

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 passeriformes 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

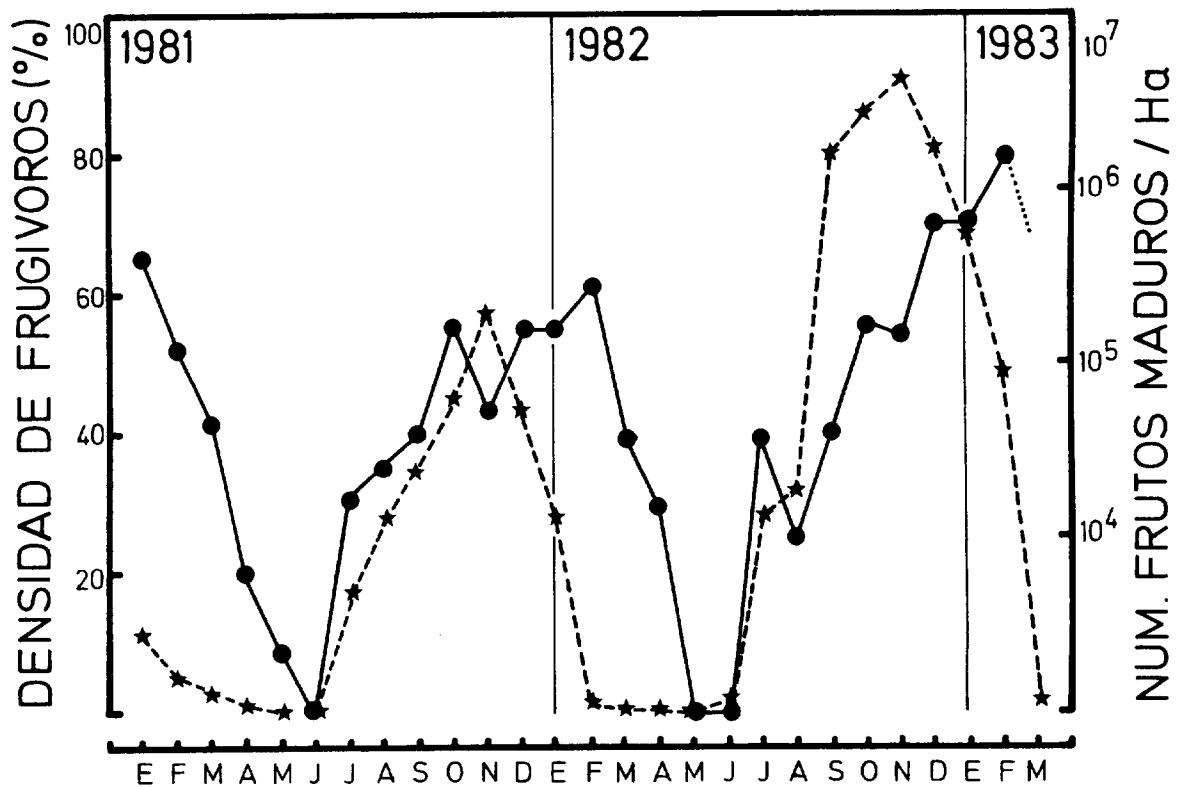


FIG. 1.—Variación mensual de la abundancia de frutos maduros disponibles (estrellas) y la proporción de la densidad total de passeriformes que representan las especies frugívoras (ver apéndices y tabla I). Nótese la escala logarítmica para la abundancia de frutos.

[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 frugivorous 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-

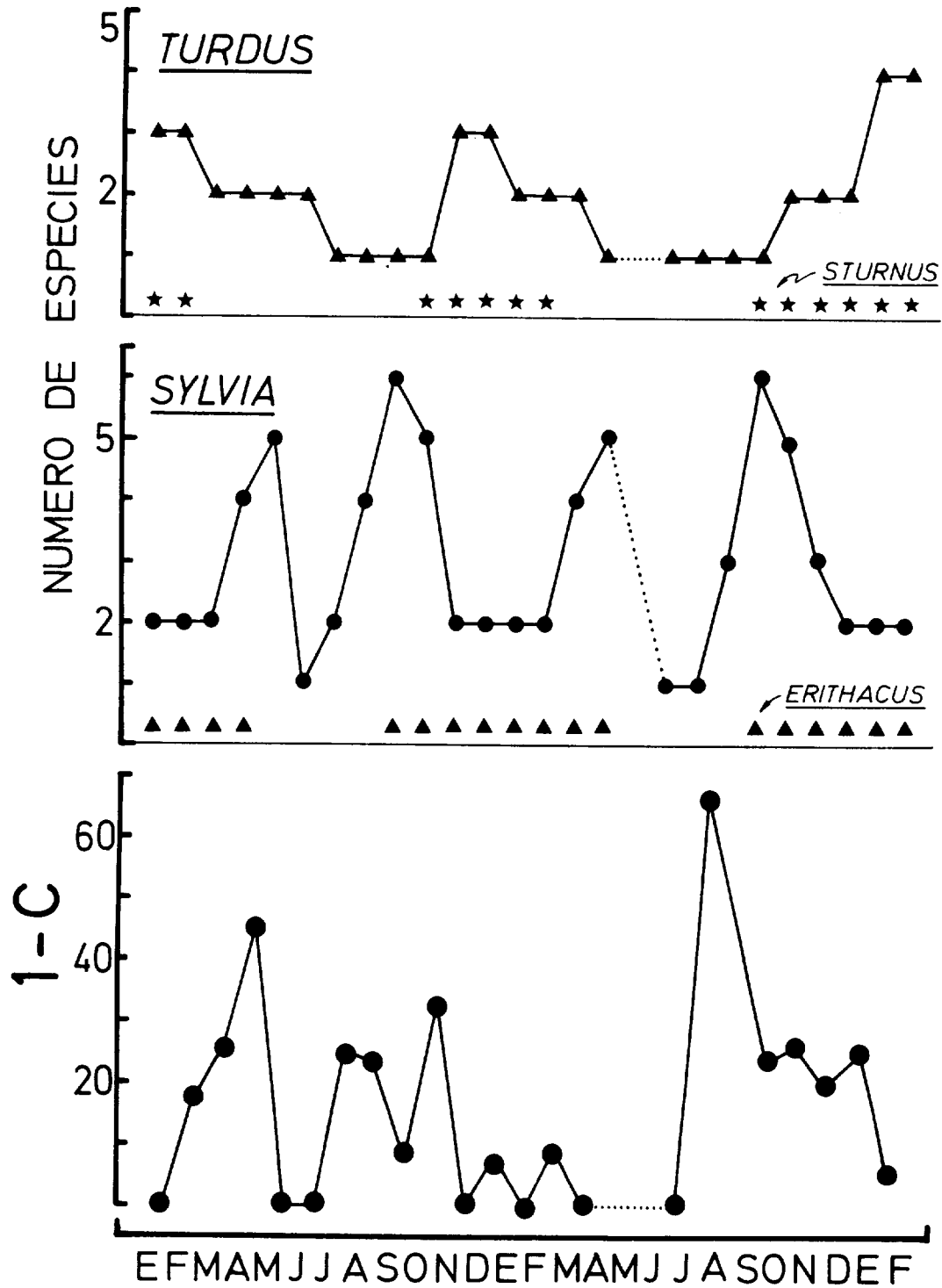


FIG. 3.—Parte inferior: variación del reemplazamiento intermensual de especies frugívoras (medido como 1-C, donde C es el índice de Czekanowski, ver texto). Parte superior: cambios mensuales en el número de especies de *Turdus* (triángulos) y *Sylvia* (puntos). Se señalan también los meses con presencia 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 internada 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.

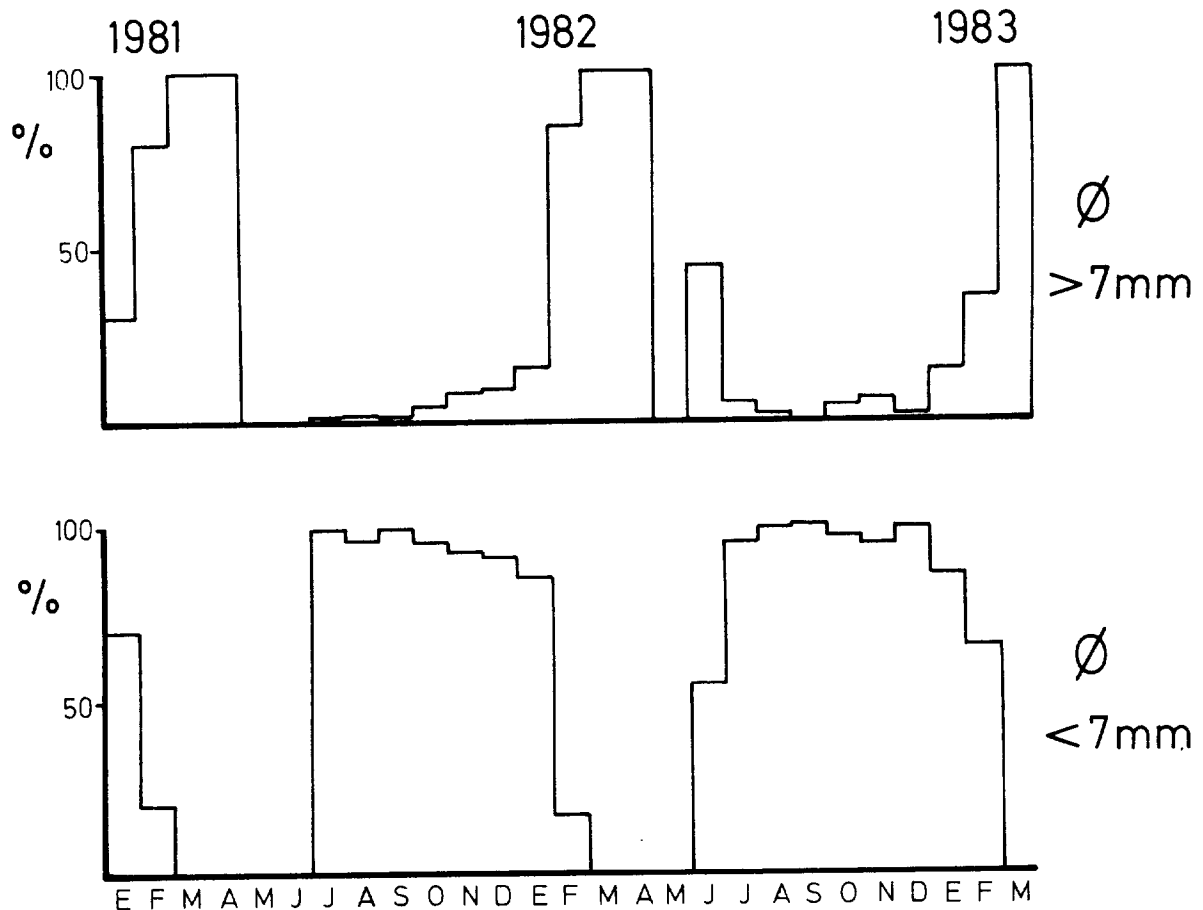


FIG. 4.—Porcentaje mensual de la abundancia total de frutos (fig. 1) de tamaño grande (diámetro mayor de 7 mm) y pequeño (menor de 7 mm). El intervalo 7-8 mm es la clase modal de anchura de boca para los frugívoros del área de estudio (Jordano, 1984).

[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

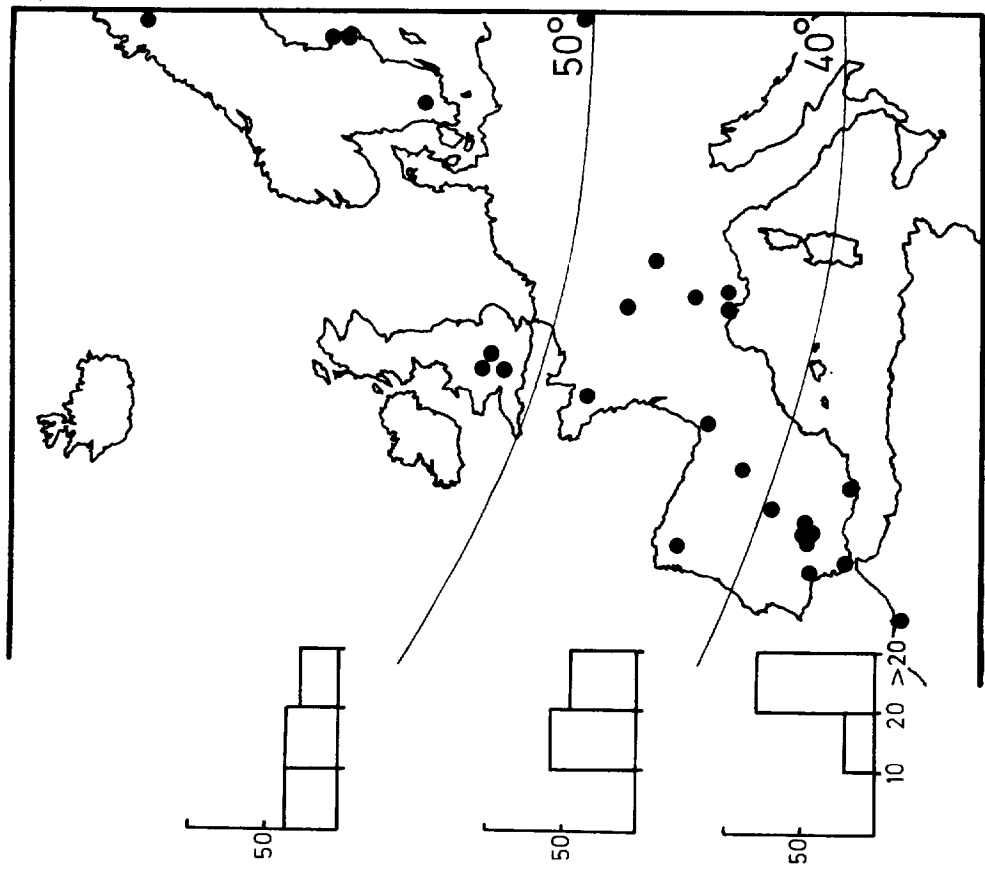
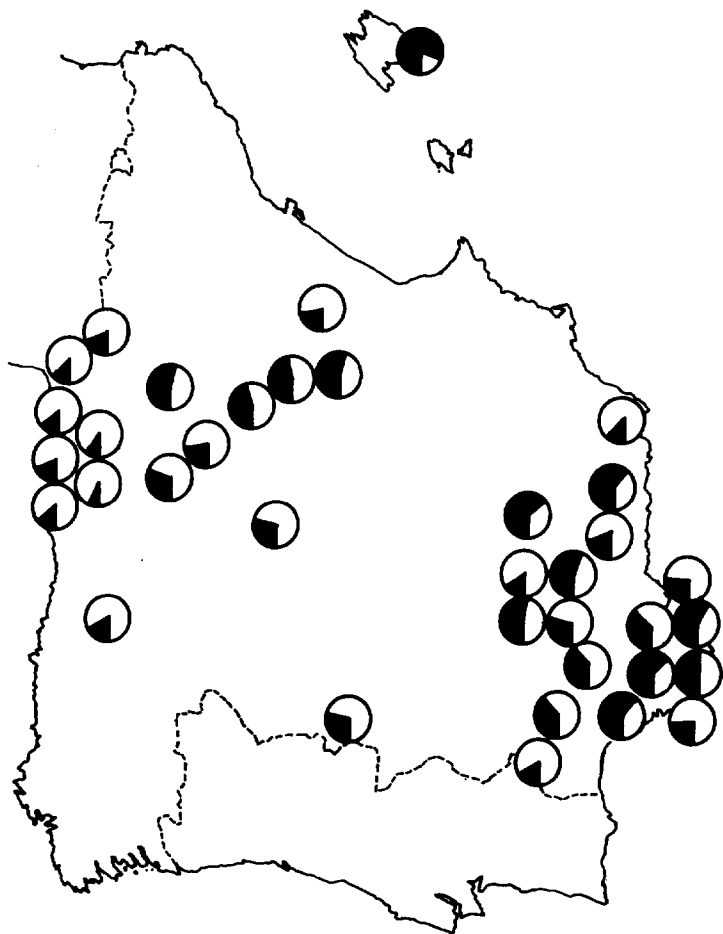
La gran variación en la densidad total de frugívoros entre los dos años de estudio (tabla I) no es apreciable por igual en todas las especies (tabla II). Globalmente son significativas las tendencias a disminuir la densidad de frugívoros invernantes en 1981-82 respecto a 1980-81 ($T_s=2$, $p=0,01$, prueba 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)	—	—	(12,7)	60,0
Tellería (1981)	Pinar con lentisco y sabina (Huelva)	38,6	4,9	(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

