

Algunos aspectos sinecológicos de los sistemas avifauna-vegetación. Caso de un gradiente estructural simplificado

Anna M. Vicente

Laboratori d'Ecologia. Facultat de Ciències. Universitat Autònoma de Barcelona. 08193 Bellaterra (Barcelona).

Key words: bird-vegetation system, coniferous woodlands, I.P.A. method, synecology, vegetation structure.

Abstract. *Some synecological aspects of the bird-vegetation systems. The case of a simplified structural gradient.* This paper deals with the structure of the bird-vegetation system in three pine-woods (one of them was burnt in 1986) which represent a structural gradient from open landscape to mature forest during the breeding period of 1989. The three studied localities (Julenques, Gosem and Vilajosana) are situated in central Catalonia (NE of Spain). The I.P.A. method is used to count the population of birds in seven different plots for each of the three areas. A trend is observed to increase the average specific richness and also the diversity (Shannon index) with the growth of the structural complexity of the habitat. The factorial diversity in change shows top value in Julenques, because of the presence of ornithological «propagulum», the permanence of specimens after fire and the entry of new species that colonize the spaces generated by the perturbation. From the correspondance factor analysis the author have tried to interpret the main factors that determine the birds distribution. F1 is the vertical structural gradient, F2 is interpreted as horizontal heterogeneity of the ecosystem and F3, although its explanation is difficult because of its low meaning, seems to represent a structural gradient of the vegetation, in a intralocality level.

Resumen. Estudio de la estructura de los sistemas avifauna-vegetación de tres pinares (uno de los cuales sufrió un incendio en 1986) que representan un gradiente estructural de zona abierta a bosque maduro, durante el período de reproducción de 1989. Las tres localidades (Julenques, Gosem y Vilajosana) se sitúan en Cataluña Central (NE español). Se utiliza la metodología I.P.A. para el censo de la avifauna, que se realiza en 7 estaciones distintas, para cada una de las tres áreas. Se observa una tendencia a aumentar tanto en la riqueza específica media como en la diversidad (índice de Shannon) con el crecimiento de la complejidad estructural del hábitat. La diversidad factorial en cambio muestra valores máximos en Julenques, debido a la presencia de «propágulos» ornítics, a la permanencia de individuos presentes con anterioridad al incendio y a la entrada de nuevas especies que colonizan los espacios generados por la perturbación. A partir del análisis factorial de correspondencias se han intentado interpretar los principales factores que determinan la distribución de la avifauna. F1 muestra el gradiente estructural vertical, F2 es interpretado como heterogeneidad horizontal del ecosistema y F3, aunque difícil de explicar por su baja significación, parece representar un gradiente estructural, a nivel intralocalidad, de la vegetación.

Introducción

El estudio de las comunidades orníticas en relación al componente vegetal del hábitat es una cuestión que viene preocupando desde hace muchos años (Colquhoun & Morley 1943, Turček 1951, 1956, 1957, Venables 1937). En la mayoría de las publicaciones consultadas, sus autores coinciden en atribuir a algún aspecto de la estructura vegetal el papel de parámetro fundamental en la determinación de la ornitocenosis (Blondel 1975, 1981, Hill et al. 1990, James 1971, Karr & Roth 1971, López & Guitián 1988, MacArthur & MacArthur 1961, Prodon & Lebreton 1981, Rice et al. 1984, Rocamora 1987, Rotembergy 1985, Roth 1976, Smith 1989, Tellería 1987, Wiens & Rotembergy 1981, Willson 1974, etcétera).

Partiendo de la premisa de que la vegetación determina localmente la composición cualitativa y cuantitativa de la comunidad ornítica nidificante, podemos hablar de sistemas avifauna-vegetación, entendiendo por sistema un conjunto estructurado en el que los diferentes componentes se interrelacionan (Chevalier 1984). El objetivo del presente estudio es el de intentar averiguar la influencia que el componente estructural de la vegetación ejerce sobre la composición y distribución de las comunidades de paseriformes nidificantes (Blondel 1975, Głowacinski & Weiner 1980, Guitián 1984, Osborne 1984, Suárez & Sáez-Royuela 1985) en bosques de coníferas de Cataluña Central. Para ello se ha aprovechado la coexistencia, en la zona de estudio, de biotopos con estados evolutivos distintos que han permitido reconstruir un gradiente estructural, desde zonas abiertas a bosque cerrado, que ha sido estudiado desde un punto de vista sinecológico, tanto para la avifauna como para la vegetación, considerando la dinámica del sistema avifauna-vegetación en función de su propia estructura y las relaciones con el medio. Así mismo, en un próximo artículo se analizará la importancia de parámetros como la composición florística y la historia evolutiva reciente sobre los aspectos trófico y de utilización del espacio de las tres ornitocenosis estudiadas.

Area de estudio

El área de estudio está repartida en tres localidades distintas, seleccionadas por representar un gradiente de complejidad estructural de la vegetación, y que pertenecen a los términos municipales de El Bruc (comarca de Anoia), Castellfollit del Boix (Bages) y Viver-Serrateix (Berguedà), todos ubicados en la provincia de Barcelona.

La vegetación de cada zona está formada básicamente por un matorral calcícola de romero (*Rosmarinus officinalis*) y brezo (*Erica multiflora*) muy laxo en el Bruc, como resultado de la regeneración que se está produciendo en esta zona después de sufrir un incendio en agosto de 1986; en Castellfollit del Boix también encontramos un matorral calcícola de romero y brezo,

más estructurado y con un estrato arbóreo, poco denso pero bien desarrollado, fundamentalmente de pino carrasco (*Pinus halepensis*) y en las umbrías, de pino negral (*P. nigra*). En ambas localidades las torrenteras y umbrías permiten un mayor recubrimiento vegetal así como un crecimiento más rápido. En el área de Viver-Serrateix, la vegetación está formada por un pinar secundario de pino negral y pino silvestre (*P. sylvestris*), con un estrato arbustivo típico del robledal de roble pubescente (*Quercus humilis*).

La altitud a la que se encuentran las tres localidades es de, aproximadamente, 500 m s.n.m. para Julenques (El Bruc) y 600 m s.n.m. para Gosem (Castellfollit del Boix) y Vilajosana (Viver-Serrateix). La distancia máxima entre localidades es de 37.5 km, entre Julenques y Vilajosana, situada esta última al norte de Julenques. En cada una de las tres áreas se han establecido 7 estaciones, a las que he identificado con la inicial de la localidad correspondiente (J -Julenques-, G -Gosem- y V -Vilajosana-), seguida de los números 1,2,3,4,5,6 y 7.

Material y métodos

Muestreo de la vegetación

En cada una de las áreas se ha muestreado una superficie de 900 m² (siendo la mínima recomendada para zonas forestales de 200 a 500 m² según Daget & Godron, 1982), sobre los que se ha determinado la composición florística, el perímetro y la frecuencia de las distintas especies arbóreas que a 1.30 m de altura medían más de 5 cm de diámetro, así como el recubrimiento vegetal, con valores de 0 a 100% calculados a partir de la proyección horizontal de cada uno de los estratos establecidos (0-0.25 m, 0.25-0.50 m, 0.50-1 m, 1-2 m, 2-4 m, 4-8 m, 8-16 m y 16-32 m). El recubrimiento se ha evaluado con la ayuda de un clinómetro y de las figuras de determinación de los recubrimientos relativos propuestas por Prodon (1988).

Muestreo de la avifauna

Siguiendo el protocolo definido por el I.B.C.C. (International Bird Census Committee) (1977) y Tellería (1986) para el método I.P.A. (Índice Puntual de Abundancia), se ha cuantificado la abundancia relativa de parejas reproductoras de paseriformes, así como la riqueza específica de la comunidad ornítica. La única variante respecto a este protocolo ha sido la de realizar varias escuchas en cada estación a lo largo del período reproductor, en lugar de las dos en que se basa el método. Las escuchas se han realizado desde poco después del amanecer y en un período de cuatro horas, momento de máxima actividad de la avifauna durante la época reproductora. Es imprescindible tener unas condiciones meteorológicas favorables (sin precipitación ni viento).

Los datos obtenidos en el campo se han transformado en abundancias según los factores de conversión:

1 individuo visto y/u oído: 0.5 parejas

1 macho cantando, un nido ocupado o un grupo familiar: 1 pareja.

Las escuchas realizadas en cada estación se llevaron a cabo en el período de nidificación de 1989, entre finales de marzo y finales de junio. En total se realizaron 81 escuchas, que suponen 1620 minutos (27 horas) de censo. En este tiempo se han totalizado más de 1100 contactos.

Análisis de los datos

Para la realización de las curvas de riqueza específica acumulada se han transformado los datos de los I.P.A. parciales en E.F.P. (Echantillonnage Fréquentiel Progressif), teniendo sólo en cuenta la presencia-ausencia de las especies (Blondel 1975). A los valores así obtenidos se les ha ajustado una regresión logarítmica. La intensidad de muestreo se ha calculado mediante la expresión a/N , en la que a es el número de especies detectadas una sola vez y N el número de escuchas realizadas en cada localidad (Ferry 1976).

Se han realizado tests de Kruskal-Wallis y Pruebas de U de Mann-Whitney (Siegel 1986, Sokal & Rohlf 1984) para contrastar los resultados obtenidos para cada localidad de diversidad informacional o de Shannon y riqueza específica. Se ha aplicado el coeficiente de similitud de Sorensen (Espeut 1984) sobre los datos de las comunidades orníticas detectadas en cada estación y los resultados se han representado mediante un dendrograma, según el método de relaciones completas (liens complets) (Legendre & Legendre 1979).

Con los datos de recubrimiento vegetal, y según el método aplicado por Espeut (1984), se ha calculado el biovolumen total (Ivt) y el correspondiente al estrato arbustivo-herbáceo (Iv2). También con estos datos se ha calculado la diversidad estructural de la vegetación de cada una de las tres localidades, mediante el índice de diversidad de Shannon, donde p_i es la relación entre el % de recubrimiento del estrato i y el total de recubrimiento. Se han utilizado las medidas de diámetros de tronco para el cálculo del área basal, y con las frecuencias de las especies arbóreas se ha calculado el número de pies de más de 5 cm de diámetro por hectárea.

Gracias a la utilización del análisis factorial de correspondencias (AFC), se han podido establecer los principales factores que determinan la distribución de las aves en función de diversos parámetros del medio, y se ha podido calcular el valor de la diversidad factorial para cada localidad y la amplitud de hábitat para cada una de las especies de las ornitocenosis estudiadas. Para la realización de estos análisis se ha utilizado el paquete estadístico BIO-MECO (ver. 3.7.,1989) del Groupe Biométrie C.E.P.E., C.N.R.S.

Resultados

Gradiente vegetal

En el estudio del gradiente estructural de la vegetación que representan las tres localidades consideradas, se ha medido el diámetro del tronco de los árboles de más de 5 cm a 1.30 m de altura y se ha determinado la distribución diamétrica tanto de Gosem como de Vilajosana, representados en la Figura 1. En Gosem predominan los árboles de menor diámetro (60.6%) mientras que en Vilajosana hay una distribución más homogénea entre las distintas clases diamétricas, siendo el intervalo más importante el de 15 a 20 cm.

En la Figura 2 están esquematizados los perfiles de vegetación correspondientes a las tres áreas de estudio, teniendo en cuenta el recubrimiento relativo de cada uno de los estratos establecidos. En Julenques la vegetación no sobrepasa, en altura, el nivel arbustivo y el recubrimiento es más bien pobre, no superando el estrato de mayor recubrimiento el 50%. En Gosem la vegetación alcanza los 12 m de techo, valor que representa el centro de la clase del último estrato vegetal representado. En esta localidad el estrato arbóreo es todavía poco denso (<25%). La situación es bastante distinta en Vilajosana, donde el estrato arbóreo alcanza ya los 24 m de techo, duplicando la altura hallada en Gosem, y con un recubrimiento importante, ya que los niveles ocupados por las copas de los árboles más altos, fundamentalmente entre los 8 y 16 m y 16 y 32 m, tienen un recubrimiento del 25 y del 50% respectivamente, factor muy importante por las condiciones microclimáticas de sombra y humedad que comporta y que pueden apreciarse en la zona. Con esta información y el esquema de clasificación de Godron

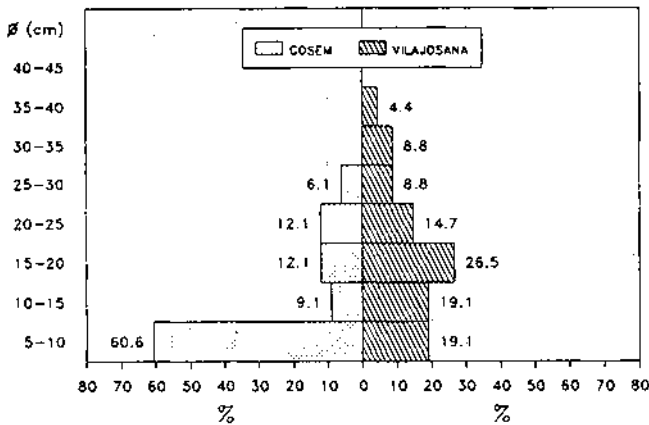


Figura 1. Distribución de los diámetros de la clase arbórea superiores a 5 cm a 1.30 m de altura de Gosem y Vilajosana.

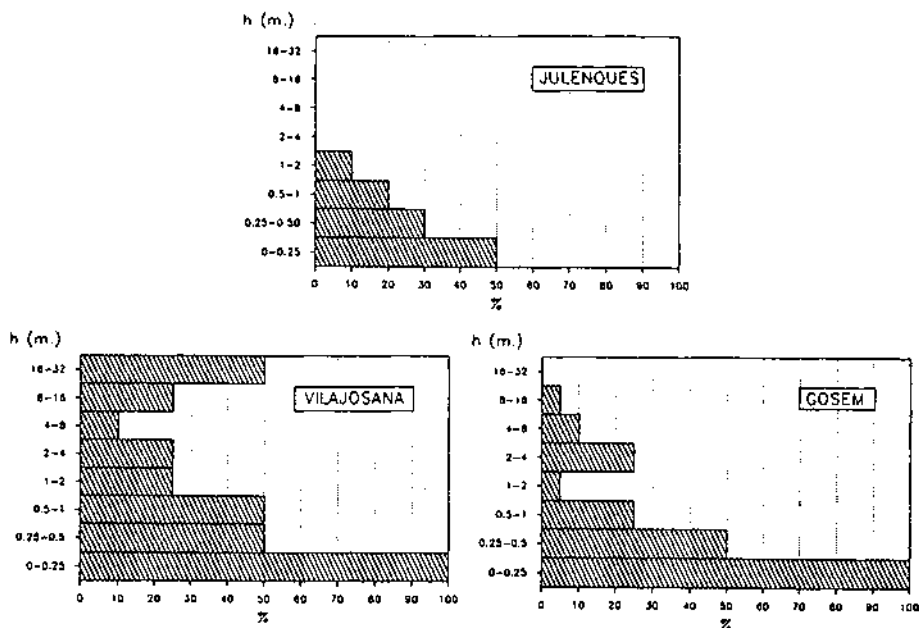


Figura 2. Perfiles vegetales de las tres localidades de estudio elaborados a partir de los porcentajes de recubrimiento por estrato calculados con las figuras de Prodon (1988).

(1984) he determinado los tipos de formación vegetal. A Julenques le corresponde una formación compleja herbácea - leñosa baja (H-LB), mientras que la de Gosem es una formación compleja herbácea -leñosa baja -leñosa alta (H-LB-LA), y la de Vilajosana leñosa alta (LA).

El biovolumen (I_{vt} y I_{v2}) (Tabla 1) se ha calculado según el método utilizado por Espeut (1984). Es importante señalar el incremento estructural

Tabla 1. Parámetros descriptores de la vegetación de las tres zonas de estudio. El tipo de formación vegetal se define mediante las letras H (herbácea), LB (leñosa baja) y LA (leñosa alta). La combinación de varios tipos indican una formación compleja (Godron 1984).

	Julenques	Gosem	Vilajosana
Formación vegetal	H-LB	H-LB-LA	LA
Techo (m)	1.5	12	24
Biovolumen total (I_{vt})	8	42	190
Biov. estr. arbustivo (I_{v2})	8	10	14
Diversidad estructural	1.79	2.17	2.74
N. pies > 5 cm diam./Ha	—	367	756
Área basal (m^2 /Ha)	—	5.48	24.16

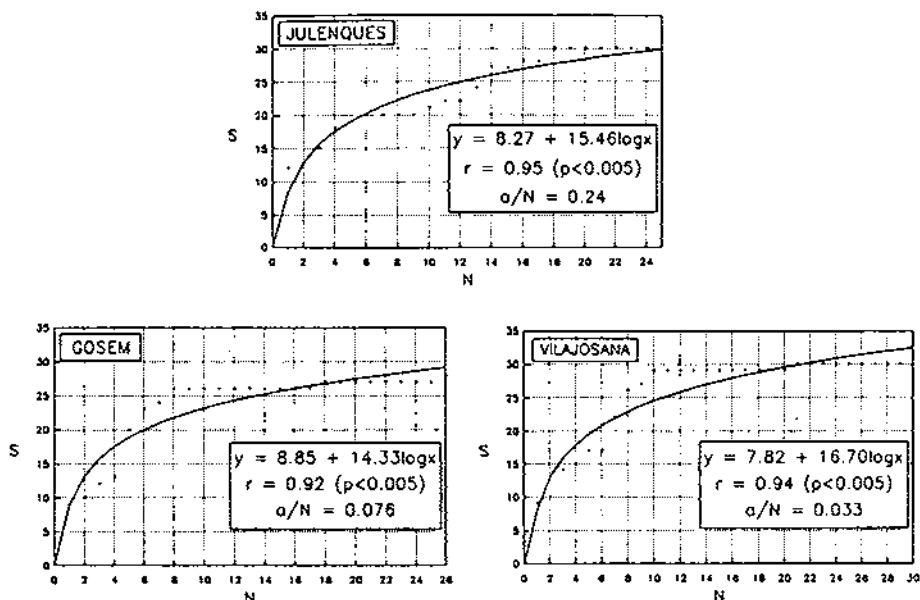


Figura 3. Curvas de riqueza específica acumulada para las tres comunidades orníticas estudiadas. S indica el número de especies y N el número de escuchas puntuales realizadas. En el recuadro inferior derecho se expresa la regresión logarítmica ajustada a los datos, el valor del coeficiente de correlación (r) con su grado de significación y la intensidad de muestreo, calculada con la relación a/N , donde a es el n.º de especies contactadas una sola vez.

de la vegetación, de Vilajosana, tanto a nivel arbustivo como arbóreo. Este hecho queda integrado en el cálculo de la diversidad estructural, realizado a partir de la Figura 2. Tal y como se esperaba, Vilajosana es la localidad con una mayor diversidad estructural ($H' = 2.74$), seguida de Gosem ($H' = 2.17$) y de Julenques ($H' = 1.79$).

A partir de los datos recopilados para la elaboración de las distribuciones diamétricas he calculado la densidad arbórea y el área basal de Gosem y Vilajosana. El número de pies obtenidos para Vilajosana duplica al de Gosem (756 frente a 367); las diferencias a nivel de área basal son aún más acentuadas, ya que Vilajosana prácticamente quintuplica a Gosem (24.16 frente a 5.48).

Gradiente ornítico

En la Figura 3 están representadas las curvas de riqueza acumulada de las tres localidades. El ajuste de las regresiones logarítmicas a los datos obtenidos en el campo es muy elevado, con r superior a 0.92 en los tres casos y $p < 0.005$. El valor de intensidad de muestreo, a/N , es aceptable tanto para

Gosem como para Vilajosana, mientras que el valor obtenido para Julenques indica un muestreo insuficiente, ya que es bastante alto, 0.24, siendo necesarias sólo 4 escuchas más para detectar una nueva especie.

Se ha realizado una comparación entre las 21 estaciones del estudio en función de su composición ornítica específica, mediante el coeficiente de similitud de Sorensen, cuyos resultados están representados en el dendrograma de la Figura 4. Las 7 estaciones de cada localidad se agrupan entre sí (excepto J7), lo que confirma la homogeneidad que se pretendía obtener al seleccionar tres áreas con composición y estructura distintas, para obtener un claro gradiente. Es interesante el hecho de que en conjunto, las avifaunas de Gosem y Vilajosana presentan una mayor similitud (del 41 %) que con Julenques (29 %). La estación J7 queda desconectada debido a su baja riqueza específica media, así como por haberse detectado en ella 3 especies exclusivas, lo que hace que se una a las 20 estaciones restantes con un valor de similitud muy pequeño, del 8%.

En la Tabla 2 están resumidos una serie de parámetros calculados para las tres comunidades orníticas. La riqueza total (S) es similar para las tres localidades. En cambio, la riqueza específica media sigue una tendencia a aumentar desde Julenques hasta Vilajosana, siguiendo el gradiente estruc-

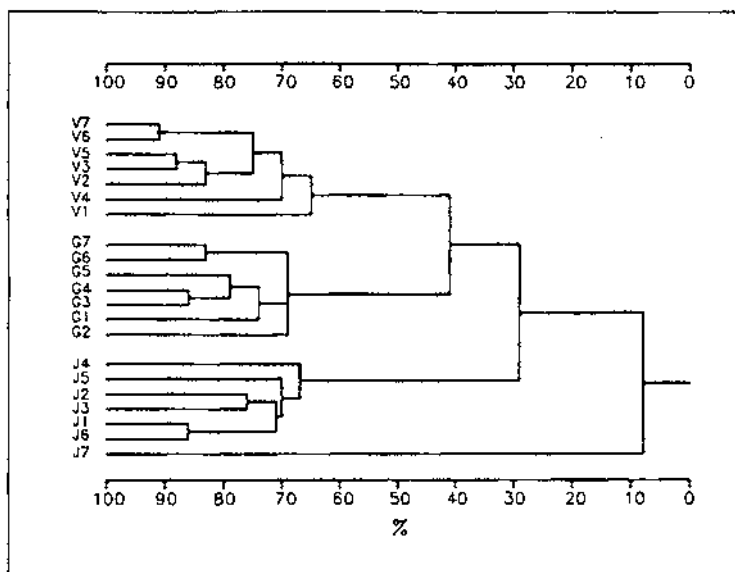


Figura 4. Dendrograma elaborado con los datos obtenidos con el coeficiente de similitud de Sorensen y el método de relaciones completas (Legendre & Legendre 1979), comparando la composición ornítica de las 21 estaciones estudiadas. Las estaciones están representadas por su código, indicando la letra la localidad a que pertenecen (V= Vilajosana, G=Gosem y J= Julenques).

Tabla 2. Parámetros calculados para la avifauna de las tres localidades estudiadas. H' media es la diversidad media de cada localidad y J' media es la equirrepartición media. Para todas las medias se ha calculado el valor del error estándar.

	Julenques	Gosem	Vilajosana
Riqueza total (S)	30 spp	27 spp	30 spp
Riqueza media (\bar{s})	14.86 \pm 1.04 spp	17.57 \pm 1.23 spp	22.29 \pm 1.02 spp
H' media	3.650 \pm 0.201	3.864 \pm 0.229	4.258 \pm 0.176
J' media	0.944 \pm 0.041	0.938 \pm 0.068	0.954 \pm 0.039

Tabla 3. Resultados del test de Kruskal-Wallis (H) comparando riqueza, diversidad y equirrepartición de las tres zonas de estudio. Entre paréntesis se expresa el grado de significación del valor de H obtenido para cada caso.

Riqueza	Diversidad	Equirrepartición
9.86 (p < 0.05)	9.49 (p < 0.05)	1.93 (n.s.)

tural de la vegetación, y sucede lo mismo con la diversidad media. La equirrepartición se mantiene más o menos constante para las tres localidades.

Para determinar si las diferencias observadas de riqueza, diversidad y equirrepartición medias eran o no significativas he realizado un análisis de Kruskal-Wallis para cada caso. Los resultados están resumidos en la Tabla 3. Son significativamente diferentes las riquezas medias de las tres localidades (H= 9.86 y p<0.05) y las diversidades (con H= 9.49 y p<0.05). En cuanto a la equirrepartición, los valores de las tres áreas no difieren de forma significativa (H =1.93, n.s.). Así, el incremento de diversidad de Julenques a Vilajosana es debido prácticamente en su totalidad al aumento de riqueza específica media entre estas localidades.

Sobre los datos de riqueza específica media he aplicado también la Prueba U de Mann-Whitney para estudiar las diferencias observadas dos a dos y ver la contribución de cada localidad al resultado obtenido con el análisis de Kruskal-Wallis. Los resultados están resumidos en la Tabla 4, donde vemos como el incremento de riqueza detectado entre Julenques y Gosem no tiene significación estadística (Us=36,n.s.), mientras que las diferencias entre Gosem y Vilajosana y Julenques y Vilajosana sí son significativas, con valores de Us=40(p<0.05) y 49(p<0.001) respectivamente.

Interacción entre vegetación y avifauna

Para analizar la interacción entre vegetación y avifauna y poder interpretar los principales factores del medio que determinan la distribución avifaunís-

Tabla 4. Matriz de resultados de la Prueba U de Mann-Whitney comparando las riquezas de las 3 localidades estudiadas 2 a 2. El valor entre paréntesis expresa la significación de U para cada caso.

	Julenques	Gosem	Vilajosana
Julenques	—	36 (n.s.)	49 (p < 0.001)
Gosem		—	40 (p < 0.05)
Vilajosana			—

tica observada en este estudio, he aplicado un análisis factorial de correspondencias (A.F.C.). Sobre los valores de I.P.A. total de cada especie y para cada estación, se ha realizado un A.F.C. con el que se han obtenido $F1(j)$ y $G1(i)$, coordenadas del factor 1 para estaciones y especies respectivamente. Aplicando la metodología expuesta por Chessel et al. (1982), he calculado $m_{.j}$, $s^2_{.i}$, y $s^2_{.j}$, resumidos todos ellos en la Tabla 5. La diversidad factorial (Fig. 5) tiene como coordenadas $F1(j)$ y $m_{.j}$, siendo $s^2_{.j}$

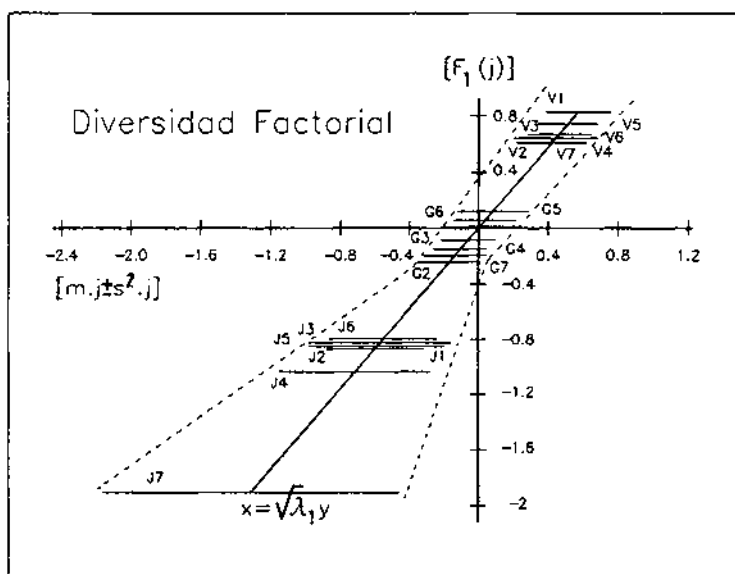


Figura 5. Valores de diversidad factorial, para las 21 estaciones muestreadas, obtenidos mediante el A.F.C. $F1(j)$ representa el valor del factor 1 del análisis para las estaciones de cada localidad. El valor de $m_{.j}$ se ha calculado siguiendo el método expuesto por Chessel et al. (1982), representando $s^2_{.j}$ la varianza de este valor y, en nuestro caso, la diversidad factorial de cada estación. Todos los puntos ($m_{.j}$, $F1(j)$) quedan unidos por la recta $x = \sqrt{\lambda_1} y$, donde λ_1 es el primer valor propio obtenido en el A.F.C.

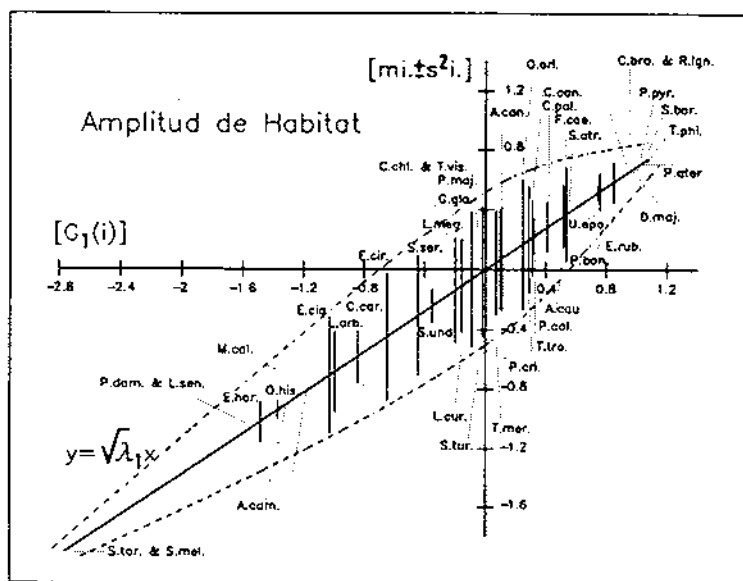


Figura 6. Valores de amplitud de hábitat, para las 44 especies detectadas en las 21 estaciones estudiadas, obtenidos con el A.F.C. $G_1(i)$ representa el valor del factor 1 del análisis para cada una de las especies. El valor de $mi.$ se ha calculado siguiendo el método de Chessel et al. (1982), siendo $s^2i.$ la varianza de este valor, en nuestro caso, la amplitud de hábitat de cada especie. La recta $y = \sqrt{\lambda_1}x$ une todos los puntos $(G_1(i), mi.)$, representando λ_1 el primer valor propio del A.F.C.

la varianza o valor de dicha diversidad para cada estación. En el gradiente que se establece, las tres localidades quedan netamente separadas y, como sucedía en el dendrograma, la estación J7 queda aislada. La diversidad factorial experimenta un aumento en las estaciones de Julienques, alcanzando el máximo en J7.

$G_1(i)$ y $mi.$ son las coordenadas de la amplitud de hábitat, y $s^2i.$ representa la amplitud que le corresponde a cada especie (Fig. 6). En general, las especies de la parte central del gradiente son las que tienen los valores más elevados, mientras que las de los extremos presentan un mayor grado de especialización en la selección del hábitat. El equivalente a las abreviaturas empleadas puede consultarse en la Tabla 6.

En las Figuras 7 y 8 están representados los planos factoriales obtenidos a partir de la ordenación que el A.F.C. ha hecho sobre los ejes o factores F1, F2 y F3. En la elaboración de estos planos factoriales se han excluido del análisis los elementos suplementarios (Tabla 6) ya que su peso en el conjunto de los datos es bajo, resultando igualmente bueno el análisis ecológico y mejorando considerablemente la calidad del análisis matemático (Muller 1985). Los criterios seguidos para determinar las especies consideradas suplementarias han sido varios:

Tabla 5. Valores de F_1 obtenidos para especies y estaciones (G_i (i) y F_j (j) respectivamente mediante A.F.C., m_i , m_j , s^2_i , y s^2_j han sido calculados según Chessel et al. (1982). G_i (i) y m_i , son las coordenadas de amplitud de hábitat de cada especie, siendo s^2_i , la varianza o valor de dicha amplitud. F_j (j) y m_j son las coordenadas de la diversidad factorial de cada estación, siendo s^2_j el valor de su varianza.

Especies	G_i (i)	m_i	s^2_i
Acanthis cannabina	0.073	0.050	0.343
Aegithalos caudatus	0.525	0.363	0.220
Anthus campestris	-1.331	-0.921	0.011
Carduelis carduelis	-0.842	-0.582	0.179
Carduelis chloris	-0.142	-0.098	0.000
Certhia brachydactyla	1.024	0.708	0.006
Columba palumbus	0.403	0.279	0.180
Cuculus canorus	0.296	0.205	0.268
Dendrocopos major	1.059	0.733	0.001
Emberiza cia	-1.029	-0.711	0.366
Emberiza cirius	-0.647	-0.447	0.417
Emberiza hortulana	-1.461	-1.011	0.131
Erithacus rubecula	0.860	0.595	0.144
Fringilla coelebs	0.532	0.368	0.336
Garrulus glandarius	-0.089	-0.062	0.452
Lanius excubitor	-1.253	-0.866	0.000
Lanius senator	-1.481	-1.024	0.000
Loxia curvirostra	-0.166	-0.115	0.314
Lullula arborea	-0.988	-0.683	0.258
Luscinia megarhynchos	-0.200	-0.138	0.351
Miliaria calandra	-1.233	-0.852	0.005
Oenanthe hispanica	-1.350	-0.933	0.059
Oriolus oriolus	0.257	0.178	0.434
Parus ater	1.054	0.729	0.006
Parus caeruleus	0.988	0.683	0.003
Parus cristatus	0.090	0.062	0.354
Parus major	-0.021	-0.015	0.436
Passer domesticus	-1.481	-1.024	0.000
Phylloscopus bonelli	0.761	0.526	0.136
Phylloscopus c. collybita	0.292	0.202	0.141
Pyrrhula pyrrhula	1.064	0.736	0.004
Regulus ignicapillus	1.024	0.708	0.005
Saxicola torquata	-2.708	-1.873	0.000
Serinus serinus	-0.444	-0.307	0.399
Streptopelia turtur	-0.022	-0.016	0.380
Sylvia atricapilla	0.536	0.371	0.146
Sylvia borin	1.050	0.726	0.003
Sylvia melanocephala	-2.708	-1.873	0.000
Sylvia undata	-0.368	-0.255	0.105
Troglodytes troglodytes	0.292	0.202	0.364
Turdus merula	0.065	0.045	0.348
Turdus philomelos	1.089	0.754	0.005
Turdus viscivorus	-0.142	-0.098	0.000
Upupa epops	0.753	0.521	0.056

Tabla 5 (continuación).

Estaciones	$F_1 (j)$	m_j	s^2_j
J1	-0.815	-0.564	0.323
J2	-0.866	-0.599	0.280
J3	-0.817	-0.565	0.399
J4	-1.024	-0.708	0.426
J5	-0.845	-0.585	0.379
J6	-0.791	-0.547	0.307
J7	-1.873	-1.295	0.810
G1	-0.098	-0.068	0.195
G2	-0.254	-0.175	0.179
G3	-0.099	-0.068	0.158
G4	-0.160	-0.110	0.156
G5	0.115	0.079	0.207
G6	0.046	0.032	0.179
G7	-0.205	-0.142	0.184
V1	0.832	0.576	0.194
V2	0.645	0.446	0.250
V3	0.766	0.530	0.189
V4	0.694	0.480	0.203
V5	0.771	0.533	0.201
V6	0.652	0.451	0.208
V7	0.623	0.431	0.213

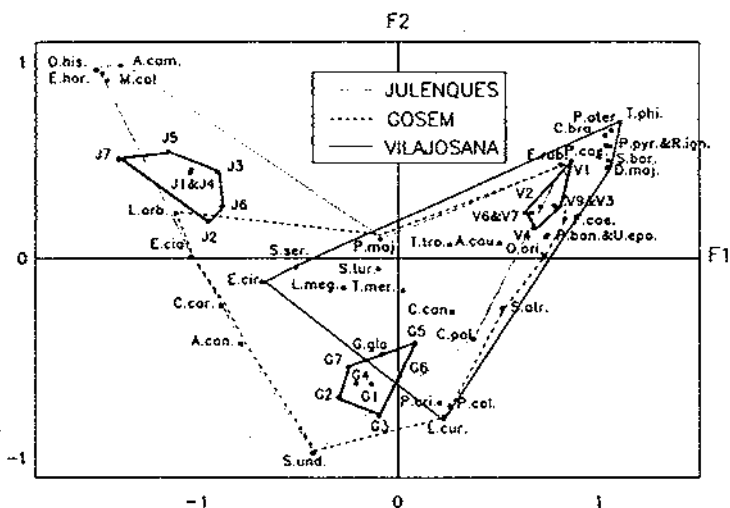


Figura 7. Proyección de las 37 especies (eliminadas las suplementarias) y 21 estaciones implicadas en el estudio sobre el plano factorial F1-F2 del A.F.C. El trazo más grueso une las 7 estaciones de cada una de las 3 localidades. F1 representa el gradiente estructural de la vegetación desde zonas abiertas hacia zonas forestales. F2 se interpreta como un gradiente de heterogeneidad horizontal.

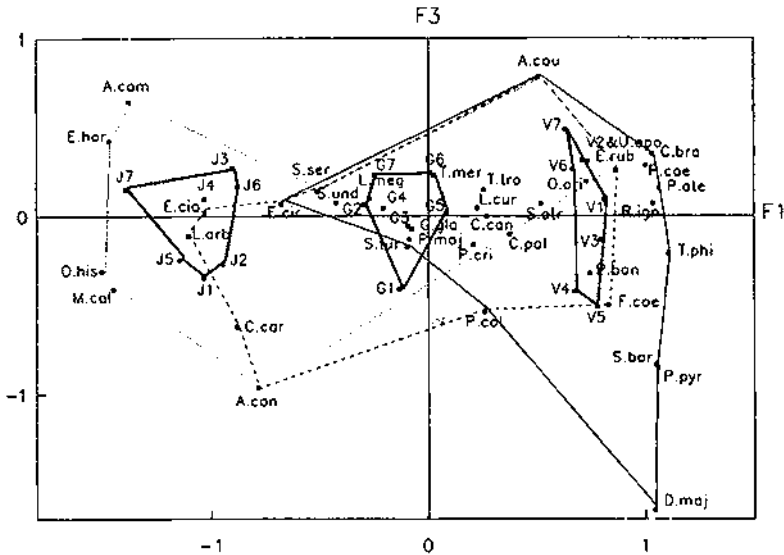


Figura 8. Proyección de las 37 especies (eliminadas las suplementarias) y 21 estaciones en el plano factorial por los factores F1-F3 del A.F.C. F3 representa el gradiente estructural intra-localidad del ecosistema.

Propágulos. Especies que no nidifican en la zona pero que han sido detectadas debido a que realizan incursiones desde su periferia, ya sea para alimentarse, por ser zona de tránsito, o por realizar en ella otras actividades. (*Oriolus oriolus*, *Parus cristatus* y *Passer domesticus* en Julenques, *Carduelis chloris* en Gosem y *Acanthis cannabina* y *Lullula arborea* en Vilajosana).

Distantes. En esta categoría se encuentran aquellas especies que nidifican sólo en una de las tres localidades y en baja densidad, por lo que han sido escasos los contactos y el A.F.C. los ha situado lejos del centro de coordenadas. Normalmente, se han detectado más individuos de estas especies fuera del tiempo de censo y/o fuera de los límites de las estaciones. (*Lanius excubitor*, *L. senator*, *Saxicola torquata* y *Sylvia melanocephala* en Julenques y *Turdus viscivorus* en Gosem).

Accidentales. Son aquellas especies que se han registrado como mínimo en dos localidades -por lo que el A.F.C. no las ha discriminado-, pero que en una de ellas no se consideran nidificantes, habiendo sido detectadas mientras se encontraban de paso o divagando. En este caso sólo se han considerado en el análisis los contactos de las localidades de cría. (Así *Fringilla coelebs* y *Loxia curvirostra* se excluyen de Julenques).

Por otro lado, hay una serie de especies que, aunque propias de algunas de las localidades, no se han incluido en el A.F.C. debido a que fueron detectadas fuera de las estaciones de estudio o del tiempo de censo. En tal situación se encuentran *Sylvia cantillans* en Julenques y *Serinus citrinella* en Vilajosana.

Tabla 6. Listado de todas las especies detectadas durante los I.P.A., especificándose para cada localidad su ausencia (—) o presencia: especies propágulo (P), accidentales (A), distantes (D) y nidificantes o presentes durante el periodo de cría (N), siendo estas últimas las consideradas en el A.F.C. y representadas en los planos factoriales F1-F2 y F1-F3. Las definiciones de cada categoría están en el texto (cf. Resultados: Interacción entre vegetación y avifauna). En la segunda columna se detallan las abreviaciones utilizadas en los gráficos.

Especies	Abreviatura	Julenques	Gosem	Vilajosana
<i>Acanthis cannabina</i>	A. can	N	N	P
<i>Aegithalos caudatus</i>	A. cau	N	N	N
<i>Anthus campestris</i>	A. cam	N	—	—
<i>Carduelis carduelis</i>	C. car	N	N	—
<i>Carduelis chloris</i>	C. chl	—	P	—
<i>Certhia brachydactyla</i>	C. bra	—	—	N
<i>Columba palumbus</i>	C. pal	N	N	N
<i>Cuculus canorus</i>	C. can	N	N	N
<i>Dendrocopos major</i>	D. maj	—	—	N
<i>Emberiza cia</i>	E. cia	N	N	—
<i>Emberiza cirius</i>	E. cir	N	N	N
<i>Emberiza hortulana</i>	E. hor	N	—	—
<i>Erithacus rubecula</i>	E. rub	N	N	N
<i>Fringilla coelebs</i>	F. coe	A	N	N
<i>Garrulus glandarius</i>	G. gla	N	N	N
<i>Lanius excubitor</i>	L. exc	D	—	—
<i>Lanius senator</i>	L. sen	D	—	—
<i>Loxia curvirostra</i>	L. cur	A	N	N
<i>Lullula arborea</i>	L. arb	N	N	P
<i>Luscinia megarhynchos</i>	L. meg	N	N	N
<i>Miliaria calandra</i>	M. cal	N	—	—
<i>Oenanthe hispanica</i>	O. his	N	—	—
<i>Oriolus oriolus</i>	O. ori	P	N	N
<i>Parus ater</i>	P. ate	—	—	N
<i>Parus caeruleus</i>	P. cae	—	—	N
<i>Parus cristatus</i>	P. cri	P	N	N
<i>Parus major</i>	P. maj	N	N	N
<i>Passer domesticus</i>	P. dom	P	—	—
<i>Phylloscopus bonelli</i>	P. bon	—	N	N
<i>Phylloscopus c. collybita</i>	P. col	—	N	N
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	P. pyr	—	—	N
<i>Regulus ignicapillus</i>	R. ign	—	—	N
<i>Saxicola torquata</i>	S. tor	D	—	—
<i>Serinus serinus</i>	S. ser	N	N	N
<i>Streptopelia turtur</i>	S. tur	N	N	N
<i>Sylvia atricapilla</i>	S. atr	—	N	N
<i>Sylvia borin</i>	S. bor	—	—	N
<i>Sylvia melanocephala</i>	S. mel	D	—	—
<i>Sylvia undata</i>	S. und	N	N	—
<i>Troglodytes troglodytes</i>	T. tro	N	N	N
<i>Turdus merula</i>	T. mer	N	N	N
<i>Turdus philomelos</i>	T. phi	—	—	N
<i>Turdus viscivorus</i>	T. vis	—	D	—
<i>Upupa epops</i>	U. epo	—	N	N

F1 tiene una correlación canónica de 0.700, representando un 38.54% de la varianza total de los datos. F2 tiene una correlación canónica de 0.457 y el porcentaje de inercia que representa es del 16.44%, valor bastante inferior al anterior. El factor F3 tiene una correlación canónica baja, de 0.282, y representa un porcentaje de la varianza total poco significativo, 6.28%.

Es importante señalar el agrupamiento de las estaciones de cada localidad, tanto en la Figura 7 como en la 8, al mismo tiempo que hay una disyunción total entre ellas tres. No obstante, es interesante el solapamiento que se observa entre las tres comunidades orníticas. Según la distribución de la avifauna y de las estaciones en el plano factorial F1-F2 (Fig. 7), F1 se interpreta como el gradiente que se establece, a nivel de estructura vertical, entre las comunidades vegetales, en la evolución desde los espacios abiertos de Julenques hacia los forestales de Gosem y Vilajosana. En los extremos se sitúan *Oenanthe hispanica* y *Turdus philomelos*.

Debido a que F1 explica una gran parte de la varianza de la matriz de datos, la forma que dichos datos toman es fundamentalmente unidireccional, siguiendo el gradiente determinado por F1. En estas circunstancias, la disposición de los puntos en el plano factorial F1-F2 suele ser en parábola, parecida a la de la Figura 7, fenómeno conocido como efecto Gutmann (Prodon 1988). Es frecuente en estos casos que las especies de baja amplitud y las de mayor amplitud de hábitat se agrupen respectivamente, dando como resultado una distribución bimodal, disponiéndose por ejemplo especies como *Anthus campestris* y *Emberiza hortulana* o *T.philomelos* y *P.Pyrrhula* en un extremo del gradiente definido por F2, frente a *Parus cristatus*, *Garrulus glandarius* o *Sylvia undata*.

F2 nos muestra un gradiente de heterogeneidad horizontal que contrapone las zonas abierta y forestal de Julenques y Vilajosana respectivamente al matorral con estrato arbóreo de Gosem, tomando como especies indicadoras de los extremos de F2 a *O.hispanica* y *Dendrocopos major* o *Certhia brachydactyla* frente a *S.undata*.

En la Figura 8, F3 puede entenderse cómo un gradiente estructural intralocalidad, en el que se contraponen las estaciones más abiertas a las más cerradas de Julenques (*A. campestris* frente a *Carduelis carduelis*), las más arbustivas a las más arboladas de Gosem (*S.undata* frente a *Phylloscopus collybita*) y los claros al bosque más cerrado y desarrollado de Vilajosana (*Erithacus rubecula* frente a *D.major*).

La estación J7, que muestra un comportamiento peculiar en el dendrograma, se encuentra desplazada del resto de estaciones de Julenques sólo respecto al eje F1. Su disposición en el plano factorial F1-F2 implica un desarrollo inferior de la estructura vegetal. Las estaciones J1 a J6 (J7 queda algo separada) se disponen a lo largo de la torrentera del Arna, la más importante de esta zona, pero a una cierta distancia. Ésta actúa como elemento enriquecedor de la avifauna de la localidad por presentar un mayor recubrimiento vegetal y suponer una vía de entrada de especies típicas de estos

hábitats. Los I.P.A. se realizan sin limitación de espacio, lo que permite detectar dichas especies. No obstante, la influencia de este biotopo disminuye al introducirnos en pequeños afluentes y, sobre todo, al acercarnos a las cabeceras de los mismos, como sucede en J7, estación en la que, a pesar de que la torrentera penetra casi hasta su centro (punto donde se realizan las escuchas), su estructura pierde entidad (como indica F1) limitando la entrada de nuevos elementos ornílicos.

Discusión

Aspectos del gradiente vegetal

La variación en altura desde Julenques a Vilajosana es un factor estructural importante ya que, como dice Margalef (1988), implica el desarrollo del transporte vertical dentro del ecosistema, indicador de madurez, en detrimento del transporte horizontal, que predomina en las formas incipientes de la sucesión o autosucesión, como sería el caso de Julenques. Así, el incremento en altura y el desarrollo horizontal de los distintos estratos (expresado en recubrimiento), reflejados en el índice de diversidad estructural, se traducen en un aumento de complejidad y madurez de la comunidad vegetal.

Son muchos los factores que pueden intervenir en la determinación de estas diferencias estructurales de las dos áreas forestales consideradas, ya sea la acción humana desde el punto de vista de la gestión, la historia evolutiva reciente o las precipitaciones, pero sin duda la microclimatología generada por la situación de cada una de las zonas es el más importante ya que Vilajosana, además de estar más al norte, está en una umbría; Gosem en cambio está orientado al sur. En consecuencia, observamos la diferente cobertura vegetal que se ha establecido en cada una de estas dos localidades (evaluada mediante el biovolumen), con una menor amplitud térmica y una mayor retención de la humedad ambiental en Vilajosana. Se establece una profunda interacción entre las condiciones microclimáticas y estructurales de la vegetación.

Aspectos del gradiente ornítico

Generalmente se acepta que cuanto más estructuradas están las comunidades, más riqueza específica y más densidad de individuos pueden mantener (Margalef 1980, 1988, Osborne 1984) y, al mismo tiempo, más estables son la comunidades orníticas nidificantes que soportan (Głowacinski 1975). Muller (1985) comprueba la primera afirmación estableciendo una correlación entre la riqueza total de las zonas en que lleva a cabo su trabajo y la densidad de parejas reproductoras, obteniendo un coeficiente de correlación $r=0.92(p<0.001)$.

Los datos recogidos para este trabajo muestran que la riqueza total de las tres áreas es similar, siendo incluso más pequeña en Gosem, localidad con una estructura intermedia en el gradiente vegetal establecido, lo que puede interpretarse de distintas formas. En algunos casos, las zonas que han sufrido un incendio pueden mantener una comunidad ornítica con riqueza específica alta, superior a la de zonas testimonio (Prodon 1987, 1988, Raphael et al. 1987, Smith 1989), gracias a la abundancia y accesibilidad de recursos como semillas o insectos (López & Guitián 1988), lo cual explicaría que Julenques fuese más rica en especies de paseriformes nidificantes que Gosem. También se podría pensar en una menor riqueza específica al avanzar las etapas de una sucesión como resultado de la disminución del efecto ecotono (Głowacinski 1975) o reducción de la estructura en mosaico (Prodon 1986, Roth 1976), pero el resultado obtenido para Vilajosana no encajaría en esta dinámica.

El razonamiento que más se aproxima a la tendencia observada es el de Wiens & Rotemerry (1981), quienes afirman que la riqueza disminuye al aumentar la heterogeneidad horizontal del hábitat y crece al elevarse su diversidad estructural. F2 precisamente se ha interpretado como un gradiente en heterogeneidad horizontal, en el que se contraponen Julenques y Vilajosana a Gosem, por presentar esta última localidad una mayor variabilidad en este sentido.

Teniendo en cuenta los valores de riqueza media de cada localidad, observamos un incremento de este parámetro a medida que aumenta la complejidad estructural del ecosistema (Głowacinski & Wien 1980, Karr & Roth 1971, Roth 1976, Urban & Smith 1989), sobre todo en sentido vertical (Rotemerry & Wiens 1980), debido tal vez a la introducción de nuevas dimensiones o posibilidades de explotación diferencial del espacio (Willson 1974). Prodon (1988) obtiene resultados distintos en alcornoques (*Quercus suber*), ya que detecta un descenso de riqueza media en las fases finales de la sucesión.

Considerando el valor de intensidad de muestreo obtenido para Julenques ($a/N = 0.24$) y las diferencias que encontramos entre riqueza total y media, podemos intuir que esta localidad mantiene una comunidad ornítica compuesta por un número elevado de elementos distintos entre las 7 estaciones, posiblemente debido al solapamiento entre ejemplares pertenecientes a la comunidad de paseriformes anterior al incendio de 1986 que permanecen en la zona (López & Guitián 1988, Prodon 1986, 1987, 1988), propágulos orníticos y nuevas especies que colonizan los espacios generados por la perturbación, fenómeno englobado en el dinamismo que se atribuye a estas comunidades que ocupan los primeros estadios sucesionales (Głowacinski 1975, Margalef 1978).

El índice de diversidad de Shannon (H') también aumenta a medida que crece la complejidad del ecosistema (Głowacinski & Weiner 1980, MacArthur & MacArthur 1961, Margalef 1978, 1980, 1988 y Woinarski et

al. 1988), pero dependiendo de la cantidad y calidad de nichos, disponibilidad de alimento, facilidad para nidificar, constancia y régimen del hábitat (Glowacinski 1975). Potti (1985) obtiene una evolución diferente de este parámetro en el estudio de repoblaciones de coníferas de distintas edades en el macizo de Ayllón, parecida a la de Prodon (1986), en Les Albères, ya que observan la mínima diversidad en los estadios medios de la sucesión vegetal.

La complejidad estructural de la vegetación de Vilajosana distancia a esta localidad de Gosem y Julenques y permite que su riqueza media sea notablemente más alta. No obstante, el hecho de que Gosem presente un estrato arbóreo desarrollado, aunque poco denso, hace que la avifauna que contiene sea típica forestal, más similar a la de Vilajosana que a la de Julenques, esta última con predominancia de especies de zonas abiertas y arbustivas.

Interacción entre avifauna y vegetación

En este trabajo se han tenido en cuenta dos tipos de diversidad para la avifauna: la basada en el índice de Shannon; y la factorial, obtenida a partir del análisis factorial de correspondencias (A.F.C.). La diversidad de Shannon está muy relacionada con la riqueza específica, más que con la equirrepartición, en las poblaciones de paseriformes nidificantes, debido probablemente al comportamiento territorial de estos organismos, que tiende a regularizar la distribución de las especies (Prodon 1988). Además, los muestreos puntuales atenúan las diferencias cuantitativas entre especies. Todo esto hace que este índice resulte poco sensible, ya que alcanza los valores máximos cuando las especies tienen los mismos efectivos (máxima equirrepartición).

La diversidad factorial en cambio, se basa en la varianza de la distribución de las especies sobre un gradiente ecológico: la especie es tratada como una variable cuantitativa, teniendo en cuenta su significado biológico. La diversidad máxima se obtiene cuando mayor es la varianza de las especies y más próximas están a los extremos del gradiente definido por el A.F.C. Así, diversidad es sinónimo de dispersión de los óptimos de las especies sobre un gradiente ecológico determinado (Prodon 1988). En nuestro ejemplo, la diversidad factorial máxima se encuentra en las estaciones de Julenques, debido al solapamiento entre elementos de distinto origen, como se ha comentado en el apartado anterior.

En Julenques y Vilajosana encontramos casos de especialización en la selección del hábitat. En Julenques se encuentran ocupando los nuevos espacios creados por el incendio de 1986 (p.ej. *A.campestris* o *O.hispanica*); en Vilajosana aprovechan la madurez de la comunidad (p.ej. *D.major*, que utiliza los troncos como lugar de nidificación y alimentación, o *T.philomelos* y *P.pyrrhula*, que requieren lugares con climatología templada y húmeda). Estas especies son las que están más relacionadas con las características del eco-

sistema (Wiens & Rotemberry 1981). Los organismos considerados propágulos no se encuentran en la misma situación, ya que su presencia en las localidades estudiadas puede considerarse simplemente como un accidente al ser, casi con toda seguridad, especies no nidificantes.

La ocupación del espacio por la vegetación se considera el principal parámetro en la determinación cuantitativa y cualitativa de la ornitocenosis (James 1971). En nuestro caso, F1 ha sido interpretado como un gradiente de complejidad estructural vertical de la vegetación (Blondel 1975, 1981, Hill et al. 1990, Karr & Roth 1971, López & Guitián 1988, MacArthur & MacArthur 1961, Osborne 1984, Prodon 1988, Prodon & Lebreton 1981, Rocamora 1987, Roth 1976, Smith 1989, Tellería 1987, VENABLES 1937, Wilson 1974), en la evolución desde zonas abiertas (Julenques) a zonas forestales (Gosem y Vilajosana), a escala local (Prodon 1986) o de sector (Blondel 1986) y para la época reproductora (Suárez & Sáez-Royuela 1985). Bustamante et al. (1988), Raphael et al. (1987) y Sabo & Holmes (1983) consideran que el factor fundamental a tener en cuenta cuando la escala de trabajo es la regional o mayor es la climatología. Rice et al. (1984) y Woinarski et al. (1988) también hacen referencia a la importancia del factor estructural, equiparándolo al componente florístico (Rotemberry 1985, Wiens & Rotemberry 1981) o refiriéndose a la disponibilidad de alimento, como hacen Wooller & Calver (1988).

El grado de heterogeneidad horizontal F2 es importante tanto para la composición como para la estructuración de la comunidad ornítica de medios arbustivos, incluso forestales (Carrascal 1987, Potti 1985, Potti & Tellería 1986, Rotemberry & Wiens 1980). F3 es un factor de segregación intralocalidad de las estaciones y muestra cómo, a una escala inferior, la estructura vegetal continúa determinando la distribución de la ornitocenosis, aunque a este nivel no incide directamente en su composición.

En todos los planos factoriales (F1-F2 y F1-F3) Gosem se comporta como un estadio de transición entre Julenques y Vilajosana, al presentar un total solapamiento de sus avifaunas. En Gosem encontramos especies de amplitud de hábitat grande, de manera que la variación intraespecífica en la selección del hábitat es superior a la interespecífica (Carrascal 1987), determinando una escasa separación de las tres comunidades orníticas. Este resultado es parecido al obtenido por Turček (1957) al estudiar una serie de plantaciones de distintas edades o al de Carrascal (1986) en varios hábitats del macizo de Ganekogorta con diferente estructura vegetal.

Potti (1985) determina que las plantaciones de coníferas en zonas de matorral implican una pérdida de aves mediterráneas en favor de las centroeuropeas (en el sentido del tipo de hábitat). Blondel (1986), en relación con lo expuesto, señala que el bosque mediterráneo no presenta una avifauna propia, sino que hay una superposición entre los elementos estépicos y los centroeuropeos o boreales-euroasiáticos (forestales), siendo sólo el 13% del total las aves propiamente mediterráneas por haber evolucionado en ma-

torrales, maquias y garrigas de la cuenca mediterránea. Así, durante la sucesión, al aumentar la estructura tanto horizontal como vertical de la vegetación, se produciría una continua substitución de elementos estépicos por mediterráneos y boreales-euroasiáticos, siendo este fenómeno equivalente al de la deriva biogeográfica de Prodon (1988). Esta dinámica sería similar a la observada en nuestro caso al invertir el proceso. El incendio de 1986 y la posterior extracción de la madera que tuvo lugar en Julenques redujeron prácticamente a nada la vegetación, lo que propició la entrada de especies mediterráneas y estépicas (p.ej. *O. hispanica*, *A. campestris* o *E. hortulana*) y el desplazamiento de los elementos centroeuropeos.

Mestre (1983), Mestre et al. (1987) y Muntaner et al. (1984) muestran que poblaciones conocidas de estas especies en las comarcas de estudio y limítrofes sufren una regresión paulatina, interpretándose como resultado de la reducción de sus efectivos en los cuarteles de invernada o falta de biotopos apropiados. No obstante, los incendios, muy frecuentes en esta última década, generan áreas en que la vegetación se ve mermada notablemente, tanto en recubrimiento como en extensión, dando lugar a un mosaico en el que estas especies pueden mantener importantes poblaciones gracias al fenómeno de la conectividad (Blondel 1986). Su carácter de migradoras transaharianas les permite detectar estos nuevos espacios y colonizarlos cuando las condiciones de sus zonas de nidificación limitan su éxito reproductivo por un aumento del recubrimiento vegetal, muchas veces difícil de percibir cuando se realizan visitas periódicas a la zona. La lenta recuperación de la vegetación de estas áreas perturbadas del país mediterráneo asegura a estos individuos la disponibilidad de un hábitat estival adecuado durante años.

Agradecimientos

Quiero agradecer a los doctores F. Lloret, L. López-Soria, J. Retana, D. Selga, J.L. Tellería, J. Terradas, J. Ramoneda y J. Balcells las sugerencias que han hecho en la revisión del manuscrito. Así mismo, he de mencionar al Groupe de Biométrie del C.E.P.E.-C.N.R.S., que ha desarrollado el paquete estadístico BIOMECO, y en especial a G. Banco y A.M. Bacou por la información que me han facilitado para la utilización de dicho programa. Finalmente, mi más sincero agradecimiento a B. Soler, que me ha ofrecido su ayuda tanto en el trabajo de campo como en la revisión del artículo.

Bibliografía

- Blondel, J. 1975. L'analyse des peuplements d'oiseaux, éléments d'un diagnostic écologique. I. La méthode des échantillonnages fréquentiels progressifs (E.F.P.). Rev. Ecol. (Terre Vie) 29: 533-589.
- Blondel, J. 1981. Chap. 21: Structure and dynamics of bird communities in Mediterranean habitats. In: F. di Castri, D.W. Goodwill & R.L. Specht (eds.) Maquis and Chaparrals. Collection Ecosystems of the World. Unesco. Elsevier, Amsterdam. pp. 361-385.

- Blondel, J. 1983. Biogéographie des peuplements d'oiseaux à différents échelles de perception: de la théorie à la pratique. *Acta Oecologica* 4: 89-110.
- Blondel, J. 1986. Biogéographie évolutive. Collection d'écologie 20. Masson. Paris pp. 221.
- Bustamante, J., Gaona, D. & Calvo, M. 1988. Relaciones entre factores ambientales y la distribución de aves nidificantes en una transición climática templado-mediterránea. *Ecología* 2: 257-268.
- Carrascal, L.M. 1986. Caracterización ecológica y biogeográfica de la avifauna de un macizo vizcaíno (País Vasco). *Munibe* 38: 9-14.
- Carrascal, L.M. 1987. Relación entre avifauna y estructura de la vegetación en las repoblaciones de coníferas de Tenerife. *Ardeola* 34: 193-224.
- Chessel, D., Lebreton, J.-D. & Prodon, R. 1982. Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés: cas d'un gradient simple. *C.R. Séances Acad. Sci. Ser. III Sci. Vie* 295: 83-88.
- Chevalier, F. 1984. Systèmes et modèles. Une introduction à la méthode des indicateurs. C.N.R.S. Paris.
- Colquhoun, M.K. & Morley, A. 1943. Vertical zonation in woodland bird communities. *J. Anim. Ecol.* 12: 75-81.
- Daget, Ph. & Godron, M. 1982. Analyse de l'écologie des espèces dans les communautés. Ed. Masson. Paris. pp. 163.
- Espeut, M. 1984. Avifaune nicheuse du massif du Madres et du Mont-Coronat. Thèse de 3ème cycle. Académie de Montpellier, Université des Sciences et Techniques du Languedoc.
- Ferry, C. 1976. Un test facile pour savoir si la richesse mesurée d'un peuplement se rapproche de sa richesse réelle. *Le Jean le Blanc* 15: 21-28.
- Glowacinski, Z. 1975. Succession of bird communities in the nielopolomice forest (southern Poland). *Ekol. Polska* 23: 231-263.
- Glowacinski, Z. & Weiner, J. 1980. Energetics of bird fauna in consecutive stages of semi-natural pine forest. *Ekol. Polska* 28: 71-94.
- Godron, M. 1984. Écologie de la végétation terrestre. Masson. Paris.
- Gutián, J. 1984. Ecología de una comunidad de passeriformes en un bosque montano de la Cordillera Cantábrica Occidental. Resumen de la Tesis Doctoral. Departamento de Zoología. Universidad de Santiago.
- Hill, D., Taylor, S., Thaxton, R., Amphlet, A & Horn, W. 1990. Breeding bird communities of native pine forest, Scotland. *Bird Study* 37: 133-141.
- I.B.C.C. 1977. Censusing breeding birds by the I.P.A. method. *Polish Ecol. Stud.* 3: 15-17.
- James, F.C. 1971. Ordinations of habitat relationships among breeding birds. *Willson Bull.* 83: 215-236.
- Karr, J.R. & Roth, R.R. 1971. Vegetation structure and avian diversity in several new world areas. *Am. Nat.* 105: 423-435.
- Legendre, L. & Legendre, P. 1979. Écologie numérique. Tome II: La structure des données écologiques. Collection d'Écologie, 13. Masson. Paris.
- López, B. & Gutián, J. 1988. Evolución de las comunidades de aves después del incendio en pinares de la Galicia Occidental. *Ardeola* 35: 97-107.
- MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- Margalef, R. 1978. Perspectivas de la teoría ecológica. Blume. Barcelona.

- Margalef, R. 1980. La biosfera. Entre la termodinámica y el juego. Omega. Barcelona.
- Margalef, R. 1988. Bases ecològiques per a una gestió de la natura. In: Natura, ús o abús? Llibre blanc de la gestió de la natura als Països Catalans. Barcino. Barcelona. pp. 33-36.
- Mestre, P. 1983. Variaciones sobre el estatus de algunas especies de aves durante los veinticinco últimos años en la comarca del Penedés (Cataluña). *Alytes* 1: 191-224.
- Mestre, P., Peris, S., Santos, T., Suárez, F. & Soler, B. 1987. The decrease of the Black-eared Wheatear *Oenanthe hispanica* on the Iberian Peninsula. *Bird Study* 34: 239-243.
- Muller, Y. 1985. L'avifaune forestière nicheuse des Vosges du Nord. Sa place dans le contexte médio-européen. Thèse Docteur en Sciences. Université de Dijon.
- Muntaner, J., Ferrer, X. & Martínez-Vilalta, A. 1984. Atlas dels ocells nidificants de Catalunya i Andorra. Ketres. Barcelona.
- Osborne, P. 1984. Bird numbers and habitat characteristics in farmland hedgerows. *J. Appl. Ecol.* 21: 63-82.
- Potti, J. 1985. Las sucesión de las comunidades de aves en los pinares repoblados de *Pinus sylvestris* del macizo de Ayllón (Sistema Central). *Ardeola* 32: 253-277.
- Potti, J. & Tellería, J.L. 1986. Composición y estructura de las comunidades de aves a lo largo de un gradiente altitudinal en tres medios arbustivos del macizo de Ayllón (Sistema Central). *Acta Verteb.* 13: 51-70.
- Prodon, R. 1986. Els petits ocells terrestres nidificants (i hivernants) (exc. 3.2.1.4.). In: Ocells. Història Natural dels Països Catalans 12. Enciclopèdia Catalana. Barcelona.
- Prodon, R. 1987. Incendies et protection des oiseaux en France méditerranéenne. *L'Oiseau et la R.F.O.* 57: 1-12.
- Prodon, R. 1988. Dynamique de systèmes avifaune-végétation après deprise rurale et incendies dans les Pyrénées méditerranéennes silicieuses. Thèse de Doctorat d'Etat en Sciences Naturelles. Université Pierre et Marie Curie. Paris.
- Prodon, R. & Lebreton, J.D. 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.
- Raphael, M.G., Morrison, M.L. & Yoder-Williams, M.P. 1987. Breeding bird populations during twenty-five years postfire succession in the Sierra Nevada. *The Condor* 89: 614-626.
- Rice, J., Anderson, B.W. & Ohmart, R.D. 1984. Comparison of the importance of different habitat attributes to avian community organization. *J. Wildl. Manage* 48: 895-911.
- Rocamora, G. 1987. Biogéographie et écologie de l'avifaune nicheuse des massifs péri-méditerranéens d'Europe occidentale. Thèse Docteur-Ingenieur. Montpellier.
- Rotemerry, J.T. & Wiens, J.A. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology* 61: 1228-1250.
- Rotemerry, J.T. 1985. The role of habitat in avian community composition: physiognomy or floristics?. *Oecologia* 67: 213-217.
- Roth, R.R. 1976. Spatial heterogeneity and birds species diversity. *Ecology* 57: 773-782.

- Sabo, S.R. & Holmes, R.T. 1983. Foraging niches and the structure of forest bird communities in contrasting montane habitats. *The Condor* 85: 121-138.
- Smith, P. 1989. Changes in a forest bird community during a period of fire and drought near Bega, New South Wales. *Australian Journal of Ecology* 14: 41-54.
- Siegel, S. 1986. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Biblioteca técnica de Psicología. Trillas. Mexico.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1984. Introducción a la bioestadística. Reverté, S.A. Barcelona.
- Suárez, F. & Sáez-Royuela, C. 1985. Variación estacional de la estructura y demanda energética de dos comunidades de paseriformes de zonas semiáridas. *Studia Oecologica* 6: 181-203.
- Tellería, J.L. 1986. Manual para el censo de los vertebrados terrestres. Raíces. Madrid.
- Tellería, J.L. 1987. Biogeografía de la avifauna nidificante en España Central. *Ardeola* 34: 145-166.
- Turček, F.J. 1951. O stratifikácii utácej populácie lesnych biocenóz typu *Querceto-Carpinetum* na južnom Slovensku. *Sylvia* 13 (3): 71-86.
- Turček, F.J. 1956. On the bird population of the spruce forest community in Slovakia. *Ibis* 98: 24-33.
- Turček, F.J. 1957. The bird succession in the conifer plantations on mat-grass land in Slovakia (CRS). *Ibis* 99: 587-593.
- Urban, D.L. & Smith, T.M. 1989. Microhabitat pattern and the structure of forest bird communities. *Am. Nat.* 133: 811-829.
- Venables, L.S.V. 1937. Bird distribution on Surrey Greensand heaths: the avifaunal-botanical correlation. *J. Anim. Ecol.* 6: 73-85.
- Wiens, J.A. & Rotemerry, J.T. 1981. Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecol. Monogr.* 51: 21-41.
- Willson, M.F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55: 1017-1029.
- Woinarski, J.C.Z., Tidemann, S.C. & Kerin, S. 1988. Birds in a tropical mosaic: the distribution of bird species in relation to vegetation patterns. *Aust. Wildl. Res.* 15: 171-196.
- Wooller, R.D. & Calver, M.C. 1988. Changes in an assemblage of small birds in the understorey of dry sclerophyll forest in South-Western Australia after fire. *Aust. Wildl. Res.* 15: 331-338.

Manuscrito recibido en septiembre de 1990.