

VARIACIONES ANUALES EN LAS POBLACIONES DE PAJAROS FRUGIVOROS Y SU RELACION CON LA ABUNDANCIA DE FRUTOS*

Carlos M. HERRERA**

INTRODUCCIÓN

El estudio de la relación entre el tamaño de las poblaciones de aves y la disponibilidad de recursos alimenticios es un tema clásico en la literatura ornitológica (LACK, 1954, 1966; VON HAARTMAN, 1971). Aunque la mayor parte de las investigaciones han examinado poblaciones en el período reproductor, también se ha estudiado en ocasiones la relación entre recursos y poblaciones de aves durante otoño-invierno. En estos casos se ha encontrado a menudo una buena correlación entre abundancia local y disponibilidad de alimento, generalmente para especies granívoras o insectívoras (por ejemplo, KOPLIN, 1969; BOCK y BOCK, 1974; NILSSON, 1979, 1984; KÄLLANDER, 1981). Las variaciones en abundancia de los pájaros frugívoros en otoño-invierno también se han atribuido a menudo a diferencias en la disponibilidad local de los frutos carnosos (bayas, drupas, etc.) que constituyen su alimento básico (por ejemplo, TYRVÄINEN, 1970, 1975; SANTOS, 1982; SUÁREZ y MUÑOZ-COBO, 1984; HERRERA, 1985a). Sin embargo, pocos estudios han examinado directamente las variaciones interanuales en abundancia de frutos y frugívoros (C. M. HERRERA, 1984; JORDANO, 1985; RODRÍGUEZ DE LOS SANTOS *et al.*, 1986), y aun éstos se han limitado a períodos muy cortos.

En este trabajo se presenta un avance preliminar de los resultados de un estudio a largo plazo sobre variación anual en la abundancia de frutos y pájaros frugívoros en una localidad de montaña de Andalucía oriental. Se examinan aquí las variaciones anuales en abundancia de *Erithacus rubecula* y *Sylvia atricapilla*, los frugívoros más abundantes en otoño-invierno en dicha localidad y dos de las especies más representativas del hábito frugívoro en los hábitats meridionales de la Península Ibérica durante otoño-invierno (C. M. HERRERA, 1984).

ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en una localidad de la Sierra de Cazorla (provincia de Jaén), próxima a Hoyos de Muñoz (37° 59' N, 2° 54' W), a 1.150

* Una versión abreviada de este trabajo fue presentada en forma de panel en las IX Jornadas Ornitológicas Españolas, Madrid, diciembre 1987.

** Estación Biológica de Doñana, Avda. M.^a Luisa, s/n. Pabellón del Perú, 41013 Sevilla (España).

m de elevación. La vegetación está constituida por un monte alto muy denso, de 3-5 m de altura, dominado por *Quercus rotundifolia*, *Arbutus unedo* y *Phillyrea latifolia*, con ejemplares dispersos de *Pinus pinaster*. Otras especies leñosas frecuentes en la localidad son *Pistacia lentiscus*, *P. terebinthus*, *Viburnum tinus*, *Sorbus torminalis* y *Juniperus oxycedrus*. La zona ha sido muy poco perturbada por la acción humana en tiempos recientes (más detalles sobre esta localidad pueden encontrarse en C. M. HERRERA, 1984, y una descripción detallada de la vegetación del área en J. HERRERA, 1984).

La abundancia de frutos carnosos se determinó mediante conteos en 10 parcelas permanentes de 20 × 1,25 m distribuidas regularmente sobre una superficie de 4 ha. El número total de frutos maduros presentes en cada parcela se determinó en 2-3 ocasiones durante el período 15 octubre-15 diciembre de cada año entre 1978 y 1987 (con la excepción de 1984). Para el presente estudio se han promediado las cifras obtenidas en los distintos conteos de cada temporada, obteniendo así un único juego de datos por año.

La abundancia local de pájaros frugívoros se determinó usando redes japonesas. Este método vino impuesto por las características de la localidad de estudio, ya que la observación directa de los pájaros era virtualmente impracticable en una vegetación tan densa y poco transitable (véase, por ejemplo, KARR, 1979, 1981, para una evaluación de las redes japonesas como instrumento de estudio de las comunidades de aves). En dos o tres ocasiones, entre 15 octubre y 15 diciembre de cada año, coincidentes con los conteos de frutos, se capturaron aves empleando 10 redes japonesas (de 12,2 m de longitud), distribuidas por la misma zona donde estaban las parcelas usadas en los conteos de frutos. Salvo ligeras variaciones de localización de varias redes en los dos primeros años de estudio, todas ellas estuvieron situadas exactamente en los mismos lugares en todas las temporadas. En cada ocasión en que se emplearon las redes se registró el número total de horas que permanecieron abiertas, y esta magnitud, expresada en términos de «horas-red», se ha utilizado para corregir el número de capturas en función del esfuerzo de muestreo. Las cifras de «abundancia» que se presentan en este trabajo, expresadas como «número de capturas/100 horas-red», deben ser consideradas como meros índices relativos de abundancia, válidos únicamente a efectos comparativos para las condiciones particulares de la localidad de estudio. Para cada temporada se han combinado los resultados de las distintas sesiones de redes, obteniendo así una cifra media de abundancia para cada especie en el período 15 octubre-15 diciembre.

RESULTADOS

La abundancia media de las cinco especies de frutos carnosos localmente más abundantes (*Viburnum tinus*, *Phillyrea latifolia*, *Pistacia lentiscus*, *Smilax aspera* y *Arbutus unedo*) mostró considerable variación anual (tabla 1). Las

TABLA I

Variación anual en la abundancia media de las especies principales de frutos carnosos y pájaros frugívoros en una localidad de montaña de Andalucía oriental (Sierra de Cazorla), durante el período 15 octubre-15 diciembre.
 [Annual variation in average abundance of the major fruit and frugivorous bird species at a montane locality in eastern Andalusia, southern Spain, in the period 15 October-15 December.]

Año	Abundancia media (frutos maduros/m ²)					Esfuerzo de captura (horas-red)	Abundancia media (capturas/100 horas-red)	
	<i>Arbutus unedo</i>	<i>Viburnum tinus</i>	<i>Phillyrea latifolia</i>	<i>Pistacia lentiscus</i>	<i>Smilax aspera</i>		<i>Erithacus rubecula</i>	<i>Sylvia atricapilla</i>
1978	0.4	10.9	1.1	0.2	0.6	729	8.6	3.3
1979	0.8	0	0	4.9	0	183	8.7	3.8
1980	0.8	40.5	0	0.6	0.2	153	19.6	10.5
1981	0.6	0.6	24.0	1.4	0.2	310	32.3	11.6
1982	1.7	1.9	0	0.6	2.8	175	16.0	7.4
1983	0.5	8.6	3.5	3.1	0.3	447	3.8	5.6
1985	0.2	16.3	0.1	0.2	0.05	380	11.8	6.3
1986	0.04	0.04	0	4.9	0	195	12.8	7.7
1987	0.1	29.9	0.02	0.3	0.5	427	7.0	2.3

oscilaciones fueron más marcadas en las dos especies con cosechas ocasionalmente más abundantes (*V. tinus*, *P. latifolia*). *V. tinus* tuvo densidades medias inferiores a 1 fruto/m² en 1979, 1981 y 1986, mientras que alcanzó valores superiores a 25 frutos/m² en 1980 y 1987. *P. latifolia* presentó densidades medias inferiores a 1 fruto/m² en 6 temporadas, pero alcanzó la cifra de 24 frutos/m² en 1981. La abundancia de las cinco especies combinadas osciló entre 5,0 (1986) y 42,1 (1980) frutos/m².

Las abundancias de las cinco especies consideradas tendieron a variar de manera independiente. Sólo una de las 10 correlaciones posibles entre pares de especies es estadísticamente significativa (*S. aspera* con *A. unedo*; $r=0,822$, $P<0,01$, $N=9$). La configuración específica de la oferta de frutos varió, pues, impredeciblemente de un año a otro, con la única salvedad que representa la sincronía entre *S. aspera* y *A. unedo*.

Tanto *S. atricapilla* como *E. rubecula* mostraron importantes variaciones en abundancia entre 1978 y 1987 (tabla 1). Para la primera especie la abundancia media varió entre 2,3 (1987) y 11,6 (1981) capturas/100 horas-red. Para la segunda especie, el intervalo de variación fue de 3,8 (1983) y 32,3 (1981) capturas/100 horas-red. Existe una correlación significativa entre las abundancias medias de *S. atricapilla* y *E. rubecula* ($r=0,864$, $P<0,01$, $N=9$), lo que indica que las poblaciones de ambas especies tendieron a variar al unísono. Un análisis de autocorrelación no reveló tendencias significativas de variación periódica en la abundancia de ninguna de estas dos especies.

La abundancia de las dos especies de frugívoros en un año determinado y la disponibilidad de frutos en ese año (sea de todas las especies combinadas o de especies concretas) no están relacionadas. Usando como variable dependiente en una regresión múltiple la abundancia del pájaro, y como variables independientes las abundancias individuales de las cinco especies principales de frutos y la total (todas las especies de frutos existentes en la localidad), no existe una relación significativa para ninguna de las dos especies de frugívoro ($F=2,46$, $P=0,20$ para *E. rubecula*; $F=1,09$, $P=0,47$, para *S. atricapilla*). Tampoco se obtienen resultados significativos usando como variables independientes en las regresiones el peso fresco de frutos disponibles de cada especie y el total (obtenidos multiplicando los números medios por el peso medio unitario de cada especie, según valores en HERRERA, 1987) ($F=0,87$, $P=0,62$ para *E. rubecula*; $F=0,37$, $P=0,85$ para *S. atricapilla*). Igualmente, no son significativas las regresiones obtenidas empleando la suma de abundancias de *E. rubecula* y *S. atricapilla* como variable dependiente, y los números ($F=1,27$, $P=0,45$) y pesos ($F=1,3$, $P=0,46$) de frutos como variables independientes. Tampoco se obtienen resultados significativos usando como variables independientes las abundancias de frutos en el año precedente en lugar del año al que corresponde la abundancia de los frugívoros. Ninguno de los resultados anteriores se ve modificado si las cifras de abundancia de frugívoros y frutos son transformadas logarítmicamente.

En conclusión, tanto los frutos como los frugívoros experimentan marca-

das fluctuaciones anuales en abundancia local, pero la abundancia de los frugívoros no guarda relación con la disponibilidad de su recurso alimenticio.

DISCUSIÓN

La composición de la dieta de *E. rubecula* y *S. atricapilla* ha sido investigada en la localidad de estudio (HERRERA, 1981; JORDANO y HERRERA, 1981; C. M. HERRERA, 1984). Los datos disponibles demuestran que las dos especies son predominantemente frugívoras en otoño-invierno en esta localidad, y que consumen las cinco especies de frutos carnosos cuya variación anual ha sido examinada en este trabajo, por lo que efectivamente constituyen un recurso alimenticio para las mismas. Sin embargo, los resultados presentados aquí demuestran que las variaciones anuales en la abundancia de estos dos frugívoros (por separado o combinadamente) no guardan relación con las variaciones en disponibilidad de su alimento, a pesar de lo marcado de estas últimas. Ello indica que, en la localidad de estudio, el tamaño de las poblaciones de *E. rubecula* y *S. atricapilla* en otoño-invierno parece estar determinado por factores ajenos a la disponibilidad local de alimento. La correlación existente entre las abundancias de las dos especies de frugívoros sugiere además que, cualesquiera que sean los factores responsables de las variaciones observadas, éstos afectan similarmente a ambas especies.

Tanto *E. rubecula* como *S. atricapilla* nidifican en la localidad de estudio, pero la mayoría de los individuos de estas especies presentes en otoño-invierno son inmigrantes procedentes de otros lugares. Fluctuaciones poblacionales en sus áreas de cría, o desplazamientos anuales en el área de invernada o recorrido migratorio predominantes, factores en principio independientes de la oferta local de frutos, podrían sugerirse para explicar la falta de relación encontrada entre la abundancia de frutos y la de estos frugívoros. Sin embargo, estas explicaciones no son completamente satisfactorias, ya que en dos localidades de llanura en Andalucía occidental (donde los factores anteriores podrían también haber influido) se encontró una relación directa entre las variaciones anuales de abundancia de frutos y de frugívoros (JORDANO, 1985; RODRÍGUEZ DE LOS SANTOS *et al.*, 1986). Pueden sugerirse varias conjeturas (que no se excluyen mutuamente) para explicar esta discrepancia. En primer lugar, las conclusiones de los dos estudios antes citados, basados en períodos cortos, puede que no sean representativas de las tendencias reales existentes a más largo plazo. Si así fuese realmente, los resultados de estos dos estudios no servirían para descartar las explicaciones sugeridas arriba. En segundo lugar, es posible que en la llanura la abundancia local de frugívoros esté sobre todo condicionada por la disponibilidad de alimento, mientras que en la montaña la adversidad climática juegue un papel más importante. En mi área de estudio el clima es mucho más riguroso en otoño-invierno que en el bajo valle del Guadalquivir, con nevadas frecuentes y temperaturas mínimas bajo cero la

mayor parte del invierno (C. M. HERRERA, 1984). Si esta conjetura resultase cierta, no sería necesario recurrir a factores «externos» para explicar la falta de relación entre abundancia de frutos y frugívoros encontrada en mi localidad de estudio, ya que variaciones anuales en adversidad climática podrían bastar para explicar las diferencias en abundancia de frugívoros. Y en tercer lugar, las localidades de llanura a las que me he referido arriba representan «islas» de vegetación bien conservadas, inmersas en un extenso mar de hábitats destruidos, donde las plantas productoras de frutos han sido extirpadas y/o reemplazadas por especies colonizadoras o pioneras (véase HERRERA, 1985b), o bien hábitats plenamente humanizados. La localidad de montaña, por el contrario, forma parte de una gran extensión continua apenas o nada perturbada (J. HERRERA, 1984). Es razonable suponer diferentes respuestas numéricas de los frugívoros a las disponibilidades locales de frutos en las dos situaciones. Son necesarios estudios más numerosos, realizados en una mayor variedad de hábitats, y que abarquen períodos más dilatados, antes de decidirse por cualquiera de las alternativas anteriores y poder sugerir las causas de la variación en las poblaciones de frugívoros del sur de España.

AGRADECIMIENTOS

El Instituto para la Conservación de la Naturaleza y la Agencia de Medio Ambiente (Junta de Andalucía) autorizaron mi trabajo en Cazorra y proporcionaron importantes facilidades. Mi mayor agradecimiento es para las numerosas personas que me ayudaron durante una década con las redes, los pájaros y los frutos, sufriendo a menudo condiciones muy adversas, y todavía siguen siendo mis amigos.

RESUMEN

Se estudia la relación entre la abundancia de *Erithacus rubecula* y *Sylvia atricapilla*, dos pájaros frugívoros, y la disponibilidad de frutos carnosos (bayas y drupas) en una localidad de montaña de Andalucía oriental durante el período octubre-diciembre de los años 1978-1987. Tanto los pájaros como los frutos experimentan importantes variaciones anuales en abundancia. Los resultados revelan que las variaciones anuales en la abundancia local de las dos especies de pájaros no guarda relación con las variaciones en disponibilidad de sus recursos alimenticios (a pesar de ser éstas muy marcadas), estando presumiblemente determinada por otros factores.

PALABRAS CLAVE: disponibilidad de recursos; *Erithacus rubecula*; frugivorismo; *Sylvia atricapilla*; tamaño poblacional.

SUMMARY

Annual variation in the abundance of frugivorous birds and its relationship to the availability of fruits

Annual variation in the local abundance of two frugivorous birds (*Erithacus rubecula* and *Sylvia atricapilla*), and its relation to variation in their food supply (5 species of berries and

drupes), are examined for a montane mediterranean habitat in eastern Andalusia, southern Spain, in the period 15 October-15 December of the years 1978-1987. Bird abundance was assessed with mist-nets, fruit abundance by means of counts in permanent quadrats. Both birds and fruits experienced important annual variations in abundance. Nevertheless, variation in frugivore abundance was unrelated to variation in the size of the local fruit supply. In the study site, local population sizes of frugivorous birds is apparently determined by factors other than fruit availability.

KEY WORDS: avian frugivory; *Erithacus rubecula*; food supply; population size; *Sylvia atricapilla*.

BIBLIOGRAFIA

- BOCK, C. E., y BOCK, J. H. (1974). Geographical ecology of the Acorn Woodpecker: diversity versus abundance of resources. *Amer. Natur.*, 108: 694-698.
- HERRERA, C. M. (1981). Fruit food of Robins wintering in southern Spanish mediterranean scrubland. *Bird Study*, 28: 115-122.
- (1984). A study of avian frugivores, bird-dispersed plants and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecol. Monogr.*, 54: 1-23.
- (1985a). Habitat-consumer interactions in frugivorous birds. *Habitat selection in birds*. (Ed. por M. L. Cody), págs. 341-365. Academic Press, New York.
- (1985b). Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del sur de España. *Studia Oecologica*, 5: 7-33.
- (1987). Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecol. Monogr.*, 57: 305-331.
- HERRERA, J. (1984). Vegetación del valle del Guadahornillos (sierra de Cazorla, Jaén). *Studia Oecologica*, 5: 77-96.
- JORDANO, P. (1985). El ciclo anual de los paseriformes frugívoros en el matorral mediterráneo del sur de España: importancia de su invernada y variaciones interanuales. *Ardeola*, 32: 69-94.
- , y HERRERA, C. M. (1981). The frugivorous diet of Blackcap populations *Sylvia atricapilla* wintering in southern Spain. *Ibis*, 123: 502-507.
- KÄLLANDER, H. (1981). The effect of provision of food in winter on a population of the Great Tit *Parus major* and the Blue Tit *P. caeruleus*. *Ornis Scand.*, 12: 244-248.
- KARR, J. R. (1979). On the use of mist nets in the study of bird communities. *Inland Bird Banding*, 51: 1-10.
- (1981). Surveying birds with mist nets. *Studies in Avian Biology*, 6: 62-67.
- KOPLIN, J. R. (1969). The numerical response of woodpeckers to insect prey in a subalpine forest in Colorado. *Condor*, 71: 436-438.
- LACK, D. (1954). *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- NILSSON, S. G. (1979). Seed density, cover, predation and the distribution of birds in a beech wood in southern Sweden. *Ibis*, 121: 177-185.
- (1984). The relation between the beech mast crop and the wintering of Brambling, *Fringilla montifringilla*, and Woodpigeon, *Columba palumbus*, in South Sweden. *Var Fagelvärd.* 43: 135-136.
- RODRÍGUEZ DE LOS SANTOS, M., CUADRADO, M., y ARJONA, S. (1986). Variation in the abundance of Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) wintering in an olive (*Olea europaea*) orchard in southern Spain. *Bird Study*, 33: 81-86.
- SANTOS, T. (1982). *Migración e invernada de zorzales y mirlos (género Turdus) en la Península Ibérica*. Tesis doctoral. Universidad Complutense, Madrid.
- SUÁREZ, F., y MUÑOZ-COBO, J. (1984). Comunidades de aves invernantes en cuatro medios diferentes de la provincia de Córdoba. *Doñana Acta Vertebrata*, 11: 45-64.

- TYRVÄINEN, 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). The winter irruption of the Fieldfare *Turdus pilaris* and the supply of rowan-berries. *Ornis Fennica*, 52: 23-31.
- VON HAARTMAN, L. (1971). Population dynamics. *Avian Biology*, Vol. I. (Ed. por D. S. Farner y J. R. King), págs. 391-459. Academic Press, New York.

[Recibido: 11.1.88]