

EL CICLO ANUAL DE LOS PASERIFORMES FRUGIVOROS EN EL MATORRAL MEDITERRANEO DEL SUR DE ESPAÑA: IMPORTANCIA DE SU INVERNADA Y VARIACIONES INTERANUALES

Pedro JORDANO *

INTRODUCCIÓN

En años recientes se han multiplicado en la Península Ibérica los estudios que tratan las variaciones estacionales de la composición de la avifauna y aspectos descriptivos del curso anual de la abundancia, diversidad, composición específica, etc. (por ejemplo, PURROY, 1977; HERRERA, 1980; ZAMORA Y CAMACHO, 1984). En todos ellos se resalta, explícita o implícitamente, la importancia de considerar este ciclo anual como una superposición de especies o grupos de especies que mantienen diferentes «status» de permanencia. La heterogeneidad que muestra cada avifauna local en estos tiempos de permanencia está determinada básicamente por la estacionalidad del clima o los recursos (MACARTHUR, 1959; HERRERA, 1978).

Efectivamente, la producción estacional de ciertos recursos no renovables (a corto plazo) en los hábitats meridionales (por ejemplo, semillas, frutos carnosos, flores, emergencia masiva de insectos sociales, etc.) supone pulsos de productividad que suman un contingente importante de alimento al ya disponible con menor estacionalidad (renovable a corto plazo; por ejemplo, insectos) (WIENS y JOHNSTON, 1977; KARR, 1976; WILLIS, 1980). No es de extrañar, pues, que los sistemas migratorios de pequeños passeriformes, tanto en Europa como en Norteamérica, estén asociados a tal tipo de fluctuaciones estacionales, coincidiendo con la fase no reproductiva (MOREAU, 1972, varios autores en KEAST y MORTON, 1980). De hecho, muchas especies migradoras deberían considerarse como «residentes invernales» en estas áreas, ausentándose de ellas sólo durante los 2-4 meses que permanecen en el área de cría de latitudes templadas; ello resalta la importancia de considerar la fase no reproductiva (paso migratorio e invernada) como un período fundamental del ciclo anual de estas especies (FRETWELL, 1972; GREENBERG, 1980).

La importancia de la cuenca del Mediterráneo como zona de paso migratorio e invernada de muchas especies de pájaros nidificantes en Europa central y septentrional ha sido resaltada por varios autores (MOREAU, 1961, 1972; BERNIS, 1962). Muchas de ellas son frugívoras en esas épocas del año o mantienen dietas mixtas con una alta proporción de frutos (HERRERA, 1984a;

* Unidad de Ecología y Etología. Estación Biológica de Doñana. Avda. María Luisa, s/n. Pabellón del Perú. 41013-Sevilla.

JORDANO, 1981, 1984; JORDANO y HERRERA, 1981). El propósito de este trabajo es caracterizar la importancia relativa de los pájaros frugívoros en el matorral esclerófilo Mediterráneo y sus variaciones interanuales en relación con la producción de frutos carnosos; se consideran también algunos patrones generales en la distribución invernal de los frugívoros paleárticos que surgen al considerar los sistemas de dependencia entre las aves y el matorral, derivados de la relación producción-consumo de frutos.

AREA DE ESTUDIO

Entre diciembre de 1980 y marzo de 1983 llevamos a cabo un seguimiento detallado de las poblaciones de Passeriformes frugívoros en una zona de estudio situada en el área de las Marismas del Guadalquivir, al N del P. N. de Doñana. «Hato Ratón» (37° 9' N, 2° 39' W) se localiza a unos 25 km de la costa atlántica más próxima, en el borde N de la marisma, en las cercanías de Villamanrique de la Condesa (Sevilla).

La parcela de estudio es una superficie de unas 4 Ha cubierta en su mayor parte por un matorral alto (2,5-5 m) y espeso cuyas especies dominantes son: *Pistacia lentiscus*, *Olea europaea* var. *sylvestris*, *Smilax aspera*, *Rhamnus lycioides* y *Phillyrea angustifolia*. Las especies que producen frutos carnosos predominan en el matorral, alcanzando el 56,8% de las especies leñosas y una cobertura total del 72%, frente al 19,8% de las especies con fruto seco (leguminosas y labiadas en su mayoría) y el 7,9% del suelo descubierto. Una descripción más detallada de este matorral puede encontrarse en JORDANO (1984); RIVAS-MARTÍNEZ *et al.* (1980) presentan información fitosociológica sobre matorrales similares.

La zona presenta una estación seca entre mayo y septiembre cuya duración puede aumentar en años secos. En efecto, hay una gran variabilidad interanual en la precipitación: la media es de 538,9 mm/año, pero en los años de estudio la registrada fue de 331,0 mm (1981) y 408,5 mm (1982). Ambos años corresponden a un período extraordinariamente seco pero tuvieron diferencias apreciables entre ellos en la lluvia recogida. La temperatura media anual es de 18,1°C, con medias de máximas y mínimas de 25,5 y 10,8°C, respectivamente y valores extremos de 43,8 y -1,1°C. La oscilación térmica anual es de 18,0°C, con menos del 0,5% de los días del año con temperaturas por debajo de 0°C.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para la realización de los censos se empleó el método de EMLÉN (1971). Se realizaron entre 2 y 5 censos por mes durante el período de estudio sobre un recorrido de 1.000 m que atravesaba la parcela aunque la superficie de muestreo cubrió también zonas adyacentes a ésta con vegetación similar. Este método permite estimas de densidades absolutas en toda época del año y es especialmen-

te útil si se incorporan estimas de la variación estacional de los coeficientes de detectabilidad (CD, EMLÉN, 1971; SHIELDS, 1979). Los CD se calcularon según indica EMLÉN (1971), anotando los contactos registrados en cada una de 6 bandas de 10 m de anchura, paralelas a la línea base del transecto. Los valores de CD se calcularon para cada estación, empleándose el correspondiente a cada mes en el cómputo de las densidades mensuales (véase JORDANO, 1984). En nuestro caso, en que se muestrearon 12 Ha/km recorrido, la densidad (D), en individuos/10 Ha, viene dada por:

$$D = k \frac{10 C/N}{12 (CD)}$$

donde C es el número de contactos registrados; N, el número de km recorridos en cada mes; CD, el coeficiente de detectabilidad, y k, una constante de «detectabilidad basal» con valores de 1,15 (invierno) y 1,50 (primavera) (EMLÉN, 1971; SHIELDS, 1979; ver JARVINEN y VAISANEN, 1977). Los censos se realizaron aproximadamente dentro de las dos horas siguientes a la salida del sol y evitando siempre condiciones climáticas extremas (viento fuerte, lluvia, etcétera). Se procuró especialmente mantener una velocidad de progresión durante el recorrido lo más constante posible, aproximadamente 1,5 km/h.

Para la cuantificación de la producción de frutos se emplearon 10 transectos permanentes de 18,8 m² cada uno, contabilizándose antes del comienzo de la maduración los frutos presentes de cada especie de planta. Las estimas de la producción *total* así obtenidas se corrigieron posteriormente con las tasas de maduración a fin de obtener la producción de fruto *maduro* realmente disponible. Los porcentajes de maduración se obtuvieron con conteos semanales de frutos en ramas marcadas en plantas de las especies estudiadas. Se marcaron entre 200 y 1.200 frutos/planta en 9-12 plantas/especie y para algunas especies se llevó a cabo un seguimiento de la cosecha completa en plantas marcadas. JORDANO (1984) da una descripción más detallada de la metodología seguida y discute ampliamente las ventajas e inconvenientes de los procedimientos usados en los censos de aves y las estimas de la producción de frutos.

Los datos de base sobre la incidencia de los frutos en la dieta de las especies consideradas en este trabajo provienen de JORDANO (1984) (véase también HERRERA, 1984a). En ellos se cuantifica la proporción de materia vegetal (frutos), respecto a volumen, y su frecuencia de aparición en muestras fecales. Descripciones detalladas del método de análisis pueden encontrarse en JORDANO (1981) y JORDANO y HERRERA (1981).

RESULTADOS

Las especies frugívoras del matorral

El grupo de especies frugívoras constituye un subconjunto característico de los pájaros del área de estudio. Consideramos en este trabajo sólo las especies

frugívoras «dispersantes» de las semillas de las plantas, que representan un 43,4 % de las 53 registradas en el área, dejando a un lado un 22,6 % de especies, también frugívoras, que consumen sólo la pulpa de los frutos o predan las semillas (JORDANO, 1984).

Entre las especies consideradas es importante distinguir las que presentan un frugivorismo intensivo (*Sylvia* spp., *Turdus* spp., *Sturnus* spp. y *Erithacus rubecula*) de aquellas que consumen los frutos esporádicamente (ver apéndices 1 y 2). HERRERA (1984a) y JORDANO (1984) han estudiado detalladamente la alimentación de estas especies y destaca el hecho de que esta distinción en dos grupos con diferente importancia de frutos en la dieta se mantiene muy constante en diversos tipos de matorrales esclerófilos del sur de España (véase también JORDANO, 1981; HERRERA, 1984b). Entre las primeras los frutos constituyen más del 60 % de la dieta (en volumen), apareciendo consistentemente en más del 90 % de las muestras fecales analizadas. Entre las especies frugívoras «esporádicas» varía ampliamente la frecuencia de aparición de los frutos, pero éstos constituyen siempre menos del 40 % de la dieta (JORDANO, 1984).

Sólo *T. merula*, *S. melanocephala*, *Cyanopica cyanus* y *S. undata* son residentes en el área de estudio, aunque muestran una fuerte variación estacional en la importancia de los frutos en su alimentación; el resto de las especies tiene periodos de permanencia que oscilan entre 3 y 9 meses (apéndices 1 y 2). *S. borin*, *S. communis* y *S. cantillans* tienen importancia sólo durante la migración otoñal, entre agosto y noviembre, ya que durante el paso primaveral consumen mayoritariamente insectos. Esta situación es compartida por *S. hortensis*, que se presenta sólo esporádicamente en septiembre (no se la ha incluido en los apéndices) y el resto de las especies trans-saharianas como *Ficedula hypoleuca*, *Muscicapa striata* y *Luscinia megarhynchos*, incluyendo también a *Phoenicurus phoenicurus*. Por otro lado, *S. atricapilla* y *E. rubecula* son con diferencia las especies frugívoras de mayor importancia, presentándose como invernantes regulares, aunque con fuertes variaciones de un año a otro. Otros invernantes como *Ph. ochruros* y *Saxicola torquata* tienen menor abundancia y su consumo de frutos es mucho más esporádico que el de las especies trans-saharianas ya citadas. Por último, las especies de *Turdus* y *Sturnus* se caracterizan por su presencia invernal en la zona, con una entrada importante en diciembre-enero (véase SANTOS, 1982), pero muestran también fuertes variaciones interanuales de la abundancia (cf. apéndices 1 y 2).

El ciclo anual: cambios relacionados con la disponibilidad de alimento

La representación de los frugívoros en la avifauna de Passeriformes del área de estudio tiene una fuerte variación mensual (tabla I). En los meses estivales, especialmente en junio, sólo se registra la presencia de las especies residentes (con dietas aún insectívoras en este período). De igual modo los frugívoros son

TABLA I

Resumen de los resultados mensuales de los censos de Passeriformes en el área de estudio para los años 1981 y 1982. S: núm. de especies registradas; SF: núm. de especies frugívoras (dispersantes de semillas); DT: densidad total (ind./10 Ha); DF: densidad de especies frugívoras; km: distancia recorrida en censos. Para el año 1982 se incluyen también los datos de enero y febrero de 1983. No se realizaron censos en mayo de 1982

[Summary of results of monthly bird censuses in the study area for the years 1981 and 1982 (also included are data for January and February 1983). S: number of species; SF: number of frugivorous species (seed dispersers); DT: total passerine density (individuals/10 Ha); DF: density of frugivorous species; km: monthly distance sampled with transects (except for May 1982)]

Año	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F
Año 1981														
S	21	21	23	22	22	17	18	22	25	24	22	22	—	—
SF	7	7	5	3	1	0	3	5	8	8	7	7	—	—
DT	140,5	77,8	118,9	125,4	98,0	80,9	47,4	73,3	115,7	167,0	200,1	171,9	—	—
DF	91,4	40,4	50,0	24,2	8,6	0,0	14,5	26,0	46,5	93,0	85,2	94,2	—	—
km	5	3	4	4	3	4	6	4	4	2	4	2	—	—
Año 1982														
S	19	19	23	21	—	13	16	18	25	25	22	21	23	23
SF	6	6	5	5	—	0	2	4	10	11	8	7	9	8
DT	113,6	132,5	130,5	140,7	—	52,4	47,6	74,1	132,6	207,2	292,9	307,9	405,3	309,3
DF	61,9	81,2	51,4	40,5	—	0,0	19,2	18,4	54,9	115,1	156,7	214,6	283,5	264,1
km	2	1	3	2	—	1	4	4	5	5	4	2	5	3

relativamente escasos en los meses de primavera, marzo-mayo, debido a que la mayoría de las especies son insectívoras durante el paso primaveral. En cualquier caso, las variaciones del número de especies en toda la comunidad y en el grupo de frugívoros (S y S_F , tabla I) siguen un curso similar ($r_s=0,591$, $p<0,05$ en 1981 y $r_s=0,867$, $p<0,01$ en 1982). Todo ello indica que las variaciones en la riqueza de especies frugívoras obedecen a pulsos de entrada y salida de especies similares a los que se observan en la avifauna en su totalidad.

Las variaciones de la densidad son de mucha mayor amplitud. Aproximadamente entre octubre y febrero de los dos años de estudio los frugívoros alcanzan más del 50% de los individuos censados (fig. 1); las variaciones de la densidad en este grupo de especies son las responsables del tremendo aumento de la abundancia de paseriformes que se observa en otoño e invierno (cf. tabla I). Efectivamente, entre junio y noviembre de ambos años la abundancia de frugívoros aumenta desde un 0,0% a un 55,0% de la densidad total de pájaros, en una tendencia que corre paralela al incremento de la disponibilidad de frutos maduros (fig. 1). Esta tendencia de aumento estacional se frena en 1981 en el

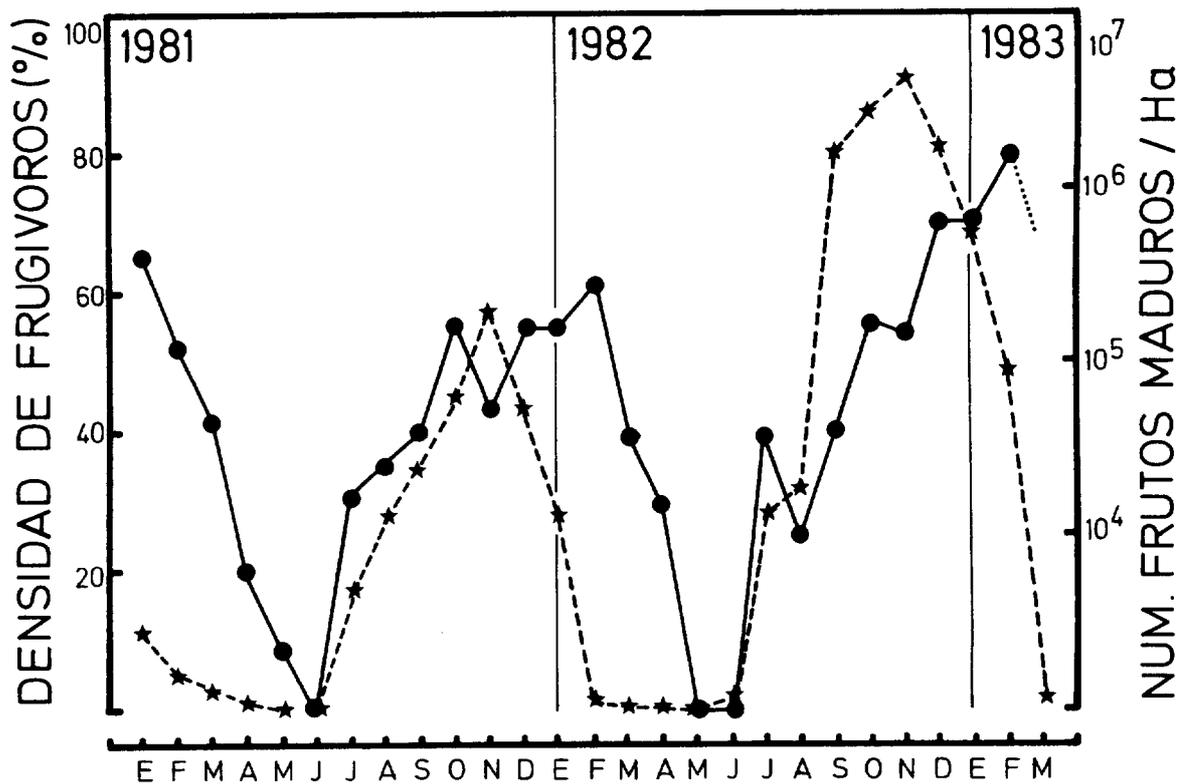


FIG. 1.—Variación mensual de la abundancia de frutos maduros disponibles (estrellas) y la proporción de la densidad total de paseriformes que representan las especies frugívoras (ver apéndices y tabla I). Nótese la escala logarítmica para la abundancia de frutos.

[Monthly variation in the availability of ripe fruits (no./ha, stars) and the fraction of the total passerine density represented by frugivorous species (those included in app. 1 and 2, see Table I). Note log scale for fruit availability.]

mes de noviembre, estabilizándose la representación de este grupo trófico alrededor del 50-60 % de la densidad total, esto es, entre 90 y 130 ind./10 Ha (tabla I, fig. 1). Es muy patente la diferencia que hay respecto a la invernada de 1982-83, en la que se aprecia un aumento de los frugívoros prácticamente hasta el final del período, en marzo de 1983.

Una característica importante, pues, del ciclo anual de los frugívoros es la amplia variación mensual de su abundancia, coincidente con el ciclo de maduración de los frutos. Las diferencias interanuales en la densidad de estas especies y el modo en que ésta se incrementa a lo largo del otoño e invierno (fig. 1) son, en principio, igualmente atribuibles a variaciones de la disponibilidad de frutos (ver más adelante).

La composición mensual del grupo de especies frugívoras muestra también una fuerte variación (fig. 2). Ello se debe, por un lado, al carácter no-sedentario de las especies implicadas y, por otro, a la superposición, durante el período de fructificación de las plantas, de los movimientos migratorios de escala amplia: el paso otoñal de migrantes trans-saharianos y la llegada de invernantes circum-mediterráneos. Efectivamente, la contribución porcentual de cada uno de los



FIG. 2.—Variación mensual de la importancia relativa de diferentes géneros de frugívoros, expresada como el porcentaje de la densidad mensual de este grupo (D_F , tabla I). En blanco, *E. rubecula*; negro, *Sturnus* spp.; rayado vertical, *Turdus* spp.; sombreado, *Sylvia* spp.

[Monthly variation in the relative abundance of different frugivore genera (percent of the monthly frugivore density, D_F , table I). Blank, *E. rubecula*; black, *Sturnus* spp.; vertical bars, *Turdus* spp.; dotted, *Sylvia* spp.]

cuatro géneros *Sylvia*, *Turdus*, *Erithacus* y *Sturnus* cambia drásticamente durante el período julio-abril/mayo (fig. 2).

En julio-agosto sólo se encuentran como frugívoros las especies residentes, *T. merula*, *S. melanocephala* y *C. cyanus*. Entre agosto y noviembre se aprecia una mayor importancia relativa del género *Sylvia*, con una gran contribución de *S. borin* y *S. cantillans* en la migración otoñal. *S. atricapilla* sólo adquiere mayor representación a partir de octubre (cf. apéndices).

Los meses de octubre y noviembre son los de mayor reajuste en la composición específica de los frugívoros. La llegada de *E. rubecula*, *Sturnus* spp. (especialmente *S. vulgaris*) y, en menor medida, *T. philomelos*, coincide con el abandono del área por las currucas trans-saharianas. Puede constatarse la disminución de la importancia relativa de *Sylvia* en la invernada propiamente dicha (noviembre-febrero) de 1981-82 y de 1982-83 (fig. 2); esto es, de un 66,2% de los individuos/10 Ha en septiembre a un 27,7% en diciembre (1981) y de un 83,1% a un 44,5% en 1982. Puede observarse también la escasa representación de *Sylvia* spp. en los meses finales de la invernada de 1980-81 (27,3%, fig. 2). Paralelamente los géneros *Erithacus* y *Turdus* aumentan en proporción especialmente en los inviernos de 1980-81 y 1981-82, en que *E. rubecula* representa casi el 50,0% de los individuos censados. Por su parte, *Turdus* spp. aumenta considerablemente en los meses finales del invierno, entre febrero y abril, de forma muy marcada en 1980-81 y 1982-83; sólo *T. merula* contribuye de manera importante al conjunto de frugívoros a comienzos de temporada (julio-septiembre).

Las variaciones mensuales de la importancia relativa de cada género (fig. 2) están relacionadas con los cambios del número de especies en cada uno de ellos. Estos cambios son especialmente acusados en *Sylvia* y *Turdus* (fig. 3) y son los responsables del reemplazamiento temporal de las especies de pequeño tamaño a medida que *Turdus* spp. y *Sturnus* spp. aumentan su abundancia al avanzar el invierno. El valor 1-C (fig. 3) es una medida de la diferencia que existe entre los inventarios de especies de dos meses consecutivos, basada en el índice de Czekanowski (C, CLIFFORD y STEPHENSON, 1975) y estima, por tanto, el reemplazamiento cualitativo que se produce entre ambos.

Los máximos de reemplazamiento (mínimos de similitud intermensual) coinciden con la «entrada» o «salida» de *Sylvia* spp. en migración en los meses de septiembre-octubre y abril-mayo, respectivamente. La presencia de especies de *Turdus* y *Sturnus* se retrasa hasta noviembre-diciembre (fig. 3), de tal forma que el mes de octubre se constituye como un período de reemplazamiento de un conjunto de frugívoros dominado por especies de pequeño tamaño (*Sylvia* spp., *F. hypoleuca*, *Ph. phoenicurus*, *M. striata*, etc.) por otro en el que la mayoría son de tamaño grande (*Turdus* spp., *Sturnus* spp., *C. cyanus*).

La disminución de los efectivos de los frugívoros pequeños invernantes (*E. rubecula*, *S. atricapilla*) o el progresivo desplazamiento de sus dietas hacia el consumo de artrópodos (por ejemplo, en *S. melanocephala* y *S. undata*) están estrechamente relacionados con el hecho de que la disminución de la disponibili-

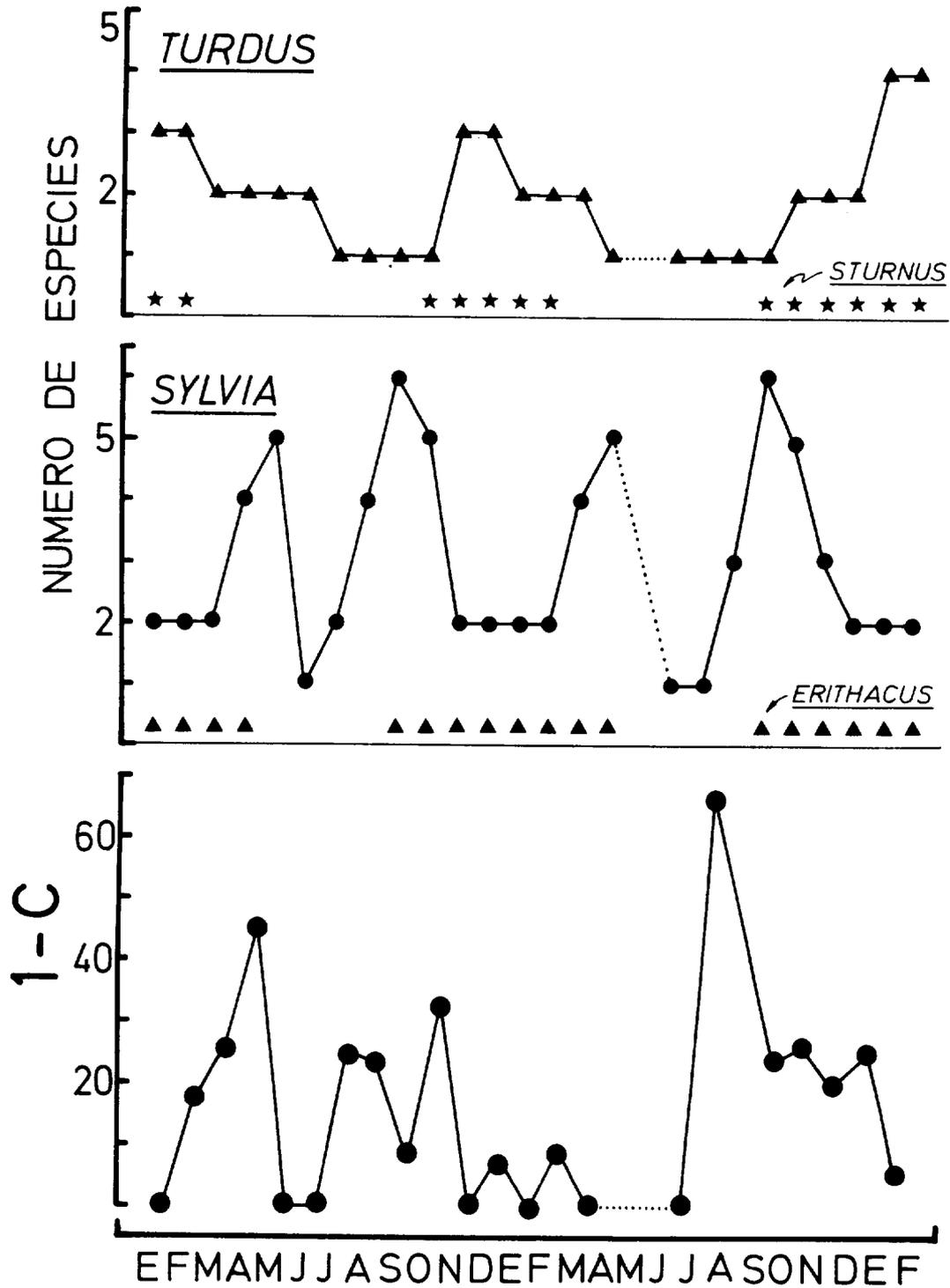


FIG. 3.—Parte inferior: variación del reemplazamiento intermensual de especies frugívoras (medido como 1-C, donde C es el índice de Czekanowski, ver texto). Parte superior: cambios mensuales en el número de especies de *Turdus* (triángulos) y *Sylvia* (puntos). Se señalan también los meses con presencia de *Sturnus* spp. (estrellas) y *E. rubecula* (triángulos). No se realizaron censos en mayo de 1982.

[Bottom: variation in monthly species turnover as measured by the dissimilarity index 1-C. C is the Czekanowski index, which measures the similarity between two consecutive months in the presence-absence of frugivorous species. Top: monthly changes in species number within the genera *Turdus* (triangles) and *Sylvia* (dots). Also shown are the months with presence of *Sturnus* spp. (stars) and *E. rubecula* (triangles).]

dad de frutos hacia el final de la invernada se produce sobre todo entre aquellos frutos de tamaño pequeño, menores de 7 mm de diámetro (fig. 4). Durante este período los frugívoros grandes siguen teniendo disponibles los frutos de mayor tamaño (*Olea europaea* var. *sylvestris* y *Crataegus monogyna*, principalmente), que sólo ciertos frugívoros pequeños consumen esporádicamente debido a la limitación que supone el tamaño del fruto para su manipulación e ingestión. En consecuencia, este grupo de especies mantiene, e incluso aumenta, sus poblaciones con dietas frugívoras cuando las especies pequeñas han abandonado el área o se encuentran ya consumiendo activamente artrópodos (véase JORDANO, 1984).

Esta estructuración del ciclo anual de los frugívoros se mantiene muy constante de un año a otro, pero se registra una fuerte variación interanual en la importancia relativa de distintas especies.

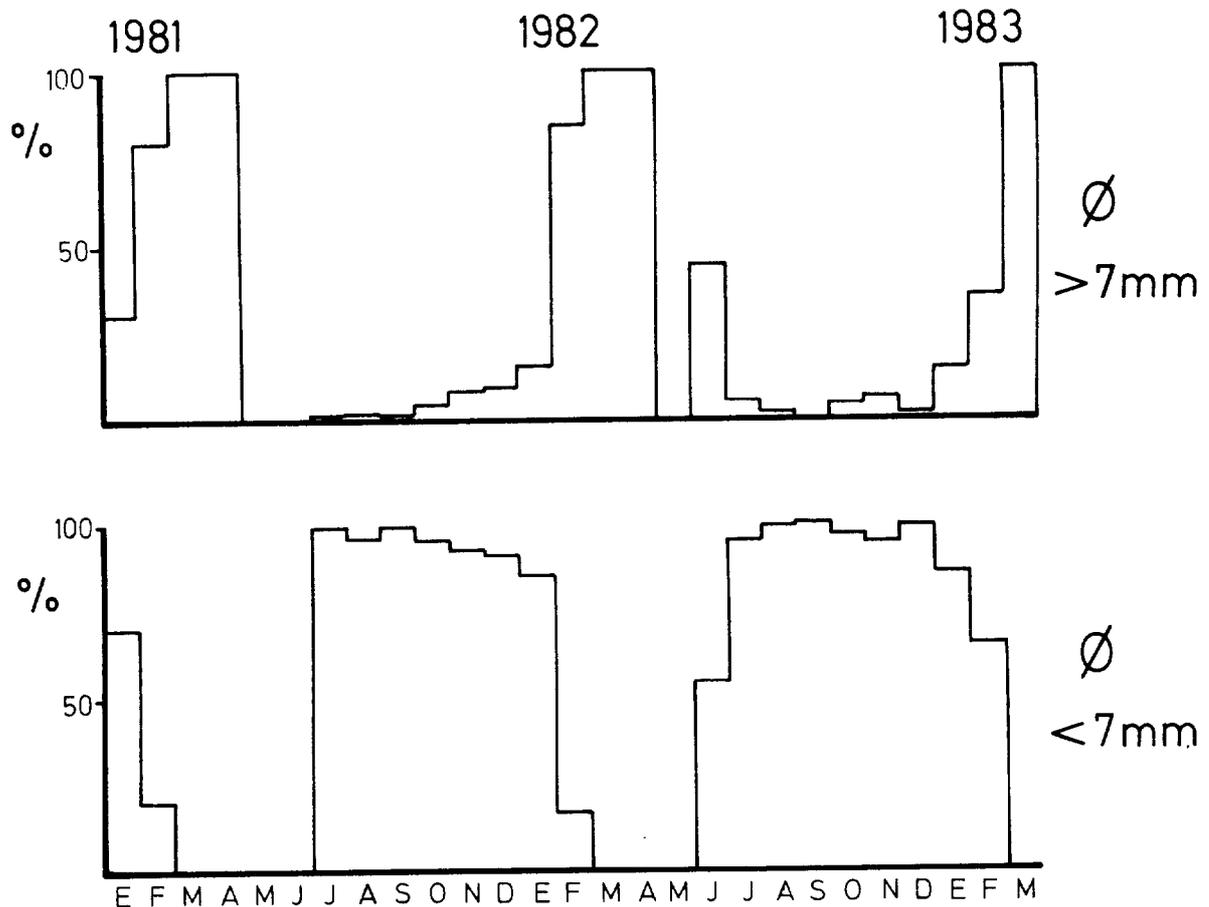


FIG. 4.—Porcentaje mensual de la abundancia total de frutos (fig. 1) de tamaño grande (diámetro mayor de 7 mm) y pequeño (menor de 7 mm). El intervalo 7-8 mm es la clase modal de anchura de boca para los frugívoros del área de estudio (Jordano, 1984).

[Monthly percent of total fruit availability (see fig. 1) represented by fruits larger and smaller than 7 mm, the modal size class for gape width of the frugivorous species in the study area.]

TABLA II

Variaciones interanuales en las densidades invernales (ind./10 Ha) de las principales especies frugívoras. Para cada especie se da el valor medio semanal en los meses de diciembre y enero (1980-81 y 1981-82) o en diciembre-febrero (1982-83) y los valores extremos registrados. Para *S. borin*, *S. communis* y *S. cantillans* los valores corresponden a los meses de agosto y septiembre. Las columnas intercaladas indican la tendencia de los cambios (—, disminución; +, aumento) entre las temporadas y su significación (*, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$; ns, no significativa, prueba de Wilcoxon para observaciones apareadas)

[Between-year variation in the winter density of the main frugivorous species. Figures are mean weekly densities for december-january (1980-81 and 1981-82) or december-february (1982-83) and extreme values (parenthesis). Values for *S. borin*, *S. communis* and *S. cantillans* refer to august-september. Columns indicate both the trend (—, decrease; +, increase) and the associated significance of the between-year variations in abundance (Wilcoxon signed ranks test)]

	1980-1981		1981-1982		1982-1983	
<i>E. rubecula</i>	76,3 (28,4-118,4)	— ns	42,2 (30,3-56,8)	— *	24,1 (15,2- 37,9)	—
<i>S. atricapilla</i>	7,7 (0,0- 31,6)	— ns	3,6 (1,0- 5,8)	+ **	115,2 (77,0-215,5)	—
<i>S. melanocephala</i>	29,8 (19,6- 38,2)	— ns	18,2 (14,9-22,4)	+ **	29,1 (23,6- 35,4)	—
<i>T. merula</i>	37,4 (11,9- 59,3)	— ns	10,1 (7,3-14,7)	+ ns	14,2 (5,5- 22,0)	—
<i>T. philomelos</i>	12,3 (1,7- 30,6)	— ns	2,0 (0,9- 3,5)	+ *	32,7 (6,9- 59,7)	—
<i>T. iliacus</i>	0,6 (0,0- 1,5)	— ns	0,0	+ *	7,8 (0,0- 20,8)	—
<i>T. viscivorus</i>	0,3 (0,0- 1,2)	+ ns	0,5 (0,0- 0,9)	+ ns	1,5 (0,0- 4,3)	—
<i>Sturnus</i> spp.	1,7 (0,3- 3,1)	— ns	1,5 (0,5- 2,9)	+ *	18,7 (0,9- 46,7)	—
<i>S. borin</i>	4,9 (0,9- 12,1)	+ **	14,6 (0,0-34,5)	—	—	—
<i>S. communis</i>	2,1 (0,0- 9,8)	— ns	2,1 (0,5- 3,9)	—	—	—
<i>S. cantillans</i>	5,0 (0,0- 10,9)	— *	3,0 (0,0- 7,3)	—	—	—

Variaciones interanuales

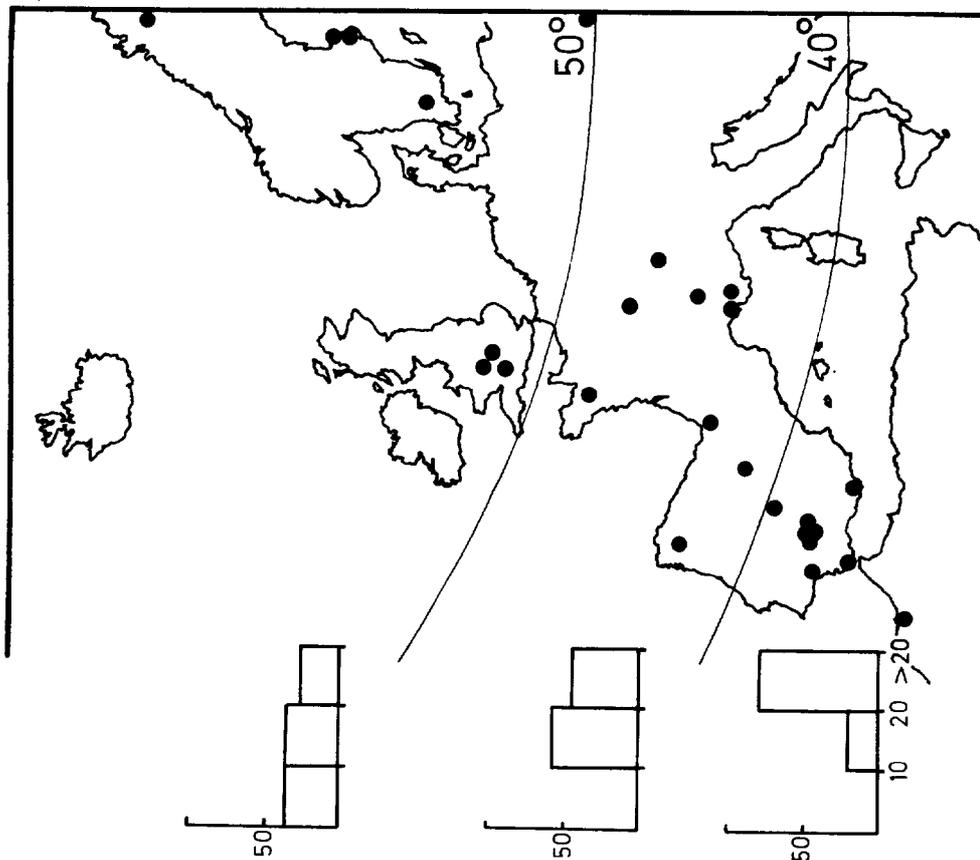
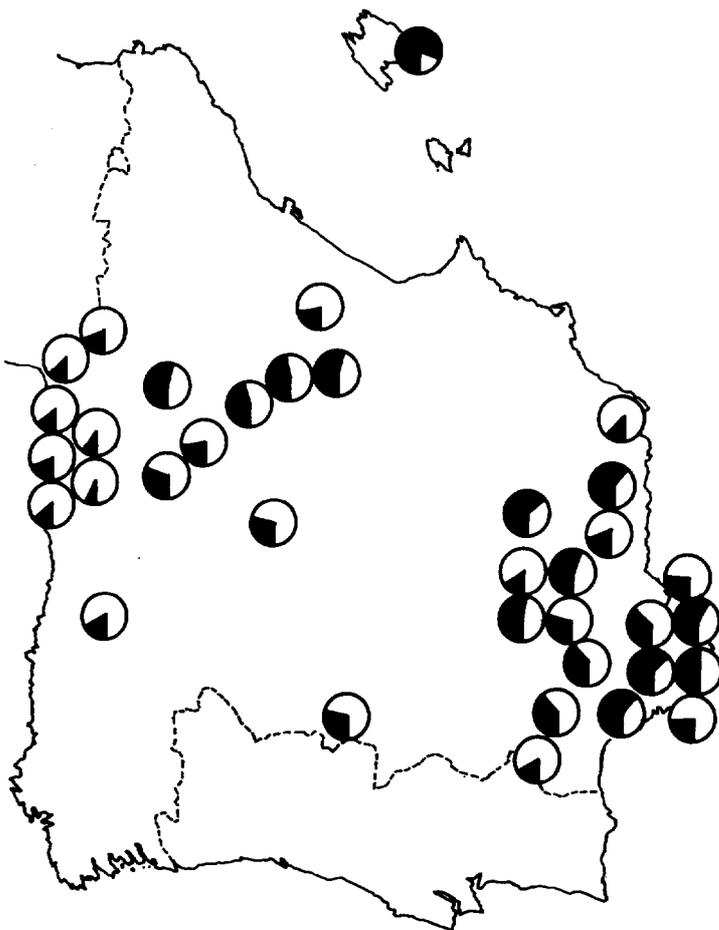
La gran variación en la densidad total de frugívoros entre los dos años de estudio (tabla I) no es apreciable por igual en todas las especies (tabla II). Globalmente son significativas las tendencias a disminuir la densidad de frugívoros invernantes en 1981-82 respecto a 1980-81 ($T_s=2$, $p=0,01$, prueba de Wilcoxon) y a aumentar en 1982-83 respecto a 1981-82 ($T_s=6$, $p=0,05$); estas tendencias son generalizadas en las especies consideradas (tabla II), pero varía su significación al considerar a cada una individualmente. Por otro lado, las variaciones entre 1981 y 1982 en la densidad de *Sylvia* spp. en paso otoñal no muestran una tendencia consistente (tabla II; véanse también los apéndices 1 y 2 para las especies restantes). Al menos no se observa entre las especies en paso otoñal la homogeneidad de las tendencias de variación interanual que presentan los invernantes.

El aumento de la abundancia local de invernantes en 1982-83 coincidió con la buena cosecha de frutos de maduración otoño-invernal de ese año (ver fig. 1). Las seis especies que maduran sus frutos entre octubre y marzo experimentaron en esa temporada un incremento medio de la cosecha del 84,4% respecto a 1981-82 y ninguna de ellas disminuyó respecto al año anterior. En contraste, tres de las nueve especies de maduración estival (entre junio y septiembre) disminuyeron su cosecha de frutos maduros en 1982-83 y el resto tuvieron aumentos mucho menos importantes que los registrados en el grupo anterior: en promedio, 14,2% entre los dos años; las diferencias entre los dos conjuntos de especies son significativas ($U=10$, $p<0,05$, prueba de Mann-Whitney). Estos resultados son consistentes con las tendencias de variación ya presentadas para las especies de pájaros en migración otoñal e invernantes (tabla II), aunque no necesariamente prueban una relación de causalidad entre ambas tendencias.

Para ninguna de las especies invernantes hay diferencias significativas entre la densidad invernal en 1980-81 y en 1981-82 (comparaciones apareadas de las densidades semanales en cada temporada). No obstante, para la mayoría de ellas pueden apreciarse mayores máximos de abundancia en 1980-81. La variación entre 1981-82 y 1982-83 es mucho más acusada (tabla II); siendo

FIG. 5.—Izquierda: variación latitudinal en la proporción de censos invernales (ordenadas) con diferentes proporciones de especies de paseriformes frugívoros (abscisas, 0-10, 10-20 y más del 20%). Los puntos indican las localidades muestreadas. Datos de: Snow, 1952; Sammalisto, 1978; Haila, 1981; Ulfstrand, 1976; Glowacinski, 1978; Hope Jones, 1975; Yapp, 1962; Purroy, 1977; Santos *et al.*, 1983; Guitián, 1984; Suárez y M. Cobo, 1984; Tellería, 1981; presente estudio; Richardson, 1965; Thouy, 1976; Zollinger y Genoud, 1979. Derecha: variación de la proporción de especies frugívoras (sector en negro) en la densidad total de paseriformes invernantes en diferentes localidades de la Península Ibérica. Ver tabla 3 para referencias utilizadas.

[*Latitudinal variation in the fraction of european winter censuses (ordinate) with different proportions of frugivorous passerine species (abscise; i.e., 0-10%, 10-20%, more than 20%). Dots indicate locations of study sites; see above the references used. Right: relative importance (percent of total density, filled sector) of frugivorous passerines in the winter communities studied within the Iberian penninsula. See table III for references included.*]



significativo el aumento en esta temporada para todas las especies excepto *T. merula* y *T. viscivorus*; incluso en estos dos casos se registra un máximo mayor en 1982-83 que en la temporada anterior. Sólo *E. rubecula* tiende a disminuir en 1982-83. Los mayores cambios se observan en *S. atricapilla*, *T. philomelos* y *Sturnus* spp., con densidades medias semanales en 1982-83 (tabla II), 32, 16 y 12 veces superiores, respectivamente, a las de 1981-82.

DISCUSIÓN

Importancia de las especies frugívoras en el matorral mediterráneo

El ciclo anual de los frugívoros del matorral está estrechamente relacionado con el ciclo de fructificación de las plantas. Su extremada estacionalidad está asociada al funcionamiento de la cuenca mediterránea como área de paso migratorio e invernada para un numeroso grupo de especies que nidifican en zonas templadas de Europa (BERNIS, 1962; MOREAU, 1961) y que durante el período no reproductor desarrollan dietas frugívoras coincidiendo con la alta disponibilidad de frutos en el matorral mediterráneo. Los frugívoros juegan, por tanto, un papel fundamental en la dinámica anual de la avifauna de este tipo de hábitat de tal forma que los patrones globales de estacionalidad que se observan son atribuibles a las variaciones en este grupo de especies (diversidad, densidad, dominancia, etc.).

En Europa continental hay un gradiente latitudinal muy marcado en la proporción de especies frugívoras (las especies dispersantes de semillas que consideramos en este trabajo) registrada en conteos de poblaciones invernales (fig. 5). En latitudes inferiores a 40° prácticamente las tres cuartas partes de los censos disponibles incluyen más del 20% de especies frugívoras, situación muy diferente a la observada en localidades más septentrionales (fig. 5). No obstante, esta alta representación de los frugívoros en áreas meridionales de Europa no es un fenómeno generalizado, como muestra la variación de su incidencia invernal en diferentes localidades de la Península Ibérica (fig. 5).

Las diferencias locales que se ponen de manifiesto en la tabla III indican que la abundancia de especies frugívoras (tanto en riqueza específica como en densidad relativa) está asociada al tipo de vegetación y en concreto a la presencia de plantas productoras de frutos carnosos. Los matorrales esclerófilos mediterráneos y formaciones afines (acebuchares, olivares, etc.) se caracterizan por una gran representación de especies con frutos carnosos, tanto cualitativa como en cobertura, y consecuentemente una elevada producción de frutos por unidad de superficie (véase HERRERA, 1984a; JORDANO, 1984). La información recogida en la tabla III, aunque no exhaustiva, muestra que estos tipos de vegetación registran densidades muy altas de paseriformes, a las que el grupo de

los frugívoros contribuye, generalmente, con más del 50 % de los individuos censados.

La disminución de la similitud cualitativa en las listas de especies entre cada tipo de vegetación y el área de estudio (tabla III) corre paralela al empobrecimiento en las poblaciones de frugívoros. De esta forma, una alta proporción de especies frugívoras no es exclusiva de los matorrales y se encuentra también en ciertos encinares y alcornocales; no obstante, el que este grupo alcance altas densidades invernales sí parece depender estrechamente de la presencia de una vegetación con alta producción de frutos. Puede apreciarse, por ejemplo, como constituyen una alta proporción de la avifauna invernal de los sabinares y enebrales (SANTOS *et al.*, 1983) y de ciertos encinares (SUÁREZ y MUÑOZ COBO, 1984).

El hecho de que ninguna de las especies aquí consideradas sea frugívora «obligatoria» añade probablemente una componente de versatilidad en la selección del área de invernada en base a la explotación de recursos alternativos a los frutos si éstos escasean. Otros tipos de vegetación ofrecen recursos invernales alternativos a los frutos (bellota, alta disponibilidad de insectos, etc.) que permiten el desarrollo de una invernada importante en estas especies (por ejemplo, encinares, ciertos cultivos, áreas urbanas, etc.; HERRERA, 1981; SANTOS, 1982; TELLERÍA, 1981); todo ello genera diferencias locales en la abundancia de frugívoros, pero sigue siendo observable un marcado gradiente de variación.

Variaciones interanuales y su relación con la disponibilidad de frutos

Varios autores que han censado comunidades invernales de pájaros en otros hábitats de la Península Ibérica atribuyen las diferencias locales de abundancia de especies frugívoras a las condiciones de la disponibilidad de frutos (SANTOS, 1982; SANTOS *et al.*, 1983; SUÁREZ y MUÑOZ COBO, 1984; TELLERÍA, 1981). Por otro lado, los estudios sobre movimientos irruptivos de los frugívoros invernantes en el centro y norte de Europa (*Bombycilla garrulus*, *T. pilaris*) muestran claramente que las variaciones locales de la abundancia de frutos, junto con la cantidad de cosecha en cada temporada, tienen un alto valor predictivo de la abundancia local de pájaros (KOLUNEN y VIKBERG, 1978; TYRVAINEN, 1970, 1975; véase la revisión de BERNIS, 1971). Los frugívoros parecen, por tanto, bien adaptados a detectar estas variaciones de la oferta de frutos, tanto en áreas contiguas como las que se manifiestan de una temporada a otra debidas a cambios supra-anales de la cosecha de las plantas. Son muy escasos, no obstante, los estudios que tratan esta componente temporal (interanual) de la abundancia de frutos y frugívoros (HERRERA, 1984a; JORDANO, 1984, presente estudio).

Estas fluctuaciones supra-anales son la regla y no la excepción también

TABLA III

Principales características de los diversos tipos de vegetación en que han sido censadas las poblaciones invernales (meses de diciembre y/o enero) de Passeriformes. D, núm. individuos/10 Ha; DF, densidad (/10 Ha) de las especies frugívoras y % respecto a D; SIM, valor del índice de similitud de Czekanowski (variable entre 0 y 100) entre cada comunidad y la estudiada en este trabajo
 [Summary of winter bird populations in different vegetation types of the Iberian peninsula (data for december and/or january). Columns are: reference, vegetation type, total passerine density (D, individuals/10 Ha); density of frugivorous species (and % of D); SIM, value of the Czekanowski similarity index between each community and the one studied here («Presente estudio»). 1: % calculated on the total number of records in census. 2: calculations of % DF on I.K.A. or number of records/hour. Vegetation types from top to bottom are: sclerophyllous shrublands, oak forests, juniper forests, deciduous and mixed-conifer forests and xerophytic scrub]

Autor	Tipo de vegetación	D	DF	(%)	SIM
<i>Matorrales esclerófilos y afines</i>					
Presente estudio	Matorral esclerófilo (Sevilla)	239,9	154,4	(64,4)	—
Herrera (1984a)	Matorral esclerófilo (Sevilla)	—	—	—	75,6
Suárez y Muñoz Cobo (1984)	Acebuchar (Córdoba)	47,1	24,3	(51,6)	74,1
Tellería (1981)	Matorral esclerófilo (Cádiz)	—	—	(40,8) ¹	72,1
Luis y Purroy (1981)	Matorral esclerófilo (Isla Cabrera)	—	—	(82,3) ¹	66,7
Muñoz Cobo y Purroy (1979)	Matorral esclerófilo (Isla Cabrera)	148,7	83,2	(56,0)	63,5
Suárez y Muñoz Cobo (1984)	Olivar (V. del Ebro, Castilla, Jaén)	34,4	18,8	(54,7)	61,9
Herrera (1984a)	Olivar (Córdoba)	—	—	—	60,0
Costa (1982)	Matorral esclerófilo montano (Jaén)	38,6	4,9	(12,7)	60,0
Tellería (1981)	Pinar con lentisco y sabina (Huelva)	—	—	(64,2) ¹	58,5
Herrera y Sorriquer (1977)	Acebuchar (Cádiz)	—	—	(33,3) ¹	55,6
Fernández Pasquier (1982)	Matorral esclerófilo (Sevilla)	—	—	(61,5) ²	51,3
Fernández Pasquier (1982)	Acebuchar (Cádiz)	—	—	—	—
<i>Encinares y alcornocales</i>					
Suárez y Muñoz Cobo (1984)	Encinar mixto (Córdoba)	50,3	6,5	(12,9)	70,4
Tellería (1981)	Alcornocal (Cádiz)	—	—	(25,9) ¹	64,4
Suárez y Muñoz Cobo (1984)	Encinar adhesado (Córdoba)	60,7	16,3	(26,9)	64,4
Iribarren (1968)	Encinar (Navarra)	—	—	—	56,1
Herrera y Sorriquer (1977)	Alcornocal (Sevilla)	—	—	(34,6) ¹	52,6
Tellería (1983b)	Encinar costero atlántico (País Vasco)	—	—	(14,1) ²	49,1
Amat (com. pers.)	Alcornocal adhesado (Cáceres)	—	—	(27,7) ¹	48,9
Fernández Pasquier (1982)	Alcornocal con lentisco (Cádiz)	—	—	(49,2) ²	48,6
Fernández Pasquier (1982)	Alcornocal-quejigar «cerrado» (Cádiz)	—	—	(22,0) ²	43,2
Garnica (1978)	Encinar (Leon)	—	—	(13,8)	42,9
Herrera (1980)	Encinar (Huelva)	35,3	2,4	(6,8)	41,0

Autor	Tipo de vegetación	D	D _F	(%)	SIM
<i>Sabinas y afines</i>					
Santos <i>et al.</i> (1983)	Sabinar (Burgos, Soria, Guadalajara, Teruel)	17,0	6,7	(39,4)	55,7
Zamora (com. pers.)	Enebral-piornal (Granada)	24,8	13,8	(55,6)	6,5
<i>Pinares</i>					
González (1975)	Pinar mixto (Teruel)	14,8	3,5	(23,6)	45,6
Tellería (1983b)	Pinar (País Vasco)	64,3	—	(9,9)	33,3
Moreno (1981)	Pinar (Segovia)	—	—	(27,6) ¹	25,0
Tellería (1983ab)	Pinar de repoblación (País Vasco)	32,9	0,8	(2,4)	22,2
<i>Bosques caducifolios y afines</i>					
Tellería (1983a)	Bosque mixto atlántico (País Vasco)	—	—	(10,7) ²	50,8
Zamora y Camacho (1984)	Robledal (Granada)	45,9	9,5	(20,7)	40,0
Purroy (1975)	Bosque mixto (Navarra)	59,1	10,0	(16,9)	34,8
Purroy (1977)	Robledal albar (Navarra)	58,8	4,7	(7,9)	32,7
Tellería (1983ab)	Hayedo (País Vasco)	25,9	1,2	(4,6)	26,7
<i>Otros</i>					
Richardson (1965)	Matorral xerofítico (Almería)	—	—	(12,0) ¹	44,9

¹ Importancia relativa de frugívoros calculada sobre el número total de contactos en los censos.

² Idem a (1), pero el cálculo realizado sobre el I.K.A. o el número de contactos/hora.

en el matorral mediterráneo (LIVERSIDGE, 1972; HERRERA, 1984a; JORDANO, 1984) y hábitats tropicales (FOSTER, 1983, entre otros). Las variaciones anuales en la importancia local de la invernada de los frugívoros pueden ser atribuibles, por tanto, a la abundancia de frutos, aunque factores ajenos a este sistema (por ejemplo, éxito reproductivo en cada temporada, condiciones climatológicas invernales en áreas más septentrionales, etc.) determinan claramente los efectivos que llegan en migración. Podría considerarse, por tanto, que la disponibilidad local de frutos es condición necesaria, aunque no suficiente, para el desarrollo de una buena invernada de frugívoros en el área. Por otro lado, raramente coincide en un mismo año una buena temporada en todas las especies de plantas de una localidad (HERRERA, 1984a; JORDANO, 1984) y el fracaso de la cosecha de una determinada especie puede afectar selectivamente a determinadas especies frugívoras.

Para una gran parte de las especies de plantas del área de estudio, sobre todo las de fructificación otoño-invernal, la variación de la disponibilidad de frutos llega casi al 100 % entre los dos años. Ello supone que en ciertos inviernos simplemente hay una ausencia total de sus frutos para los frugívoros, pudiendo originar la imposibilidad para ciertas especies de pájaros de permanecer en el área.

En la llanura se observan temporadas de vecería sólo en ciertas especies como *O. europaea*, *S. aspera*, *P. angustifolia*, *C. monogyna*, etc., que parecen mostrar ciclos supra-anales de buena cosecha. Por ejemplo, varias especies de *Turdus* y los *Sturnus* estuvieron prácticamente ausentes en la invernada de 1981-82, año en que la abundancia de frutos de *O. europaea* y *C. monogyna* fue muy baja. Los fracasos de las cosechas de estos frutos grandes suponen, como puede apreciarse en la fig. 4, que se presente una situación de escasez de alimento en pleno invierno, cuyos efectos se manifestarán selectivamente en el grupo de frugívoros grandes. El hecho de que varias localidades cercanas, con acebuchar y olivar, presentasen una buena invernada de frugívoros en 1981-82 coincidente con una buena cosecha de fruto (M. RODRÍGUEZ, *com. pers.*; JORDANO, *obs. pers.*) apoya la hipótesis de que la escasez de frutos en el área de estudio en esa temporada fue la responsable de la pequeña invernada de frugívoros respecto a 1980-81 y 1982-83.

La disponibilidad de frutos en 1981-82 habría sido insuficiente, al menos desde un punto de vista teórico, para sustentar la demanda de consumo de frutos por la población de frugívoros que invernó en 1982-83. JORDANO (1984) estimó la demanda energética invernal (promedio de los meses de noviembre, diciembre y enero) de los frugívoros en 1982-83 como de $15,2 \times 10^3$ Kcal. $\text{Ha}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$, cifra muy inferior a las $858,3 \times 10^3$ Kcal. $\text{Ha}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ estimadas como disponibles en pulpa de frutos. La demanda indicada es muy similar a la oferta (calórica) de frutos que registramos en el mismo período en 1981-82 ($19,1 \times 10^3$ Kcal. $\text{Ha}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$) y sugiere una limitación de la invernada en 1981-82 motivada por escasez de frutos. Por ejemplo, la demanda estimada para la población invernante en enero de 1983 fue de $21,0 \times 10^3$ Kcal. Ha^{-1} y para el mismo mes en

1982 la disponibilidad sólo alcanzó $5,3 \times 10^3$ Kcal.Ha⁻¹ (JORDANO, 1984). No obstante, el frugivorismo intensivo en años de abundancia de frutos puede estar limitado por la escasez relativa de determinadas especies «minoritarias», que proveen los micronutrientes (minerales, vitaminas), en la dieta de los frugívoros «especializados» (por ejemplo, *S. atricapilla*) o bien por el aumento paralelo del efecto de los predadores de frutos (artrópodos, hongos, ciertos fringílidos, etc.) (véase JORDANO, 1984). Todo ello genera una trama muy compleja de relaciones que rebasa cualquier consideración simplista, únicamente en términos de transferencia de energía.

Una característica de los matorrales (especialmente de los de llanura del bajo valle del Guadalquivir similares a los considerados aquí) es que la especie dominante, *P. lentiscus*, muestra escasas variaciones interanuales de producción y ésta representa siempre (en matorrales bien conservados) más del 80 % de la producción total, esto es, no menos de 3×10^6 frutos/Ha (véase HERRERA, 1984a, y JORDANO, 1984). *P. lentiscus* centraliza la dependencia de todo el conjunto de especies frugívoras con la producción anual de una gran cantidad de frutos de alto contenido de nutrientes (los frutos maduros —de color negro— tienen un 58,8 % de lípidos, 5,5 % de proteínas y 2,5 % de minerales respecto a peso seco de pulpa) (HERRERA, 1982), de tal forma que «garantiza» un umbral bastante alto de disponibilidad de recursos invernales al cual se suman las producciones de otras especies con mayor variabilidad en su cosecha. En años desfavorables, como ocurrió en el área de estudio en 1981, puede añadirse a la ausencia de las especies veceras el hecho de una baja tasa de maduración de los frutos de *P. lentiscus*, quedando sólo en abundancia los frutos «verdes» (de color rojo) que son de menor calidad. Con todo, la pulpa de éstos es muy nutritiva (15,9 % de lípidos, 7,9 % de proteínas y 3,3 % de minerales); su producción es muy elevada todos los años y asegura la disponibilidad durante la invernada de un alimento, alternativo a los insectos, con un mayor contenido energético. En este sentido, la invernada de los frugívoros en 1981 fue relativamente alta si se la compara con los datos disponibles de otras localidades del S de España (cf. tablas I y III), aun a pesar de haber sido extraordinariamente seco y haber registrado unos importantes fracasos de la floración, cuajado y desarrollo de los frutos entre la mayoría de las especies de plantas (JORDANO, 1984). La producción de frutos en 1982 fue probablemente cercana al máximo posible en el matorral estudiado, a juzgar por los mínimos porcentajes de pérdidas que se registraron en las plantas marcadas durante las fases reproductivas ya mencionadas. Por ello podrían considerarse los valores de abundancia de frugívoros observados en las tres temporadas abarcadas (tabla II) como ilustrativos del rango de variación de los tamaños de población de estas especies en el matorral.

Probablemente, estas características ya mencionadas de predecibilidad supra-anual de la disponibilidad de un recurso invernal altamente nutritivo, junto al mantenimiento de una abundancia de artrópodos relativamente alta debido a las suaves temperaturas invernales, constituyan los factores más influyentes en la evolución de la invernada mediterránea.

Consideraciones finales

Con la información disponible hasta el momento puede afirmarse que ciertos aspectos del ciclo anual de los pájaros frugívoros considerados aquí se han originado por un proceso de coevolución con el conjunto de plantas mediterráneas con frutos carnosos. No obstante, este proceso ha actuado a diferentes niveles y los efectos selectivos no han sido recíprocos. El sistema de dependencia mutua entre los frugívoros y las plantas se habría generado por un proceso de coevolución difusa, con efectos de cada parte en los patrones de variación observables en la otra (JANZEN, 1980) y no como una suma de las interacciones aisladas entre pares de especies de plantas y pájaros. Tal vez la principal razón sea la historia evolutiva aislada de ambos conjuntos de organismos, que debieron «entrar en contacto» en el sur de Europa sólo en épocas recientes, hace unos 5 millones de años (SNOW, 1978; SUC, 1984; HERRERA, 1984a, revisión en JORDANO, 1984); con todo, los pájaros debieron jugar un papel importante en el establecimiento y dispersión a escala continental de este tipo de vegetación esclerófila mediterránea y ésta a su vez habría influido en la evolución de la invernada circum-mediterránea de los frugívoros.

En la actualidad hay evidencia suficiente de que aspectos como la distribución geográfica de las plantas y de las áreas de invernada de los frugívoros (JORDANO, 1984), la composición específica de conjuntos locales de plantas y pájaros (HERRERA, 1984c), la fenología de la fructificación y la variación estacional de las características de los frutos (HERRERA, 1982; JORDANO, 1984), los ritmos endógenos de preferencia por frutos (BERTHOLD, 1976) y las características del sistema digestivo de los frugívoros (HERRERA, 1984b; JORDANO, 1984) deben haber evolucionado a partir del establecimiento reciente, en escala geológica, de estas relaciones de dependencia.

La destrucción, recurrente e irreversible, de los matorrales climáticos mediterráneos (QUEZEL, 1981; TOMASELLI, 1976) no sólo causa la pérdida de especies aisladas de plantas y pájaros; también extingue un gran número de sus interacciones y acelera, por tanto, el proceso de extinción global, ya que ambas partes están involucradas conjuntamente en un complicado sistema mutualista.

AGRADECIMIENTOS

Mi gratitud a don Ricardo Pericás y a su familia, por las facilidades prestadas para poder desarrollar este trabajo en Hato Ratón. Juan A. Amat, José Guitián, Carlos Herrera, Ramón Soriguer, Francisco Suárez y Regino Zamora me cedieron amablemente manuscritos inéditos o información sobre comunidades de invernantes. Carlos Herrera y Juan A. Amat aportaron valiosas discusiones durante el desarrollo del trabajo y Myriam Márquez me ayudó especialmente en la labor de campo. Durante su realización el autor contó con una beca predoctoral del Instituto Nacional de Asistencia y Promoción del Estudiante.

RESUMEN

Se estudia el ciclo anual de los Passeriformes frugívoros en un matorral esclerófilo del SW de España, abarcando un período de 26 meses, que cubre tres temporadas de invernada. Las variaciones de la abundancia y del número de especies son muy marcadas y aparecen estrechamente relacionadas con el ciclo anual de disponibilidad de frutos maduros. Este se desarrolla entre julio y abril-mayo y durante él la abundancia de frutos varía entre 0 y más de 10^5 /Ha mes. La abundancia de frugívoros aumenta desde 14,5 ind./10 Ha en julio a 94,2 en diciembre (1981) y desde 19,2 (julio, 1982) a 283,5 ind./10 Ha en enero de 1983.

El ciclo anual de los frugívoros determina, por la importancia de sus variaciones cualitativas y cuantitativas, el ciclo anual de toda la avifauna. Durante más de la mitad del año los frugívoros representan más del 50% de los individuos censados. Hay un patrón anual muy constante en los cambios mensuales de la abundancia e identidad de las especies, asociado al funcionamiento del matorral como área de paso de migrantes trans-saharianos y de invernada para otros frugívoros. Los máximos de reemplazamiento específico, diversidad y abundancia están relacionados con el desarrollo de estos movimientos migratorios.

La abundancia de invernantes no varía significativamente entre 1980-81 y 1981-82, pero se registra un incremento significativo, generalizado para todas las especies, en el invierno de 1982-83. Se consideran estas variaciones interanuales en relación con los cambios de la disponibilidad de frutos y, en consecuencia, de la «calidad» del área como zona de invernada para los frugívoros.

Se tratan finalmente los patrones de variación de la invernada de estas especies en Europa y la Península Ibérica. Se discute el ciclo anual de los frugívoros en relación con la producción de frutos en el matorral, su predecibilidad interanual y otras características que se derivan de su interacción mutualista con las plantas de frutos carnosos.

PALABRAS CLAVE: ciclo anual; matorral esclerófilo; *Passeriformes*; frugívoros; sur de España.

SUMMARY

The annual cycle of frugivorous passerines in Southern Spanish Mediterranean shrubland: the wintering season and between-year variations

The annual cycle of frugivorous passerine species was studied in a Mediterranean sclerophyllous shrubland of SW Spain; data obtained for two consecutive years and three wintering periods are reported. The vegetation at the study site is composed of tall shrubs and small trees forming a closed canopy of 2.5-5 m high; it is dominated by plant species with fleshy fruits (56.8% of woody species and 72% horizontal cover).

Variation in abundance and number of species of frugivorous passerines (mostly *Sylvia* spp., *E. rubecula*, *Turdus* spp. and *Sturnus* spp.) is extremely seasonal and closely associated to the annual cycle of ripe-fruit production by plants. The latter takes place between July and April-May, monthly fruit availability typically ranging from 0 to more than 10^5 /Ha.mo. Frugivore abundance increases from 14.5 ind./10 Ha (July) to 94.2 (December) in 1981; during 1982 this seasonal change was from 19.2 (July) to 283.5 ind./10 Ha in January 1983. Frugivores as a group strongly influence the annual cycle of the whole community; at least during six months this group represents more than 50% of the individuals recorded.

Monthly variations of both species and abundance follow a recurrent pattern, closely related to the role of the shrublands as a passage area for transaharan migrants and a winter ground for other frugivores. The annual peaks of species turnover, diversity and abundance are related to these migratory phases.

Winter densities are not significantly different between 1980-81 and 1981-82 but they show a marked increase from 1981-82 to 1982-83, this trend being widespread among the main species.

Between-year variations in the abundance of frugivores are in relation to changes in the fruit supply.

The distribution of wintering frugivores over continental Europe and their abundance patterns within the Iberian peninsula are considered with respect to the incidence of fleshy-fruited plant species in different vegetation types. The evolution of the annual cycle, with special reference to the circum-Mediterranean wintering, is discussed in connection with the between-year predictability of the fruit supply and other features derived from the mutualistic interaction between plants and the avian frugivores which act as seed dispersers.

KEY WORDS: annual cycle; frugivory; *Passeriformes*; sclerophyllous shrubland; South Spain.

BIBLIOGRAFIA

- BERNIS, F. (1962). Sobre migración de nuestros passeriformes transaharianos. *Ardeola*, 8: 41-119.
- (1971). *Aves migradoras ibéricas*. Fasc. 7-8. Publ. Espec. Soc. Esp. Ornitología, Madrid, págs. 173-492.
- BERTHOLD, P. (1976). The control and significance of animal and vegetable nutrition in omnivorous songbirds. *Ardea*, 64: 140-154.
- BLONDEL, J. (1966). Le cycle annuel des passereaux en Camargue. *Terre Vie*, 113: 271-294.
- (1969). Méthodes de dénombrement des populations d'oiseaux. *Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements d'animaux des milieux terrestres*. (Ed. por F. Lamotte & P. Bourlière). Masson et Cie., Paris.
- CLIFFORD, H. T. & STEPHENSON, W. (1975). *An introduction to numerical classification*. Academic Press, New York.
- CORDONNIER, P. (1971). Variations saisonnières de la composition de l'avifaune du marais de Lavours (Ain). *Alauda*, 39: 169-203.
- COSTA, L. (1982). *Evolución estacional de la comunidad de aves en pinares del Parque Nacional de Doñana*. Tesina Lic., Univ. Sevilla. 77 págs.
- EMLÉN, J. T. (1971). Population densities of birds derived from transect counts. *Auk*, 88: 323-342.
- EYBERT, M. C. (1973). Le cycle annuel des oiseaux dans trois stades évolutifs d'une pinède de Bretagne. *Terre Vie*, 27: 507-522.
- FERNÁNDEZ PASQUIER, V. (1982). *Relaciones entre la estructura de la vegetación y las comunidades de pájaros en las sierras de Algeciras*. Tesina Lic., Univ. Sevilla.
- FOSTER, R. B. (1983). Famine on Barro Colorado island. *The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes*. (Ed. por E. G. Leigh Jr., A. S. Rand & D. M. Windsor), págs. 201-212. Oxford Univ. Press, Oxford.
- FRETWELL, S. D. (1972). *Populations in a seasonal environment*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- FROCHOT, B. (1971). L'évolution saisonnière de l'avifaune dans une futaie de chenes en Bourgogne. *Terre Vie*, 25: 145-182.
- GARNICA, R. (1978). Comunidades de aves en los encinares leoneses. *Naturalia Hispanica*, núm. 13.
- GLOWACINSKI, Z. (1978). (Birds of the Lipówka nature reserve in the Niepołomice forest). *Z. Och. Prz. Polskie Akad. Nauk.*, 17: 169-189.
- GONZÁLEZ, J. M. (1975). Descripción de la fauna de vertebrados de la zona de Mora de Rubielos (Teruel). *Bol. Est. Cent. Ecol.*, 4: 63-78.
- GREENBERG, R. (1980). Demographic aspects of long-distance migration. *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution and conservation* (ed. por A. Keast & E. S. Morton), págs. 493-504. Smithsonian Inst. Press, Washington.
- GUIZIÁN, J. (1984). *Ecología de una comunidad de Paseriformes en un bosque montano de la cordillera Cantábrica occidental*. Tesis Doct., Univ. Santiago.
- HAILA, Y. (1981). Winter bird communities in the Aland archipelago: an island biogeographic point of view. *Holarctic Ecol.*, 4: 174-183.

- HERRERA, C. M. (1978). On the breeding distribution patterns of European migrant birds: MacArthur's theme reexamined. *Auk*, 95: 496-509.
- (1980). Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de Passeriformes. *Doñana Acta Vert.*, 7: 1-340.
- (1981). Fruit food of Robins wintering in southern Spanish Mediterranean shrubland. *Bird Study*, 28: 115-122.
- (1982). Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology*, 63: 773-785.
- (1984a). A study of avian frugivores, bird-dispersed plants and their interaction in Mediterranean shrubland. *Ecol. Monogr.*, 54: 1-23.
- (1984b). Adaptation to frugivory in Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology*, 65: 609-617.
- (1984c). Consumer-habitat interactions in frugivorous birds. *Habitat selection in birds*. Ed. por M. L. Cody. Academic Press, New York. En prensa.
- & SORIGUER, R. C. (1977). Composición de las comunidades de Passeriformes en dos biotopos de Sierra Morena Occidental. *Doñana Acta Vert.*, 4: 127-138.
- HOPE JONES, P. (1975). Winter bird populations in a Merioneth oakwood. *Bird Study*, 22: 25-34.
- IRIBARREN, J. J. (1968). La avifauna de una sierra navarra en enero. *Ardeola*, 12: 179-182.
- JANZEN, D. H. (1980). When is it coevolution? *Evolution*, 34: 611-612.
- JARVINEN, O. M., & VAISANEN, R. A. (1977). Constants and formulae for analyzing line transect data. Mimeografiado, Helsinki.
- JORDANO, P. (1981). Alimentación y relaciones tróficas entre los Passeriformes en paso otoñal por una localidad de Andalucía central. *Doñana Acta Vert.*, 8: 103-124.
- (1984). *Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral Mediterráneo del área de Doñana*. Tesis Doct., Univ. Sevilla.
- & HERRERA, C. M. (1981). The frugivorous diet of Blackcap populations *Sylvia atricapilla* wintering in southern Spain. *Ibis*, 123: 502-507.
- KARR, J. R. (1976). Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *Amer. Natur.*, 110: 973-994.
- KEAST, A., & MORTON, E. S. (1980). *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Inst. Press, Washington.
- KOLUNEN, H., & VIKBERG, P. (1978). (Irruptions of the Waxwing, *Bombycilla garrulus*, in S. Finland). *Ornis Fenn.*, 55: 126-131.
- LIVERSIDGE, R. (1972). A preliminary study of fruit production in certain plants. *Ann. Cape Prov. Mus. (Nat. Hist.)*, 9: 51-63.
- LUIS, E., & PURROY, F. J. (1981). Evolución estacional de las comunidades de aves en la isla de Cabrera (Baleares). *Studia Oecol.*, 1: 181-223.
- MACARTHUR, J. R. (1959). On the breeding distribution pattern of North American migrant birds. *Auk*, 76: 318-325.
- MOREAU, R. E. (1961). Problems of Mediterranean-Saharan migration. *Ibis*, 103: 373-427, 580-623.
- (1972). *The Palaearctic-African bird migration systems*. Academic Press, London.
- MORENO, J. (1981). Feeding niches of woodland birds in a montane coniferous forest in Central Spain during winter. *Ornis Scand.*, 12: 148-159.
- MUÑOZ-COBO, J., & PURROY, F. J. (1979). Wintering bird communities in the olive-tree plantations of Spain. *Proc. VI Int. Cong. Bird Census Work*, págs. 185-199.
- PURROY, F. J. (1975). Evolución anual de la avifauna de un bosque mixto de coníferas y frondosas en Navarra. *Ardeola*, 22: 87-95.
- (1977). Avifauna nidificante e invernante del robledal atlántico de *Quercus sessiliflora*. *Ardeola*, 22: 87-95.
- QUEZEL, P. (1981). Floristic composition and phytosociological structure of sclerophyllous matorral around the Mediterranean. *Mediterranean-type shrublands*. Ed. por F. di Castri, D. W. Goodall & R. L. Specht., págs. 107-121. Elsevier Sci. Publ. Co., Amsterdam.
- RICHARDSON, F. (1965). Variación anual de las poblaciones de aves en la Rambla de Tartala, Almería (España). *Ardeola*, 10: 17-29.

- RIVAS MARTÍNEZ, S.; COSTA, M.; CASTROVIEJO, S., & VALDÉS, E. (1980). Vegetación de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa*, 2: 5-189.
- SAMMALISTO, L. (1978). (Finnish winter birds in 1977-1978). *Ornis Fenn.*, 55: 164-170.
- SANTOS, T. (1982). *Migración e invernada de zorzales y mirlos (género Turdus) en la Península Ibérica*. Tesis Doct., Univ. Complutense Madrid.
- SUÁREZ, F., & TELLERÍA, J. L. (1983). The bird communities of Iberian juniper woodlands (*Juniperus thurifera* L.). *VII Int. Conf. Bird Census Work, León*, págs. 79-88.
- SHIELDS, W. M. (1979). Avian census techniques: an analytical review. *The role of insectivorous birds in forest ecosystems*. Ed. por J. G. Dickson, R. N. Conner, R. R. Fleet, J. A. Jackson & J. C. Kroll, págs. 23-51. Academic Press, New York.
- SNOW, D. W. (1952). The winter avifauna of arctic Lapland. *Ibis*, 94: 133-143.
- (1978). Relationships between European and African avifaunas. *Bird Study*, 25: 134-148.
- SUÁREZ, F., & MUÑOZ-COBO, J. (1984). Comunidades de aves invernantes en cuatro medios diferentes de la provincia de Córdoba. *Doñana Acta Vert.*, 11: 45-64.
- SUC, J. P. (1984). Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature*, 307: 429-432.
- TELLERÍA, J. L. (1981). *La migración de las aves en el Estrecho de Gibraltar. II. Aves no-planeadoras*. Ed. Univ. Complutense, Madrid.
- (1983a). La distribución invernal de las aves en el País Vasco atlántico. *Munibe*, 35: 93-100.
- (1983b). La invernada de aves en los bosques montanos del País Vasco atlántico. *Munibe*, 35: 101-108.
- THOUY, P. (1976). Variations saisonnières de l'avifaune d'une localité du Maroc atlantique. *Alauda*, 44: 135-151.
- TOMASELLI, R. (1976). La dégradation du maquis méditerranéen. *Forêts et maquis méditerranéens: écologie, conservation et management*, págs. 35-76. Les Presses de l'Unesco, París.
- TYRVAINEN, H. (1970). The mass occurrence of Fieldfare (*Turdus pilaris* L.) in the winter of 1964-65 in Finland. *Ann. Zool. Fennici*, 7: 349-357.
- (1975). Winter irruption of the Fieldfare *Turdus pilaris* and the supply of rowanberries. *Ornis Fenn.*, 52: 23-31.
- ULFSTRAND, S. (1976). Feeding niches of some passerine birds in a south Swedish coniferous plantation in winter and summer. *Ornis Scand.*, 7: 21-27.
- WIENS, J. A., & JOHNSTON, R. F. (1977). Adaptive correlates of granivory in birds. *Granivorous birds in ecosystems*. Ed. por J. Pinowski & S. C. Kendeigh, págs. 301-340. IBP ser. núm. 12. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- WILLIS, E. O. (1980). Ecological roles of migratory and resident birds on Barro Colorado Island, Panamá. *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution and conservation*. Ed. por A. Keast & E. S. Morton, págs. 205-226. Smithsonian Inst. Press, Washington.
- YAPP, W. B. (1962). *Birds and woods*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- ZAMORA, R., & CAMACHO, I. (1984). Evolución estacional de la comunidad de aves de un robledal de Sierra Nevada. *Doñana Acta Vert.*, 11: 25-44.
- ZOLLINGER, J. C., & GENOUD, M. (1979). Etude comparée de l'avifaune des ripisilves et de populecultures aux Grangettes (Vaud). *Nos Oiseaux*, 35: 45-64.

[Recibido: 3.12.84]

APÉNDICE 1

Densidades (en núm. de individuos/10 Ha) de las especies de Passeriformes frugívoros (dispersantes de semillas) registradas en la parcela de estudio durante el año 1981. Las especies con consumo intensivo de frutos están marcadas con asterisco (ver texto)

Especie	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>C. cyanus</i> ¹	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2
<i>E. rubecula</i>	37,9	18,3	10,3	1,6	—	—	—	—	3,8	27,9	42,9	51,1
<i>F. hypoleuca</i>	—	—	—	—	0,6	—	—	2,9	17,6	8,0	—	—
<i>L. megarhynchos</i>	—	—	0,6	3,1	1,7	2,8	0,6	3,2	2,5	—	—	—
<i>M. striata</i>	—	—	—	—	0,3	—	—	—	3,3	1,9	—	—
<i>P. ochruros</i>	0,3	—	0,2	—	—	—	—	—	—	—	0,2	—
<i>P. phoenicurus</i>	—	—	—	0,8	—	—	—	0,8	2,4	4,8	—	—
<i>Sturnus spp.</i> *	3,1	0,3	—	—	—	—	—	—	—	1,9	0,1	0,5
<i>S. atricapilla</i> *	0,4	0,3	2,5	3,7	2,5	—	—	—	2,3	28,7	11,1	4,8
<i>S. borin</i> *	—	—	—	1,5	5,7	—	—	1,9	7,0	8,6	—	—
<i>S. cantillans</i> *	—	—	—	0,6	0,4	—	0,2	2,7	7,3	0,9	—	—
<i>S. communis</i> *	—	—	—	—	1,3	—	—	0,2	3,4	2,9	—	—
<i>S. melanoceph.</i> *	24,6	11,8	20,1	20,1	17,6	16,4	9,6	9,3	10,8	10,2	19,0	21,4
<i>S. undata</i>	2,7	2,6	1,6	2,8	3,7	1,2	0,8	1,4	0,5	0,7	3,6	3,8
<i>T. iliacus</i> *	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. merula</i> *	21,7	8,0	10,2	17,6	8,6	11,6	4,7	11,9	11,9	11,9	11,1	12,9
<i>T. philomelos</i> *	3,5	1,4	5,4	2,6	—	—	—	—	—	—	0,4	2,6
<i>T. viscivorus</i> *	0,2	0,3	—	—	0,8	0,3	—	—	—	—	0,2	0,9

¹ Densidad estimada sobre conteos de bandos durante el periodo de cría.

APÉNDICE 2

Densidades (en núm. de individuos/10 Ha) de las especies de Passeriformes frugívoros (dispersantes de semillas) en la parcela de estudio desde enero de 1982 a febrero de 1983. No se realizaron censos en mayo. Ver texto y apéndice 1 para más detalles

Especie	E	F	M	A	J	J	A	S	O	N	D	E	F
<i>C. cyanus</i> ¹	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2
<i>E. rubecula</i> *	33,1	32,2	13,9	1,9	—	—	—	0,1	21,5	45,3	35,0	17,0	20,8
<i>F. hypoleuca</i>	—	—	—	1,3	—	—	—	20,8	3,7	0,2	—	—	—
<i>L. megarhynchos</i>	—	—	1,7	6,2	5,0	2,3	—	1,5	—	—	—	—	—
<i>M. striata</i>	—	—	—	—	—	—	—	3,0	0,6	1,2	0,8	1,3	0,3
<i>P. ochruros</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,2	—	—	—
<i>P. phoenicurus</i>	—	—	—	0,8	—	—	—	1,4	0,6	—	—	—	—
<i>Sturnus spp.</i> *	2,9	1,0	—	—	—	—	—	0,4	29,4	20,8	26,6	16,6	20,0
<i>S. atricapilla</i> *	2,4	5,8	7,5	3,1	—	—	—	2,7	33,9	48,5	101,9	169,0	89,2
<i>S. borin</i> *	—	—	0,3	8,6	—	—	—	22,4	4,5	0,6	—	—	—
<i>S. cantillans</i> *	—	—	2,0	2,4	—	—	—	4,7	1,1	—	—	—	—
<i>S. communis</i> *	—	—	—	2,4	—	—	—	2,7	0,2	—	—	—	—
<i>S. melanoceph.</i> *	14,9	22,4	14,8	15,8	12,7	11,4	—	15,7	14,0	20,5	28,9	26,8	29,2
<i>S. undata</i>	2,9	5,7	2,1	1,9	1,2	0,2	—	—	—	1,4	2,9	3,1	3,2
<i>T. iliacus</i> *	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3,5	19,6
<i>T. merula</i> *	7,3	12,9	10,0	11,1	5,6	7,8	—	6,2	7,4	4,1	5,5	16,9	19,0
<i>T. philomelos</i> *	1,3	6,9	2,9	—	—	—	—	—	3,1	9,5	9,5	33,2	62,3
<i>T. viscivorus</i> *	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,5	4,0

¹ Densidad estimada sobre conteos de bandos durante el periodo de cria.