

NIDALES COMO HERRAMIENTA DE CONSERVACIÓN Y SEGUIMIENTO DE POBLACIONES DE PÁJAROS FORESTALES: SEGUIMIENTO DE COMUNIDADES ORNÍTICAS EN RELACIÓN A LA ALTITUD EN EL PARQUE NACIONAL DE LA SIERRA DE GUADARRAMA

JUAN MORENO¹, JUAN JOSÉ SANZ¹, ANDRÉS BARBOSA¹

RESUMEN

Los pájaros forestales pueden ser buenos indicadores de cambios en la gestión de las áreas protegidas. Las especies trogloditas estrictamente forestales en especial se consideran indicadores de la presencia de arbolado con presencia de cavidades naturales y por tanto de cierta edad. Nuestros resultados indican que la utilización de nidos para nidificar y como dormitorio invernal contribuye a mantener estas poblaciones en un estado favorable de conservación sin afectar negativamente a especies que no utilizan cavidades. Esto se estudió en un gradiente altitudinal (1300 a 1700 m) en el Parque Nacional de Guadarrama para establecer una foto fija del estado de estas poblaciones antes de posibles cambios derivados de la gestión forestal en el Parque Nacional o de impactos del cambio global. Nuestros resultados indican que en la actualidad las aves que se encuentran a altitudes más bajas son las que tienen las mayores densidades. Nuestros datos sugieren que el número de parejas reproductoras está limitado por la disponibilidad de cavidades para nidificar a escala poblacional.

Palabras clave: Aves que anidan en oquedades, Densidad poblacional, Gradiente altitudinal, Nidos.

¹ Departamento de Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Calle José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid

**NEST-BOXES AS TOOL FOR CONSERVATION
AND MONITORING OF FOREST BIRD POPULATIONS:
RESEARCH ON AVIAN COMMUNITIES IN RELATION
WITH ALTITUDE IN THE SIERRA DE GUADARRAMA
NATIONAL PARK**

ABSTRACT

Forest birds can be good indicators of changes in protected area management. Especially woodland cavity nesters are considered indicators of the presence of trees with natural cavities and therefore of a certain age. Our results indicate that the use of nest-boxes for breeding and as winter roosts can contribute to maintain these populations in a favourable conservation status without negatively affecting non-cavity nesters. This has been studied in an altitudinal gradient (1300 to 1700 m) in the Sierra de Guadarrama National Park to establish an initial set-point of the state of these populations before possible changes derived from forest management in the National Park or from impacts of Global Change. Our results indicate that at present the birds that are at lower altitudes are those that have the highest population densities. Our results suggest that the number of breeding pairs was limited by availability of nest sites at the population scale.

Keywords: Altitudinal gradient, Cavity-nesting birds, Nest-boxes, Population density.

INTRODUCCIÓN

Los nidales para pájaros han constituido una herramienta utilizada por gestores de fauna para paliar la ausencia o escasez de cavidades naturales utilizables para la reproducción de especies trogloditas (solo crían en cavidades), debido principalmente al manejo forestal para extracción de madera que no permite el envejecimiento de los árboles por la brevedad de los turnos de corta (HUNTER 1999; REMM & LOHMUS 2011). La abundancia de pájaros trogloditas secundarios, es decir aquellos que no excavan sus propias cavidades, se ha visto drásticamente limitada por la escasez de cavidades con potencial para nidificar (NEWTON 1998; WIEBE 2011). Hay que tener en cuenta que aproximadamente un tercio de las especies de pájaros europeos anidan en algún tipo de cavidad, y que de las 90 especies forestales europeas, un 23% anidan en huecos de árboles (CRAMP & PERRINS 1988-1994). En Méjico se ha determinado que un 17% de toda la avifauna terrestre en áreas protegidas (no solo pájaros) necesita cavidades para criar (MONTERRUBIO-RICO & ESCALANTE-PLIEGO 2006). Por lo tanto, los nidales pueden servir para mejorar el estado de conservación de una fracción importante de la avifauna. Las principales ventajas adaptativas del hábito troglodita han consistido sin duda en la reducción de la depredación de nidos al ocultarlos a la vista o hacerlos inaccesibles a depredadores de mediano o gran tamaño (LACK 1954; MARTIN & LI 1992). Otra posible ventaja es la protección de los nidos frente a las inclemencias climatológicas a las que están expuestos los nidos abiertos.

Desde 1945 se comenzaron a instalar masivamente nidales para la conservación de pájaros trogloditas en Europa y Norteamérica. En algunos casos los gestores de los bosques utilizaron los nidales como posible herramienta de control de plagas forestales además de con fines conservacionistas. Así en España, el Servicio de Plagas Forestales (más tarde ICONA) inició la colocación de nidales de forma masiva en 1968 (CEBALLOS 1968; MOLINA 1971). La instalación de nidales tiene efectos directos sobre los insectos defoliadores, ya que, por ejemplo, una pareja de carboneros comunes *Parus major* puede consumir cinco kilos de insectos al año (CEBALLOS 1972), o que la densidad de orugas

defoladoras del roble se reduce a la mitad en zonas con nidales con respecto a aquellas sin ellos (SANZ 2000, 2001).

Lo que empezó en Europa y Norteamérica como herramienta de conservación de pájaros forestales se ha generalizado actualmente a casi todos los países (ej., TOMASEVIC *et al.*, 2010; YATUHA & DRANZOA 2010). En todo el mundo se colocan actualmente millones de nidales anualmente para beneficiar a las aves trogloditas. Desde los inicios de la utilización generalizada de nidales se incorporó el aspecto de seguimiento científico. En Europa y a mediados del siglo pasado se inició el seguimiento de poblaciones de pájaros forestales como el carbonero común en los Países Bajos y Reino Unido (LACK 1954), que ha aportado conocimientos de gran valor para la ecología de poblaciones (KLUYVER 1957; LACK 1954, 1966).

Distintos tipos de evidencias han señalado la relación entre la abundancia de cavidades y la de pájaros trogloditas (DRENT 1987). Sin embargo, en la bibliografía existe una falta de información sobre cómo afecta la colocación de nidales a la densidad de pájaros trogloditas teniendo un control de la densidad antes de colocarlos, y comparando las densidades observadas después de la instalación en parcelas con y sin nidales (WIEBE 2011). Estos controles temporales y espaciales son absolutamente necesarios para confirmar el efecto positivo de la instalación de nidales sobre poblaciones de especies trogloditas. Además, existe escasa información publicada sobre posibles efectos del reforzamiento de especies trogloditas sobre las poblaciones de especies de nido abierto con las que comparten hábitat (pero ver BOCK & FLECK 1995). Durante la época reproductora las especies trogloditas pueden competir por el alimento con otras especies con las que comparten hábitat (NEWTON 1998), por lo que el reforzamiento exclusivo de las poblaciones de ciertas especies puede repercutir sobre las de otras que no dependen de la disponibilidad de cavidades. Si se produjera un efecto adverso sobre las especies que hacen nidos abiertos, habría que reducir la densidad de nidales hasta conseguir minimizar dicho efecto.

La altitud tiene repercusiones sobre la fenología (PERFITO *et al.*, 2004; SLOBODNIK *et al.*, 2013)

la inversión y éxito reproductor (SANZ 1995) y la supervivencia entre años (MARTIN *et al.*, 2009; BEARS *et al.*, 2009) en especies montanas. La altitud condiciona aparentemente un desplazamiento de la estrategia vital hacia menor fecundidad y mayor supervivencia (TIELEMAN 2009). Un factor detrás de este cambio puede ser el mayor esfuerzo fisiológico que implica el vuelo a mayores altitudes (ALTSHULER & DUDLEY 2006). Un mayor desgaste fisiológico debido a la intensa actividad de vuelo durante la reproducción puede haber modificado el compromiso fecundidad-mantenimiento a favor de este último componente. También la tasa metabólica parece aumentar con la altitud en algunas aves (McNAB 2005). Todos estos factores pueden asimismo influir en ciertas funciones biológicas como la respuesta inmunitaria (HASSELQUIST & NILSSON 2012). Otro efecto importante de la altitud sobre la fisiología de los organismos se basa en la disminución de la concentración de oxígeno con la altitud. Se sabe que la hipoxia aumenta la producción de radicales libres en las mitocondrias alterando también las defensas antioxidantes (DOSEK *et al.*, 2007), todo lo cual puede producir daños oxidativos en las principales bio-moléculas (lípidos, proteínas, ADN), lo que se conoce como estrés oxidativo (HALLIWELL & GUTTERIDGE 2007). Se desconoce la importancia de la hipoxia a altitudes no extremas y cómo puede afectar al rendimiento fisiológico. Se sabe que las aves tienen mitocondrias especialmente eficaces en impedir el escape de radicales libres de las mitocondrias al entorno celular (BARJA 1999; SKULACHEV 2004; pero ver HICKEY 2012). Se ha sugerido que dicha capacidad de evitar el escape de radicales libres mantiene niveles menores de daño oxidativo en las células de las aves en comparación con las de otros animales (PÉREZ-CAMPO *et al.*, 1998).

El presente estudio pretende abordar importantes lagunas en nuestro conocimiento sobre la ecología de nuestros bosques, especialmente en lo que atañe a los pájaros forestales. Con un muestreo adecuado en base a muestreos con controles temporales previos y espaciales simultáneos se pretende conocer cómo afecta la instalación de nidales a las poblaciones de especies trogloditas y a aquellas que no utilizan cavidades para criar con las que las primeras podrían competir. Además, se realizó el estudio en un gradien-

te altitudinal, lo cual nos puede aportar información valiosa para comprender los cambios de distribución en latitud o altitud propuestos bajo un escenario de cambio climático (ARAÚJO *et al.*, 2011).

MATERIAL Y MÉTODOS

Zona de estudio

La zona de estudio está incluida dentro de los límites actuales del Parque Nacional de Guadarrama en su vertiente segoviana. Se trata de laderas en la falda norte de la Sierra dentro de los Montes de Valsaín cubiertas de pinar maduro de pino albar *Pinus sylvestris* con altitudes de 1300 a 1800 m. La homogeneidad del hábitat es una condición necesaria para evitar comparaciones altitudinales que incluyan hábitats distintos a distintas altitudes. Los pinares de pino albar constituyen uno de los tipos de vegetación mejor representados y más característicos en la Sierra y en el Parque Nacional. La zona de estudio constituye el mayor gradiente altitudinal de pinar existente dentro de los límites estrictos del Parque Nacional.

Diseño experimental

Se han establecido 5 parcelas de estudio y 5 parcelas control emparejadas para cada intervalo altitudinal (1300-1350 m, 1400-1450 m, 1500-1550 m, 1600-1650 m y 1750-1800 m) en el verano de 2014. Para reducir el riesgo de que las densidades en las parcelas control se vean afectadas por la instalación de nidales en su proximidad, se ha mantenido una separación mínima de 500 m entre parcelas. Las parcelas cubren una superficie aproximadamente rectangular de 10 ha y los vértices se han establecido mediante GPS. En el verano de 2014 y en la mitad de las parcelas de estudio (una por nivel altitudinal) se instalaron 30 nidales en cada una con una densidad aproximada de 3 nidales por ha y con distancias entre ellas de al menos 30 m. Los nidales del modelo ICONA se han suspendido de ramas accesibles a una altura sobre el suelo de unos 4-5 m sin apoyo en el tronco. Se han marcado con GPS dentro de cada parcela 5 estaciones de escucha en hilera cubriendo toda la superficie de las mismas a distancias de 50 m entre sí.

Especies de estudio

Para el estudio de la densidad de población se han incluido todas las especies de paseriformes forestales residentes y migrantes excepto córvidos. El seguimiento de la reproducción se ha realizado con las especies que han ocupado los nidales que son el carbonero garrapinos *Periparus ater* y el carbonero común *Parus major*.

Parámetros de seguimiento a largo plazo del hábitat en las parcelas

En julio de 2015 se realizó una medición de la estructura del hábitat alrededor de cada punto o estación de escucha (ver seguimiento de poblaciones). En un radio de 25 metros alrededor del punto se anotaron siempre por la misma persona las siguientes variables:

AltÁrboles: Altura media del arbolado (m).

MadMuerta: Número de fragmentos de madera muerta (troncos y ramas caídas).

DBHMadMuerta: Diámetro medio de los troncos y ramas en el suelo.

DBH>30: Número de pinos con un diámetro a la altura del pecho (DBH) mayor que 30 cm.

DBH<20: Número de pinos con un DBH menor de 20 cm.

CobÁrboles: Superficie cubierta por el arbolado (cobertura; %).

CobMatorral: Superficie cubierta por matorral (cobertura; %).

CobHelecho: Superficie cubierta por helechos (cobertura; %).

CobRoca: Superficie cubierta por rocas (cobertura; %).

Como las variables que describen la estructura del hábitat están altamente correlacionadas, realizamos un análisis de componentes principales (PCA) para reducir el número de variables en un menor número de factores que resumen la estructura del hábitat. La matriz de correlación con las variables originales fue utilizada para comprender el sentido de estos factores y se utilizó una «Varimax rotation» para sintetizar y facilitar la comprensión de los ejes de estos factores o componentes principales.

En la Tabla 1 se pueden observar los valores descriptivos de las variables de hábitat estudiadas. El análisis de componentes principales realizado con las variables descriptoras del hábitat de los 50 puntos de censo (estaciones de escucha) definió tres factores o componentes principales «significativos» (Eigenvalues >1; Tabla 2). Con estos componentes principales (PCA1 a PCA3) se puede explicar un 70,8 % de la varianza de las características del hábitat de los 50 puntos de censo en el área de estudio.

	<i>n</i>	<i>Media</i>	<i>Mínimo</i>	<i>Máximo</i>	<i>DT</i>
AltÁrboles (m)	50	20,12	10	25	3,40
DBH>30	50	69,16	18	155	34,98
DBH<20	50	30,61	0	185	43,66
CobÁrboles (%)	50	51,49	5	92,5	18,05
CobMatorral (%)	50	5,83	0	47,5	10,04
CobHelechos (%)	50	18,81	0	87,5	25,13
CobRoca (%)	50	1,40	0	30,0	5,06

Tabla 1. Media, máximo, mínimo y desviación típica (DT) de las variables medidas para caracterizar el hábitat de cada estación de escucha (n = tamaño muestral).

Table 1. Mean, maximum and standard deviation (DT) of the measured variables to characterize the habitat of each point count (n = sample size).

	PCA1	PCA2	PCA3
AltÁrboles (m)	-0,107	0,865	0,212
DBH>30	0,814	0,03	-0,104
DBH<20	-0,128	-0,05	0,915
CobÁrboles (%)	0,706	0,266	0,500
CobMatorral (%)	-0,780	-0,116	0,142
CobHelechos (%)	0,342	0,702	-0,010
CobRoca (%)	-0,128	-0,706	0,183
Eigenvalue	2,43	1,37	1,15
% de la varianza explicada	34,77	19,60	16,41

Tabla 2. Relación entre los distintos componentes principales y las variables de hábitat medidas en un radio de 25 m alrededor de las 50 estaciones de escucha. En negrita se marcan las correlaciones significativas ($p < 0,001$).

Table 2. Relationship between the different main components and the habitat variables measured in a radius of 25 m around the 50 point counts. In bold, the significant correlations are marked ($p < 0.001$).

El componente principal primero (PCA1) ordena las estaciones de escucha de acuerdo al número de árboles con DBH mayor de 30 cm y a las coberturas de árboles y arbustos (mayor valor de PCA1, mayor número de árboles con DBH>30 y cobertura de árboles, y menor cobertura de arbustos, Tabla 2). Es decir, altos valores indican parcelas de pinar maduro y denso sin cobertura arbustiva. El segundo componente principal (PCA2) ordena las estaciones de escucha de acuerdo a la altura promedio del arbolado, y las coberturas de helechos y roca alrededor de las mismas (mayor valor de PCA2, mayor altura del arbolado y cobertura de helechos y menor cobertura de rocas, Tabla 2). Altos valores indican pinos altos que permiten el crecimiento de helechos en ausencia de cobertura rocosa. Por último, el componente principal tercero (PCA3) ordena las estaciones de escucha de acuerdo al número de árboles con DBH menos de 20 cm alrededor de las mismas (mayor valor de PCA3, mayor número de árboles con DBH<20, Tabla 2). Este componente expresa la densidad de pinos jóvenes.

Para comprobar si existen diferencias en las distintas variables que caracterizan el hábitat entre los dos tipos de parcelas y en relación a la altitud, se han realizado Modelos Generalizables (GLM) en donde se incluyeron como variables predictivas (independientes) el tipo de parcela (Experimental – con nidales vs. Control – sin nidales) y la altitud

(1300-1700). En todos los análisis se utilizó una distribución normal, excepto en las coberturas donde se utilizó una distribución binomial (cobertura, no cobertura).

Tareas de seguimiento de poblaciones

La densidad de pájaros trogloditas y no-trogloditas en parcelas con y sin nidales antes y después de su instalación se estudió mediante censos anuales para seguimiento a largo plazo. Durante las primaveras de 2014 a 2016 se han realizado censos por estaciones de escucha en las cinco parcelas con nidales (Experimental) y las cinco parcelas sin nidales emparejadas (Control) para cada nivel altitudinal (1300, 1400, 1500, 1600 y 1700 m). Se han realizado censos por conteo puntual (estaciones de escucha) en cinco puntos de cada parcela marcados con GPS en la primavera anterior (2014) a la instalación de los nidales en los dos tipos de parcelas de muestreo. Durante las dos primaveras e inviernos siguientes (2015-2016) se han llevado a cabo las mismas medidas en los mismos puntos previamente georeferenciados. Los censos de la primera primavera en la cual no se habían colocado los nidales, nos permiten estudiar de forma experimental el efecto de la colocación de nidales sobre las aves trogloditas o no trogloditas, teniendo como referencia la presencia/ ausencia o su densidad previa al tratamiento «experimental» (colocación de nidales en el bosque). En

total se dispone de 50 censos por estación de escucha (5 por cada parcela –Experimental/Control– y altitud) y año (2014-16). Los censos de primavera se realizaron en el mes de abril.

Los conteos puntuales son preferibles a transectos en hábitats difíciles de transitar como laderas empinadas cubiertas de vegetación (BIBBY *et al.*, 2000). Los conteos puntuales tienen problemas de sesgo en las estimas de densidad pero se pueden reducir los sesgos mediante el registro de las distancias entre el punto de observación y la posición inicial del ave mediante telemetro láser junto con la aplicación de software que analiza esta información (BIBBY *et al.*, 2000). Buckland (2006) ha estimado que los errores incluidos en estimas instantáneas de cantos territoriales con localización previa durante 3 minutos son menores que con otros métodos en áreas forestales (método instantáneo). El mismo observador (Dr. Juan Moreno) registró todos los cantos durante los tres minutos tras su llegada al punto de muestreo y confirmó luego las distancias a las que estaba el ave durante la «instantánea» mediante telemetro. Los valores de densidad aquí presentados representan el número de aves por 3 minutos de escucha y por hectárea.

Estaciones de escucha

La estima del tamaño poblacional de una especie sobre una superficie debe tener en cuenta que existe cierta incertidumbre debido a que (CARRASCAL & PALOMINO 2008): a) No todos los individuos existentes son detectados durante el censo; b) No es prospectada toda la superficie de la zona de estudio ocupada por la especie de forma simultánea, y c) Es necesario proporcionar una indicación de la precisión de la estima, teniendo en cuenta las distintas fuentes de variación que la afectan (variación en la detectabilidad, dispersión espacial y grado de agregación de los individuos, sesgos en el muestreo de la heterogeneidad ambiental, etc.). Por ello, es necesario proporcionar una medida objetiva de la incertidumbre de la estima.

Con los datos de las distancias aproximadas de observación de los individuos muestreados mediante estaciones puntuales se pueden obtener curvas de

detectabilidad para cada especie de ave y sus «distancias eficaces de censo» (DEC; BUCKLAND *et al.*, 2001; THOMAS *et al.*, 2002). Estos datos son fundamentales para obtener densidades absolutas, y de este modo poder inferir los valores de individuos existentes en una determinada superficie, como puede ser un Parque Nacional. Se entiende por distancia eficaz de censo aquella dentro de la cual se hubiesen observado todas las aves realmente presentes de no haber existido pérdida de detectabilidad con la distancia. Es decir, la que define cuál es la superficie radial (son puntos de escucha) sobre la que puede asumirse que se detectaron todos los individuos de la especie.

El número de aves observadas disminuye al aumentar la distancia al observador (BUCKLAND *et al.*, 2001). De estar presente, la probabilidad de detección de un individuo en el centro de la estación puntual de censo, a distancia 0 del observador, es 1 o lo que es lo mismo un 100%. Más allá de la distancia máxima de detección (Dmax) ningún individuo es observado. Dada una especie cualquiera, el número de individuos detectados disminuiría paulatinamente con la distancia al centro de la estación puntual de censo y es posible describir este cambio por distintas funciones matemáticas (por ej., distribuciones de la detectabilidad «seminormal» o de «tasa de riesgo»). La distancia eficaz de censo (DEC) es aquella en la que se cumple que el número de los individuos «realmente detectados» más allá de ella es igual al número de individuos «no detectados» a menos de esa distancia. En la práctica, lo que esto significa es que, si se identifica esta distancia para cada especie, se dispone inmediatamente de una medida fidedigna de su densidad absoluta: el número total de individuos «realmente presentes» o detectados dentro de una superficie concreta (círculo de radio = DEC en torno al observador; para más información, véase CARRASCAL & PALOMINO 2008).

Las densidades absolutas (aves/ha) para cada especie se calculan teniendo en cuenta la siguiente expresión:

$$D = N / (nEP \times DEC^2 \times \pi / 10.000)$$

en que D es la densidad y N es el número de individuos detectados en las estaciones puntuales (nEP)

de muestreo realizadas (teniendo en cuenta el radio eficaz de censo de cada especie: DEC, en metros). La división de $(nEP \times DEC^2 \times \pi)$ entre 10.000 se hace para pasar la superficie de metros cuadrados a hectáreas, ya que DEC está en metros. Las densidades por año y estratificadas por parcela y punto de escucha fueron calculadas con el programa Distance 6.2 (THOMAS *et al.*, 2010).

Como las densidades (aves/ha) no se pueden analizar por no seguir una distribución determinada, se optó por utilizar los conteos (aves escuchadas) como variable dependiente e incluir como offset en los análisis el área en hectáreas en la que se detectó a las aves: $(DEC^2 \times \pi) / 10.000$. De esta forma se asociaron los conteos con una superficie y se puede analizar la densidad de aves. Como los conteos siguen una distribución de Poisson, se usaron Modelos Generalizables con una distribución Poisson de los errores.

En todos los GLM, se incluyó como variables predictivas (independientes) dos factores: el año de estudio (2014-2017) y el tipo de parcela (Experimental –con nidales– vs. Control –sin nidales–), y se incluyó como covariables la altitud (1300-1700 m) y los tres componentes principales que describen el hábitat (ver abajo, PCA1-PCA3). Se comprobó si las interacciones entre los factores (año y tipo de parcela) eran significativas o no, por ver si las diferencias entre años se mantienen dentro de los dos tipos de parcelas, o viceversa. Cuando esta interacción no era significativa, se eliminó de los modelos presentados. Previamente a estos análisis, la variable continua altitud fue z-estandarizada para obtener una distribución con promedio igual a 0 y desviación típica igual a 1. Todos los modelos generalizables lineales (GLM) se realizaron (Dr. Juan José Sanz) con el programa R y en concreto se utilizó el procedimiento «glm» del paquete «lme4» (BATES *et al.*, 2016).

Ocupación de nidales en época reproductiva

Durante los meses de abril a julio se ha controlado en 2015 y 2016 la actividad reproductora de pájaros en los nidales instalados mediante muestreos con una frecuencia al menos semanal en cada parcela antes de la puesta y controles de seguimiento más frecuentes una vez detectada la construcción de nidos.

Durante el seguimiento de la ocupación se ha registrado la fecha del inicio de puesta y su tamaño (n° de huevos) bajo el supuesto de puesta de un huevo diario caso de encontrar puestas iniciadas. Una vez iniciada la incubación se ha calculado para cada nido la primera fecha de control de eclosión bajo el supuesto de un período mínimo de incubación de 12 días. Se ha registrado la fecha de eclosión con visitas diarias a partir de dicha fecha y el número de huevos no eclosionados. Cuando los pollos han alcanzado la edad de 13 días (fecha de eclosión + 12) se ha visitado cada nido para contar, medir y anillar a los pollos supervivientes y recoger cadáveres de pollos. Se ha medido la longitud del tarso-metatarso y del ala y se ha pesado cada pollo para estimar así el éxito reproductor (número y calidad de la descendencia).

Ocupación de nidales en época no-reproductora

Se ha cuantificado la acumulación de excrementos de pájaros en nidales en invierno mediante extracción durante la segunda quincena de abril de 2015 (invierno 2016) y enero (otoño-inicio invierno 2015-2016) y abril de 2016 (invierno 2016). Los excrementos extraídos de los nidales se han pesado en fresco en báscula de precisión (peso fresco) por nidal para posteriormente secarlos en estufa a 50 °C durante 48 horas. Después del secado, se han vuelto a pesar, obteniendo así el peso seco por nidal ocupado. Ello permite una estima aproximada de la intensidad de uso de los nidales como dormitorio invernal.

RESULTADOS

Parámetros de seguimiento a largo plazo del hábitat en las parcelas

Hemos valorado si las parcelas con y sin nidales difieren en cuanto a estructura del hábitat, algo que no sería deseable para el diseño del estudio (Tabla 3). También hemos analizado si la altitud afecta a la estructura del hábitat (Tabla 3). La altura del arbolado no difirió significativamente entre los dos tipos de parcelas (GLM. $F_{1,47} = 0,28, p = 0,60$) ni se relacionó con la altitud ($F_{1,47} = 1,14, p = 0,29$). La cantidad de madera muerta en el suelo no difirió significativamente entre los dos tipos de parcelas (GLM. $F_{1,47} =$

0,21, $p = 0,64$) ni se relacionó con la altitud ($F_{1,47} = 1,33, p = 0,26$). El diámetro de la madera muerta en el suelo tampoco difirió significativamente entre los dos tipos de parcelas (GLM. $F_{1,47} = 1,87, p = 0,18$) ni se relacionó con la altitud ($F_{1,47} = 0,33, p = 0,57$). El número de árboles con diámetro a la altura del pecho (DBH) mayor de 30 cm difirió significativamente entre los dos tipos de parcelas (GLM. $F_{1,47} = 4,41, p = 0,041$), siendo mayor en el grupo Experimental, y se relacionó positiva y significativamente con la altitud (pendiente $-promedio \pm SE = 12,81 \pm 4,53, F_{1,47} = 7,99, p = 0,007$). Por el contrario, el número de árboles con DBH menor de 20 cm difirió significativamente entre los dos tipos de parcelas (GLM. $F_{1,47} = 5,61, p = 0,022$), siendo mayor en el grupo Control, y no se relacionó con la altitud ($F_{1,47} = 0,01, p = 0,96$). Es decir, las parcelas del grupo Experimental tenían árboles de mayor diámetro a la altura del pecho, es

decir, árboles más maduros y la presencia de estos es mayor en altitudes superiores.

La cobertura de los árboles difirió significativamente entre los dos tipos de parcelas (GLM. $z = 8,75, p < 0,001$), siendo mayor en el grupo Control, y no se relacionó con la altitud ($z = 0,04, p = 0,22$). La cobertura de matorral no difirió entre los dos tipos de parcelas (GLM. $z = 0,88, p = 0,38$) ni se relacionó con la altitud ($z = 0,73, p = 0,46$). Sin embargo, la cobertura de helechos difirió significativamente entre los dos tipos de parcelas (GLM. $z = 8,55, p < 0,001$) siendo mayor en el grupo Experimental, y se relacionó negativamente con la altitud ($z = 6,89, p < 0,001$). Por último, la cobertura de rocas difirió significativamente entre los dos tipos de parcelas (GLM. $z = 4,24, p < 0,001$), siendo mayor en el grupo Control, y se relacionó positivamente con la altitud ($z = 6,78, p < 0,001$).

	Experimental	Control	Experimental	Control	Experimental	Control
	Altitud 1300 m		Altitud 1400 m		Altitud 1500	
AltÁrboles	18,20 ± 2,05	21,00 ± 2,24	19,20 ± 1,10	22,60 ± 3,36	20,60 ± 4,39	24,00 ± 2,24
MadMuerta	4,60 ± 3,29	1,40 ± 1,52	0,80 ± 1,10	7,40 ± 5,68	0,60 ± 0,55	3,60 ± 1,82
DBHMadMuerta	92,54 ± 21,80	42,13 ± 39,51	49,00 ± 73,52	32,54 ± 27,64	96,20 ± 110,49	65,72 ± 56,49
DBH>30	33,00 ± 19,30	38,20 ± 12,34	65,60 ± 21,60	54,00 ± 7,87	124,60 ± 13,20	69,80 ± 11,61
DBH<20	3,00 ± 4,24	92,80 ± 69,72	0,20 ± 0,45	28,00 ± 42,19	29,20 ± 27,78	12,60 ± 16,62
CobÁrboles (%)	26,50 ± 27,02	56,25 ± 9,56	52,00 ± 15,83	61,50 ± 19,43	64,75 ± 4,87	69,25 ± 9,04
CobMatorral (%)	6,85 ± 4,58	14,40 ± 10,81	5,85 ± 4,71	1,00 ± 1,00	1,15 ± 0,91	0,40 ± 0,28
CobHelechos (%)	0,00 ± 0,00	2,50 ± 3,96	20,60 ± 25,51	48,50 ± 20,05	47,65 ± 26,67	44,50 ± 11,41
CobRoca (%)	0,00 ± 0,00	2,30 ± 3,80	0,05 ± 0,11	0,00 ± 0,00	0,05 ± 0,11	0,10 ± 0,14
	Altitud 1600		Altitud 1700			
AltÁrboles	18,80 ± 1,10	17,60 ± 2,51	22,00 ± 2,74	16,20 ± 4,15		
MadMuerta	5,40 ± 9,89	1,80 ± 2,49	0,80 ± 0,45	0,80 ± 0,84		
DBHMadMuerta	26,93 ± 25,84	24,17 ± 22,19	62,00 ± 44,00	56,60 ± 52,75		
DBH>30	107,80 ± 25,39	50,40 ± 18,56	58,60 ± 25,44	83,00 ± 47,88		
DBH<20	11,80 ± 17,67	71,80 ± 50,38	42,80 ± 48,70	23,00 ± 16,76		
CobÁrboles (%)	28,75 ± 5,86	52,00 ± 4,47	34,05 ± 11,39	49,05 ± 15,19		
CobMatorral (%)	0,00 ± 0,00	2,75 ± 3,10	16,30 ± 22,28	8,70 ± 12,63		
CobHelechos (%)	0,35 ± 0,55	20,00 ± 26,63	0,00 ± 0,00	0,20 ± 0,45		
CobRoca (%)	0,10 ± 0,22	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	11,15 ± 12,44		

Tabla 3. Promedio y desviación estándar de las variables medidas para caracterizar el hábitat en cada tipo de parcela y altitud. El tamaño de muestra son 5 muestreos por tipo de parcela y altitud.

Table 3. Average and standard deviation of the variables measured to characterize the habitat in each plot type and altitude. The sample size is 5 samplings per plot type and altitude.

Parámetros de seguimiento de poblaciones

En las distintas estaciones de escucha se detectaron 10 especies de aves, que son las siguientes, indicando primero las cinco especies trogloditas: carbonero garrapinos *Periparus ater*, herrerillo capuchino *Lophophanes cristatus*, carbonero común *Parus major*, trepador azul *Sitta europea*, agateador común *Certhia brachydactyla*, pinzón vulgar *Fringilla coelebs*, petirrojo europeo *Erithacus rubecula*, chochín *Troglodytes troglodytes*, piquituerto común *Loxia curvirostra* y zorzal charlo *Turdus viscivorus*.

En las estaciones de escucha, la distancia efectiva de censo (DEC) fluctuó entre los 10,16 metros para el chochín en la primavera de 2015 y los 110 metros para el pinzón vulgar en las primaveras de 2014 y 2016 (Tabla 4). Por otro lado, la probabilidad de detección fluctuó entre 0,143 para el chochín en la primavera de 2015 y 1,000 para varias especies en varios años (Tabla 4). La función de detectabilidad «seminormal» con ajuste coseno fue la que generalmente mejor se adaptó a la relación entre la distancia de censo y la probabilidad de detección (Tabla 4).

Algunas estimas de detectabilidad presentan errores estándar mayor que su promedio en probabilidad de detección y no son por tanto fiables (chochín en 2015, piquituerto en 2016, Tabla 4). En general, las estimas presentan menor error para las especies con mayor presencia en las escuchas (carbonero garrapinos, herrerillo capuchino, carbonero común, pinzón, petirrojo, y para agateador y zorzal en 2015 y 2016). En algunos años, en el caso del chochín y piquituerto, las estimas están basadas en pocas escuchas y no son por tanto fiables (media menos del doble que error estándar, Tabla 4). El carbonero garrapinos fue en casi todos los años la especie más abundante en primavera, seguido por el agateador común en 2014, el pinzón vulgar en 2015, y el piquituerto común en 2016 (Tabla 4).

A continuación, vamos a mostrar los resultados para cada especie por separado. Solo se van a presentar resultados para especies con estimas de detectabilidad fiables (>20% de varianza explicada).

Carbonero garrapinos

El modelo GLM nos muestra que la densidad de esta especie varió con el año de estudio (Tabla 5 y Figura 1a) y no difirió estadísticamente entre los dos tipos de parcelas (Tabla 5). Además, el número de aves no se relacionó con la altitud ni la estructura del hábitat alrededor del punto de censo (Tabla 5). El número de aves fue menor en los dos primeros años de estudio en relación al tercero (2016). Este modelo explica un 63,78 % de la varianza en la densidad de carboneros garrapinos detectada.

Herrerillo capuchino

La densidad de herrerillos capuchinos varió con el año de estudio (Tabla 6 y Figura 1b) y no difirió estadísticamente entre los dos tipos de parcelas (Tabla 6). Además, el número de aves no se relacionó con la altitud ni con ninguno de los componentes principales de la estructura del hábitat (Tabla 6). El modelo mostró que existía una interacción significativa entre el año y el tipo de parcela (Tabla 6), en concreto se observa que el patrón cambia en el último año con respecto a los anteriores (Figura 1b). Este modelo explica un 26,0 % de la varianza en la densidad de herrerillos capuchinos detectada.

Carbonero común

El modelo GLM nos muestra que la densidad de esta especie varió con el año de estudio (Tabla 7 y Figura 1c) y difirió significativamente entre los dos tipos de parcelas, incluso cuando no estaban los nidales colocados (año 2014; Figura 1c). Finalmente, el número de aves no se relacionó con la altitud ni con ninguno de los componentes principales de la estructura del hábitat (Tabla 7). Este modelo explica un 35,79 % de la varianza en la densidad de carboneros comunes detectada.

Agateador común

Con respecto al número de aves, el modelo GLM nos muestra que éste no varió con el año de estudio (Tabla 8 y Figura 1d), ni difirió estadísticamente entre los dos tipos de parcelas (Tabla 8). Además, el número de aves no se relacionó con la altitud ni con nin-

	Año	Pdet	DEC	Densidad
Carbonero garrapinos	2014	0,441 ± 0,067	39,61	3,33
	2015	0,402 ± 0,058	31,56	4,28
	2016	0,186 ± 0,048	14,90	4,47
Herrerillo capuchino	2014	0,943 ± 0,376	65,98	0,23
	2015	0,866 ± 0,252	60,59	0,50
	2016	0,591 ± 0,141	51,44	0,45
Carbonero común	2014	1,000 ± 0,262	80,00	0,05
	2015	1,000 ± 0,471	77,75	0,11
	2016	0,482 ± 0,147	38,65	0,28
Trepador azul	2014	0,999 ± 0,652	67,50	0,08
	2015	0,999 ± 0,817	65,50	0,10
	2016	0,995 ± 0,424	84,59	0,12
Agateador europeo	2014	0,602 ± 0,313	30,11	0,77
	2015	1,000 ± 0,000	42,50	0,39
	2016	0,543 ± 0,245	37,48	0,21
Pinzón vulgar	2014	0,728 ± 0,123	72,75	0,52
	2015	0,494 ± 0,092	49,37	1,51
	2016	0,658 ± 0,155	59,22	0,38
Petirrojo europeo	2014	0,689 ± 0,236	55,11	0,44
	2015	0,545 ± 0,127	43,61	1,07
	2016	0,605 ± 0,137	50,20	0,56
Chochín	2014	0,838 ± 0,474	43,14	0,27
	2015	0,143 ± 0,430	10,16	5,55
	2016	0,259 ± 0,188	19,97	0,36
Piquituerto común	2014	1,000 ± 0,000	85,00	0,06
	2015	0,999 ± 0,586	70,00	0,06
	2016	1,000 ± 1,000	70,00	1,02
Zorzal charlo	2014	0,872 ± 0,459	108,18	0,08
	2015	1,000 ± 0,000	110,00	0,11
	2016	0,999 ± 0,313	110,00	0,09

Tabla 4. Probabilidad de detección (Pdet; promedio ± error estándar), distancia efectiva de censo (DEC) y densidad de aves (aves/ha) por especie y año en las 50 estaciones de escucha realizadas en primavera (2014-16).

Table 4. Probability of detection (Pdet; average ± standard error), effective distance of census (DEC) and density of birds (birds/ha) for each species and study year in the 50 count points carried out in spring (2014-16).

	Parámetro ± es	Chi cuadrado de Wald	p
Punto de corte	-1,069 ± 0,066	878,49	< 0,001
Año		200,17	< 0,001
Tipo de parcela		0,38	0,54
Altitud	0,064 ± 0,071	0,81	0,37
Hábitat (PCA1)	0,013 ± 0,069	0,04	0,84
Hábitat (PCA2)	0,101 ± 0,070	2,10	0,15
Hábitat (PCA3)	0,011 ± 0,076	0,02	0,88

Tabla 5. Modelo generalizable (GLM) para explicar el número de carboneros garrapinos (es = error estándar). En negrita se marcan aquellos predictores que resultaron ser estadísticamente significativos.

Table 5. Generalizable model (GLM) to explain the number of coal tits (es = standard error). In bold, those predictors that turned out to be statistically significant are marked.

	Parámetro ± es	Chi cuadrado de Wald	p
Punto de corte	-0,862 ± 0,128	45,14	< 0,001
Año		15,10	< 0,001
Tipo de parcela		0,40	0,53
Altitud	0,124 ± 0,130	0,92	0,39
Hábitat (PCA1)	0,153 ± 0,124	1,51	0,21
Hábitat (PCA2)	0,088 ± 0,122	0,52	0,47
Hábitat (PCA3)	0,081 ± 0,133	0,36	0,54
Año x Tipo de parcela		6,00	0,049

Tabla 6. Modelo generalizable (GLM) para explicar el número de herrerillos capuchinos (es = error estándar). En negrita se marcan aquellos predictores que resultaron ser estadísticamente significativos.

Table 6. Generalizable model (GLM) to explain the number of crested tits (es = standard error). In bold, those predictors that turned out to be statistically significant are marked.

	Parámetro ± es	Chi cuadrado de Wald	p
Punto de corte	-2,262 ± 0,270	70,18	< 0,001
Año		30,41	< 0,001
Tipo de parcela		6,79	0,009
Altitud	-0,224 ± 0,220	1,03	0,31
Hábitat (PCA1)	0,030 ± 0,182	0,03	0,87
Hábitat (PCA2)	0,449 ± 0,255	3,08	0,08
Hábitat (PCA3)	-0,141 ± 0,272	0,27	0,60

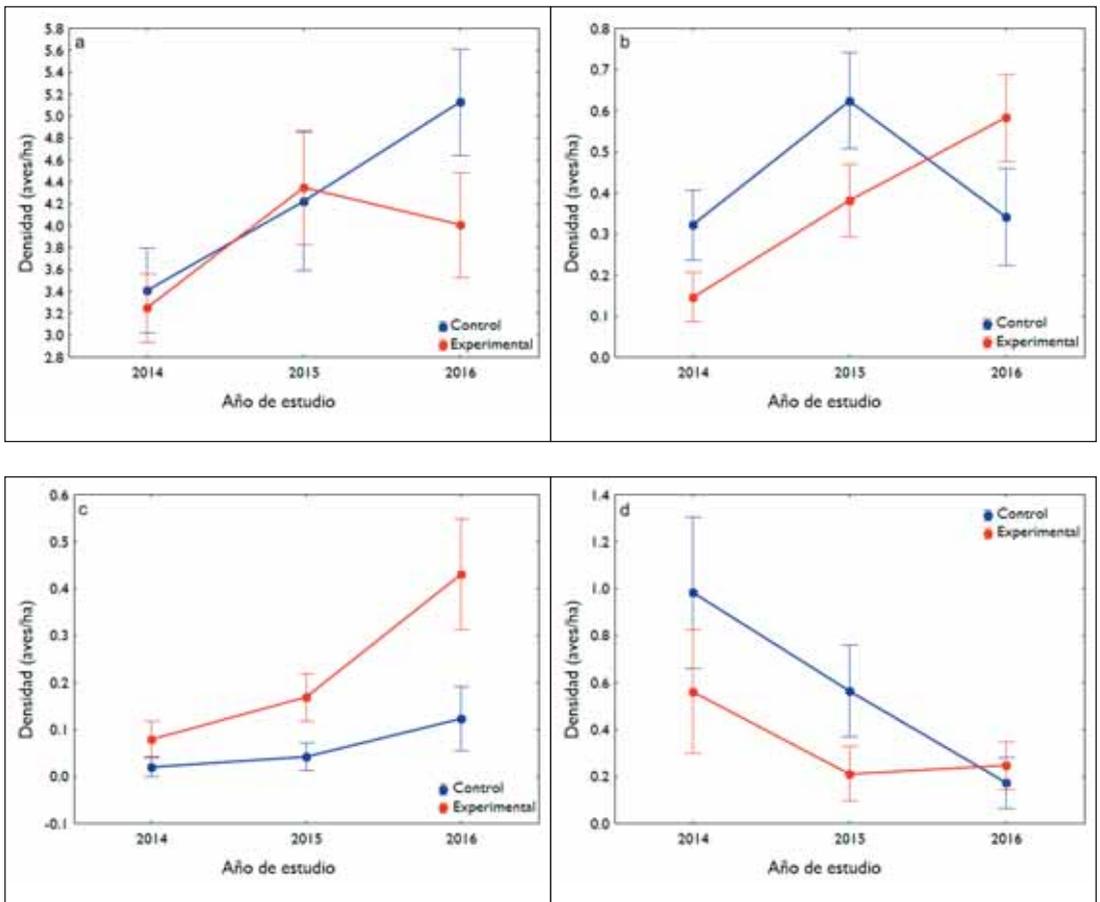
Tabla 7. Modelo generalizable (GLM) para explicar el número de carboneros comunes (es = error estándar). En negrita se marcan aquellos predictores que resultaron ser estadísticamente significativos.

Table 7. Generalizable model (GLM) to explain the number of great tits (es = standard error). In bold, those predictors that turned out to be statistically significant are marked.

	Parámetro ± es	Chi cuadrado de Wald	p
Punto de corte	-0,851 ± 0,238	12,79	< 0,001
Año		3,18	0,20
Tipo de parcela		0,88	0,34
Altitud	0,043 ± 0,244	0,03	0,86
Hábitat (PCA1)	0,032 ± 0,224	0,02	0,89
Hábitat (PCA2)	0,394 ± 0,237	2,76	0,10
Hábitat (PCA3)	-0,096 ± 0,230	0,18	0,67

Tabla 8. Modelo generalizable (GLM) para explicar el número de agateadores comunes (es = error estándar). En negrita se marcan aquellos predictores que resultaron ser estadísticamente significativos.

Table 8. Generalizable model (GLM) to explain the number of short-toed treecreeper (es = standard error). In bold, those predictors that turned out to be statistically significant are marked.



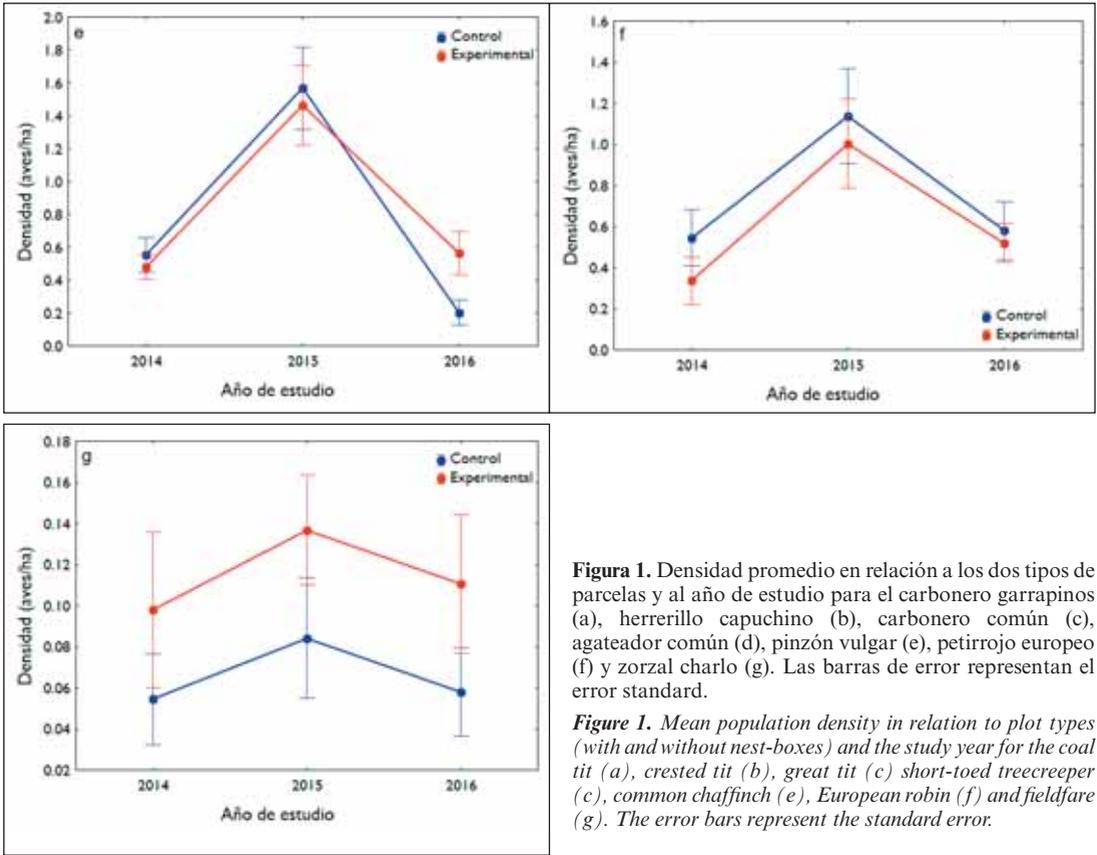


Figura 1. Densidad promedio en relación a los dos tipos de parcelas y al año de estudio para el carbonero garrapinos (a), herrerillo capuchino (b), carbonero común (c), agateador común (d), pinzón vulgar (e), petirrojo europeo (f) y zorzal charlo (g). Las barras de error representan el error standard.

Figure 1. Mean population density in relation to plot types (with and without nest-boxes) and the study year for the coal tit (a), crested tit (b), great tit (c) short-toed treecreeper (c), common chaffinch (e), European robin (f) and fieldfare (g). The error bars represent the standard error.

gundo de los componentes principales de la estructura del hábitat alrededor del punto de censo (Tabla 8). Este modelo explica un 24,06 % de la varianza en la densidad de agateadores comunes detectada.

Pinzón vulgar

El modelo GLM nos muestra que éste varió con el año de estudio (Tabla 9 y Figura 1e). La densidad de aves no difirió estadísticamente entre los dos tipos de parcelas y no se relacionó con la altitud de los puntos de escucha (Tabla 9). Existe una interacción significativa entre el año y el tipo de parcela, mostrando que el número de aves ha variado durante los tres años entre los tipos de parcelas (Figura 1e), pasando de ser menos abundantes en las parcelas sin nidales (Control) a más abundantes en las parcelas con nidales en el último año con datos

disponibles (2016). En relación a la estructura del hábitat, la densidad mostró una relación negativa con el tercer componente principal (Tabla 9). El número de pinzones vulgares fue mayor en aquellas estaciones de escucha donde el número de árboles con DBH<20 fue menor. Es decir, la especie parece preferir zonas más maduras de los pinares del Parque Nacional de Guadarrama. Este modelo explica un 35,71 % de la varianza en la densidad de pinzones vulgares detectada.

Petirrojo europeo

El análisis sobre la densidad de esta especie muestra que ésta sólo varió con el año de estudio (Tabla 10 y Figura 1f). La densidad de aves no se vio afectada ni por el tipo de parcela, ni por la altitud o estructura del hábitat (Tabla 10). Este modelo explica un

	Parámetro ± es	Chi cuadrado de Wald	p
Punto de corte	-0,361 ± 0,100	13,13	< 0,001
Año		35,63	< 0,001
Tipo de parcela		0,055	0,46
Altitud	-0,167 ± 0,106	2,45	0,12
Hábitat (PCA1)	0,012 ± 0,104	0,01	0,91
Hábitat (PCA2)	-0,025 ± 0,097	0,06	0,80
Hábitat (PCA3)	-0,436 ± 0,128	11,49	< 0,001
Año x Tipo de parcela		6,09	0,048

Tabla 9. Modelo generalizable (GLM) para explicar el número de pinzones vulgares (es = error estándar). En negrita se marcan aquellos predictores que resultaron ser estadísticamente significativos.

Table 9. Generalizable model (GLM) to explain the number of common chaffinches (es = standard error). In bold, those predictors that turned out to be statistically significant are marked.

	Parámetro ± es	Chi cuadrado de Wald	p
Punto de corte	-0,448 ± 0,205	4,77	0,029
Año		11,58	0,003
Tipo de parcela		0,05	0,83
Altitud	-0,330 ± 0,208	2,51	0,11
Hábitat (PCA1)	-0,070 ± 0,152	0,21	0,64
Hábitat (PCA2)	-0,050 ± 0,158	0,10	0,75
Hábitat (PCA3)	0,161 ± 0,127	1,60	0,20

Tabla 10. Modelo generalizable (GLM) para explicar el número de petirrojos europeos (es = error estándar). En negrita se marcan aquellos predictores que resultaron ser estadísticamente significativos.

Table 10. Generalizable model (GLM) to explain the number of European robins (es = standard error). In bold, those predictors that turned out to be statistically significant are marked.

36,91 % de la varianza en la densidad de petirrojos europeos detectada.

Zorzal charlo

El análisis estadístico muestra que la densidad de esta especie no difirió entre los años de estudio, ni entre los tipos de parcela, ni tampoco varió con la altitud (Tabla 11 y Figura 1g). En relación a la estructura del hábitat, la densidad mostró una relación negativa con el tercer componente principal (Tabla 11). El número de zorzales charlos fue mayor en aquellas estaciones de escucha donde el número de árboles con DBH<20 fue menor. Es decir, la especie parece preferir zonas más maduras de los

pinares del Parque Nacional de Guadarrama. Este modelo explica un 25,16 % de la varianza en la densidad de aves detectada.

Ocupación de nidas en la primavera (nidos activos)

En las primaveras de 2015 y 2016, la ocupación fue baja con un total de 27 cajas ocupadas, si bien existió un aumento en el segundo año del 54%. Las cajas han sido ocupadas por 4 especies, carbonero garrapinos *Periparus ater*, carbonero común *Parus major*, herrerillo común *Cyanistes caeruleus* y papamoscas cerrojillo *Ficedula hypoleuca*, estas dos últimas especies con no más de un nido por especie y año. La ocupación ha aumentado en los tres pri-

	Parámetro \pm es	Chi cuadrado de Wald	p
Punto de corte	-2,682 \pm 0,192	195,92	< 0,001
Año		1,21	0,55
Tipo de parcela		0,21	0,65
Altitud	0,175 \pm 0,173	1,02	0,31
Hábitat (PCA1)	0,093 \pm 0,169	0,30	0,58
Hábitat (PCA2)	0,070 \pm 0,164	0,18	0,67
Hábitat (PCA3)	-0,971 \pm 0,289	11,27	< 0,001

Tabla 11. Modelo generalizable (GLM) para explicar el número de zorzales charlos (es = error estándar). En negrita se marcan aquellos predictores que resultaron ser estadísticamente significativos.

Table 11. Generalizable model (GLM) to explain the number of fieldfares (es = standard error). In bold, those predictors that turned out to be statistically significant are marked.

meros años a más del doble, aunque en 2017 varias parejas realizaron segundas puestas en cajas distintas a las ocupadas en primeras puestas, con lo que el número de nidos no se corresponde exactamente con el de parejas, que es inferior. Si tenemos en cuenta el número de parejas reproductoras, su número se ha casi duplicado en estos años tres años, pasando de 11 parejas en 2015, 16 parejas en 2016 a 28 parejas reproductoras en 2017.

En relación a las distintas zonas la ocupación ha mostrado diferencias sin que exista un patrón claro en relación al gradiente altitudinal, con una mayor ocupación en la zona de 1400 metros y la ausencia de ocupación en la zona de 1500 metros (Figura 2). La distribución de ocupación de los nidales por especies y por zonas muestra que la zona de 1400 metros es la más ocupada por todas las especies mientras que se observa un patrón diferencial en la ocupación de carboneros comunes y garrapinos en las zonas de 1300 y 1600 metros, con una mayor ocupación de carbonero común en la zona más baja y mayor ocupación de carbonero garrapinos en la zona de 1600 metros (Figura 2).

Ocupación de nidales en invierno (presencia y cantidad de excrementos)

En la segunda quincena de enero de 2016 se recogieron en 28 nidales (19%) un promedio (+DT) de 3,86 \pm 5,00 g de excrementos con un mínimo de 0,05 y un máximo de 16,47 g. De estos nidales, 9 (30%)

correspondieron a la parcela de 1300 m de altitud (media 5,25 \pm 6,86 g), 13 (43%) a la parcela de 1400 m (media 4,28 \pm 4,32 g) y 5 (17%) a la de 1600 m (media 0,68 \pm 0,61 g), con solo un nidal ocupado en la de 1500 m de altitud. De ello se deduce que las parcelas de menor altitud presentan una mayor densidad invernal de pájaros trogloditas que utilizan los nidales como dormitorios con una ocupación más prolongada (estimada por peso) y que las zonas de mayor altitud o mayor humedad presentaron una escasa presencia invernal de estos pájaros en 2015/2016.

No tenemos datos invernales de enero de 2015 para comparar, pero contamos con estimas para excrementos recogidos en abril de 2015, antes de la temporada reproductora, que se pueden relacionar con ocupación en el invierno de 2016. En 26 nidales se pesaron en promedio 3,00 \pm 4,57 g de excrementos (de 0,02 a 21,14 g), cifras similares a las de enero de 2016. De ellos 7 correspondieron a la parcela de 1300 m (media 4,74 \pm 7,71 g), 12 a la de 1400 m (media 2,44 \pm 3,16 g), 6 a la de 1600 m (media 2,30 \pm 2,23 g) y solo una a la de 1500 m. Aunque los pesos de abril de 2015 no son estrictamente comparables a las de enero de 2016 por incluir los meses de febrero y marzo, los patrones de ocupación apenas han aumentado entre ambos periodos de muestreo. Ello puede deberse a la baja densidad de carbonero garrapinos y herrerillo capuchino detectada en los censos de 2016 comparado con 2015 (ver arriba). Es interesante anotar que de los 7 nidales de 1300 m,

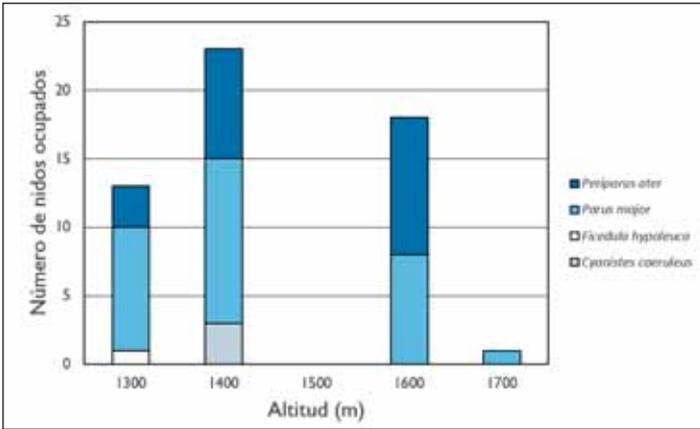


Figura 2. Número de nidos ocupados por altitud y especie en el Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama.

Figure 2. Number of nest-boxes occupied by altitude and bird species in the Sierra de Guadarrama National Park.

4 de ellos fueron ocupados de nuevo en 2016, de 12 situados a 1400 m lo fueron 3 nidos y de 6 a 1600 m 3 nidos. Es decir, en ciertas parcelas, la mitad o más de los nidos fueron ocupados durante los dos inviernos, lo que apunta a que podrían ser los mismos ocupantes o a que determinados nidos presentan mejores condiciones como dormitorios.

También podemos relacionar la ocupación invernal de 2016 con la reproductora en el mismo año. De los 3 nidos con reproducción a 1300 m, dos habían sido ocupados como dormitorios en invierno, mientras de los 8 nidos con reproducción a 1400 m, 4 habían sido ocupados en invierno. Para 1600 m, ninguno de los nidos con ocupación reproductora fue ocupado como dormitorio en el invierno precedente. Es decir, los ocupantes invernales se reproducen en mayor medida en los nidos-dormitorio a baja altitud que en los de mayor altitud, lo que apunta a una mayor permanencia de individuos a baja altitud (habría que confirmar mediante capturas o análisis genético de excrementos que se trata de los mismos individuos en invierno y primavera). La ocupación reproductora en la primavera precedente (2015) apenas se relaciona con la ocupación invernal subsiguiente (un nidal a 1300 y otro a 1400 ocupados en la primavera de 2015 fueron ocupados en el invierno siguiente). Ello podría indicar que la población ocupante de los nidos se está estabilizando todavía.

DISCUSIÓN

Solo vamos a comentar aquí modelos estadísticos con más del 20% de varianza explicada para especies con estimas fiables (ver arriba). Se ha detectado un aumento con los años en las densidades de carbonero garrapinos, herrerillo capuchino y carbonero común, todas especies trogloditas, mientras que el petirrojo europeo, pinzón vulgar y zorzal charlo, especies de nidos abiertos, alcanzaron su mayor densidad en 2015. Dicho aumento es mayor en parcelas con nidos para el herrerillo capuchino entre 2015 y 2016 que en parcelas sin nidos. Así mismo, el aumento continuado de la densidad entre años es más marcado para el carbonero común en parcelas con nidos que en aquellas sin nidos. Ello indica que la instalación de nidos beneficia a al menos estas dos especies trogloditas y podemos afirmar que nuestros datos confirman la hipótesis que indica que las especies trogloditas están drásticamente limitadas por la escasez de cavidades con potencial para nidificar (NEWTON 1998; WIEBE 2011). En cuanto a las especies no trogloditas, el aumento en la densidad de petirrojo europeo tras la instalación de los nidos descarta un posible efecto negativo de la mayor abundancia de especies trogloditas sobre las poblaciones de especies que no utilizan nidos. Además, la presencia de esta especie fue más frecuente en parcelas con nidos que en aquellas sin nidos en 2016 en contraste con los dos años

anteriores en que fue más frecuente en parcelas sin nidales. Para el pinzón vulgar se ha observado una estabilización de la densidad tras el primer año con nidales por lo que se necesita otro año de censos para establecer si la instalación de nidales afecta a sus poblaciones negativamente. Sin embargo, se ha observado que la disminución en densidad entre 2015 y 2016 ha sido menor en parcelas con nidales, lo que descartaría efectos negativos de la instalación de nidales sobre sus poblaciones. En general, podemos afirmar que no se detecta que la instalación de nidales afecte negativamente a las dos especies de aves no trogloditas más abundantes (pinzón vulgar y petirrojo europeo) mientras sí parece favorecer a dos especies trogloditas: carbonero común y herrerillo capuchino. Dado que esta última especie todavía no se ha reproducido en los nidales instalados, su aumento podría deberse a la utilización de nidales como dormitorios en invierno (ver más abajo).

En cuanto a los efectos del hábitat forestal, sólo se detectó un resultado significativo para el caso del pinzón vulgar y el zorzal charlo. Estas dos especies no trogloditas (de nidos abiertos) parecen preferir zonas más maduras de los pinares del Parque Nacional de Guadarrama. En el caso de las especies trogloditas, no observamos ninguna relación significativa entre la estructura del hábitat y la densidad poblacional. Para ninguna de las especies se observó una relación entre la altitud y la densidad poblacional, posiblemente por el estrecho margen altitudinal muestreado.

La ocupación de los nidales fue llamativamente baja tanto en primavera para nidificar como en invierno para pernoctar. Ello es especialmente notable en la parcela de 1500 m. La escasa ocupación tres años después de la instalación está probablemente asociada a la baja densidad de pájaros en pinares obtenida en los censos. Si la densidad de machos cantores en las parcelas es inferior a 1 individuo por ha como es el caso para el carbonero común, podemos asegurar que la ocupación por esta especie no puede ser superior a la ya obtenida, es decir, que todos los carboneros comunes presentes en primavera en las parcelas ocupaban nidales. Sin embargo, la ocupación por carbonero garrapinos es inferior a lo que se esperaría por la densidad estimada en censos de unas 3-4 parejas por ha en 2016 ya que la superficie de las parcelas

es superior a las 3 ha (aprox. 250 m x 150 m) lo que resultaría en aproximadamente una decena de parejas por parcela, lo que no se ha alcanzado en ningún año ni parcela. Ello indica que numerosas parejas presentes en las parcelas no se reproducen en nidales, algo que puede deberse al tiempo de adaptación al nuevo recurso. La ausencia de herrerillo capuchino en los nidales es otro dato sorprendente que sugiere que los nidales utilizados no son atractivos para esta especie. Su aumento detectado en los censos puede deberse a la reducción drástica en la competencia por cavidades naturales con el carbonero común que ha pasado a reproducirse estrictamente en nidales. Es de destacar también que las dos especies que han ocupado los nidales en primavera son por un lado la más abundante, el carbonero garrapinos, y por otro una especie con gran preferencia por nidales como es el carbonero común.

De la acumulación de excrementos en los nidales se deduce que las parcelas de menor altitud presentan una mayor densidad invernal de pájaros trogloditas que utilizan los nidales como dormitorios con una ocupación más prolongada (estimada por peso) y que las zonas de mayor altitud o mayor humedad presentaron una escasa presencia invernal de estos pájaros en 2015/2016. Contamos con estimas para excrementos recogidos en abril de 2015, antes de la temporada reproductora, que se pueden relacionar con ocupación en el invierno de 2016. Aunque los pesos de abril de 2015 no son estrictamente comparables a las de enero de 2016 por incluir los meses de febrero y marzo, los patrones de ocupación apenas han aumentado entre ambos periodos de muestreo. Ello puede deberse a la baja densidad de carbonero garrapinos y herrerillo capuchino detectada en los censos de 2016 comparado con 2015 (ver arriba). Es interesante anotar que de los 7 nidales de 1300 m, 4 de ellos fueron ocupados de nuevo en 2016, de 12 situados a 1400 m lo fueron 3 nidales y de 6 a 1600 m 3 nidales. Es decir, en ciertas parcelas, la mitad o más de los nidales fueron ocupados durante los dos inviernos, lo que apunta a que podrían ser los mismos ocupantes o a que determinados nidales presentan mejores condiciones como dormitorios.

También podemos relacionar la ocupación invernal de 2016 con la reproductora en el mismo año. De ello se deduce que los ocupantes invernales se repro-

ducen en mayor medida en los niales-dormidero a baja altitud que a mayor altitud, lo que apunta a una mayor permanencia de individuos a baja altitud (habría que confirmar mediante capturas o análisis genético de excrementos que se trata de los mismos individuos en invierno y primavera). La ocupación reproductora en la primavera precedente (2015) apenas se relaciona con la ocupación invernal subsiguiente. Ello podría indicar que la población ocupante de los niales se está todavía estabilizando.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Organismo Autónomo Parques Nacionales, la financiación del proyecto 1071/2014. También agradecemos de forma especial la atención y apoyo que nos prestó en todo momento el servicio del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama. Agradecemos la ayuda inestimable de Sonia González-Braojos y Eva Serrano en la toma de datos en el campo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALTSHULER, D.L.; DUDLEY, R. 2006. The physiology and biomechanics of avian flight at high altitude. *Integrative and Comparative Biology* 46: 62-71.
- ARAÚJO, M.B.; GUILHAUMON, F.; RODRIGUES, D.; POZO, I.; GÓMEZ-CALAMAESTRA, R. 2011. Impactos, Vulnerabilidad y Adaptación al Cambio Climático de la Biodiversidad Española. 2 Fauna de Vertebrados. Dirección general de medio natural y política forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino. Madrid, Spain.
- BARJA, G. 1999. Mitochondrial oxygen radical generation and leak: Sites of production in sites 4 and 3, organ specificity, and relation to aging and longevity. *Journal of Bioenergetics and Biomembranes* 31: 347-366.
- BATES, D. *et al.*, 2016. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. Disponible en: <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- BEARS, H.; MARTIN, K.; WHITE, G.C. 2009. Breeding in high-elevation habitat results in shift to slower life-history strategy within a single species. *Journal of Animal Ecology* 78: 365-375.
- BIBBY, C.J.; BURGESS, N.; HILL, D.; MUSTOE, S. 2000. *Bird Census Techniques*, 2nd ed. Academic Press, UK.
- BOCK, C.E.; FLECK, D.C. 1995. Avian response to nest box addition in 2 forests of the Colorado front range. *Journal of Field Ornithology* 66: 352-362.
- BUCKLAND, S.T. 2006. Point-transect surveys for songbirds: robust methodologies. *Auk* 123: 345-357.
- BUCKLAND, S.T.; ANDERSON, D.R.; BURHAM, K.P.; LAAKE, J.L.; BORCHERS, D.L.; THOMAS, L. 2001. *Introduction to distance sampling*. Oxford University Press, UK.
- CARRASCAL, L.M.; PALOMINO, D. 2008. Las aves comunes reproductoras en España. Población en 2004-2006. SEO/BirdLife. Madrid, Spain.
- CEBALLOS, P. 1968. Protección de aves insectívoras. *Boletín Servicio de Plagas Forestales* 22: 79-85.
- CEBALLOS, P. 1972. Protección de las aves insectívoras. Alimentación natural de *Parus major* y *Parus caeruleus*. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Madrid, tomo XXV, memoria nº 1.
- CRAMP, S.; PERRINS, C.M. 1988-1994. *Handbook of the Birds of the Western Palearctic*, Vols. V-IX. Oxford University Press, UK.
- DOSEK, A.; OHNO, H.; ASC, Z.; RADAK, Z. 2007. High altitude and oxidative stress. *Respiratory Physiology & Neurobiology* 158: 128-131.

- MORENO, J. Y COLS. «Nidales como herramienta de conservación y seguimiento de poblaciones de pájaros forestales»
- DRENT, P.J.; 1987. The importance of nestboxes for territory settlement, survival and density of the great tit. *Ardea* 75: 59-71.
- HALLIWELL, B.H.; GUTTERIDGE, J.M.C. 2007. *Free radicals in biology and medicine*. 4th ed. Oxford University Press, Oxford, UK.
- HASSELQUIST, D.; NILSSON, J.A. 2012. Physiological mechanisms mediating costs of immune response: what can we learn from studies of birds? *Animal Behavior* 83: 1303-3112.
- HICKEY, A.J.R. 2012. Birds and longevity: Does flight-driven aerobicity provide an oxidative sink? *Ageing Research Reviews* 11: 242-253.
- HUNTER, M.L., Jr. 1999. *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*. Cambridge University Press, UK.
- KLUYVER, H.N. 1957. Roosting habits, sexual dominance and survival in the Great Tit. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 281-285.
- LACK, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press, UK.
- LACK, D. 1966. *Populations Studies of Birds*. Oxford University Press, UK.
- MARTIN, M.; CAMFIELD, A.F.; MARTIN, K. 2009. Demography of an alpine population of Savannah Sparrows. *Journal of Field Ornithology* 80: 253-264.
- MARTIN, T.E.; LI, P.J. 1992. Life-history traits of open-nesting vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73: 579-592.
- McNAB, B.K. 2005. Food habits and the evolution of energetics in birds of paradise Paradisaeidae. *Journal of Comparative Physiology B* 175: 117-132.
- MOLINA, J. 1971. Muestreo de nidales para aves insectívoras en pinares de Soria. *Boletín Servicio de Plagas Forestales* 27: 63-70.
- MONTEERRUBIO-RICO, T.C.; ESCALANTE-PLIEGO, P. 2006. Richness, distribution and conservation status of cavity-nesting birds in Mexico. *Biological Conservation* 128: 67-78.
- NEWTON, I. 1998. *Population limitation in birds*. Academic Press, UK.
- PÉREZ-CAMPO, R.; LÓPEZ-TORRES, M.; CADENAS, S.; ROJAS, C.; BARJA, G. 1998. The rate of free radical production as a determinant of the rate of aging: evidence from the comparative approach. *Journal of Comparative Physiology B* 168: 149-158.
- PERFITO, N.; TRAMONTIN, A.D.; MEDDLE, S.; SHARP, P.; AFIK, D.; GEE, J.; ISHII, S.; KIKUCHI, M.; WINGFIELD, J.C. 2004. Reproductive development according to elevation in a seasonally breeding male songbird. *Oecologia* 140: 201-210.
- REMM, J.; LOHMUS, A. 2011. Tree cavities in forests – The broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity. *Forest Ecology and Management* 262: 579-585.
- SANZ, J.J. 1995. Environmental restrictions on reproduction in the Pied Flycatcher. *Ardea* 83: 421-430.
- SANZ, J.J. 2000. Nidales-nido para aves insectívoras forestales. Colección Naturaleza y Medio Ambiente, Caja-Segovia, Obra Social y Cultural, Segovia, Spain.
- SANZ, J.J. 2001. Experimentally increased insectivorous bird density results in a reduction of caterpillar density and leaf damage to Pyrenean oak. *Ecological Research* 16: 387-394.
- SKULACHEV, V.P. 2004. Mitochondria, reactive oxygen species and longevity: some lessons from the Barja group. *Ageing Cell* 3: 17-19.
- SLOBODNIK, R.; BALÁŽOVÁ, M.; JANDZIK, D.; BALÁŽ, M. 2013. Local weather differently affects collared flycatcher reproduction at different altitudes. *Central European Journal of Biology* 8: 1145-1152.

- THOMAS, L.; BUCKLAND, S.T.; BURNHAM, K.P.; ANDERSON, D.R.; LAAKE, J.L.; BORCHERS, D.L.; STRINDBERG, S. 2002. Distance sampling. En: A.H. El-Shaarawi y W.W.Piegorsch (Eds.). Encyclopedia of Environmetrics, pp.554-552. John Wiley & Sons.Chichester.
- THOMAS, L.; BUCKLAND, S.T.; REXSTAD, E.A.; LAAKE, J.L.; STRINDBERG, S.; HEDLEY, S.L.; BISHOP, J.R.; MARQUES, T.A.; BURNHAM, K.P. 2010. Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. Journal of Applied Ecology 47: 5-14.
- TIELEMAN, I.B. 2009. High and low, fast or slow: the complementary contributions of altitude and latitude to understand life-history evolution. Journal of Animal Ecology 78: 293-295.
- TOMASEVIC, J.A.; HODUM, P.J.; ESTADES, C.F. 2010. On the ecology and conservation of the critically endangered Masafuera Rayadito (*Aphrastura masafuerae*). Ornitologia Neotropical 21: 535-543.
- YATUHA, J.; DRANZO, C. 2010. Observations on the breeding behaviour of the Stripe-breasted tit (*Parus fasciiventer*) in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. African Journal of Ecology 48: 511-516.
- WIEBE, K.L. 2011. Nest sites as limiting resources for cavity-nesting birds in mature forest ecosystems: a review of the evidence. Journal of Field Ornithology 82: 239-248.

