

## COMPARACION DE LAS COMUNIDADES DE AVES NIDIFICANTES E INVERNANTES EN LOS MEDIOS FORESTALES DE LA CORDILLERA CANTABRICA LEONESA

A. ALVAREZ<sup>1</sup> y F. J. PURROY<sup>2</sup>

### RESUMEN

Se han estudiado de modo cualitativo y cuantitativo las comunidades de aves de los medios forestales de las montañas cantábricas en la provincia de León (España), con bosques eurosiberianos y mediterráneos en un contrastado gradiente altitudinal. Se comparan los parámetros ecológicos correspondientes a la época de cría e invernada, observando un drástico descenso de éstos durante el invierno a causa de la fuerte estacionalidad de esta región.

Hayedo-robleales, hayedos y sabinares albergan una importante población invernante de Zorzales (*Turdus* spp.) que explotan los frutos de *Ilex*, *Sorbus* spp. y de la propia sabina. Los pinares repoblados constituyen un buen refugio para los residentes *Parus* y *Regulus*, y el encinar, de carácter más atemperado, sustituye aves estivales por residentes procedentes de medios aledaños. El máximo despoblamiento invernal ocurre en melojares y abedulares.

La diversidad descende en todos los medios salvo en el sabinar y encinar, donde es mayor en invierno, y en el quejigal, que se mantiene. Los pinares exhiben los valores mínimos y, por contra, la mayor dominancia del *Parus ater* y *R. regulus*, como en primavera. La riqueza siempre es inferior en invierno.

La mayor parte de las especies ostentan valores de amplitud de hábitat (AH) inferiores en invierno, normalmente a causa de su desplazamiento masivo durante esa época a medios más favorables. Contrariamente, los páridos se reparten más uniformemente en invierno. *P. ater* y *P. cristatus*, reputados especialistas en coníferas, poseen en todo tiempo altos valores de AH a pesar de que ocho de los diez medios estudiados son formaciones de frondosas.

La biomasa invernal es netamente menor a la estival en ocho de los diez medios, pero en los encinares, gracias a *Garrulus glandarius*, *Columba palumbus* y *Turdus merula*, y en los sabinares, a Mirlo, Zorzales y Perdiz Roja, ocurre lo contrario.

### INTRODUCCION

Se ha investigado la composición cualitativa y cuantitativa de las comunidades de aves nidificantes e invernantes en los medios forestales de las montañas de León, caracterizados por reunir bosques de filiación eurosiberiana y mediterránea en

un contrastado gradiente altitudinal representativo de la Cordillera Cantábrica. A partir de los datos originales (ALVAREZ, 1989) se comparan los parámetros ecológicos definitorios de la avifauna en época de cría e invernada, tipificando las respuestas comunitarias ante el fuerte estacionalismo propio de las series forestales cantábricas.

### AREA DE ESTUDIO

Se sitúa en la vertiente meridional de la Cordillera Cantábrica, en la provincia de León. Dicho territorio, desde el punto de vista fitogeográfico, per-

<sup>1</sup> Instituto de F.P. de Reinosa. 39200 Reinosa (Cantabria).

<sup>2</sup> Departamento de Biología Animal. Facultad de Biología. 24071 León.

tenece a la provincia Orocantábrica, incluida en la Superprovincia Atlántica de la región Eurosiberiana. La meseta colindante corresponde a la provincia Carpetano Ibérico Leonesa de la región Mediterránea. En RIVAS MARTÍNEZ *et al.* (1984) y DÍAZ y PENAS (1984), entre otros, pueden encontrarse más datos florísticos y fitogeográficos.

En dicha área se muestreó la práctica totalidad de los medios forestales: hayedos (*Fagus sylvatica*), robledales albares (*Quercus petraea*), hayedo-robledales, abedulares (*Betula alba*), melojares montanos y de meseta (*Q. pyrenaica*), quejigales (*Q. faginea*), encinares de montaña (*Q. rotundifolia*), sabinars (*Juniperus thurifera*) y pinares repoblados (*Pinus sylvestris*, mayoritariamente).

## MATERIAL Y METODOS

El método de censo se basa en el transecto finlandés descrito por JÄRVINEN y VÄISÄNEN (1975) y consiste en realizar recorridos rectilíneos de longitud conocida a través de medios homogéneos. Se consideran los contactos dentro de una banda principal de 25 m a derecha e izquierda de la línea de progresión y aquéllos situados fuera, en la denominada banda suplementaria. La suma de ambas bandas constituye la banda total.

Los censos primaverales se efectuaron entre el 15 de abril y el 30 de junio; los de invierno desde la última semana de noviembre a la primera de febrero, ambas inclusive. Todos se realizaron en condiciones óptimas. Siguiendo las recomendaciones de TELLERÍA (1978) no se realizó la transformación de macho cantor en pareja, pero sí la de un nido o grupo familiar en dos aves. Se calcularon los siguientes parámetros:

— Densidad relativa (aves/10 ha) con datos de la banda principal.

— Índices kilométricos de abundancia (IKA) con datos de la banda total (FERRY y FROCHOT, 1958).

— Riqueza o número de especies.

— Diversidad ( $H'$ ) según la fórmula de SHANNON y WEAVER (1949),  $H' = -\sum p_i \ln p_i$ , donde  $p_i$  es la proporción de cada especie del total censado en la banda principal.

— Diversidad corregida para el tamaño muestral ( $H'_{con}$ ) según el procedimiento de HUTCHESON (1970).

— Equitabilidad ( $J'$ ) según PIELOU (1975), es decir, el cociente entre la diversidad y la diversidad máxima o logaritmo neperiano del número de especies.

— Equitabilidad ( $E$ ), ALATALO y ALATALO (1980),  $E = N_2 - 1/N_1 - 1$ , donde  $N_1$  es el antilogaritmo de la expresión de SHANNON, y  $N_2 = 1/\sum p_i^2$ , siendo  $p_i$  la proporción del total de individuos de la especie  $i$ .

— Índice de dominancia (ID) de MCNAUGHTON y WOLF (1970), expresado  $ID = (D_1 + D_2/D) \cdot 100$ , siendo  $D_1$  y  $D_2$  las densidades de las dos especies más abundantes y  $D$ , la densidad total.

— Amplitud de hábitat, según LEVINS (1968),  $AH = 1/\sum p_i^2$ , siendo  $p_i$  la proporción del total de individuos de la especie  $i$  en cada uno de los diez medios prospectados. Se calcula con los IKA y oscila entre 1 y 10.

— Biomasa, estimada mediante el producto  $d_i \cdot w_i$ , siendo  $d_i$  la densidad y  $w_i$  el peso medio de la especie  $i$  en gramos. La biomasa de la comunidad viene dada por el sumatorio de las específicas y se expresa en g/10 ha.

— Tasa de mantenimiento metabólico (EMR) calculada por las fórmulas de KENDEIGH *et al.* (1977):

No Passeriformes:

$$EMR/ind. = 1.068026 \cdot w^{0.66372} \text{ a } 30^\circ \text{ C.}$$

$$EMR/ind. = 4.141712 \cdot w^{0.54441} \text{ a } 0^\circ \text{ C.}$$

Passeriformes:

$$EMR/ind. = 1.461638 \cdot w^{0.68802} \text{ a } 30^\circ \text{ C.}$$

$$EMR/ind. = 4.969125 \cdot w^{0.51052} \text{ a } 0^\circ \text{ C.}$$

## RESULTADOS Y DISCUSION

La Tabla I, algunos de cuyos datos se comentan someramente en PURROY *et al.* (1990), recoge los valores de los parámetros comunitarios, primaverales e invernales, que a continuación cotejamos.

TABLE I  
PARAMETROS DE LAS COMUNIDADES NIDIFICANTES E INVERNANTES DE AVES EN BOSQUES DE LA CORDILLERA CANTABRICA.  
SE EXCLUYEN RAPACES.

Medio	n	L	Sr	D	dT	IKA	H'	H' <sub>corr</sub>	J'	E	ID	B	EMR	W <sub>corr</sub>
<b>REPRODUCCION</b>														
Hayedo .....	15	25,6	36	55,3	17,4	66,6	2,65	2,68	0,80	0,71	29,8	1.669,2	616,5	17,3
Robledal albar .....	13	19,4	37	69,7	23,3	80,4	2,78	2,80	0,79	0,62	35,9	1.833,6	745,7	17,1
Hayedo-robledal .....	5	9,6	34	76,0	5,6	81,0	2,88	2,92	0,86	0,72	23,5	1.757,0	831,3	18,5
Abedular .....	14	19,0	37	49,2	17,4	64,8	2,55	2,58	0,75	0,60	40,0	2.096,5	563,7	14,9
Melojar montano .....	8	10,1	39	43,9	15,8	55,2	2,65	2,70	0,85	0,63	37,6	1.016,8	477,1	18,8
Quejigal .....	3	8,0	31	55,4	1,1	64,8	2,48	2,54	0,82	0,64	38,5	1.206,2	611,2	21,4
Encinar montano .....	3	3,5	24	34,8	13,0	46,2	2,47	2,59	0,94	0,71	34,4	1.024,6	457,7	29,4
Melojar supramediterráneo .....	8	13,6	41	55,3	16,5	66,8	2,74	2,78	0,82	0,65	32,4	1.111,8	568,8	17,6
Sabinar .....	4	14,7	39	41,6	4,8	62,2	2,81	2,86	0,84	0,65	28,7	915,4	446,1	19,3
Pinar albar (reprobl.) .....	8	21,3	29	56,9	18,8	58,7	2,33	2,35	0,74	0,50	47,7	1.972,2	660,4	18,6
<b>INVERNADA</b>														
Hayedo .....	10	21,6	29	42,4	29,9	59,2	2,49	2,51	0,83	0,75	33,2	1.299,5	1.052,1	25,5
Robledal albar .....	8	17,2	27	26,1	10,6	38,3	2,26	2,30	0,78	0,59	51,1	896,1	665,2	29,2
Hayedo-robledal .....	3	14,6	23	44,1	18,8	48,1	2,30	2,33	0,81	0,72	39,9	1.012,2	992,0	22,5
Abedular .....	5	11,1	20	24,3	8,1	33,0	2,05	2,10	0,82	0,71	45,6	1.511,9	614,1	18,1
Melojar montano .....	7	19,6	27	23,8	20,0	28,4	2,27	2,32	0,79	0,67	44,4	445,7	446,5	15,5
Quejigal .....	3	9,0	27	22,3	9,2	31,8	2,45	2,53	0,88	0,62	40,5	667,1	560,8	29,9
Encinar montano .....	4	3,0	18	30,0	12,3	39,6	2,48	2,68	0,97	0,60	35,5	3.122,7	1.224,6	59,2
Melojar supramediterráneo .....	6	15,0	31	20,8	9,1	30,3	2,31	2,38	0,80	0,63	44,5	704,5	477,9	19,4
Sabinar .....	5	13,9	33	26,3	12,8	61,3	2,87	2,94	0,90	0,70	27,0	2.000,6	997,0	49,8
Pinar albar (reprobl.) .....	7	23,4	27	38,6	22,4	41,6	1,81	1,83	0,66	0,57	64,8	381,9	595,5	9,7

n: Localidades censadas. L: km de transecto. Sr: Riqueza total. D: Aves/10 ha. dT: Desviación típica. H': Diversidad (SHANNON y WEAVER, 1949). H'<sub>corr</sub>: Diversidad corregida para el tamaño de la muestra (HUTCHESON, 1970). J': Equitabilidad (PIELOU, 1975). E: Equitabilidad (ALATALO y ALATALO, 1980). ID: Índice de dominancia (MCNAUGHTON y WOLF, 1970). B: Biomasa (g/10 ha). EMR: Tasa de mantenimiento metabólico (KENDEIGH *et al.*, 1977). W<sub>corr</sub>: Peso medio corregido, excluyendo no Passeriformes, Corneja y Cuervo.

## 1. Densidad y abundancia (IKA)

Con relación a la primavera, es patente el fuerte bajón de la densidad en la práctica totalidad de los bosques (Tabla I y Fig. 1). No obstante, el test estadístico no paramétrico de la U de Mann-Whitney (SOKAL y ROHLF, 1979) no revela más que cuatro casos en que las diferencias sean significativas; éstas son robleal albar ( $U=0,5$ ,  $p<0,002$ ), abedular ( $U=8$ ,  $p<0,05$ ), melojar supramediterráneo ( $U=1$ ,  $p<0,01$ ) y quejigal ( $U=0$ ,

$p=0,05$ ). El resto de los medios no muestra diferencias significativas debido a las elevadas desviaciones típicas de este parámetro; es principalmente en invierno cuando, frente a medios muy empobrecidos, encontramos otros homólogos muy poblados —hayedos, sabinares, pinares, etcétera—. Con relación al general descenso invernal, sólo el encinar mantiene similar densidad a la de primavera, lo cual es normal en hábitats sometidos a fuerte estacionalidad (ver, por ejemplo, PURROY, 1975 y 1977 a y b; GUITIAN, 1984 a y b; POTTI, 1985,

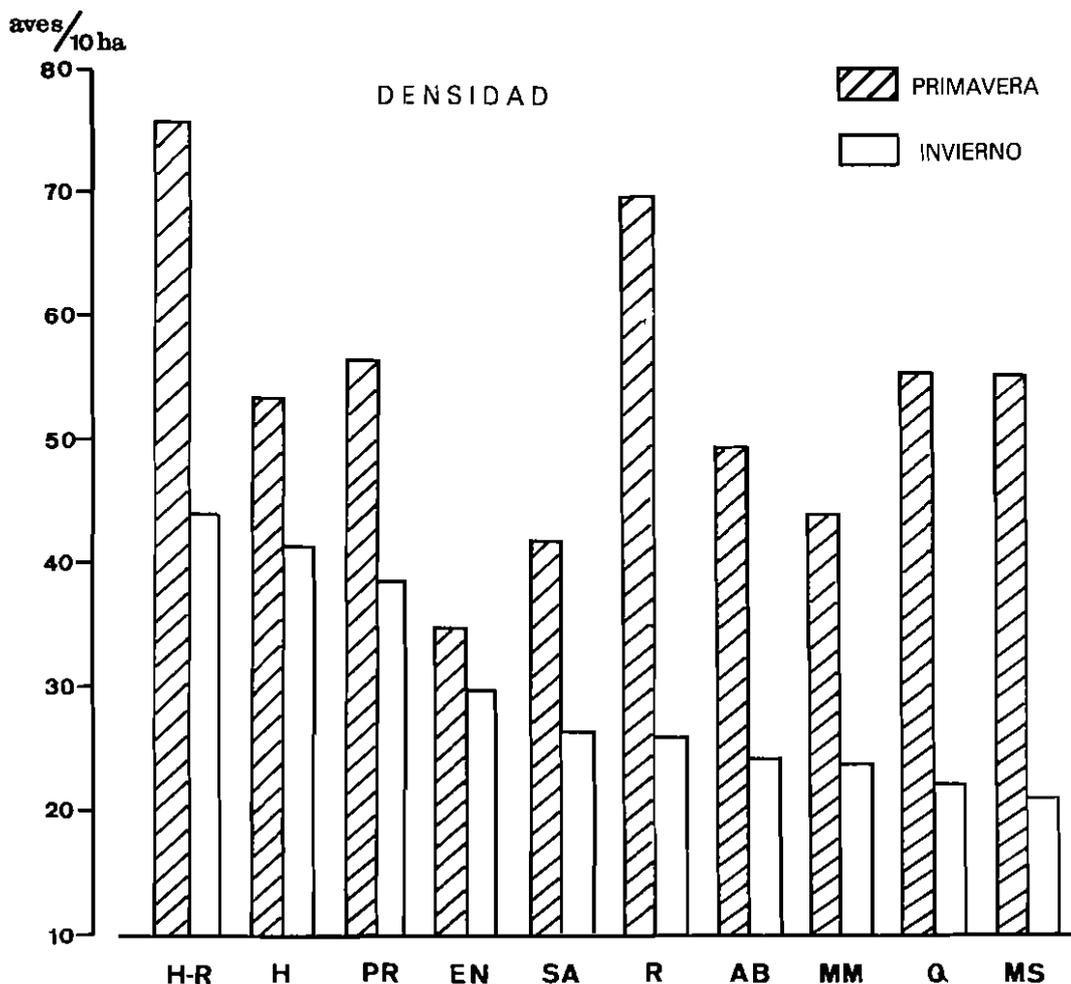


Fig. 1. Densidades de las comunidades de aves nidificantes e invernantes en los bosques cantábricos. Abreviaturas: H-R, hayedo-robleal; H, hayedo; R, robleal albar; AB, abedular; MM, melojar montano; MS, melojar supramediterráneo o de meseta; Q, quejigal; EN, encinar montano; SA, sabinar; PR, pinar de repoblación.

etcétera) en regiones poco atemperadas de productividad invernal limitada (TELLERÍA *et al.*, 1988).

Conviene recordar el esquema de avifauna invernal de bosques ibéricos (TELLERÍA *et al.*, 1988), con valores de densidad media de 74; 47,8; 43,3 y 14,7 aves/10 ha, respectivamente, en los pisos bioclimáticos Termomediterráneo, Eurosiberiano, Mediterráneo y Supramediterráneo. Este esquema, válido en su concepción general, hay que modificarlo en lo referente a las aves forestales aquí estudiadas, ya que las comunidades muestreadas en bosques montanos de León —provincia Orocantábrica de la región Eurosiberiana— presentan una densidad media de 31,11 aves/10 ha, sin que los medios termófilos, sabinar (26,3) y encinar (30) muestren valores muy diferentes. En cierta medida, el invierno equilibra los niveles de abundancia de pájaros entre solana y umbría, sin que los montes termófilos hagan jugar los factores restrictivos que imperan en época de nidificación.

Los bosques que registran mayores densidades invernales son los hayedo-robleales y los hayedos; los primeros mantienen la posición ya lograda en primavera, y los segundos, con relación a ese período, superan al resto de los medios. Mientras que la elevada densidad aviar del hayedo-robleal en primavera puede explicarse, en buena medida, en función de su carácter mixto, que implica una mayor complejidad estructural (ver PURROY, 1975, para un bosque mixto navarro), los altos valores invernales, tanto del hayedo-robleal como del hayedo puro, se explicarían por la disponibilidad —irregularmente repartida— de frutos carnosos (*Ilex aquifolium*, *Sorbus* spp.) y secos (hayucos) que atraen a Túrpidos y Fringílicos. La importancia como recurso invernal de estas especies, fundamentalmente del acebo, es de sobra conocida (CASTROVIEJO, 1970; GUITIÁN, 1984 c), y es en los bosques citados donde más abundan.

Los pinares repoblados conservan en invierno el tercer puesto conseguido en período reproductor gracias al buen número de residentes de los géneros *Parus* y *Regulus*. Zorzales y Fringílicos no acuden demasiado a estos pinares, si acaso *Carduelis spinus* con débil densidad; no obstante, mencionemos un pinar maduro con abedules y zonas con hayas (ALVAREZ, 1983) donde el Lúgano era dominante en invierno. Los Lúganos invernantes, si se

superponen años de irrupción y alta disponibilidad de piñones, accesibles sólo cuando la piña madura, protagonizan concentraciones locales, como la registrada en el pinar albar de Puebla de Lillo, a veces, incluso, con reproducción primaveral, con carácter efímero y puntual. En dicha localidad hemos comprobado su reproducción al menos cuatro veces, en 1979, 1981, 1988 y 1990.

El encinar cantábrico deja de ser el medio menos denso en período reproductor para ocupar el cuarto lugar en invierno, sin variación apreciable de densidad; *Erithacus rubecula*, *Turdus merula*, *Pardus* spp., *Fringilla coelebs* y *Sitta europaea* mantienen sus densidades en invierno, mientras las ausencias de aves estivales —*T. troglodytes*, *Prunella modularis*, *P. phoenicurus*— se suplen con contingentes invernantes tales como *R. regulus*, *Garrulus glandarius*, *Columba palumbus*, *Parus palustris* y *Turdus philomelos*. El Arrendajo, bastante móvil en invierno, acude a los encinares en busca de bellotas. La Paloma Torcaz busca idéntico recurso trófico, aunque la población invernante aquí es ínfima comparada con la que acogen los alcornocales y encinares suroccidentales ibéricos (PURROY y RODERO, 1984, y PURROY, 1988).

El sabinar gana algún puesto respecto a la primavera; las ausencias más llamativas respecto a ese período son *P. modularis*, varios Sílvidos estivales, *S. serinus* y *Emberiza cia*; también es notable el descenso de Petirrojo y Reyezuelos. Los invernantes más característicos del sabinar son los Túrpidos —*T. merula*, *T. torquatus*, *T. iliacus*, *T. viscivorus*, *T. pilaris* y *T. philomelos*—, pero cabe mencionar pequeñas poblaciones de *Parus palustris*, *Phylloscopus collybita*, *Sitta europaea* o aves como *Prunella collaris*, que con fuertes nevadas pasan algunos días en los sabinares.

Los cinco bosques que detentan densidades más débiles son los robleales albares, donde no suelen abundar acebos y serbales; los abedulares, de gran dureza climática, que a pesar de atraer cierto número de *T. iliacus* sufren un claro despoblamiento invernal, y los melojares y quejigales, que siguiendo la tónica de otras localidades ibéricas (POTTI, 1985; SUÁREZ y SANTOS, 1988) albergan densidades invernales muy bajas.

En cuanto a la abundancia (IKA), como puede apreciarse en la Figura 2, salvo variaciones poco

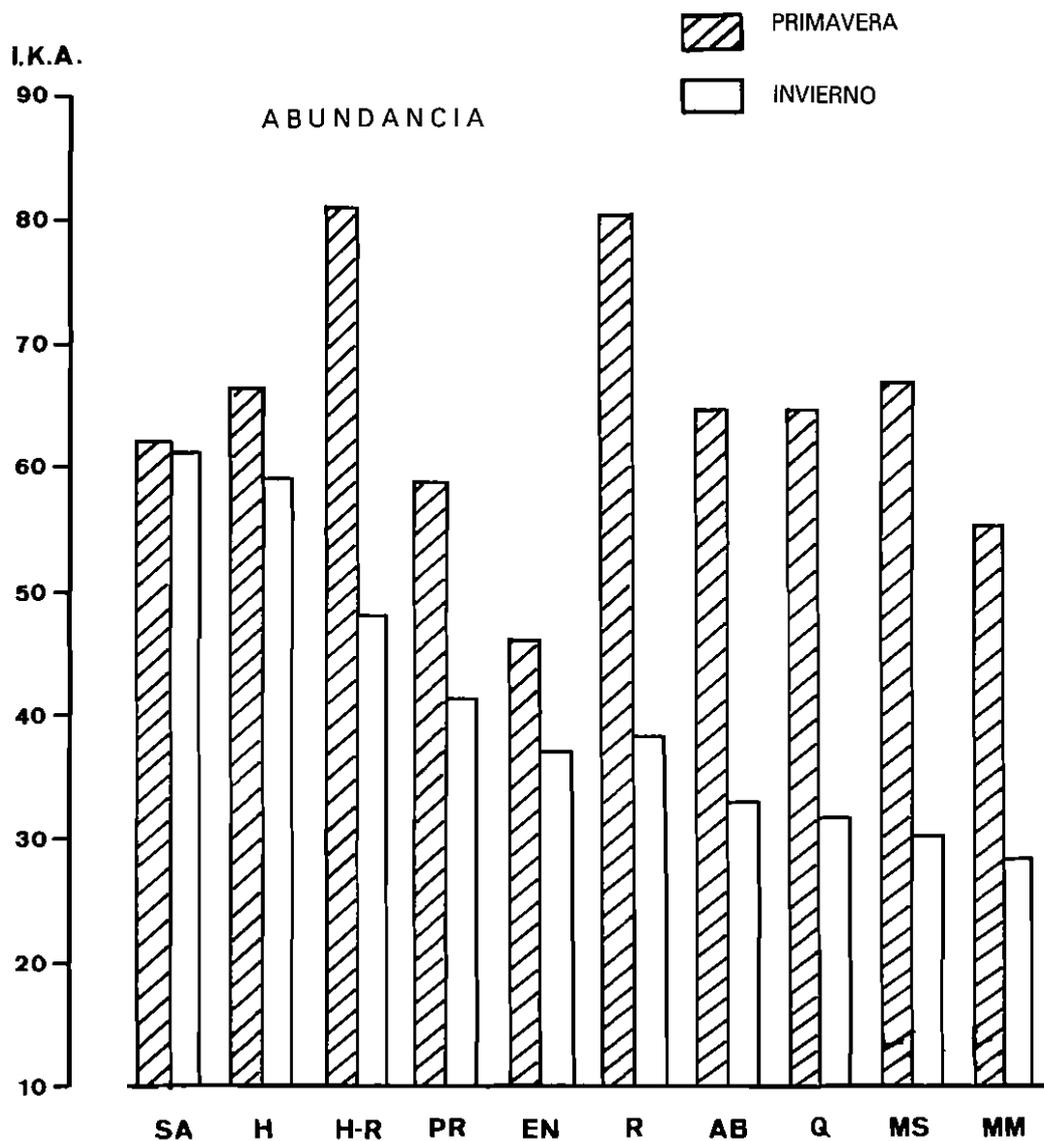


Fig. 2. Abundancia (IKA) en las comunidades de aves nidificantes e invernantes en los bosques cántabros. Abreviaturas como en Fig. 1.

significativas, todos los medios, excepto el sabinar, muestran una tendencia similar a la comentada para la densidad. Ambos índices están correlacionados tanto en primavera ( $r=0,91, p<0,001$ ) como en invierno ( $r=0,61, p$  entre 0,05 y 0,02), aunque dicha correlación invernal mejora notablemente excluyendo al sabinar ( $r=0,90, p<0,001$ ). La fuerte oscilación de los valores de abundancia en las diferentes localidades condiciona los pocos bosques donde las diferencias estacionales son estadísticamente significativas —robleal albar ( $U=6, p=0,002$ ), abedular ( $U=9, p<0,05$ ) y quejigal ( $U=0, p=0,05$ ).

Resulta llamativo el caso del sabinar en invierno, que pasa a ser el medio con mayor IKA cuando su densidad era media. La explicación es sencilla: un numeroso contingente de Zorzales y Mirlos, principalmente *T. iliacus*, inverna algunos años en ciertos sabinares formando grandes bandos, cuya detectabilidad en este medio abierto es muy grande; otro tanto ocurre con *Pyrrhocorax graculus*, esquivas para figurar en la banda principal pero muy detectables a gran distancia; el resultado es un IKA muy alto con relación a la densidad.

La invernada de Mirlos y Zorzales en los sabinares cantábricos oscila ampliamente de unos años a otros, como se aprecia en la Tabla II donde cotejamos datos referentes a tres inviernos; otro tanto ocurre en bosques caducifolios. Además, en año de abundancia, no todas las localidades presentan concentraciones de aves, hallándose bosques prácticamente vacíos. Las especies invernantes en sentido estricto —*T. torquatus*, *T. pilaris* y *T. iliacus*— son las de invernada más variable. Los IKA medios de Mirlos y Zorzales en sabinares de Burgos, Soria, Guadalajara y Teruel (SANTOS, 1982), el in-

vierno de 1978, dan valores de 14,7; 18,2 y 2,1 aves/km, respectivamente, siendo siempre el Zorzal Charlo la especie dominante. Los sabinares cantábricos presentan IKA con fuerte variación interanual (extremos de 2,7 y 66), con mayor entrada del Zorzal Alirrojo. Como han afirmado TELLERÍA *et al.* (1988), la biología invernal de las aves depende en gran medida de la distribución y características de los recursos tróficos, realidad demostrada en repetidas ocasiones (GRZYBOWSKI, 1982; NILSSON, 1984, etcétera). De acuerdo con esto, la irregular invernada de Mirlos y Zorzales en los sabinares estaría relacionada con la cosecha anual de gálbulos de *Juniperus thurifera* y probablemente de otras cupresáceas acompañantes, como *J. sabina*. Otro tanto podría decirse de hayedos y hayedo-robleales y la producción de sus frutos y la de los acebos y serbales acompañantes. Sin embargo, en Andalucía Oriental no se ha encontrado relación entre las abundancias anuales de pájaros (Petirrojo y Curruca Capirotada) y las de frutos (madroño, durillo, olivilla, lentisco...), por lo que HERRERA (1988) concluye que el número de frugívoros depende de otras variables además de la simple disponibilidad de frutos. No hay que olvidar la importancia de la productividad de otros medios en áreas de invernada más o menos próximas, y de las condiciones climatológicas imperantes; las olas de frío de alguna región centroeuropea pueden originar las clásicas fugas de tempero (BERNIS, 1966), recalando en nuestras latitudes buen número de Túrpidos; *T. iliacus* y *T. pilaris* son las especies nómadas e irruptoras más típicas del género (SANTOS, 1982; GALARZA y TELLERÍA, 1985; GALARZA, 1987, y CORTÉS, 1987).

Si bien en primavera la estructura vegetal resulta factor preponderante para la avifauna (por ejem-

TABLA II

VARIACION DE LA ABUNDANCIA O IKA (AVES/KM) DE MIRLOS Y ZORZALES (*T. TURDINI*, *F. TURDIDAE*) DURANTE TRES INVIERNOS EN LOS SABINARES DE LA CORDILLERA CANTABRICA

	1982-83	1985-86	1986-87
IKA <i>Turdus</i> spp. ....	13,17	66,00	2,71
IKA <i>T. torquatus</i> .....	—	3,17	—
IKA <i>T. merula</i> .....	5,61	3,50	2,50
IKA <i>T. pilaris</i> .....	—	4,67	—
IKA <i>T. philomelos</i> .....	2,20	1,17	—
IKA <i>T. iliacus</i> .....	0,49	43,50	—
IKA <i>T. viscivorus</i> .....	4,48	13,17	0,21

plo, BLONDEL *et al.*, 1973), durante la época invernal no depende tanto de ese factor (BILCKE, 1984), acudiendo los invernantes a los medios más productivos. Los Passeriformes forestales de invierno son insectívoros que se alimentan en la hojarasca, la corteza o las hojas de árboles perennifolios, y comedores de frutos en el suelo o en las copas, dependiendo de la cosecha del otoño.

## 2. Diversidad y sus componentes

La riqueza o número de especies también experimenta una caída invernal, en muchos casos notable, como refleja la Tabla I. Los hábitats que menor pérdida específica experimentan son el pinar y el quejigal; el que mayor el abedular, como cabe esperar por su ubicación altitudinal. Los bosques más ricos son los sabinars montanos y los melojares supramediterráneos, repitiendo la pauta primaveral. El encinar de montaña ocupa el último lugar en ambos períodos.

Como es predecible, en la mayoría de los medios se produce un descenso invernal de los valores de diversidad (Fig. 3). La excepción es el quejigal, y en menor medida encinar y sabinar. Hay que señalar que  $H'_{max.}$ , por su naturaleza matemática dependiente de la riqueza, es siempre mayor durante el período reproductor. El test de Hutcheson para comparar diversidades revela diferencias significativas en robledales, abedulares, melojares de meseta y pinares ( $t=6; 5; 7$  y  $3,9; p<0,001$ , respectivamente). No se alcanzan los niveles de significación en el caso de los melojares montanos, quejigales, encinares y sabinars.

La diversidad en quejigales, encinares y sabinars, muestra una dependencia más acusada del reparto o distribución de las especies que del número de éstas. Estos tres medios, de cariz mediterráneo, mantienen en invierno una avifauna bien repartida, como evidencian sus valores del índice de dominancia (ID). El ID del quejigal y encinar se mantiene discretamente superior en invierno que en primavera, y en el sabinar resulta algo inferior en invierno.

En la Tabla I figuran los valores de equitabilidad (PIELOU, 1975, y ALATALO y ALATALO, 1980); en primavera ambos siguen una tendencia similar en

la mayoría de los casos, aunque E parece ponderar más las dominancias, es decir, el desequilibrio entre las especies más y menos abundantes. Nuestros valores estivales de E son en su mayoría inferiores a los obtenidos para otras comunidades boscosas ibéricas (PURROY, 1975 y 1977 b; HERRERA, 1980, etcétera).

En invierno J' es menor que en primavera en cinco casos, y E, en cuatro solamente, incumpliendo parcialmente la predicción de TRAMER (1969) de que el vagabundeo de la avifauna durante la época rigurosa implicaría distribuciones menos uniformes. ALATALO y ALATALO (1980) señalan la dependencia de E del tamaño muestral, lo que explicaría la elevada equitabilidad estival de nuestros encinares y también las mayores uniformidades invernales, al registrarse en esa época menor número de individuos; sin embargo, eso no explica algunos casos en que el tamaño muestral es considerable también en invierno —hayedo y pinares de repoblación—. Por otra parte, el simple examen de la Tabla I refleja aquí la inconsistencia de que los medios más benignos ostentarían las mayores equitabilidades. POTTI (1985) compara el índice E de varias comunidades ibéricas y encuentra que, con numerosas excepciones, se dan valores inferiores en invierno. Dado lo controvertido de este parámetro, no parece conveniente extraer de él demasiadas conclusiones (PEET, 1975) ni emplearlo en la comparación de comunidades (SMITH y MACMAHON, 1981).

El ID (Fig. 4), salvo en los tres medios antes comentados, se incrementa en invierno. En ambos períodos disminuye al aumentar la riqueza (MAY, 1975). El encinar, con pocas especies, presenta siempre discreta dominancia, lo que, con las reservas que aconseja el pequeño tamaño muestral, puede ser indicativo de una comunidad homogénea; en ambos períodos la favorable situación bioclimática de los encinares sería causa determinante. Las parejas de especies dominantes en los diez hábitats durante el invierno están integradas por aves sedentarias o trashumantes —*Parus* spp., Mito, Reyezuelo Sencillo, Arrendajo y Mirlo—, con la única incursión en el hayedo de un visitante foráneo, *T. iliacus*. Con relación a la dominancia primaveral, sólo se mantiene el par *Parus ater* y *R. regulus* dominando en los pinares. *P. caeruleus* con-

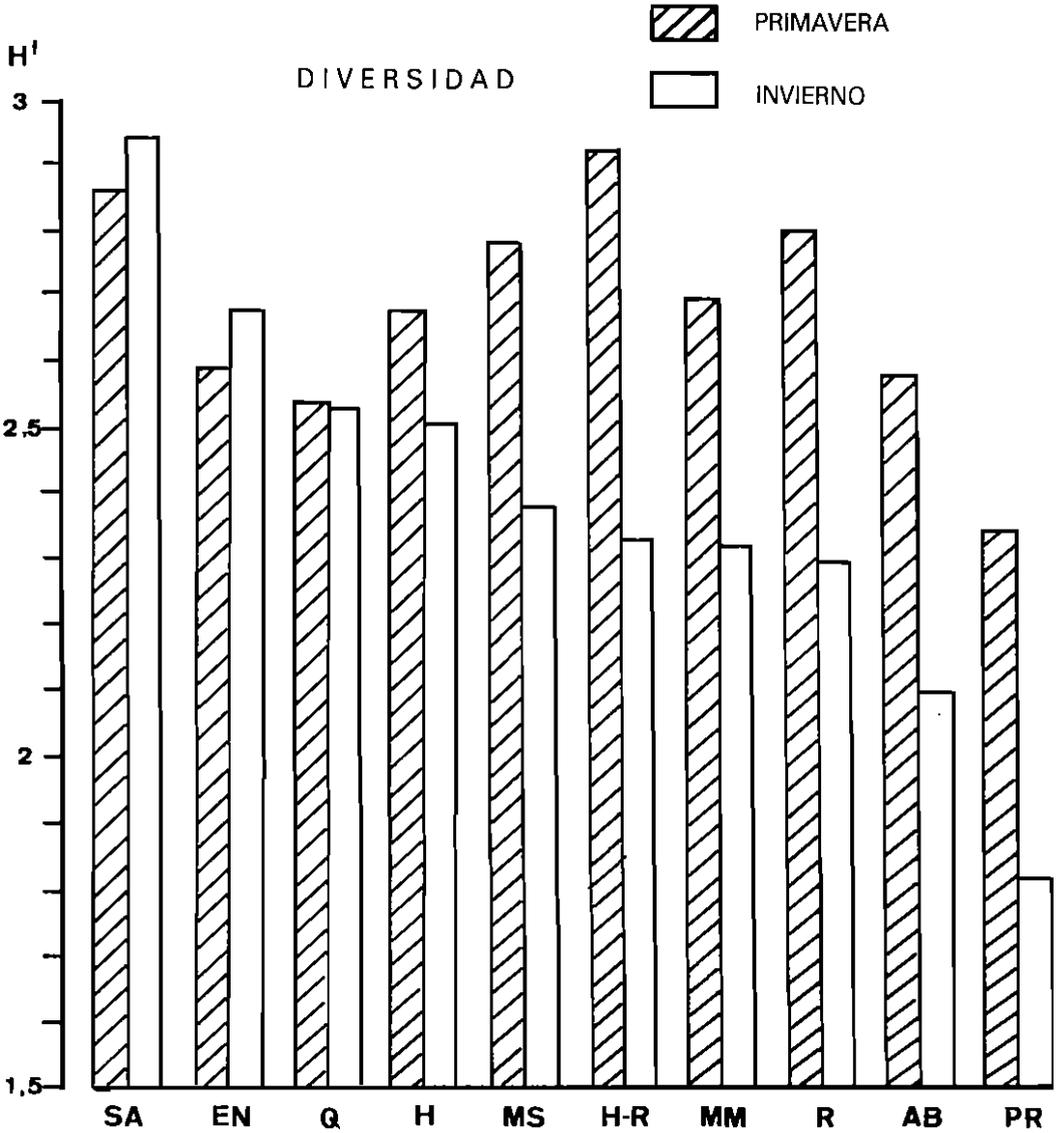


Fig. 3. Diversidades primaverales e invernales en los medios forestales cantábricos. Abreviaturas como en Fig. 1.

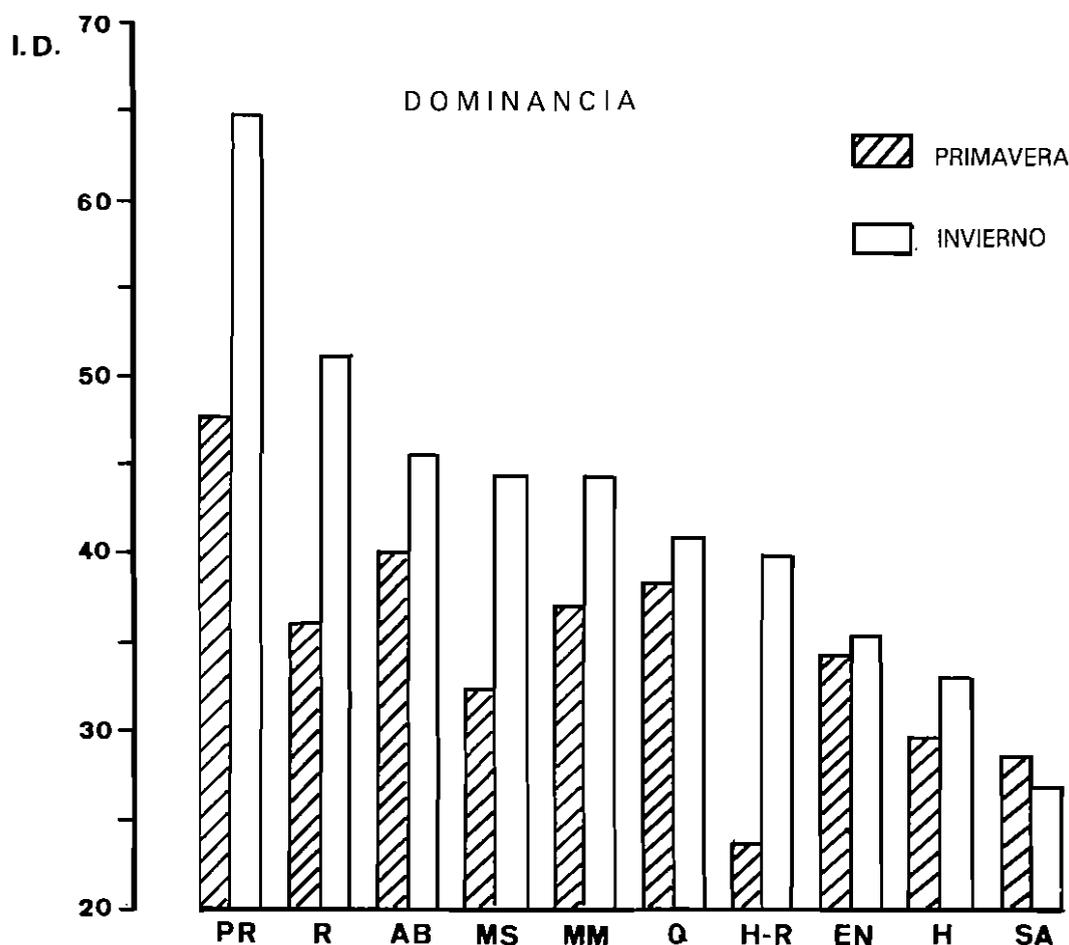


Fig. 4. Índice de dominancia (con las dos especies dominantes) de las comunidades forestales de aves de las montañas cántabras en primavera e invierno. Abreviaturas como en la Fig. 1.

serva su dominancia en robledales albares, melojares y quejigales, mostrando su especialización y preferencia por estas Fagáceas; incluso pasa a dominar en los encinares aprovechando la ausencia del estival *P. bonelli* y de *E. cia*, que en invierno vaga por campiña abierta y cultivos. *P. ater* continúa dominando en sabinares y hayedos, y pasa al primer puesto en abedulares y hayedo-robledales,

de donde *E. rubecula* y *T. troglodytes* se ausentan mayoritariamente en invierno buscando medios más benignos. Otras residentes, como *S. europaea* —robledales, hayedo-robledales y quejigales—, *A. caudatus* —abedulares, melojares—, *G. glandarius* —encinares— y *T. merula* —sabinares—, se encaraman a uno de los dos primeros puestos en sustitución de las antes mencionadas aves de carácter estival.

3. Amplitud y selección de hábitat

La Tabla III muestra los valores de amplitud de hábitat (AH) de las especies invernantes junto al valor que obtuvieron en primavera. Considerando la totalidad de las especies invernantes, un 77,27% presentan un cociente AH obs./AH máx. < 0,50, lo que demuestra que en invierno la avifauna realiza una selección de hábitat más estrecha que en primavera (63,49% para todas las especies). El caso más tangible lo constituye un grupo de aves que en invierno realizan desplazamientos hacia pisos bioclimáticos o hábitats más propicios, aun manteniendo poblaciones residuales en bosques montanos; *E. rubecula*, *P. modularis*, *T. merula*, *T. philomelos*, *T. viscivorus*, *E. cia*, *C. chloris*, *F. coelebs* y *P. pyrrhula* serían los ejemplos más claros, a los que podrían añadirse los Reyezuelos. *R. regulus*, aunque presenta AH inferior en invierno, se halla en todos los medios, pero en algunos muy escaso; la impresión es que se produce cierto trasvase de los medios más duros a otros más acogedores, siendo los máximos receptores encinares, pinares y melojares. *R. ignicapillus* se desplaza altitudinalmente en invierno, concentrando muchos efectivos en en-

cinares de montaña y meseta, sabinares y pinares mesetarios. *C. familiaris* no se detecta en invierno en los abedules al descender de nivel hacia robledales albares vecinos. *G. glandarius* protagoniza la disminución de AH más espectacular; su reparto invernal por los bosques es irregular, vagando numerosos individuos por ecotonos arbolados de valles y campiñas.

Los movimientos altitudinales mencionados serían una respuesta a la disminución de los recursos tróficos ante el rigor climático, cuya relación con el tamaño de las ornitocenosis invernantes es conocida (LACK, 1966; FRETWELL, 1972). Aunque no poseemos datos cuantitativos de la variación de la abundancia tras un temporal de nieve, censos realizados tras fuertes nevadas reflejan la total ausencia en muchos medios de Petirrojo, Acentor y Chochín, sin duda por desplazamientos a medios más bajos. CARRASCAL (1988) comprobó este extremo en un pinar subalpino del Sistema Central.

Frente a la generalizada disminución de la AH, un grupo de especies sigue una pauta contraria. Son fundamentalmente los Páridos, con la excepción de *P. ater*; estas aves, incluyendo a *A. caudatus*, se

TABLA III

VALORES DE AMPLITUD DE HABITAT (LEVINS, 1968) DE LAS AVES INVERNANTES EN DIEZ TIPOS DE BOSQUES CANTABRICOS (AH máx. = 10). A LA DERECHA LOS VALORES DE PRIMAVERA PARA COMPARACION

	Inv.	Pri.		Inv.	Pri.
<i>P. caeruleus</i> .....	8,46	6,96	<i>S. rusticola</i> .....	2,94	1,93
<i>P. cristatus</i> .....	8,27	7,76	<i>F. montifringilla</i> .....	2,85	—
<i>P. major</i> .....	8,06	7,30	<i>C. corax</i> .....	2,83	2,04
<i>A. caudatus</i> .....	7,86	6,17	<i>P. colybita</i> .....	2,77	3,46
<i>T. troglodytes</i> .....	7,35	6,88	<i>A. risfa</i> .....	2,73	2,00
<i>C. brachydactyla</i> .....	6,99	7,03	<i>C. familiaris</i> .....	2,57	2,98
<i>D. major</i> .....	6,05	6,20	<i>P. pyrrhula</i> .....	2,32	4,84
<i>C. corone</i> .....	5,39	7,27	<i>C. spinus</i> .....	2,25	1,00
<i>S. europaea</i> .....	5,34	5,64	<i>R. ignicapillus</i> .....	2,21	6,24
<i>P. ater</i> .....	5,27	6,29	<i>T. pilaris</i> .....	1,99	—
<i>F. coelebs</i> .....	4,92	7,68	<i>T. urogallus</i> .....	1,80	2,32
<i>T. merula</i> .....	4,79	8,72	<i>D. medius</i> .....	1,73	1,00
<i>E. rubecula</i> .....	4,24	7,65	<i>T. viscivorus</i> .....	1,70	7,49
<i>C. palumbus</i> .....	4,00	7,10	<i>C. coccybraustes</i> .....	1,49	1,88
<i>G. glandarius</i> .....	3,90	9,21	<i>P. collaris</i> .....	1,00	—
<i>R. regulus</i> .....	3,84	5,00	<i>T. torquatus</i> .....	1,00	—
<i>P. viridis</i> .....	3,82	2,64	<i>S. undata</i> .....	1,00	2,12
<i>T. philomelos</i> .....	3,64	4,99	<i>P. graculus</i> .....	1,00	—
<i>T. iliacus</i> .....	3,59	—	<i>S. citrinella</i> .....	1,00	1,00
<i>E. cia</i> .....	3,28	4,70	<i>C. chloris</i> .....	1,00	3,45
<i>P. palustris</i> .....	3,06	2,68	<i>L. curvirostra</i> .....	1,00	—
<i>P. modularis</i> .....	2,95	6,03	<i>D. martius</i> .....	1,00	1,98

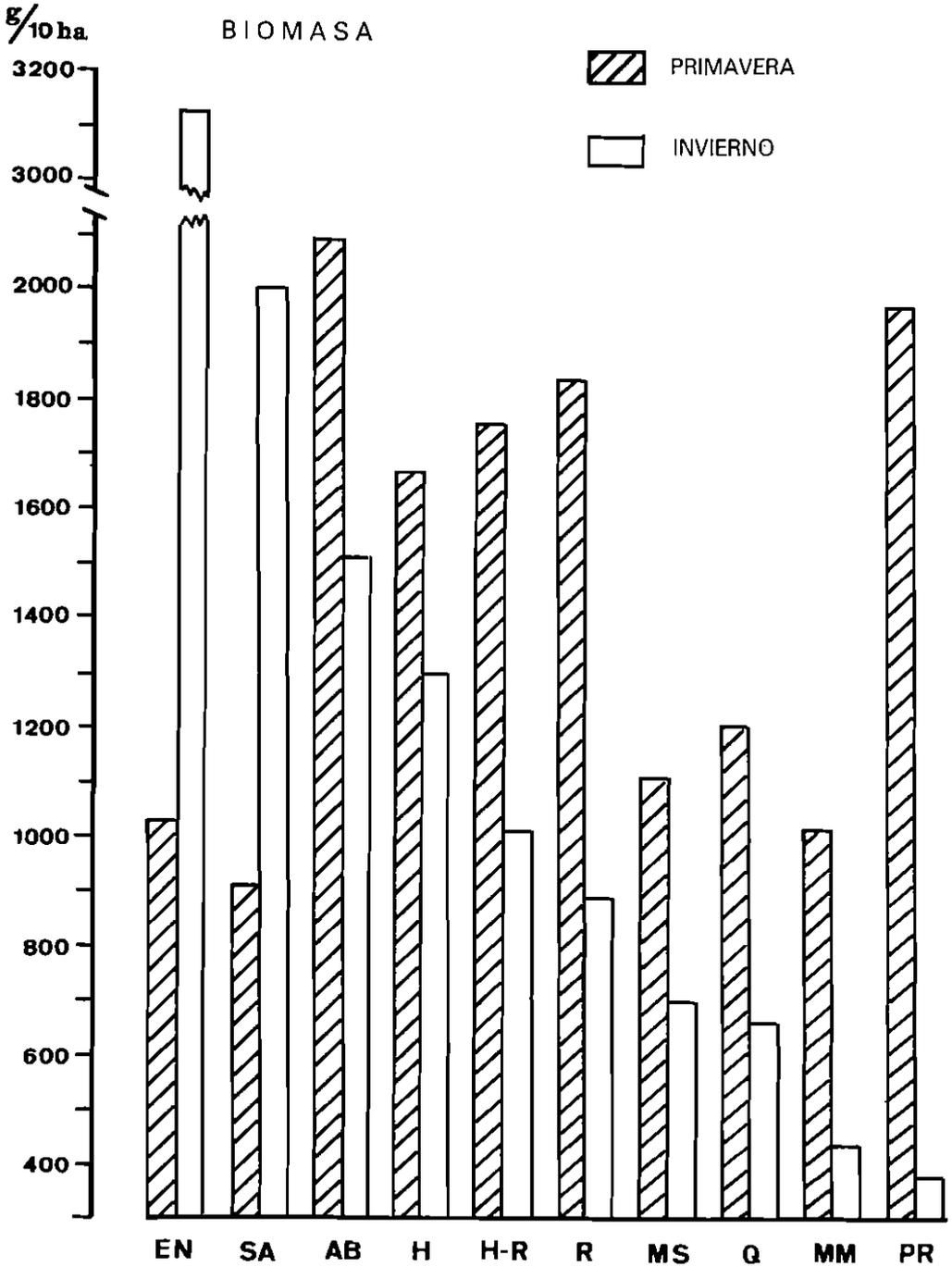


Fig. 5. Biomasa (g/10 ha) de las comunidades nidificantes e invernantes en los medios forestales cantábricos. Abreviaturas como en Fig. 1.

reparten con más uniformidad en invierno, haciendo gala de una notable ubicuidad. *P. caeruleus* penetra en los pinares que rechaza en primavera; *P. palustris* forrajea en medios atemperados que abandona mayoritariamente al acabar el invierno. Curiosamente, el Chochín incrementa ligeramente su AH invernal, a pesar del fuerte descenso de su abundancia global; la causa es el uniforme reparto de sus poblaciones residuales. Por otro lado, en invierno *P. collybita* es sustituido por la raza europea y tiene menor AH, y los Lúganos invernantes incrementan la débil población indígena, limitada a pinares, con la consiguiente variación de este parámetro. Hay que añadir que alguna variación de AH sería achacable a aspectos de detectabilidad; es el caso de *T. urogallus*, cuya disminución invernal de AH no implica una mayor restricción en la selección de hábitar; de hecho, hemos observado cortos desplazamientos de algunos Urogallos desde los abedulares a robledales con acebos que evidencian la plasticidad de esta especie en la selección del hábitar durante los meses desfavorables.

Cabe comentar, finalmente, las altas AH, en ambas épocas, de *P. ater* y *P. cristatus*, reputados especialistas en coníferas; el que ocho de los diez medios estudiados sean frondosas, pone en entredicho el carácter estenoico de estas especies, al menos en regiones septentrionales ibéricas (ver también PURROY, 1975 y 1977 a y b; GUITIÁN, 1984 a; PURROY y COSTA, 1984, etcétera). Similares consideraciones podrían hacerse respecto a Urogallo, Chocha Perdiz, Pito Negro, Reyzeuelos y Verderón Serrano, que como ya indicara BERNIS (1955, 1956) son aves adaptadas a coníferas en Europa media

y septentrional, pero que en las montañas cantábricas viven en los bosques caducifolios.

#### 4. Aspectos bioenergéticos

En la Figura 5 ordenamos las biomásas invernales y las cotejamos con las estivales; se aprecia que en invierno éstas son claramente inferiores en ocho de diez medios. El descenso más brusco acaece en los pinares, a pesar de su fuerte densidad aviar; sin embargo, el peso medio  $\bar{w}=9,89$  g— muy bajo, refleja la diminuta talla de sus invernantes mayoritarios, *P. ater* y *Regulus* spp., y la ausencia de la población nidificante de Paloma Torcaz. Los abedulares, bosques cantábricos que prosperan a mayor altitud, mantienen en ambos períodos importantes biomásas debido a la notoria población de Urogallo presente en estos medios, necesitados de una política de conservación que mantenga los efectivos de esta Tetraónida reliquia.

Tanto en encinares como en sabinares la biomasa invernal supera netamente a la estival; en los primeros, gracias a la abundancia de Arrendajo, Paloma Torcaz y Mirlo; en los segundos, a la variedad de Mirlos y Zorzales invernantes y a la sedentaria Perdiz Roja.

Respecto al período estival, la tasa de mantenimiento metabólico (EMR) aumenta en hayedos, hayedo-robledales, abedulares y, sobre todo, en sabinares y encinares; en robledales y pinares disminuye, aunque de un modo poco apreciable.

#### SUMMARY

The spring and winter bird communities of the forest in the Cantabrian Mountains (North Spain) were censused by the transect method. There is a sharp decrease of the ecological parameters (richness, diversity, evenness, abundance) in the wintering bird communities, related with the seasonality of these eurosiberian mountain forest.

Mixed oak woods, beech and *Juniperus thurifera* forest support a high wintering population of thrushes (*Turdus* spp.) exploiting the fruit production of *Ilex aquifolium*, *Sorbus* spp. and *J. thurifera*. The pine plantations are good habitats in the adverse season for *Parus* spp. and *Regulus* spp., and the holm-oak stands have resident birds of the surrounding belts that takes the place of the summering species. The birch and pyrenean oak woods have the minimal winter values of richness and density. The winter diversity decreases in the mountain forests with the exception of the holm-oak and juniper stands.

Most of the species have smaller values of habitat selection in winter time, with movements to the temperate types of woods. We observe the wider distribution of tits during the winter; *Parus ater* and *P. cristatus*, coniferous specialists, have always wide values of habitat selection not only in the pine plantations but also in the hardwood series.

The winter bird biomass is smaller than the breeding one in eight of the ten studied forest's types. The exception occurs in the olm-oak stands with the presence of *Garrulus glandarius*, *Columba palumbus* and *Turdus merula*, and in the juniper woods (influence of the size of blackbird, thrushes and Red-legged Partridge).

## BIBLIOGRAFIA

- ALATALO, R. V., & ALATALO, R. H., 1980: «Seasonal variation in evenness in forest bird communities». *Ornis Scandinavica*, 11: 217-222.
- ALVAREZ, A., 1983: «Comparación de los métodos del taxiado, IKA e IPA aplicados en un bosque montano de coníferas de León». En: *Censos de aves en el Mediterráneo*. F. J. PURROY (Ed.), pp. 107-112.
- ALVAREZ, A., 1989: *Avifauna de los pisos de vegetación de la Cordillera Cantábrica*. Tesis doctoral. Universidad de León.
- BERNIS, F., 1955: «An ecological view of Spanish avifauna with reference to the Nordic and Alpine Birds». *Pro. XI Orn. Int. Con. Basel*: 417-423.
- BERNIS, F., 1956: «Nota preliminar sobre aves de Asturias y Galicia». *Ardeola*, III, núm. 1: 31-42.
- BERNIS, F., 1966: *Migración de aves. Tratado teórico y práctico*. Publ. SEO. Madrid.
- BILCKE, G., 1984: «Residence and non-residence in Passerines: dependence on the vegetation structure». *Ardea*, 72: 223-228.
- BLONDEL, J.; FERRY, C., & FROCHOT, B., 1973: «Avifaune et végétation, essai d'analyse de la diversité». *Alanda*, 41: 63-84.
- CARRASCAL, L. M., 1988: «Influencia de las condiciones ambientales sobre la organización de la comunidad de aves invernante en un bosque subalpino mediterráneo». *Doñana, Acta Vertebrata*, 15 (1): 111-131.
- CASTROVIEJO, J., 1970: «Premières données sur l'ecologie hivernale de vertébrés de la Cordillère Cantabrique». *Alanda*, 38 (2): 126-149.
- CORTÉS, J. A., 1987: «Fuga de tempero y mortalidad de aves. Enero 1987». *La Garcilla*, 70: 14-15.
- DÍAZ, T. E., y PENAS, A., 1984: *Bases para el mapa fitogeográfico de la provincia de León*. Institución Fray Bernardino de Sahagún, 101 pp.
- FERRY, C., & FROCHOT, B., 1958: «Une méthode pour dénombrer les oiseaux nicheurs». *Terre et Vie*, 12: 85-102.
- FRETWELL, S. D., 1972: *Populations in a seasonal environment*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- GALARZA, A., 1987: «Efecto de la ola de frío de enero de 1987 sobre la avifauna en el tramo costero del País Vasco». *La Garcilla*, 70: 15-18.
- GALARZA, A., y TELLERÍA, J. L., 1985: «El impacto de la ola de frío de enero de 1985 sobre la avifauna invernante en el País Vasco Atlántico». *La Garcilla*, 65: 9-12.
- GRZYBOWSKI, J. A., 1982: «Population structure in grassland bird communities during winter». *Condor*, 84: 137-152.
- GUITIÁN, J., 1984a: *Ecología de una comunidad de passeriformes en un bosque montano de la Cordillera Cantábrica Occidental*. Tesis Doctoral. Univ. de Santiago.
- GUITIÁN, J., 1984b: «Cambios estacionales en la composición y estructura de una comunidad de Passeriformes en un bosque montano de la Cordillera Cantábrica Occidental». *Boletín Ciencias Naturales IDEA*, 34: 51-61.

- GUITIÁN, J., 1984c: «Sobre la importancia del acebo (*Ilex aquifolium* L.) en la ecología invernal de Passeriformes en la Cordillera Cantábrica occidental». *Ardeola*, 30: 67-76.
- HERRERA, C. M., 1980: «Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de Passeriformes». *Doñana, Acta Vertebrata*, 7: 1-340.
- HERRERA, C. M., 1988: «Variaciones anuales en las poblaciones de pájaros frugívoros y su relación con la abundancia de frutos». *Ardeola*, 35: 135-142.
- HUTCHESON, K., 1970: «A test for comparing diversities based on the Shannon formula». *J. Theoret. Biol.*, 29: 151-154.
- JÄRVINEN, O., & VÄISÄNEN, R. A., 1975: «Estimating relative densities of breeding birds by the line transect method». *Oikos*, 26: 316-322.
- KENDEIGH, S. C.; DOLWIK, V. R., & GAVRILOV, V. M., 1977: «Avian energetics». En: *Granivorous Birds in Ecosystems*, pp. 124-204. J. PINOWSKI & S. C. KENDEIGH (Eds.). Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- LACK, D., 1966: *Populations studies of birds*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- LEVINS, R., 1968: *Evolution in changing environments*. Princeton Univ. Press. Princeton.
- MAY, R. M., 1975: «Patterns of species abundance and diversity». En: *Ecology and Evolution of Communities*, pp. 81-120. M. L. CODY & J. DIAMONS (Eds.) Belknap Press, Cambridge.
- MCNAUGHTON, S. T., y WOLF, L. L., 1970: *Ecología General*. Omega, Barcelona (Ed. española, 1984).
- NILSSON, S. G., 1984: «The relation between the beech mast crop and the wintering of Brambling, *Fringilla montifringilla*, and Woodpigeon, *Columba palumbus*, in southern Sweden». *Annales Zoologici Fennici*, 21: 379-381.
- PEET, R. C., 1975: «Relative diversity indices». *Ecology*, 56: 496-498.
- PIELOU, E. C., 1975: *Ecological diversity*. Wiley, New York.
- POTTI, J., 1985: *Las comunidades de aves del Mazizo de Ayllón (Sistema Central)*. Tesis Doctoral, Univ. Complutense. Madrid.
- PURROY, F. J., 1975: «Evolución anual de la avifauna de un bosque mixto de coníferas y frondosas en Navarra». *Ardeola*, 21: 669-697.
- PURROY, F. J., 1977a: «Avifauna nidificante en hayedos, quejigales y encinares del Pirineo». *Boletín Estación Central Ecología*, 11: 93-103.
- PURROY, F. J., 1977b: «Avifauna nidificante e invernante del robledal atlántico de *Quercus sessiliflora*». *Ardeola*, 22: 85-95.
- PURROY, F. J., 1988: «Sobre la invernada de la Paloma Torcaz (*Columba palumbus*) en Iberia». En: *Invernada de aves en la Península Ibérica*, pp. 137-151. J. L. TELLERÍA (Ed.).
- PURROY, F. J., y COSTA, L., 1984: «Avifauna nicheuse des monts cantabriques». *Acta Biologica Montana (IV)*: 341-351.
- PURROY, F. J., y RODERO, M., 1984: *Migración e invernada de la paloma torcaz en Europa y en España*. Fundación José María Blanc, 91 pp.
- PURROY, F. J.; ALVAREZ, A., y CLEVENGERS, A. P., 1990: «Bosque y fauna de vertebrados terrestres en España». *Ecología*, 1: 349-363.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S.; DÍAZ, T. E.; FERNÁNDEZ PRIETO, J. A.; LOIDI, J., y PENAS, A., 1984: *La vegetación de la alta montaña cantábrica. Los Picos de Europa*. Ediciones Leonesas. León.
- SANTOS, T., 1982: *Migración e invernada de Zorzales y Mirlos (Género Turdus) en la Península Ibérica*. Ed. Univ. Complutense. Madrid.
- SHANNON, C. E., & WEAVER, W., 1949: *The mathematical theory of communications*. Univ. Illinois Press, Urbana.

- SMITH, K. G., & MCMAHON, J. A., 1981: «Bird communities along a montane sere. Community structure and energetics». *Auk*, 98: 8-28.
- SOKAL, R. R., y ROHLF, F. J., 1979: *Biometría*. Ed. H. Blume. Madrid.
- SUÁREZ, F., y SANTOS, T., 1988: «Estructura y estacionalidad de las comunidades de aves en un rebollar (*Quercus pyrenaica* Willd.) de la submeseta norte». *Misc. Zoologica*, 12: 379-383.
- TELLERÍA, J. L., 1978: «Introducción a los métodos de estudio de las comunidades nidificantes de aves». *Ardeola*, 24: 19-69.
- TELLERÍA, J. L.; SANTOS, T., y CARRASCAL, L. M., 1988: «La invernada de los Passeriformes (O. Passeriformes) en la Península Ibérica». En: *Invernada de aves en la Península Ibérica*, pp. 153-166. J. L. TELLERÍA (Ed.)
- TRAMER, E. J., 1969: «Bird species diversity: components of Shannon's formula». *Ecology*, 50: 927-929.