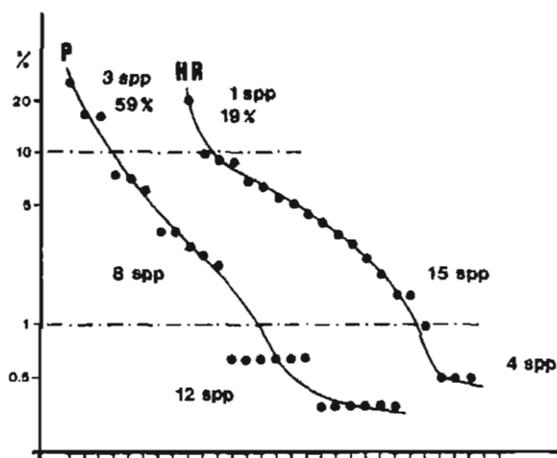


FIG. 1.—Curvas de dominancia-diversidad de los pinares (P) y hayedo-robledales (HR). Se señala el número de especies de aves incluidos en cada intervalo y el porcentaje del total de la densidad de la avifauna correspondiente a las especies dominantes.

[Relationships between relative abundance of species and their rank (from most common to most rare) in pine plantations (P) and beech-oak woodlands (HR). The number of species in each interval and the percentages of dominant species are shown.]

#### *Análisis de la serie pseudosucesional de las plantaciones de pinos*

La riqueza ( $\bar{s}$ ; núm. especies/2,5 ha) y densidad (D; núm. aves/2,5 ha) de la ornitocenosis aumenta con la cobertura de zarzamoras (*Rubus* spp), la altura del arbolado, la densidad de troncos gruesos y muy gruesos (mayores de 10 cm de diámetro), la abundancia de árboles caducifolios y el número de especies arbóreas, y disminuye con la cobertura de herbáceas (véase valores de  $r$  en la Tabla 2). Debido a que las catorce variables estructurales están relacionadas entre sí (de las 91 correlaciones posibles 34 son significativas a  $p < 0,05$ ), y considerando a la altura de los pinos como medida sintética del crecimiento de la repoblación, se ha efectuado un análisis de la correlación parcial con la riqueza y densidad, excluyendo su efecto ( $r_{\text{hAA}}$  en la Tabla 2). Este nuevo análisis indica que la densidad de aves se correlaciona significativamente con la densidad de troncos de diámetro intermedio ( $\text{nt}2$ ) y el número de especies arbóreas ( $\text{nsAA}$ ). La riqueza se correlaciona principalmente con la cobertura del estrato arbustivo (CA) y el número de especies de árboles, y en menor medida con la cobertura de *Ulex* spp (CU). Un análisis de correlación múltiple efectuado con las variables, cuyas correlaciones son significativas a  $p < 0,05$  (véase Tabla 2) nos permite comprobar que el 69,2% de la variación observada en la abundancia de los pájaros es explicada por la altura de los pinos y por el número de especies de árboles presentes en la plantación

TABLA 2

Correlaciones simples ( $r$ ) y parciales (excluyendo el efecto de la altura de los pinos;  $r_{\cdot h_{AA}}$ ) entre la densidad de las aves (D) y la riqueza media (s) con el conjunto de variables estructurales y factores (CP1, CP2, CP3) del Análisis de Componentes Principales.  $R^2.100$  es el coeficiente de determinación de la correlación múltiple entre D y S con las variables estructurales que muestran correlaciones parciales significativas.

(D) [Simple ( $r$ ) and partial correlations removing the effect of pine height ( $r_{\cdot h_{AA}}$ ) between bird density and richness (species/2.5 ha; s), and vegetation characteristics and principal components of the vegetation structure (PC1, PC2 and PC3).  $R^2.100$ : percentage of variance accounted for by the variables with significant partial correlations ( $r_{\cdot h_{AA}}$ ).

	$r$		$r_{\cdot h_{AA}}$		
	D	S	D	S	
Cobertura de herbáceas . . . . .	CH	-0,47***	-0,53***	-0,06	-0,22
Cobertura de <i>Pteridium</i> . . . . .	CP	0,18	0,20	-0,01	0,05
Cobertura de arbustos . . . . .	CA	0,23	0,37**	0,14	0,36**
Cobertura de <i>Rubus</i> . . . . .	CR	0,53**	0,56***	0,14	0,25
Cobertura de <i>Erica</i> . . . . .	CB	-0,22	-0,09	-0,01	0,17
Cobertura de <i>Ulex</i> . . . . .	CU	-0,29*	-0,17	0,12	0,27*
Altura de los arbustos . . . . .	$\bar{h}_A$	0,23	0,14	0,09	-0,04
Altura del arbolado . . . . .	$\bar{h}_{AA}$	0,81***	0,74***	—	—
Número troncos <10 cm $\varnothing$ . . . . .	nt1	-0,10	0,04	0,05	0,24
Número troncos 10-30 cm $\varnothing$ . . . . .	nt2	0,45***	0,36**	0,26*	0,12
Número troncos >30 cm $\varnothing$ . . . . .	nt3	0,60***	0,57***	-0,15	-0,07
Número troncos de <i>Quercus</i> . . . . .	ntQ	0,29*	0,26*	0,07	0,05
Número troncos de otros caducif. . . . .	ntOC	0,22	0,30*	-0,10	0,08
Número spp. de árboles . . . . .	nsAA	0,80***	0,78***	0,42***	0,48***
$R^2.100$ . . . . .		—	—	69,2***	64,6***
PC1 . . . . .		0,80***	0,77***	—	—
PC2 . . . . .		-0,18	0,02	—	—
PC3 . . . . .		0,08	0,07	—	—

( $r = 0.389$ ,  $r = 0.344$ , ambas a  $p < 0.01$ , para sus respectivas correlaciones parciales con la densidad). Igualmente, el 64,7 % de la varianza observada en la riqueza de especies es explicada por la cobertura de arbustos (correlación parcial con la riqueza  $r = 0.283$ ,  $p < 0.05$ ), altura del arbolado ( $r = 0.310$ ,  $p < 0.05$ ) y el número de especies de árboles ( $r = 0.293$ ,  $p < 0.05$ ).

La tabla 3 muestra el resultado del ACP aplicado a la matriz de 14 variables  $\times$  59 unidades de muestreo. Se han obtenido tres factores significativos (autovalores mayores que 1) que, en conjunto, explican el 67 % de la varianza.

El primer factor (CP1; 43,7 % de la varianza) proporciona un gradiente de complejidad estructural, ya que se correlaciona inversamente con la cobertura de herbáceas y directamente con la cobertura de helechos (*Pteridium aquilinum*) y zarzamoras (*Rubus* spp), altura y densidad del arbolado, número de

TABLA 3

Resultado del Análisis de Componentes Principales (ACP). Sólo se muestran las correlaciones significativas ( $p < 0,001$ ) entre las variables y los factores. % es el porcentaje de la varianza explicado.

[Principal Components Analysis with vegetation characteristics. Only significant correlations between variables and components ( $p < 0.05$ ) are shown.]

		PC1	PC2	PC3
Cobertura de herbáceas . . . . .	CH	-0,63	-0,44	0,44
Cobertura de <i>Pteridium</i> . . . . .	CP	0,58		-0,53
Cobertura de arbustos . . . . .	CA		0,60	0,58
Cobertura de <i>Rubus</i> . . . . .	CR	0,84		
Cobertura de <i>Erica</i> . . . . .	CB		0,48	
Cobertura de <i>Ulex</i> . . . . .	CU		0,52	
Altura de los arbustos . . . . .	hA			0,51
Altura del arbolado . . . . .	hAA	0,90		
Número troncos < 10 cm $\varnothing$ . . . . .	nt1	0,56	0,64	
Número troncos 10-30 cm $\varnothing$ . . . . .	nt2	0,79		
Número troncos > 30 cm $\varnothing$ . . . . .	nt3	0,79		
Número troncos de <i>Quercus</i> . . . . .	ntQ	0,65		
Número troncos de otros caducif. . . . .	ntOC	0,72		
Número spp. de árboles . . . . .	nsAA	0,96		
<hr/>				
Autovalor . . . . .		6,11	1,96	1,31
% $\sigma^2$ . . . . .		43,67	14,03	9,36
$\Sigma\% \sigma^2$ . . . . .		43,67	57,70	67,06

árboles caducifolios y riqueza de especies de árboles. CP2 enfrenta los estadios de repoblación con gran cobertura de brezos (*Erica* spp, *Calluna vulgaris*) y tojos (*Ulex* spp) y elevada densidad de pinos jóvenes, a los pinares limpios de matorral con una elevada cobertura de herbáceas. La tercera componente (CP3) es un gradiente de desarrollo del estrato arbustivo y herbáceo, ya que opone los sectores cubiertos por helechos y desprovistos de arbustos y hierba, a las zonas en donde estos dos estratos están bien representados. Solamente el gradiente de complejidad estructural (CP1) está correlacionado con la densidad y riqueza ( $p < 0,001$ ; Tabla 2), no desempeñando los dos restantes factores un papel importante en la estructura global de la comunidad de aves.

En la figura 2 se representa la situación media ponderada de las especies mejor datadas en CP1 y CP3 con el fin de ilustrar sus preferencias medias de hábitat.

En la figura 3 se ilustra la relación existente entre la amplitud de distribución de las especies en el gradiente pseudosucesional definido por CP1 y su situación media en el mismo. De todas las aves, *P. modularis* es la que exhibe mayor amplitud de hábitat. Otras especies con elevadas amplitudes son *F. coelebs*, *P. ater*, *P. cristatus*, *P. major*, *R. ignicapillus*, *E. rubecula* y *T.*

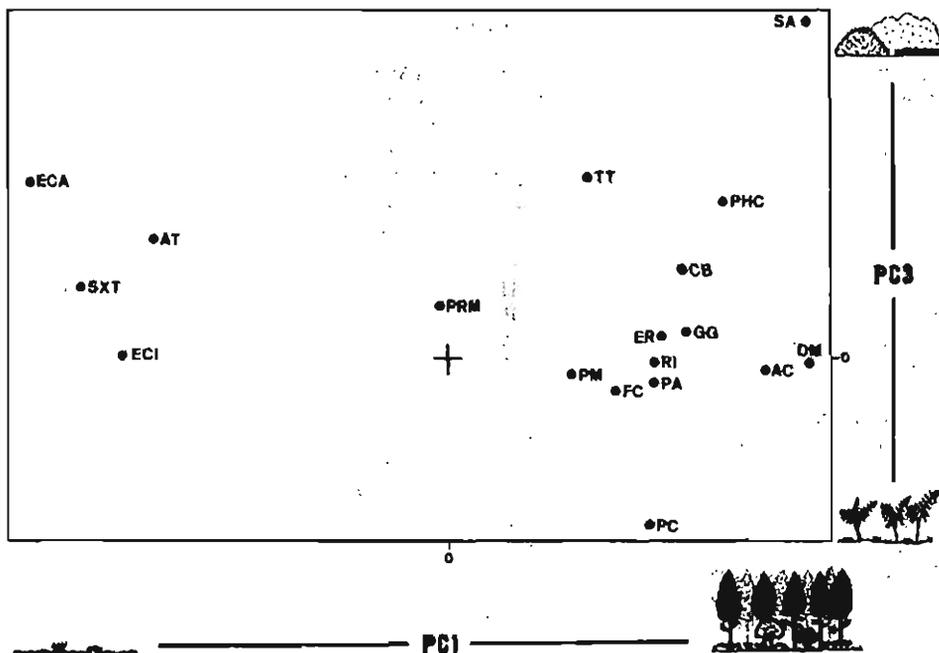


FIG. 2.—Situación de las especies más abundantes en el plano definido por CP1 y CP3. Claves específicas como en la Tabla 1 (además: SXT: *Saxicola torquata*, ECA: *Emberiza calandra*, ECI: *Emberiza citrinella*).

[Situation of the more abundant species on the plain defined by PC1 and PC3. Keys as in Table 1.]

*troglydites*, ya que están presentes con mayor o menor densidad a lo largo de toda la serie a partir del momento en que los pinos alcanzan los cuatro o cinco metros. Por el contrario, *D. major*, *S. atricapilla*, *Garrulus glandarius*, *Emberiza calandra*, *E. citrinella* y *Saxicola torquata* son las que presentan una distribución más restringida dentro del gradiente: pseudosucesional al ocupar los dos extremos de la serie (pinos maduros y landas). El patrón de amplitudes de todas las especies muestra una relación parabólica con CP1, de manera que no existe ninguna que seleccione exclusivamente las plantaciones jóvenes de gran monotonía estructural (pinos de cinco a 15 años aproximadamente).

Con el fin de estudiar la variación en la estructura de la ornitocenosis a medida que crece el pinar, se ha construido la figura 4 mediante la subdivisión de CP1 en cinco sectores (véase Material y Métodos). La densidad (D) y riqueza media de especies (S) aumenta gradualmente con la complejidad estructural. Sin embargo, la dominancia (ID: porcentaje de las dos especies más abundantes; medida inversa a la diversidad) es máxima en las parcelas estructuralmente más simples (S1), disminuyendo drásticamente en el estadio

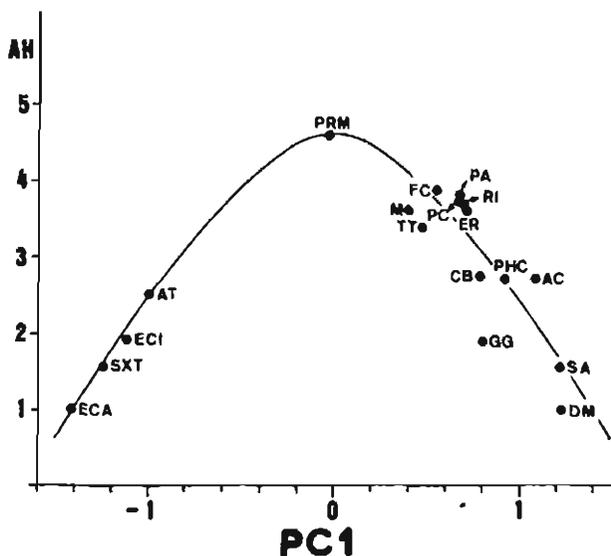


FIG. 3.—Situación media de las especies en CPI y valores de su amplitud de hábitat (AH) valorada sobre su distribución en dicha componente.

[Mean situations in PC1 and habitat breadth of birds species (AH) in the pine plantations.]

S2, para luego aumentar en los pinares de edad media y volver a disminuir en la etapa más madura (S5). Las especies trogloditas (DTR) aumentan sus efectivos paulatinamente conforme crece la plantación, alcanzando un nivel de densidad en S5 muy similar al observado en los hayedos-robledales (HR en Tabla 1; unas 13 aves/10 ha). En la figura 5 puede verse, además, la evolución en este gradiente de 8 especies representativas de las repoblaciones.

Siguiendo a otros autores (véase, por ejemplo, GLOBACINSKI y JÄRVINEN, 1975; POTTI, 1985b; BLONDEL, 1986), se ha calculado la tasa de cambio sucesional de la diversidad (TCH') de la ornitocenosis (véase Tabla 4). Para ello se han utilizado cinco estados diferentes de crecimiento de estas repoblaciones clasificados en función de su edad. Desde que los pinos son plantados la tasa de cambio por año ( $VR = TCH' \cdot 100/n.º \text{ años}$ ) disminuye logarítmicamente hasta hacerse mínima a partir de los 12 años. Esto es, la composición y estructura de la comunidad de aves varía muy poco a partir de los 12 años de edad cuando los pinos miden más de 10 m de altura. Por el contrario, durante los doce primeros años tiene lugar un importante cambio en la estructura de la avifauna.

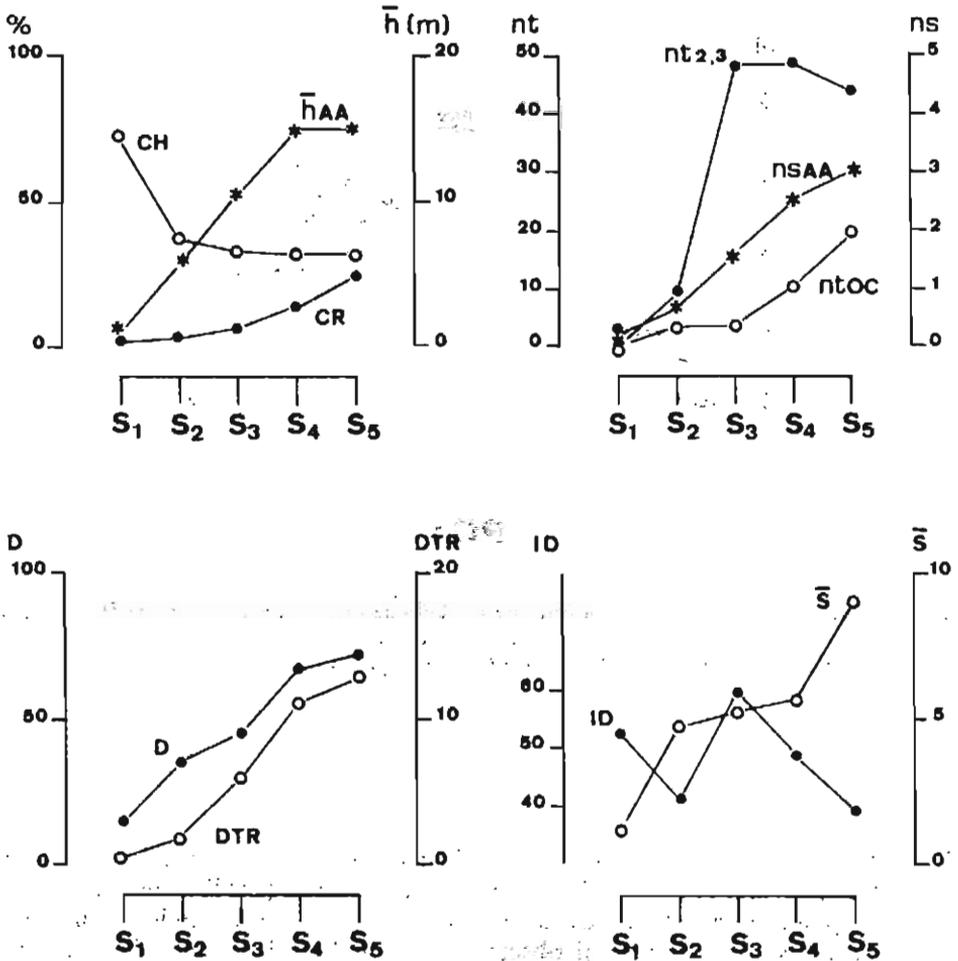


FIG. 4.—Arriba: evolución de 6 variables fisiognómicas representativas a lo largo de los estados de crecimiento de las repoblaciones de pinos (claves como en la tabla 2); debajo: evolución de la densidad total (D), densidad de aves trogloditas (DTR), riqueza media ( $\bar{s}$ ) e índice de dominancia (ID) a lo largo de los estados de crecimiento de las repoblaciones. S<sub>1</sub>, S<sub>2</sub>, S<sub>3</sub>, S<sub>4</sub> y S<sub>5</sub> son sectores definidos con idéntica amplitud a lo largo de CPI.

[Above: Evolution of 6 physiognomic variables along the five development stages of the pine plantations (see Table 2). Below: Evolution of total density (D), density of hole nester species (DTR), mean richness ( $\bar{s}$ ) and dominance index (ID) along the development stages of pine plantations defined on PCI.]

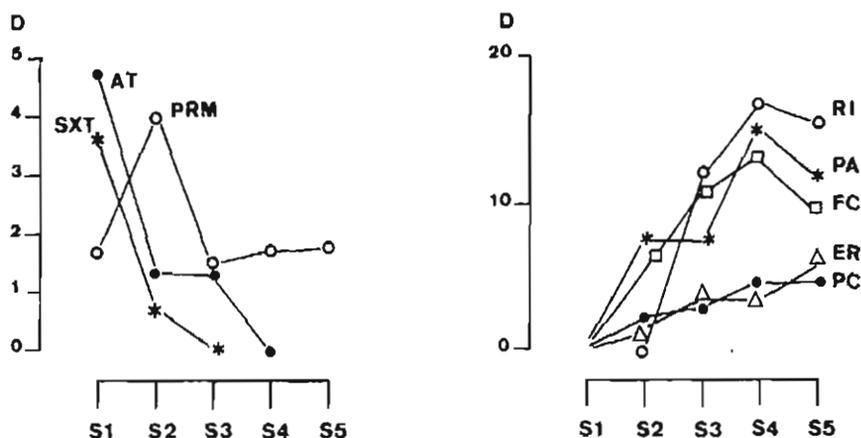


FIG. 5.—Evolución de 8 especies de aves a lo largo de los estados de crecimiento de los repoblados de pinos. Claves como en tabla 1 y figuras 2 y 4.

[Evolution of 8 bird species along the development stages of pine plantations. Keys as in table 1 and figures 2 and 4.]

TABLA 4

Tasas de cambio de la diversidad (TCH') a lo largo del crecimiento de una repoblación de pinos. VR es la tasa de cambio anual (igual a  $TCH' \cdot 100/I$ , donde I es el intervalo de tiempo en años). EP: edad de los pinos. HAA: altura de los pinos. ha: hectáreas censadas.  
 [ $\beta$ -diversity (TCH') and annual rate of change in the diversity ( $VR = TCH' \cdot 100/I$ ) of the pineforest along the reforestation growth. EP: pine age in years.]

		ha	hAA	EP	I	TCH'	VR
Landa plantada . . . . .	LP	47,5	0	0			
Pinar joven . . . . .	PJ	10	3,1	7	7	0,494	7,05
Pinar medio 1 . . . . .	PM1	20	10,5	12	5	0,257	5,15
Pinar medio 2 . . . . .	PM2	17,5	15,6	19	7	0,065	0,93
Pinar adulto . . . . .	PA	10	19,7	28	9	0,075	0,83

DISCUSIÓN

Las plantaciones de *Pinus radiata* producen profundos cambios en los niveles poblacionales de las aves que pueblan las masas forestales del País Vasco atlántico debido a que de las 22 especies forestales más abundantes, 12

muestran cambios de abundancia significativos. En general, las repoblaciones han originado un medio favorable para el desarrollo de muchas aves forestales, ya que ocho especies son más densas en los pinares que en los bosques caducifolios, frente a cuatro que son más escasas o no colonizan las plantaciones. Como se ha comentado en el apartado anterior, tales respuestas pueden explicarse considerando los hábitos de nidificación de las especies o la presencia de sus sustratos de alimentación preferidos.

A juzgar por su mayor riqueza, los pinares deben proporcionar una mayor cantidad de oportunidades de explotación (nichos) que los bosques caducifolios actualmente existentes si se tiene en cuenta el principio gaussiano de nicho (una especie un nicho; GAUSE, 1934, en MCNAUGHTON y WOLF, 1984). Sin embargo, la mayor dominancia y menor diversidad de las repoblaciones indica que, a pesar de que éstas ofrezcan una mayor cantidad de posibilidades de uso del medio, la mayoría de los nichos asociados con ellas están poco representados. Esto implica que sólo algunas especies procedentes de los bosques autóctonos puedan explotar con elevados efectivos las condiciones de elevada disponibilidad de unos recursos concretos (fundamentalmente el follaje del pino y los extensos, aunque poco diversos estratos arbustivo y herbáceo). Las especies responsables de la mayor riqueza de las plantaciones son las más raras, contribuyendo por tanto escasamente a la diversidad (abundancias relativas menores del 1%), y están ligadas a recursos con baja disponibilidad en este medio (por ejemplo, árboles caducifolios, huecos en troncos, sectores con gran diversidad de arbustos, etc.).

La mayor densidad de los pinares respecto a los bosques caducifolios va ligada fundamentalmente a las especies muy dominantes (abundancias relativas superiores al 10%) que utilizan unos pocos recursos muy diferenciados y abundantes (*P. ater* —artrópodos del follaje del pino—, *R. ignicapillus* —artrópodos de las acículas y zarzamoras— y *F. coelebs* —artrópodos del suelo—; datos inéditos). Esto lo demuestra el hecho de que no haya diferencia significativa en la densidad media entre repoblaciones de *P. radiata* y hayedobledales si se excluye del análisis las especies muy dominantes (véase resultados y Fig. 1; *R. ignicapillus* en pinares y masas caducifolias, y *P. ater* y *F. coelebs* en las plantaciones): 30,9 aves/10 ha en hayedobledales y 28,4 aves/10 ha en los pinares ( $p > 0,1$ ; test de la *t* de Student para medias).

Por lo que concierne a la evolución de la comunidad de aves a lo largo del desarrollo de las plantaciones de pinos, los resultados aportados por este estudio concuerdan con las ideas generales sobre el incremento de la densidad y riqueza de los organismos en el curso de las sucesiones (véase, por ejemplo, revisión de BLONDEL, 1986). Como ha podido observarse en la figura 4, hay una relación directa entre el incremento de la complejidad de la estructura de la vegetación y el aumento de la densidad y riqueza de especies, algo que concuerda con los resultados aportados por otros autores (MACARTHUR y MACARTHUR, 1961; KARR, 1968; RECHER, 1969; BLONDEL *et al.*, 1973; WILSON, 1974; NILSSON, 1979; BILCKE, 1982; HELLE, 1985). Otros estudios,

sin embargo, encuentran la existencia de «picos» de máxima densidad y diversidad en fases semiarbustivas previas al completo desarrollo de los bosques (FERRY y FROCHOT, 1970; GLOWACINSKI, 1975) que luego decaen para remontar progresivamente hasta alcanzar los valores máximos finales. Este fenómeno, denominado «ecotono temporal» por GLOWACINSKI y WEINER (1983), sólo se presenta en nuestro caso en la evolución de la dominancia (véase ID en Fig. 4, que puede interpretarse como una medida inversa de la diversidad; HERRERA, 1980), ya que no presenta una disminución monotónica al aumentar la diversidad estructural del bosque (véase referencias anteriores, y WILLSON, 1974; ROTH, 1981; JAMES y WAMER, 1982, y revisión de BLONDEL, 1986, para unos resultados similares en los patrones de evolución de la diversidad). Esta discrepancia es introducida por el estado pseudosucesional S2 (pinos muy jóvenes). La razón de este brusco descenso de la dominancia (o incremento de la diversidad) respecto a los estados precedentes y posteriores estriba en el carácter ecotónico de S2 (características intermedias entre las landas y los bosques desarrollados) que posibilita la ocupación de estas plantaciones de corta edad por especies de ambos extremos del gradiente forestal (véase GLOWACINSKI y WEINER, 1977; POTTI, 1985b, y BLONDEL, 1986, para resultados y conclusiones similares). Como puede verse en la figura 5, las especies típicas de las áreas menos forestadas (*Saxicola torquata*, *Anthus trivialis*) todavía ocupan esta etapa de crecimiento del pinar, en la que, además, comienza a dejarse sentir la influencia de las aves típicamente forestales (por ejemplo, *Parus ater*, *Fringilla coelebs*, *Erithacus rubecula*, *Parus cristatus*). Esta situación ecotónica no favorece la dominancia de ninguna especie y explica la diversidad de la comunidad allí instalada.

La cobertura de arbustos, la altura del arbolado y el número de especies arbóreas influyen de modo decisivo en la determinación de los niveles de riqueza avifaunística de la plantación (véase, por ejemplo, HELLE, 1985, y CARRASCAL, 1987, para unos resultados similares). El incremento de los estratos arbustivo y arbóreo trae consigo un aumento del volumen de la vegetación y del número de estratos, mientras que la presencia de varias especies de árboles, además de incrementar la complejidad estructural (tanto en la componente horizontal como vertical del medio), debe proporcionar una mayor diversidad de presas, posibilitando la utilización de un espectro más variado de estrategias de uso del espacio (véase, por ejemplo, HOLMES y ROBINSON, 1981). En consecuencia, el elevado porcentaje de varianza explicado por el análisis de regresión múltiple entre estas variables, indica que la variación en el tiempo de la composición y estructura de la ornitocenosis es un fenómeno simple altamente predecible.

Las reducidas tasas de cambio en la composición de la ornitocenosis, observadas a partir del intervalo doce-diecinueve años de edad de la plantación, son muy similares a las que se producen en otros ecosistemas forestales cerca de la etapa clímax (véase, por ejemplo, GLOWACINSKI y JÄRVINEN, 1975, para comparación). El rápido crecimiento de *Pinus radiata* en el área de

estudio (GANDULLO, *et al.*, 1974) permite conceptualizar a sus plantaciones como rápidas constructoras de comunidades de aves forestales. Sin embargo, estas plantaciones presentan el problema de ser taladas tempranamente (a partir de los veinte años), lo que impide el mantenimiento de estas comunidades diversificadas en un contexto forestal dominado por plantaciones excesivamente jóvenes, sólo ocupadas por especies de aves forestales generalistas que encuentran en ellas un hábitat subóptimo (similar resultado obtiene POTTI, 1985b, para las plantaciones de *Pinus sylvestris* del Sistema Central de España). Si tenemos en cuenta esta rápida tala de los bosques maduros y la gran parcelación de los repoblados de pinos (4,7 ha de media por parcela, según ARANZADI, 1980), puede considerarse que el bosque configurado por esta política forestal es un mosaico de parcelas en desarrollo que sólo fugazmente y según sus características (por ejemplo, tipo de sotobosque) son adecuadas para el asentamiento de una avifauna típicamente forestal. Esta rápida desaparición de los bosques desarrollados, unida a su inadecuado manejo (véase más adelante), ha dado lugar a una paradójica rareza de muchas especies de aves forestales en el sector de estudio (por ejemplo, *Dendrocopos major*, *Sitta europaea*, *Parus palustris*; ver ALVAREZ *et al.*, 1985).

#### *Implicaciones del manejo forestal sobre las aves*

Debido a la relación directa entre cobertura de arbustos y densidad y riqueza de aves, deben evitarse todas aquellas prácticas que tiendan a la reducción de este estrato, así como a su empobrecimiento mediante la eliminación de los tojos (*Ulex* spp), matorral que proporciona una mayor protección y soporte en la nidificación. Este consejo debe ponerse en práctica durante las labores de mantenimiento de la repoblación: entresacas y limpieza del pinar. La práctica habitual de eliminar la totalidad de los arbustos del sotobosque es funesta para las aves que nidifican o se alimentan sobre ellos (por ejemplo, *S. atricapilla*, *P. collybita*, *T. troglodytes*, *T. merula*, *E. rubecula*, *P. modularis* y *R. ignicapillus*). Si es imprescindible la limpieza de los pinares (por ejemplo, para disminuir los riesgos de incendio), se recomienda mantener sectores aislados con elevadas coberturas de matorral donde puedan refugiarse las especies arriba aludidas. Así aumentará la diversidad fisionómica en el plano horizontal garantizando un similar aumento de la diversidad avifaunística.

Igualmente, y como consecuencia de la gran importancia del estrato subarbóreo caducifolio de regeneración en la determinación de la riqueza y densidad de aves, debe evitarse la tala o destrucción de robles (*Quercus* spp), sauces (*Salix* spp), abedules (*Betula pendula*), avellanos (*Corylus avellana*), arraclanes (*Rhamnus alaternus*), etc., crecidos espontáneamente. Por idéntica razón las repoblaciones de *Pinus radiata* que sigan a la tala de una plantación previa de pinos deben respetar los árboles caducifolios procedentes del turno

anterior. Así se conseguirá que, sin un esfuerzo económico de plantación de especies de poco valor comercial o de aprovechamiento en turno muy largo, las masas de jóvenes pinos sean más ricas y densas en aves (la mayoría de ellas insectívoras arbóreas con posibles implicaciones en el control de plagas forestales). ODUM (1950), LACK y LACK (1951), WILLIAMSON (1970), PURROY (1975), ENGSTROM *et al.* (1984) y POTTI (1985 b) han comentado, entre otros, la importancia ornitológica de estos árboles caducifolios en las plantaciones de coníferas.

### AGRADECIMIENTOS

A J. Potti y T. Santos por su ayuda en diversas fases de la elaboración de este trabajo. Este artículo es una contribución al proyecto «Distribución y biología de los vertebrados forestales ibéricos» (PB86-0006-CO1.01), financiado por la Dirección General de Investigación Científica y Técnica.

### RESUMEN

Las plantaciones bien desarrolladas de *Pinus radiata* del País Vasco (Norte de España) configuran un medio adecuado para la avifauna forestal al permitir el asentamiento de muchas especies asociadas a los bosques caducifolios autóctonos (compuestos por una mezcla de *Fagus sylvatica* y *Quercus* spp). Cuatro especies de aves (*Sitta europaea*, *Parus major*, *P. caeruleus* y *P. palustris*) disminuyen o desaparecen en estas plantaciones, mientras que 8 especies aumentan sus efectivos (*Dendrocopos major*, *Prunella modularis*, *Phylloscopus collybita*, *Regulus ignicapillus*, *Parus ater*, *P. cristatus*, *Troglodytes troglodytes* y *Fringilla coelebs*).

Las comunidades de aves asentadas en las repoblaciones de *Pinus radiata* son más densas y ricas en especies que los bosques caducifolios, aunque menos diversas.

La altura del arbolado, el número de especies de árboles y la cobertura de arbustos son las tres variables que más se relacionan con el incremento de la abundancia y riqueza de la avifauna de los pinares. Por ello, se recomienda la protección de los arbustos y árboles caducifolios de regeneración de estos repoblados.

La densidad y la riqueza aumentan continuamente a medida que se desarrolla el pinar. Sin embargo, la dominancia decrece acusadamente en los primeros años, debido, probablemente, al carácter ecotónico de los pinares jóvenes (ecotono temporal). Estas plantaciones generan rápidamente comunidades de aves forestales, pero su temprana tala (a partir de los veinte años) impide el mantenimiento de las poblaciones de aquellas especies forestales más exigentes.

**PALABRAS CLAVE:** aves forestales, Norte de España, plantaciones de *Pinus radiata*, preferencias de hábitat, selvicultura, sucesión.

### SUMMARY

#### *Impact of the plantations of Pinus radiata on the forest avifauna in Northern Spain*

Well-developed plantations of *Pinus radiata* in the Basque Country (North of Spain) make suitable habitats for forest avifauna because they lodge many of the birds inhabiting natural broadleaved woodlands (a mixture of *Fagus sylvatica* and *Quercus* spp.). Four species (*Sitta europaea*, *Parus major*, *P. caeruleus* and *P. palustris*) decrease or disappear in these plantations while other eight species show an increase (*Dendrocopos major*, *Prunella modularis*, *Phylloscopus*

*collybita*, *Regulus ignicapillus*, *Parus ater*, *P. cristatus*, *Troglodytes troglodytes* and *Fringilla coelebs*). The breeding avifauna of the plantations of *Pinus radiata* is richer in species and denser, but less diversified than the one inhabiting broadleaved forests.

The height of timber, the number of tree species and the bush cover increase the density and richness of the breeding avifauna of the plantations. Therefore, plots of bushes and growing broadleaved trees should be protected within these reforestations.

Density and richness increase continuously along the development stages of plantations. However, dominance decreases during the first years, probably due to the ecotonic features of young plantations (time ecotone). The plantations of *Pinus radiata* promote fast development of forest bird communities, but their early logging (around 20 years from planting) avoids these woodlands to support most of the more specialized forest birds of the Basque Country.

KEY WORDS: Forest birds, North of Spain, plantations of *Pinus radiata*, habitat preferences, forestry, succession.

#### BIBLIOGRAFIA.

- ALATALO, R. V., y R. M. ALATALO, (1977). Components of diversity: multivariate analysis with interaction. *Ecology*, 58: 900-906.
- , — (1980). Seasonal variation in evenness in forest bird communities. *Ornis Scand.*, 11: 217-222.
- ÁLVAREZ, J., A. BEA, J. M. FAUS, E. CASTIÉN, y I. MENDIOLA (1985). *Atlas de los vertebrados continentales de Alava, Vizcaya y Guipúzcoa*. Gobierno Vasco. Vitoria.
- ARANZADI, (1980). *Estudio ecológico y económico de las repoblaciones de coníferas exóticas en el País Vasco*. Caja Laboral Popular. Mondragón.
- BHATTACHARYYA, H. (1981). Theory and methods of factor analysis and principal components. D. E. Capen (ed.): *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*, pp. 72-79, USDA Forest Service.
- BILCKE, G. (1982). Breeding songbird community structure: influences of plot size vegetation structure. *Oecol. Gener.*, 3: 511-521.
- BLONDEL, J. (1986). *Biogeografía y Ecología*. Ed. Académica, S. L., León.
- ; FERRY, C., y B. FROCHOT (1973). Avifaune et végétation: essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, 38: 55-71.
- BONGIORNO, S. F. (1982). Land use and summer bird populations in northwestern Galicia, Spain. *Ibis*, 124: 1-20.
- CALVO, F. (1982). *Estadística aplicada*. Ed. Deusto. Bilbao.
- CARRASCAL, L. M. (1984). *Organización espacial y temporal de la comunidad de aves de un bosque subalpino de Pinus sylvestris del Sistema Central (Sierra de Guadarrama)*. Tesis de licenciatura. Universidad Complutense. Madrid.
- (1985). Selección de hábitat en un grupo de aves forestales del Norte de la Península Ibérica: importancia de la estructura de la vegetación y competencia interespecífica. *Doñana Acta Vertebrata*, 12: 75-92.
- (1986). Estructura de las comunidades de aves de las repoblaciones de *Pinus radiata* del País Vasco. *Munibe*, 38: 3-8.
- (1987). Relaciones entre la avifauna y estructura de la vegetación en las repoblaciones de coníferas de Tenerife (Islas Canarias). *Ardeola*, 34: 193-224.
- , y J. L. TELLERÍA (1985a). Estudio multidimensional del uso del espacio en un grupo de aves insectívoras forestales durante el invierno. *Ardeola*, 32: 95-113.
- , — (1985b). Avifauna invernante en los medios agrícolas del Norte de España. II. Papel de la estructura de la vegetación y de la competencia interespecífica. *Ardeola*, 32: 227-251.
- CEBALLOS, L., y J. RUIZ (1979). *Arboles y arbustos de la España peninsular*. ETSIM. Madrid.
- ELÍAS, F., y L. RUIZ (1977). *Agroclimatología de España*. INIA. Madrid.
- ELÓSEGUI, J. (1980). Influencia de las repoblaciones de coníferas en la avifauna ARANZADI (ed.):

- Estudio ecológico y económico de las repoblaciones de coníferas exóticas en el País Vasco*. pp. 769-836. Caja Laboral Popular. Mondragón.
- ENGSTROM, R. T., R. L. CRAWFORD, y W. W. BAKER (1984). Breeding bird populations in relation to changing forest structure following fire exclusion: a 15-year study. *Wilson Bull.*, 96: 437-450.
- FERRY, C., y B. FROCHOT (1970). L'avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pédonculés en Bourgogne: étude de deux successions écologiques. *Terre et Vie*, 1970: 153-200.
- FRELIN, C. (1982). La relation fréquence-abundance. Aspects théoriques. Application à un peuplement d'oiseaux. *Terre et Vie*, 36: 435-464.
- GANDULLO, J. M., S. GONZÁLEZ y A. SÁNCHEZ (1974). Ecología de los pinares españoles. IV *Pinus radiata* D. Don. INIA. Madrid.
- GAUSE, G. F. (1934). The struggle for existence. 2<sup>nd</sup> ed. Hafner. N. York.
- GLOWACINSKI, Z. (1975). Succession of the bird communities in the Niepolomice Forest (Southern Poland). *Ekol. Pol.*, 23: 231-263.
- y O. JÄRVINEN (1975). Rate of secondary succession in forest bird communities. *Ornis Scand.*, 6: 33-40.
- y J. WEINER (1977). Energetics of bird communities in successional series of a deciduous forest. *Pol. Ecol. Stud.*, 3: 147-175.
- HELLE, P. (1985). Effects of forest regeneration on the structure of bird communities in northern Finland. *Holarctic Ecol.*, (: 120-132.
- HERRERA, C. M. (1980). Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de Paseriformes. *Doñana Acta Vertebrata*, 7: 1-340.
- HILL, M. O. (1973). Diversity and evenness: an unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.
- HOLMES, R. T., y S. K. ROBINSON (1981). Tree species preferences of foraging insectivorous birds in northern hardwoods forests. *Oecologia*, 48: 31-35.
- ICONA (1979). *Las coníferas en el Primer Inventario Forestal Nacional*. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- JAMES, F. C., y S. RATHBUN (1981). Rarefaction, relative abundance and diversity of avian communities. *Auk*, 98: 785-800.
- y N. O. WAMER (1982). Relationships between temperate forest vegetation and avian community structure. *Ecology*, 63: 159-171.
- JÄRVINEN, O., y R. A. VÄISÄNEN (1975). Estimating relative densities of breeding birds by the line transect method. *Oikos*, 26: 316-322.
- KARR, J. R. (1968). Habitat and avian diversity on strip-mined land in east-central Illinois. *Condor*, 70: 348-357.
- LACK, D., y E. LACK (1951). Further changes in bird-life caused by afforestation. *J. Anim. Ecol.*, 8: 277-299.
- LEBRETON, J. D., y N. YOCOZ (1987). Multivariate analysis of bird count data. *Oecol. Gener.*, 8: 125-144.
- MACARTHUR, R. H., y J. W. MACARTHUR (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42: 594-598.
- MAY, R. M. (1981). Patterns in multi-species communities. R. M. May (ed.): *Theoretical Ecology*, pp. 197-227, Blackwell, London.
- MCNAUGHTON, S. J., y L. L. WOLF (1984). *Ecología General*. Omega. Barcelona.
- NILSSON, S. G. (1979). Density and species richness of some forest bird communities in South Sweden. *Oikos*, 33: 392-401.
- ODUM, E. P. (1950). Bird populations of the highland (North Carolina) plateau in relation to plant succession and avian invasion. *Ecology*, 31: 587-605.
- OZENDA, P., A. NOIRFALISE y W. TRAUTMANN (1979). *Carte de la Végétation des états membres du Conseil de l'Europe*. C. de l'Europe. Strasbourg.
- POTTI, J. (1985a). *Las comunidades de aves del Macizo de Ayllón*. Tesis doctoral. Universidad Complutense. Madrid.
- (1985b). La sucesión de las comunidades de aves en los pinares repoblados de *Pinus sylvestris* del Macizo de Ayllón (Sistema Central). *Ardeola*, 32: 253-277.

- PRONDON, R. (1976). *Le substrate, facteur écologique de la vie en eau courante: observations et expériences sur les larves de Microptera testacea et Cordulogaster annulatus*. Thèse 3er Cycle. Univ. Lyon I.
- y J. D. LEBRETON (1981). Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the holm oak and cork oak series in the eastern Pyrenees. 1. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos*, 37: 21-38.
- PURROY, F. J. (1974). Contribution al conocimiento ornitológico de los pinares pirenaicos. *Ardeola*, 20: 245-261.
- (1975). Evolución anual de la avifauna de un bosque mixto de coníferas y frondosas de Navarra. *Ardeola*, 21: 669-697.
- RECHER, H. F. (1969). Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. *Am. Nat.*, 103: 75-80.
- ROTBERRY, J. T., y J. A. WIENS (1980). Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology*, 61: 1228-1250.
- ROTH, R. R. (1981). Vegetation as a determinant in avian ecology. *Proceed. 1st Welder Wildlife Foundation Symp.*, pp. 162-174.
- SHANNON, C. E., y W. WEAVER (1949). *The mathematical theory of communication*. Urbana Uni. Ill. Press.
- SOKAL, R. R., y F. J. ROHLF (1979). *Biometría*. Blume. Madrid.
- TELLERÍA, J. L. (1980). Datos preliminares sobre las características ecológicas y biogeográficas de las comunidades de aves del macizo de Ayllón. *Bol. Est. Centr. Ecol.*, 18: 45-54.
- (1983). La invernada de las aves en los bosques montanos del País Vasco atlántico. *Munibe*, 35: 101-108.
- (1986). *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Raíces. Madrid.
- WILLIAMSON, K. (1970). Birds and modern forestry. *Bird Study*, 17: 167-176.
- WILLSON, M. F. (1974). Avian community organization and habitat structure. *Ecology*, 55: 1017-1029.

[Recibido: 20.6.1990]