

EVOLUCION ESTACIONAL DE LAS COMUNIDADES DE PASSERIFORMES EN DOS ENCINARES DE ANDALUCIA OCCIDENTAL

Carlos M. HERRERA

Estación Biológica de Doñana
Sevilla-12

Algunos autores han descrito en términos cuantitativos la evolución anual de la composición de algunas comunidades de aves, principalmente en latitudes templadas europeas y norteamericanas (p. ej. BLONDEL, 1969; FROCHOT, 1971; ANDERSON, 1972; EYBERT, 1973; HOLMES & STURGES, 1975), aunque una breve inspección de la bibliografía nos muestra que son desproporcionadamente más abundantes los trabajos centrados en la descripción de las denominadas «comunidades nidificantes» y que tratan sólo la composición durante la época reproductiva. El resultado ha sido que nuestro conocimiento actual de la composición de las comunidades de aves en una gran variedad de habitats es aceptable para los períodos reproductivos pero prácticamente nulo a nivel anual.

Algunos de los autores que han analizado las «comunidades nidificantes» indican, siguiendo en parte a LACK (1954, 1966), que el período reproductivo es la fase del ciclo anual en la cual se efectúa mayoritariamente el control de las poblaciones (al menos en latitudes templadas), siendo por ello de mayor trascendencia su estudio. No obstante, este dudoso argumento ha perdido recientemente mucha de su posible validez (FRETWELL, 1972a, b; SLAGSVOLD, 1975) y las poblaciones de ciertas especies parecen ser reguladas durante períodos distintos al de nidificación. En cualquier caso, estudiar sólo un breve fragmento dentro del ciclo anual de cualquier comunidad de aves, cualquiera que éste sea, no proporciona más que una visión desvirtuada de lo que la comunidad es en sí misma (HERRERA, en prensa a). El estudio de pequeños segmentos del ciclo anual ha traído como consecuencia indirecta una cierta degradación inconsciente del concepto de «comunidad», el cual ha quedado relegado muchas veces a una descripción instantánea, en términos fundamentalmente estáticos y desprovista de cualquier vinculación con las situaciones previas y subsiguientes con las que ha de guardar una inevitable relación de continuidad (HERRERA, 1978a).

En el presente trabajo se describen dos comunidades de Passeriformes sobre

una base anual, analizando el curso estacional seguido por su composición y la abundancia relativa de las distintas especies integrantes durante el período marzo 1975-marzo 1976.

AREA DE ESTUDIO

Está situada en el extremo noreste de la provincia de Huelva, en la finca denominada «Sierra de Caravales», término municipal de Higuera de la Sierra (Hoja 918, cuarto III, del mapa militar 1:25.000). La altura sobre el nivel del mar de la zona oscila entre 350 y 550 metros y las características generales del terreno son las propias de Sierra Morena occidental. Sierras poco abruptas, de perfiles redondeados, constituyen el elemento orográfico dominante. El clima de la región es de tipo termomediterráneo atenuado (EMBERGER *et al.*, 1963), con veranos secos y cálidos e inviernos lluviosos de temperaturas moderadamente frías (p. ej. WALTER & LIETH, 1960; MONTERO & GONZÁLEZ, 1974).

Para el estudio de las comunidades de Passeriformes fueron elegidas dos parcelas, denominadas en lo sucesivo A y B, de 10,9 y 18,9 Ha. de extensión respectivamente, situadas ambas en laderas orientadas predominantemente hacia el norte (umbrías), con pendiente comprendida entre 15 y 30 por 100. En las dos parcelas la vegetación arbórea está constituida exclusivamente por encinas (*Quercus ilex*), existiendo diferencias entre ambas en el grado de manejo humano sufrido en tiempos recientes. Este es poco apreciable en A, donde existe una fuerte regeneración vegetativa del encinar que da lugar a un abundante estrato arbustivo que, junto con la elevada densidad de árboles (185/Ha.) y la presencia de zonas de matorral (*Cistus salvifolius* principalmente), confiere una apreciable complejidad estructural a la vegetación. La parcela B ha estado sujeta a intenso manejo humano (talas periódicas, aclarado, ganadería, etc.) y su aspecto es típicamente el de un encinar «adhesado», con árboles poco densos (93/Ha.), carente de regeneración y de cualquier tipo de matorral.

Distintos aspectos de la vegetación de Sierra Morena han sido tratados por RIVAS-GODAY (1959, 1964), RIVAS-MARTÍNEZ (1974) e ICONA (1976).

MÉTODOS

El método de censo empleado ha sido el de EMLÉN (1971), que consiste esencialmente en recorrer un itinerario lineal anotando las aves detectadas (vistas u oídas) y su distancia perpendicular al itinerario. Se obtiene a partir

de estos datos un coeficiente de detectabilidad para cada especie que permite conseguir una estimación de las densidades. Dicho método ha sido utilizado por diversos autores, sobre todo fuera de la época de nidificación (p. ej. EMLEN, 1972, 1974; NILSSON, 1974; WEST & DE WOLFE, 1974; FRANZREB, 1976) y las estimaciones obtenidas mediante el mismo parecen ser las más exactas comparadas con las adquiridas a través de otros métodos de itinerarios lineales (ROBINETTE *et al.*, 1974). La elección de este método fue condicionada por la necesidad de efectuar censos a lo largo de todo el ciclo anual, ya que el procedimiento de los cuadrados o «mapping method» (ENEMAR, 1959; BLONDEL, 1965), el más ampliamente aceptado por su mayor exactitud (ver sin embargo BEST, 1975), no es aplicable fuera de la época de nidificación, cuando la mayoría de las especies no muestran comportamiento territorial.

En la parcela A, el itinerario seguido fue de 690 metros de longitud y en la B de 710 metros, recorriéndose cada uno de ellos 4-8 veces por mes. Los censos se llevaron a cabo dentro de las cuatro horas siguientes a la salida del sol y en condiciones meteorológicas favorables (sin lluvia ni viento fuerte). Para cada ave detectada se anotaba la especie y su distancia perpendicular al itinerario. La velocidad de progresión a lo largo del recorrido se mantuvo lo más uniforme posible, aproximadamente igual a 1 km/h.

ESTUDIO CUALITATIVO

1. Composición anual

En las tablas 1 y 2 se presentan las densidades obtenidas para las distintas especies en las dos parcelas estudiadas a lo largo de los sucesivos periodos mensuales.

De las 34 especies de Passeriformes registradas a lo largo del período de estudio en las dos parcelas, 30 son comunes a ambas. Las cuatro restantes (*Sylvia borin*, *Hirundo daurica*, exclusivas de A, y *Delichon urbica*, *Emberiza cia*, exclusivas de B), muestran bajas densidades y/o corta permanencia en las zonas de estudio. Ambas comunidades pueden por tanto considerarse similares cualitativamente. En cuanto a la identidad taxonómica de las especies integrantes, las comunidades estudiadas pueden ser tal vez asimiladas a las que habitan los bosques de robles centroeuropeos, si bien existen importantes diferencias. La gran mayoría de la información publicada hasta la fecha sobre composición de comunidades de Passeriformes en robledales europeos se limita a la época de nidificación, por lo que no ha sido posible establecer comparaciones detalladas. Una excepción la constituyen los resultados de FRO-

TABLA I

Densidades mensuales de las diversas especies de *Passeriformes* (expresadas en individuos/10 Ha.) en la parcela A. La última columna de la tabla recoge los valores medios para marzo y abril de 1976

Especie	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	01	02	03-04
<i>G. theklae</i>		1,3	2,2	+	2,2	0,3	0,3	+	+	+			0,3
<i>L. arborea</i>	0,7	1,1	+	1,2	3,0	0,2	1,8	+	0,9	1,2	0,4		4,1
<i>H. rustica</i>						+	+						
<i>H. daurica</i>			+	+	+	+							+
<i>L. senator</i>			+	1,7	5,1								
<i>T. viscivorus</i>	0,2	1,9	1,9	0,6					0,5		+	+	2,7
<i>T. merula</i>	2,2	4,0	3,8	3,3	2,2	0,4	1,0	0,2	1,5	0,4	0,5	1,5	2,7
<i>E. rubecula</i>	1,5						+	10,0	2,2	1,2	4,8	2,2	+
<i>P. phoenicurus</i>			1,8	1,8		0,4	+						+
<i>P. collybita</i>	3,0						1,3	4,5	10,6	6,1	3,0	1,5	+
<i>P. trochilus</i>						3,1	1,6	+					+
<i>P. bonelli</i>						1,0							
<i>R. ignicapillus</i>	0,8							1,5	1,5	2,0	0,6	0,8	
<i>M. striata</i>			1,8	1,8	0,9	+							
<i>F. hypoleuca</i>		+				+	3,3	+					
<i>S. atricapilla</i>	4,7	1,1											
<i>S. hortensis</i>			+	1,8	+								
<i>S. borin</i>		7,8											4,6
<i>S. melanocephala</i>	+						+						
<i>S. cantillans</i>						+	0,9						
<i>A. caudatus</i>	+	+			+	+		+	+	+	+	1,0	+
<i>C. brachydactyla</i>	2,9	6,6	4,1	8,8	4,9	2,1	4,2	0,6	2,5	1,1	1,3	0,8	2,4
<i>S. europaea</i>	1,9	3,8	3,8	3,8	4,2	2,2	3,0	3,5	1,4	2,6	2,3	3,4	2,7
<i>P. caeruleus</i>	30,0	19,6	11,0	10,2	9,6	5,1	16,9	15,2	14,4	11,9	19,6	15,2	16,0
<i>P. cristatus</i>	0,8	1,2	1,5	8,5	3,5	1,2	3,5	2,5	0,8	1,5	2,4	2,3	1,3
<i>P. major</i>	4,5	7,3	1,5	+	3,5	2,3	1,7	4,0	1,5	2,5	0,6	0,8	2,6
<i>G. glandarius</i>	0,6	0,1	+		0,1							+	
<i>C. cyaneus</i>			+	0,7	0,1								
<i>S. unicolor</i>		+	0,3	0,3									
<i>F. coelebs</i>	13,0	18,1	20,7	10,7	3,1	0,5	+	1,3	5,7	0,9	1,9	4,2	14,5
<i>S. serinus</i>	0,3	3,1	2,6	0,9									4,4
<i>C. carduelis</i>	+	1,5	3,8	4,2									
Número de censos efectuados.	8	5	4	6	6	8	7	6	4	6	5	4	7
Densidad total (individuos/10 Ha.)	67,1	78,5	60,8	60,3	42,4	18,8	39,5	43,3	43,5	31,4	37,4	33,7	58,3
Biomasa total (gramos/10 Ha.)	1.211	1.775	1.537	1.264	941	274	553	580	690	401	490	561	1.417

CHOT (1971). Midiendo la similitud entre las listas de especies presentadas por dicho autor para dos robledales en el Jura con las obtenidas en mi área de estudio, mediante el cociente de Czechanovsky (MARGALEF, 1974), los valores obtenidos fueron 0,38 y 0,53. Esto indica que entre 35 y 55 por 100 de las espe-

cies son comunes a ambos habitats. La similitud de nuestra lista con la obtenida por BLONDEL (1969) para una garriga del sur de Francia es mucho menor, solamente de 0,27.

A pesar de la relativa similaridad antes expuesta, la composición taxonó-

TABLA II

Densidades mensuales de las diversas especies de Passeriformes (expresadas en individuos/10 Ha.) en la parcela B

Especie	04	05	06	08	09	10	11	12	01	02	03
<i>G. theklae</i> ...		0,7	1,4	0,7	0,5	0,3		+	0,8	+	1,1
<i>L. arborea</i> ...	2,5	1,6	2,3	0,6	0,2	1,3	+		0,3	0,6	1,0
<i>H. rustica</i> ...		+	1,0	1,0	+	+					
<i>D. urbica</i> ...				+							
<i>L. senator</i> ...	3,2	1,8	2,7	3,0							
<i>T. viscivorus</i> ...						+	+	+	+	+	+
<i>T. merula</i> ...	3,5	4,3	2,9	1,7	0,8	0,6	+	0,8	0,7	0,3	1,4
<i>E. rubecula</i> ...					+	5,4	5,5	2,2	5,0	2,9	1,1
<i>P. phoenicurus</i> ...			+								
<i>P. collybita</i> ...						+	2,5	3,9	+	0,5	0,4
<i>P. trochilus</i> ...					3,7						
<i>P. bonelli</i> ...					0,4						
<i>R. ignicapillus</i> ...						+	2,8	4,4	1,3	+	
<i>M. striata</i> ...		+	+	+	0,5						
<i>F. hypoleuca</i> ...		+			5,6						
<i>S. atricapilla</i> ...											+
<i>S. hortensis</i> ...				+							
<i>S. melanocephala</i> ...					+	+					
<i>S. cantillans</i> ...				0,5	1,5						
<i>A. caudatus</i> ...	4,9	+	+		2,5	4,6	+		1,0	1,5	1,0
<i>C. brachydactyla</i> ...	3,0	1,2	5,8	0,8	2,1	3,7	+	0,4	1,0	1,2	0,8
<i>S. europaea</i> ...	2,4	1,3	2,4	3,8	2,0	2,3	2,4	1,8	1,3	1,3	2,9
<i>P. caeruleus</i> ...	11,0	9,4	4,6	2,9	6,8	10,2	12,1	18,9	16,8	13,1	4,8
<i>P. cristatus</i> ...	0,5	+	0,8	1,9	1,2	0,6	1,9	2,0	1,9	1,2	0,4
<i>P. major</i> ...	1,0	1,3	+		0,9	0,6	1,7	2,1	+	0,6	1,7
<i>G. glandarius</i> ...		+	+	0,1	+	+	+		0,4	+	
<i>C. cyanus</i> ...					0,4						
<i>S. unicolor</i> ...	0,3	0,4	0,3		0,3	1,1	0,4			0,2	
<i>F. coelebs</i> ...	10,5	11,4	11,7	2,2	0,3	+	3,0	2,7	3,3	5,7	10,1
<i>S. serinus</i> ...		3,5	0,5	2,6						+	3,7
<i>C. carduelis</i> ...	3,6	+	2,4							0,9	
<i>E. cia</i> ...											+
Número de censos efectuados...	5	4	6	6	6	4	6	6	5	4	6
Densidad total (individuos/10 Ha.) ...	49,9	33,9	41,1	19,2	29,7	30,7	32,3	39,2	34,8	30,0	30,4
Biomasa total (gramos/10 Ha.) ...	1.068	970	987	510	506	524	465	508	564	466	653

mica de las comunidades estudiadas difiere en algunos aspectos importantes de la mostrada por los robledales centro-europeos y británicos (cf. FROCHOT, 1971; YAPP, 1962; JONES, 1972, 1975; WILLIAMSON, 1974; LE LOUARN, 1974). A nivel de ciclo anual completo, la presencia de elementos de significación mediterránea como Aláudidos, varias especies de *Sylvia*, *H. daurica*, *Cyanopica cyanus*, y el reemplazamiento de *Sturnus vulgaris* por *S. unicolor*, junto con la ausencia de cuatro especies de Fringílidos, varios *Turdus* spp. y algunos pequeños insectívoros, constituyen los rasgos principales que caracterizan a nuestras comunidades de encinar frente a las de robledales analizadas por FROCHOT (1971). En líneas generales y de modo esquemático, puede afirmarse que la comunidad de Passeriformes de nuestras dos parcelas está constituida por un núcleo de especies comunes a los robledales, de amplia distribución geográfica en el continente europeo (*Parus* spp., *Sitta*, *Certhia*, *Turdus* spp., *Fringilla coelebs*), al cual se le suman elementos de distribución típicamente mediterránea (*Sylvia* spp., *S. unicolor*, *C. cyanus*), a la vez que desaparecen algunas especies de los robledales cuya área geográfica no abarca la región mediterránea (*Turdus pilaris*, *Parus palustris*, *P. sibilatrix*) o simplemente no ocupan aquí el habitat estudiado (p. ej. *T. philomelos*).

La presencia de *Parus cristatus* como especie integrante de la comunidad es un hallazgo interesante. SNOW (1954) considera a la especie como un caracterizado habitante de bosques de coníferas, aunque señala que excepcionalmente puede presentarse en alcornocales del sur de España. LACK (1971) y CAMPBELL (1974) insisten en la fidelidad de esta especie como habitante de coníferas. La extendida presencia de *P. cristatus* en los encinares de Sierra Morena occidental, con la consiguiente utilización de un habitat aparentemente marginal y la coexistencia con especies de las que habitualmente se halla segregado por elección diferencial de habitat (LACK, 1971), plantea interesantes cuestiones que han sido abordadas en parte en una publicación anterior (HERRERA, 1978b).

2. Evolución anual de la comunidad en términos cualitativos

De las 34 especies implicadas en nuestro estudio, sólo diez (29,4 por 100) están presentes durante nueve o más meses del ciclo anual (especies constantes). Si hemos de buscar alguna característica común a todas las especies constantes, quizás la más llamativa de todas sea que, salvo un par de excepciones parciales, todas ellas muestran una amplia distribución geográfica en Europa que abarca ininterrumpidamente desde las regiones mediterráneas hasta Escandinavia (cf. VOOUS, 1960).

Las 24 especies restantes (especies temporales) pueden clasificarse en cuatro grandes grupos: invernantes, migrantes en paso, nidificantes y especies de presencia errática o irregular. Existe un marcado predominio de especies cuya presencia se manifiesta únicamente durante los períodos de migración activa (primavera y otoño) y nidificación. Dentro de éstas son mayoría los migrantes transaharianos con área de invernada tropical o subtropical. Pocas especies temporales escogen el encinar como lugar de invernada.

El grado de reemplazamiento cualitativo entre meses sucesivos no es uniforme a lo largo del ciclo anual, siendo más intenso durante ciertos intervalos particularmente inestables en cuanto a la composición específica de la comunidad. La intensidad de los reemplazamientos específicos intermensuales fue estimada calculando los cocientes de similaridad de Czechanovsky (MARGALEF, 1974) entre todos los pares de meses consecutivos, restándolos de la unidad posteriormente para medir efectivamente reemplazamientos o discordancia y no similitud. Todas las especies fueron incluidas en los cálculos, aún las de permanencia constante. No obstante, la magnitud relativa de los valores obtenidos refleja básicamente las condiciones de transición de las especies no constantes, ya que las primeras no afectan diferencialmente a los resultados. La evolución mensual de las transiciones en las dos parcelas se muestra en la figura 1. Puede apreciarse que la intensidad de cambio, la cual puede ser asimilada con absoluta propiedad a una velocidad de transición, es a su vez dependiente del tiempo, por lo que la transición cualitativa intermensual no se efectúa de manera uniforme a lo largo del ciclo anual.

En la figura 1 puede apreciarse que los períodos mayo-junio y octubre-febrero aparecen como los de mayor estabilidad cualitativa dentro del ciclo anual (bajos valores de reemplazamiento). El primer período corresponde a la época de nidificación, mientras que el segundo coincide claramente con la época de lluvias. Los períodos febrero-mayo y junio-octubre se caracterizan por el contrario por una elevada intensidad de reemplazamientos específicos y su estabilidad cualitativa se ve muy disminuida. Dentro de ellos, las transiciones más intensas se alcanzan entre abril-mayo y julio-septiembre (fig. 1). El ciclo anual se halla pues subdividido internamente en fases de distinta estabilidad en la composición específica de la comunidad.

Demostrada la existencia de un reemplazamiento temporal de especies a lo largo del año que se produce de modo discontinuo, surge la posibilidad de efectuar una clasificación objetiva del ciclo anual en base a las características cualitativas de la comunidad y que proporcione una subdivisión en períodos internamente homogéneos caracterizados por la composición específica dominante de la comunidad durante los mismos.

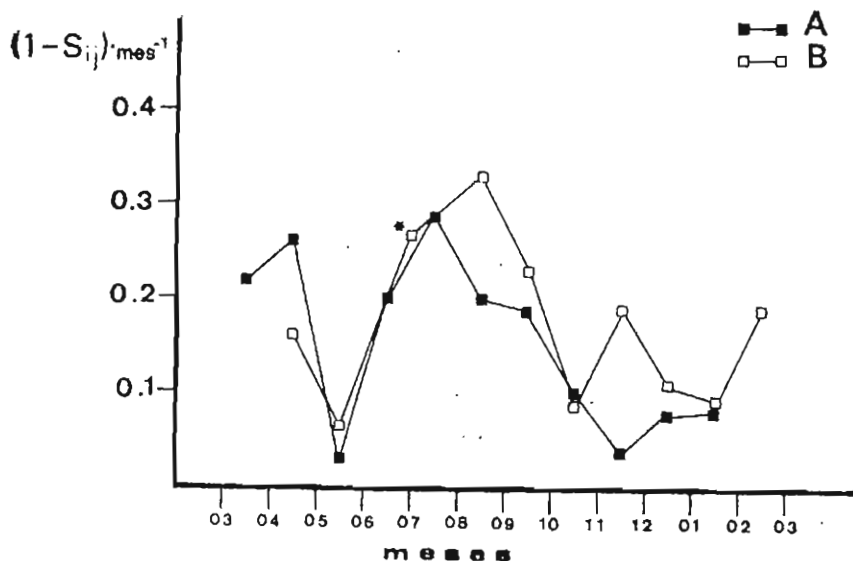


Fig. 1.—Evolución anual del grado de reemplazamiento cualitativo de especies entre meses sucesivos $((1 - S_{ij}) \cdot \text{mes}^{-1})$ en las dos comunidades estudiadas. Ver texto para descripción del parámetro anterior. El punto marcado con un asterisco representa el reemplazamiento bimensual de junio a agosto en la parcela B debido a la carencia de datos para julio.

TABLA III

Similaridad cualitativa (cociente de Czechanowsky) entre meses del ciclo anual. La mitad superior derecha de la matriz se refiere a la parcela A, la inferior izquierda a la parcela B. Estas cifras sirvieron de base para la elaboración de los dendrogramas expuestos en la fig. 2.

	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	01	02
03	—	0,78	0,63	0,59	0,59	0,51	0,63	0,73	0,81	0,77	0,84	0,84
04	0,69	—	0,74	0,70	0,65	0,63	0,57	0,67	0,69	0,64	0,64	0,64
05	0,65	0,84	—	0,97	0,83	0,85	0,54	0,51	0,59	0,54	0,54	0,54
06	0,65	0,84	0,94	—	0,80	0,67	0,56	0,53	0,61	0,56	0,56	0,50
07	—	—	—	—	—	0,73	0,54	0,64	0,67	0,69	0,62	0,62
08	0,52	0,57	0,73	0,73	—	—	0,76	0,75	0,64	0,67	0,60	0,53
09	0,59	0,59	0,77	0,72	—	0,67	—	0,81	0,71	0,73	0,67	0,60
10	0,77	0,64	0,72	0,72	—	0,61	0,77	—	0,90	0,93	0,86	0,79
11	0,77	0,71	0,67	0,67	—	0,53	0,67	0,91	—	0,96	0,96	0,89
12	0,79	0,56	0,53	0,53	—	0,52	0,54	0,80	0,82	—	0,92	0,85
01	0,84	0,64	0,67	0,67	—	0,60	0,67	0,91	0,93	0,89	—	0,92
02	0,82	0,77	0,78	0,78	—	0,54	0,67	0,89	0,91	0,80	0,91	—

Como fase previa para efectuar dicha clasificación, fueron calculadas dos matrices de similaridad cualitativa intermensual (tabla 3) empleando el índice de Czechanovsky como medida de similitud. Siguiendo un procedimiento aglomerativo, politético y jerárquico (WILLIAMS, 1971) y tomando dichas matrices como elemento de partida, fueron contruidos dos dendrogramas (fig. 2) que revelan la existencia de una estructura interna coherente a nivel anual en cuanto a la composición mensual de las comunidades. La clasificación fue efectuada empleando una versión FORTRAN modificada del programa ALC de ORLOCI (1975).

A pesar de haber empleado en la construcción de los dendrogramas un método simple y una medida de similaridad poco sensible, el grado de distorsión de aquellos con respecto a las matrices originales es relativamente bajo, ya que los coeficientes de correlación entre los elementos de éstas y los integrantes de las matrices de valores cofenéticos (SOKAL & ROHLF, 1962) son aceptablemente altos (0,830 y 0,737 para A y B, respectivamente). Es también destacable la gran similitud entre las clasificaciones de A y B; el coeficiente de correlación entre los valores cofenéticos de ambos dendrogramas (SOKAL & ROHLF, 1962; ROHLF, 1974) es altamente significativo ($r = 0,556$, $p < 0,001$, $n = 55$), demostrando objetivamente la estrecha coincidencia existente entre las clasificaciones derivadas para las dos parcelas de estudio.

Tres bloques de meses aparecen netamente diferenciados en la clasificación efectuada (fig. 2) y la consistencia de los resultados se ve corroborada por el carácter secuencial, ordenado y jerárquico que sigue la disposición de los meses dentro de cada uno de los grupos anteriores. Este hecho es particularmente destacable en la parcela A. En conjunto, e ignorando las pequeñas diferencias existentes entre las dos parcelas, las tres fases temporales del ciclo anual que surgen de los dendrogramas están constituidas como sigue: 1) la mayoría del período primaveral y el comienzo del verano (abril-julio), 2) otoño, invierno y principio de la primavera (época de lluvias aproximadamente) y 3) una fase de aparente transición formada por los meses de agosto y septiembre que se segrega con claridad de los dos períodos anteriores. Esta división concuerda bien con los resultados expuestos anteriormente sobre la intensidad de reemplazamiento específico entre meses sucesivos (fig. 1).

Durante los meses de agosto y septiembre se produce una brusca discontinuidad cualitativa, ampliamente reflejada en las figuras 1 y 2. Esta discontinuidad es importante bajo dos puntos de vista. Por un lado, sirve para dividir el ciclo anual en dos períodos bien distintos. Por otro lado, en ella se producen importantes cambios cualitativos a elevada velocidad (fig. 1) y ello ha de suponer importantes tensiones para el cúmulo de especies constantes.

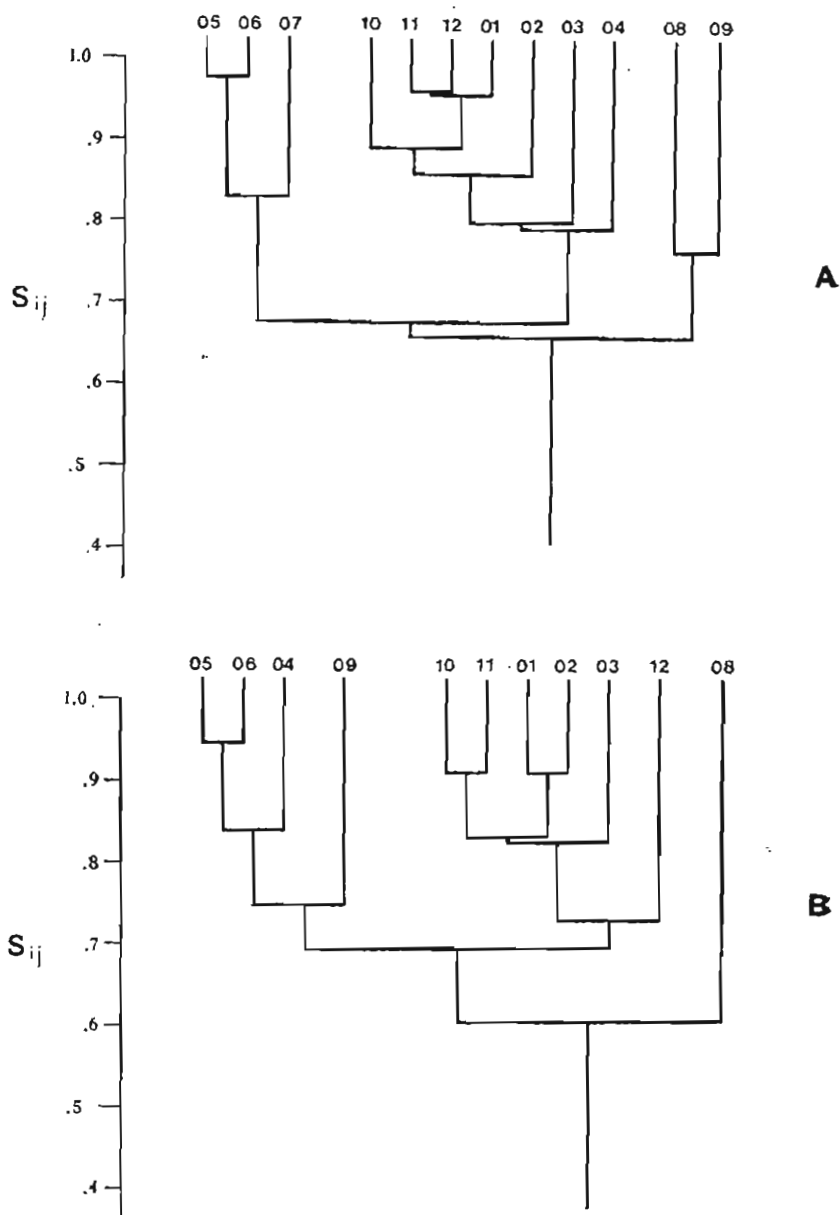


Fig. 2.—Clasificación de los distintos períodos mensuales en función de la composición puramente cualitativa de las comunidades de Passeriformes durante los mismos. Los dendrogramas fueron contruidos a partir de las matrices de similitud intermensual (tabla 3).

Si a esto sumamos la coincidencia de dicha fase de transición con el período de mayor dureza climática por sus elevadas temperaturas y extremada sequía, podremos apreciar la importancia potencial que dicho período estival puede tener en la conformación de las comunidades de Passeriformes estudiadas.

ESTUDIO CUANTITATIVO

1. Aspectos globales de la evolución anual de la comunidad en términos de abundancia

La densidad total de la comunidad de Passeriformes en cada mes, expresada en número de individuos/superficie y obtenida sumando simplemente las densidades de las especies individuales (tablas 1 y 2), constituye un parámetro importante que nos habla del grado de ocupación física del hábitat por individuos. La densidad puede también expresarse en términos de biomasa (gramos/superficie) y de este modo se obtiene una visión con mayor significado ecológico.

La evolución relativa de la densidad es similar en A y B ($r_s = 0,528$, $p \simeq 0,05$, $n = 11$; $r_s = 0,636$, $p < 0,05$, $n = 11$, para número de individuos y biomasa respectivamente), aunque ambas difieren en cuanto a los valores absolutos mensuales. La densidad media anual es superior en A. Dentro de cada parcela, la evolución de las densidades expresadas en número de individuos y en biomasa es significativamente similar ($r_s = 0,923$, $p < 0,001$, $n = 13$; $r_s = 0,591$, $p < 0,05$, $n = 11$, en A y B respectivamente).

Los valores de densidad más elevados se alcanzan durante los meses primaverales, observándose un máximo absoluto en abril. Durante los meses siguientes, la abundancia decrece regularmente hasta llegar en agosto a los valores más bajos de todo el ciclo anual en cuanto a número de individuos por superficie. Esta última magnitud experimenta en septiembre un pequeño aumento para mantenerse más o menos estable hasta el final del invierno. Expresada en peso, la densidad permanece casi invariable desde agosto hasta febrero, exceptuando algunas pequeñas irregularidades en el curso de su evolución. Existen por tanto a lo largo del ciclo anual de las comunidades dos fases consecutivas bien definidas en lo que a densidad total se refiere: un breve período primaveral de alta densidad que abarca un tercio del ciclo anual, y una dilatada fase de baja densidad que comprende los dos tercios restantes. La separación entre ambas parece estar constituida por el mes de agosto, punto de discontinuidad donde tiene lugar la transición entre dichas fases.

1.1. Estudio comparativo de las densidades durante la época primaveral

La comparación de las densidades obtenidas en nuestras parcelas con los resultados de otros autores en distintos habitats europeos es difícil de realizar para la totalidad del ciclo anual, ya que son muy escasos los trabajos que analizan la evolución anual de la abundancia. La mayoría de los estudios se centran en la época de nidificación, por lo que sólo ha sido posible establecer comparaciones referidas a dicho período. En la figura 3 se resumen las densidades totales de Passeriformes durante el período de nidificación en 43 comunidades europeas, clasificadas según cuatro grandes categorías de habitat. Dichas comunidades han sido tomadas únicamente a título de ejemplo y constituyen sólo una reducida muestra de la extensa información disponible.

La densidad total de Passeriformes en las parcelas A y B durante el período de nidificación se sitúa sólo escasamente por encima de los bajos valores del

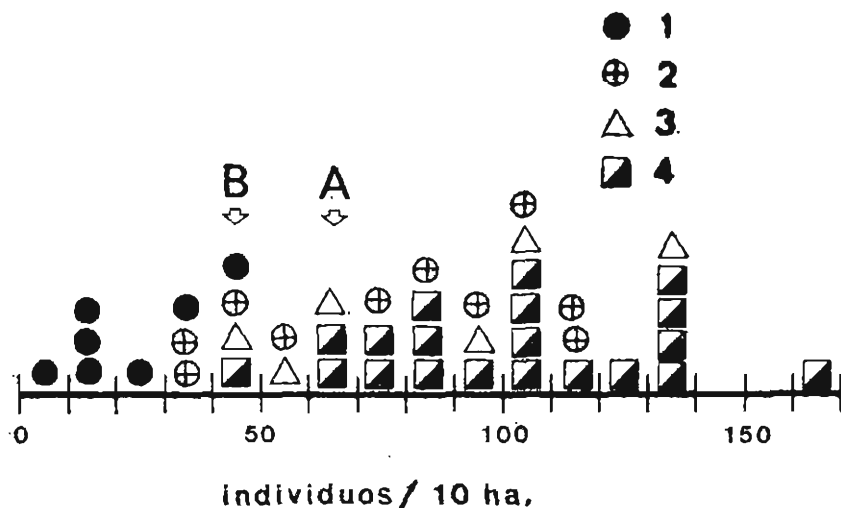


Fig. 3.—Densidad total de Passeriformes durante la época de nidificación en distintos tipos de habitats de la Europa templada y mediterránea. Cada símbolo representa a una comunidad y las flechas indican la posición que ocupan nuestras parcelas de estudio dentro del conjunto; las densidades consideradas en A y B son el promedio para el período abril-junio: 1: garrigas y matorral bajo en zonas meridionales de España y Francia (GARCÍA & PURROY 1973, varios autores en BLONDEL *et al.* 1973). 2: bosques de coníferas de montaña en Pirineos y norte de Francia (LE LOUARN 1974, PURROY 1974). 3: bosques de coníferas en llanuras de Francia e Inglaterra (WILLIAMSON & WILLIAMSON 1973, CONSTANT *et al.* 1973, BLONDEL *et al.* 1973, LE LOUARN 1974). 4: robledales en Francia e Inglaterra (BLONDEL *et al.* 1973, FROCHOT 1971, WILLIAMSON 1974, LE LOUARN 1974).

matorral y las garrigas, en la porción inferior del espectro de los bosques de coníferas y muy por debajo de las diversas modalidades de robledal.

Teniendo en cuenta las relaciones existentes entre diversidad, abundancia y complejidad estructural del habitat, era de esperar esta posición intermedia. La relación directa existente entre complejidad vertical del habitat y diversidad de las aves que nidifican en él es un hecho bien conocido y reiteradamente comprobado (MACARTHUR & MACARTHUR, 1961; RECHER, 1969; KARR & ROTH, 1971; BLONDEL *et al.*, 1973). La diversidad parece estar ligada a su vez con la abundancia total (JONES, 1972; BLONDEL *et al.*, 1973), por lo que cabe predecir una vinculación directa entre densidad y complejidad estructural del habitat en su dimensión vertical. De acuerdo con esto, era previsible también una mayor densidad en la parcela A, dotada de mayor diversidad estructural en la vegetación, hecho que se cumple efectivamente en la realidad (fig. 3).

1.2. *Estudio comparativo del perfil anual de la densidad*

Hasta ahora hemos comparado únicamente las densidades totales obtenidas en nuestros encinares durante la época primaveral con las correspondientes de otros habitats europeos. Sin embargo, un aspecto de considerable importancia es estudiar comparativamente el perfil de la evolución de la densidad a lo largo del ciclo completo. Ya señalábamos arriba la escasez de información adecuada referente a otros habitats y por idéntico motivo sólo hemos podido incluir en el análisis los resultados de tres estudios europeos (HOGSTAD, 1967; FROCHOT, 1971; EYBERT, 1973) y uno realizado en Senegal por MOREL & MOREL (1974). Los datos europeos se refieren al sur de Noruega, Bretaña y Borgoña, cubriendo con los nuestros un amplio gradiente latitudinal.

Con objeto de comparar únicamente los perfiles temporales de la densidad con independencia de los valores absolutos de ésta, todos los datos fueron standarizados previamente, asignando en cada muestra el valor 100 al mes con mayor densidad de todo el ciclo anual y otorgando a continuación los valores correspondientes a los restantes meses de forma proporcional. De este modo se consigue comparar las formas de las curvas de evolución temporal, con independencia de cualquier otra variable, a la vez que pueden tratarse densidades no absolutas expresadas en distintos tipos de unidades. En los casos en que dispusimos de datos referidos a varias parcelas próximas (HOGSTAD, 1967; FROCHOT, 1971; EYBERT, 1973) y para nuestros resultados de las parcelas A y B, se obtuvo el promedio de ellas. Los resultados se presentan gráficamente en la figura 4.

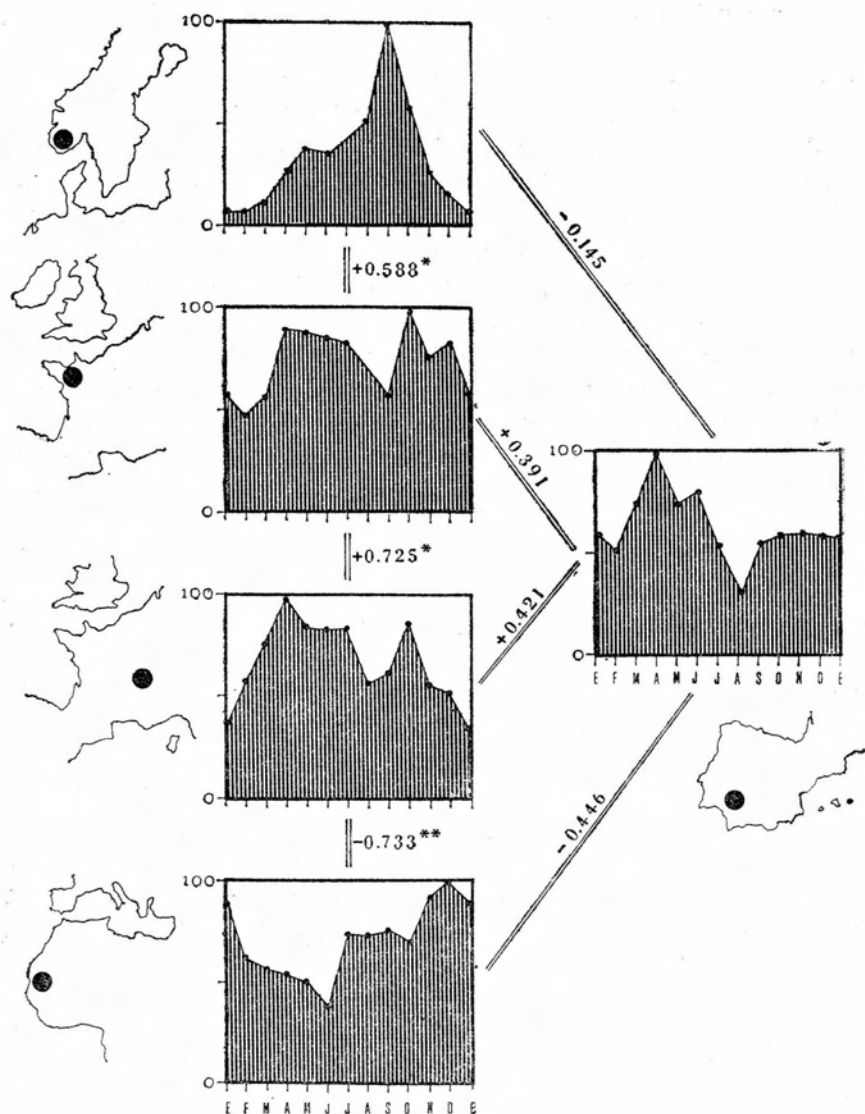


Fig. 4.—Evolución anual de la densidad total de Passeriformes (individuos/superficie) en distintas regiones europeas y Senegal. Las densidades se expresan en su valor relativo con respecto al mes de densidad más elevada (100). Las cifras entre pares de gráficas representan los coeficientes de correlación de Spearman (r_s) para los respectivos valores mensuales de densidad y constituyen una medida del grado de similitud entre los perfiles anuales de abundancia. Noruega: promedio de dos parcelas de abetal, HOGSTAD (1967); Bretaña, promedio de tres áreas de pinar, EYBERT (1973); Borgoña, promedio de dos parcelas de robledal, FROCHOT (1971); Senegal, sabana, MOREL & MOREL (1974); sur de España, presente estudio, promedio de parcelas A y B. *, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$.

Considerando por ahora únicamente las zonas europeas; es de destacar que la forma de las gráficas varía regularmente con arreglo a la situación geográfica y de acuerdo con una componente latitudinal. Desde Noruega hasta nuestra área de estudio, el perfil anual de la densidad experimenta importantes cambios, que se centran sobre todo en la progresiva disminución que sufre la importancia del máximo otoñal, acompañada de un fuerte incremento en la significación del máximo primaveral.

Los coeficientes de correlación demuestran que la similaridad de nuestros encinares con las restantes zonas europeas aumenta regularmente de norte a sur. No obstante, ninguna de estas correlaciones alcanza la significación estadística, al contrario de las efectuadas entre los pares contiguos de las restantes zonas europeas, las cuales sí resultan significativas (fig. 4).

Pasemos ahora a considerar las relaciones con la sabana senegalesa. Dicha zona guarda ciertas semejanzas con nuestros encinares. En ambas áreas existe a lo largo del año una estación lluviosa bien definida, que en Senegal tiene lugar principalmente de julio a noviembre (BILLE *et al.*, 1972) y en nuestra región se produce normalmente de octubre a mayo. La concentración de precipitación origina en ambas regiones una estación seca. Aunque la forma de las gráficas correspondientes a ambas áreas (fig. 4) parece a primera vista poco similar, la correlación entre ellas está próxima a la significación y es de signo negativo, sugiriendo esto último un posible desfase entre ambas figuras. Esta posibilidad ha sido explorada mediante el cálculo sucesivo de coeficientes de correlación entre ambas zonas con desfases crecientes, elaborando un espectro de correlación en el cual se representan los valores de r , en función del desfase entre curvas con el cual fueron calculados (fig. 5 A).

El espectro de correlación demuestra que efectivamente existe un desfase entre ambas zonas en la evolución de la densidad, eliminado el cual la correlación entre ambas se torna positiva y alcanza la significación. El desfase que proporciona un r , máximo es el correspondiente a cuatro meses de adelanto en Senegal respecto a nuestra área de estudio. Representando juntas las gráficas de las dos áreas con un desfase mutuo de cuatro meses, la coincidencia entre ambas es casi perfecta (fig. 5 B). Sin embargo, lo más llamativo es la estrecha coincidencia de las estaciones de lluvia en las dos regiones cuando dichos periodos se representan en el mismo sistema anterior. Ello sugiere que es precisamente el desfase entre las épocas lluviosas el responsable del desfase entre los perfiles de abundancia. Como consecuencia inmediata podríamos indicar que en ambas regiones la estación de lluvias parece ser el principal elemento sincronizador del ciclo anual de la abundancia. Igualmente, los anteriores resultados sugieren una convergen-

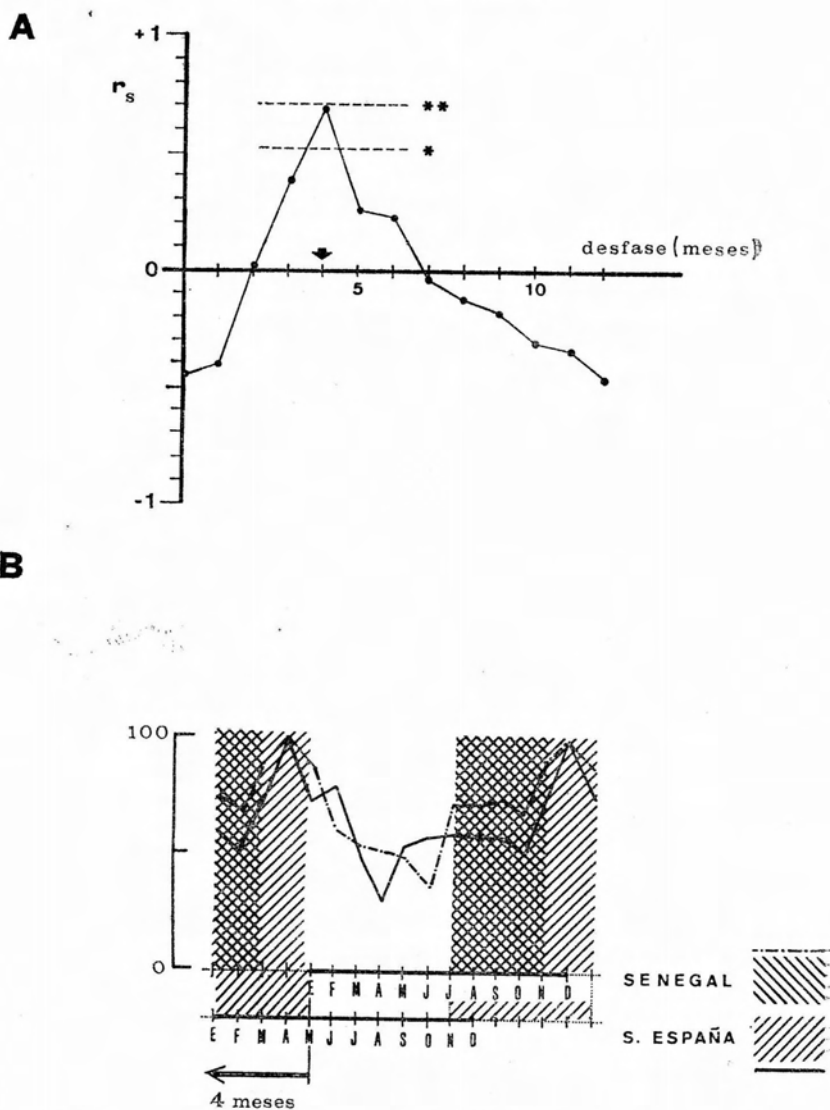


Fig. 5.—Comparación de los perfiles de densidad total en Senegal (MOREL & MOREL, 1974) y nuestra área de estudio. A: espectro de correlación obtenido calculando sucesivos valores de r_s empleando desfases crecientes entre las dos zonas. La flecha señala el desfase que proporciona un valor máximo de r_s . Las líneas de trazos marcan los niveles de significación estadística para $n = 12$ (*, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$). B: representación conjunta de los perfiles de abundancia en Senegal y nuestra área de estudio. Los ejes horizontales (tiempo en meses) y las gráficas mismas han sido desfasados en cuatro meses. Se han rayado los periodos de lluvia en ambas zonas.

cia entre dos comunidades lejanamente relacionadas pero sometidas a similares condiciones ambientales (HERRERA, en prensa b).

Los resultados del presente apartado tienden a mostrar que el perfil anual de la densidad total constituye un elemento característico de las comunidades de Passeriformes y su análisis comparativo es un medio eficaz de extraer importante información acerca de los factores que conforman la evolución temporal de la comunidad.

2. *Contribución de distintas categorías de Passeriformes a la abundancia total*

En el anterior apartado hemos estudiado los aspectos globales de la evolución temporal de la densidad total, sin entrar a considerar la identidad de los individuos integrantes de la comunidad ni su posición ecológica. A continuación analizaremos la contribución a la densidad total por parte de las distintas categorías de Passeriformes consideradas y los cambios estacionales experimentados por la misma. Hemos elegido dos tipos de categorías, relacionadas respectivamente con el status migratorio de las especies y con su posición trófica.

En cuanto al status migratorio, las especies se clasificaron en «constantes» (nueve o más meses de permanencia en el área de estudio) y «temporales» (las restantes), de acuerdo con los datos reflejados en las tablas 1 y 2. Las categorías tróficas que hemos empleado, bastante generales, se basan en las usadas por LEIN (1972, p. 137) y son las siguientes:

1. Consumidores de invertebrados.
 - 1a. En el suelo o sus inmediaciones.
 - 1b. En troncos, ramas y hojas.
 - 1c. En el aire libre.
2. Consumidores de frutos.
3. Consumidores de semillas.

Estas categorías son suficientes para incluir a la totalidad de las especies de Passeriformes registradas en A y B. La categoría de los frugívoros se limita a las diversas especies que durante otoño e invierno consumen las bellotas de las encinas, ya que dentro de los límites de las parcelas no existen otras plantas cuyos frutos sean consumidos por los Passeriformes. La asignación de las distintas especies a las categorías tróficas anteriores se basó exclusivamente en la información reunida por mí durante el período de estudio en las parcelas A y B y en los datos de alimentación obtenidos en:

otras zonas de Andalucía occidental. Los efectivos de las especies con régimen alimenticio mixto fueron asignados proporcionalmente a las categorías correspondientes. Las especies con régimen alimenticio estacionalmente cambiante fueron incluidas en distintas categorías según la época del año.

2.1. Especies constantes y temporales, importancia numérica relativa

En la figura 6 se presentan gráficamente los datos referentes a la contribución numérica de las especies constantes y temporales en las dos comunidades estudiadas (promedio) y su evolución temporal.

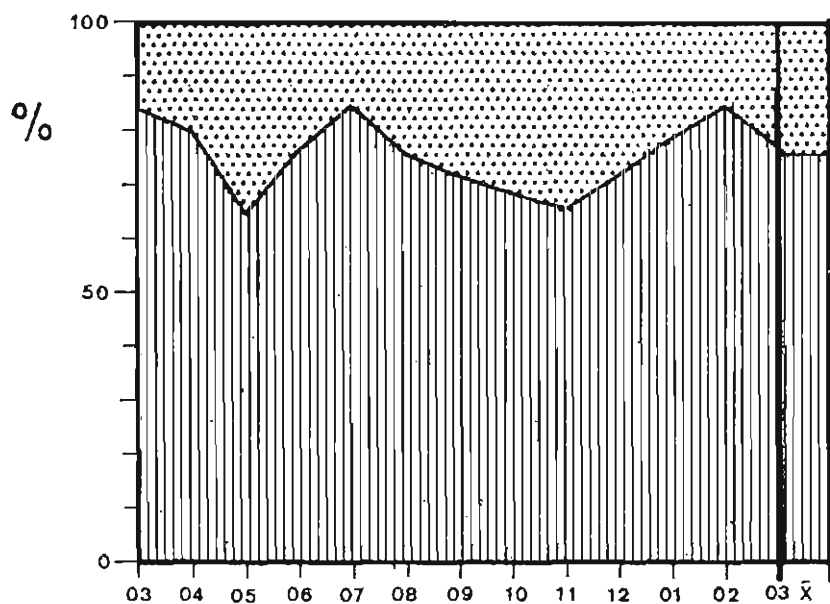


Fig. 6.—Cambios estacionales en la importancia relativa (respecto a número de individuos) de las especies constantes (rayado) y temporales (punteado) en las comunidades estudiadas. La figura representa el promedio para las parcelas A y B.

La situación media anual se presenta en la columna del extremo derecho.

En promedio, la densidad de especies constantes es tres veces superior a la de las especies temporales, estando constituida la comunidad durante todo el ciclo anual por una amplia mayoría de individuos pertenecientes a especies de régimen constante. El hecho de que a lo largo del año se produzcan apreciables cambios de densidad entre las especies constantes demues-

tra la existencia de migraciones, siquiera sean locales, en las que participan estas especies (HERRERA, 1977).

La importancia relativa de las especies temporales muestra dos máximos estacionales bien marcados a lo largo del año, uno correspondiente a los meses primaverales y otro durante otoño y comienzos del invierno. A la aparición del máximo primaveral contribuyen conjuntamente los migrantes en paso (p. ej. *Sylvia borin*, *S. atricapilla*) y las especies nidificantes que únicamente utilizan el habitat durante esa época (*Serinus serinus*, *Carduelis carduelis*, *Muscicapa striata*, etc.), sean o no migradores. Durante el máximo de otoño-invierno destaca sobre todo la importante significación de tres especies invernantes, *Phylloscopus collybita*, *Erithacus rubecula* y *Regulus ignicapillus*, cuya presencia continuada caracteriza los meses de otoño e invierno del encinar (tablas 1 y 2).

En las comunidades estudiadas y en otras de Sierra Morena occidental (HERRERA & SORIGUER, 1977), las especies de presencia constante constituyen el núcleo numéricamente dominante a lo largo de todo el ciclo anual. Este hecho contrasta vivamente con los datos referidos a otras zonas europeas, en las que se produce durante el ciclo anual de la comunidad una fase bien marcada en la cual su composición se halla numéricamente dominada por las especies de presencia temporal. La significación de estas diferencias y sus posibles causas las hemos discutido en otras publicaciones (HERRERA, 1978a, c).

2.2. Composición trófica de la comunidad y su evolución temporal

La contribución relativa de cada grupo trófico a la densidad total (número de individuos) y su evolución anual se presentan en la figura 7. A lo largo de todo el ciclo anual resulta bien patente la importancia numérica dominante que ejercen los insectívoros, los cuales constituyen en promedio alrededor del 75 por 100 de la densidad total. Dentro de este grupo destaca la importancia de las especies que toman su alimento de la vegetación, siendo el grupo de mayor significación dentro de la comunidad. Los insectívoros que capturan sus presas en el suelo le siguen en importancia. El grupo de insectívoros aéreos presenta escasa significación global en el conjunto del ciclo anual. Los consumidores de materia vegetal (frutos y semillas) significan en promedio el 25 por 100 de la comunidad, predominando dentro de ellos a nivel anual el grupo de los granívoros. Nuestras comunidades están por tanto integradas principalmente por una amplia mayoría de consumidores secundarios.

La contribución relativa de los insectívoros es máxima durante los meses estivales, alcanzándose durante septiembre una dominancia casi exclusiva de este grupo. Dentro de ellos, el grupo de los insectívoros aéreos nunca llega a tener una importancia destacada, siendo sin embargo una importante peculiaridad el estar restringido al período mayo-septiembre. Los insectí-

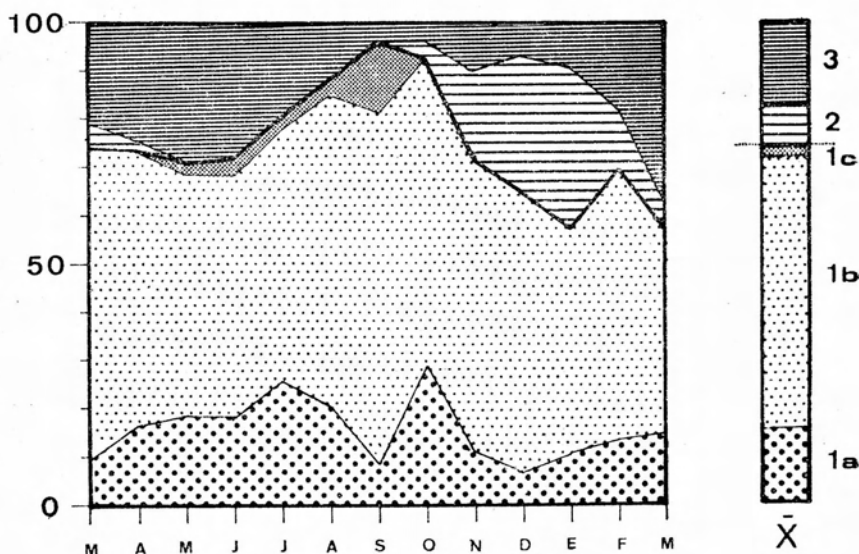


Fig. 7.—Evolución anual experimentada por la composición trófica de las comunidades estudiadas (promedio de A y B). La contribución de cada grupo trófico se expresa como porcentaje respecto a la densidad total (número de individuos). Los grupos 1-3 se encuentran descritos en el texto. La columna de la derecha refleja la situación media anual.

voros del suelo mantienen su importancia a lo largo de todo el año, aunque puede apreciarse una ligera disminución después del final de la primavera; el apreciable paso otoñal de Petirrojos (*E. rubecula*) durante octubre es responsable del máximo que este grupo experimenta en esas fechas, dado el comportamiento alimenticio predominante de dicha especie (HERRERA, en prensa c).

Los granívoros alcanzan su máxima importancia relativa en la primavera, quedando escasamente representados en la comunidad durante el resto del ciclo anual.

El grupo de consumidores de frutos aparece a lo largo del otoño e invierno, llegando a mostrar una apreciable importancia dentro del conjunto. Este

período coincide con la maduración y caída de la bellota, único fruto disponible para este grupo trófico en el habitat estudiado. Las especies que participan del consumo de bellota son numerosas y pertenecen de modo habitual a varios otros grupos tróficos (insectívoros de suelo y vegetación, granívoros). Aunque con variable intensidad, todas ellas aprovechan el recurso alimenticio temporal que la bellota proporciona, aun cuando su dieta consista durante el resto del año, e incluso simultáneamente, de otros elementos. Este es el caso por ejemplo de *Sitta europaea*, *T. merula*, *F. coelebs* y las tres especies de *Parus*.

DIVERSIDAD ESPECÍFICA Y ABUNDANCIA RELATIVA DE LAS ESPECIES

Vamos a considerar ahora algunos aspectos sintéticos de las comunidades relacionados con elementos cualitativos (número de especies) y cuantitativos (abundancias relativas) de las mismas. El interés de medidas como la diversidad específica o la equitabilidad reside por una parte en su capacidad descriptiva y por otra en la inmediata relación que a partir de ellas puede establecerse con aspectos estructurales de la comunidad gracias al extendido uso que de ellas se ha hecho en la literatura ecológica de los últimos años. Aunque las medidas de diversidad específica y parámetros asociados ha suscitado numerosas controversias por parte de distintos autores (HURLBERT, 1971; PEET, 1975, entre otros) y la verdadera implicación de tales conceptos en relación con la teoría ecológica está lejos de ser clara en la actualidad (cf. MAY, 1975), su capacidad descriptiva y sus relaciones con aspectos estructurales de las comunidades son aceptadas generalmente (MACARTHUR, 1972; PIELOU, 1975).

El número de especies que integran cualquier comunidad y el grado de desigualdad en sus respectivas abundancias son las dos componentes que, combinadas, dan lugar al concepto de diversidad. Una comunidad es tanto más diversa cuanto más especies contiene y la abundancia de éstas es más equitativa. Esta doble información se ve englobada en la conocida expresión de Shannon (p. ej. LLOYD & GHELARDI, 1964),

$$H = - \sum_i p_i \lg p_i$$

que ha sido la empleada para los cálculos de diversidad específica en el presente apartado. Sus ventajas e inconvenientes, así como los casos en que su aplicación es aconsejable, han sido ampliamente tratados por PIELOU

(1966a, b; pero ver MAY, 1975). Fue calculado también un índice inverso de diversidad o «índice de dominancia» (ID) empleando la expresión de MCNAUGHTON & WOLF (1970),

$$ID = \frac{D_1 + D_2}{D_t} \times 100$$

en la que D_t = densidad de todas las especies combinadas y D_1 , D_2 = densidades de las dos especies más abundantes.

1. Cambios estacionales en diversidad

Para cada parcela fueron obtenidos los valores mensuales de H e ID empleando los datos de densidad contenidos en las tablas 1 y 2. Los resultados se muestran en la figura 8.

La diversidad específica de las comunidades de Passeriformes experimenta una marcada fluctuación a lo largo del año, con un máximo situado, aproximadamente, durante los meses estivales y un mínimo al comienzo del invierno. La variación es bastante regular y se desarrolla paralelamente en las dos parcelas estudiadas ($r_s = 0,668$, $p < 0,05$, $n = 11$).

En cuanto a la evolución de la dominancia (ID), sigue como cabría esperar un curso opuesto a la diversidad, con la cual se halla correlacionada negativamente ($r_s = -0,982$, $p < 0,001$, $n = 13$; $r_s = -0,891$, $p < 0,001$, $n = 11$, en A y B respectivamente). De ello resulta una apreciable simetría entre las gráficas de H e ID (fig. 8), correspondiendo los máximos de diversidad a mínimos de dominancia y viceversa. Los valores absolutos de ID nos muestran que, excepto durante el período junio-septiembre, las comunidades se hallan sometidas a una fuerte dominancia por parte de las especies más abundantes, existiendo un notable desequilibrio entre los efectivos numéricos de las distintas especies. El valor medio anual de ID (52,2 y 51,2 en A y B) indica que la situación media es tal que las dos especies más abundantes representan alrededor de la mitad de los individuos presentes de todas las especies combinadas. Las especies responsables de este desequilibrio son *P. caeruleus* y *F. coelebs*, la última únicamente durante la época primaveral.

La forma de las curvas resultantes de representar en una escala logarítmica la abundancia relativa de las especies integrantes de una comunidad, ordenadas de la más abundante hasta la más escasa («curvas de importancia»), se ha utilizado habitualmente para estudiar el tipo de distribución matemática seguido por las abundancias relativas de las especies y las líneas

generales del reparto de recursos en el seno de esa comunidad. WHITTAKER (1970, 1972) discute ampliamente el significado de los diversos perfiles que tales curvas pueden adoptar y MAY (1975), en su exhaustivo estudio teórico sobre los patrones de abundancia y diversidad, no parece oponer ninguna crítica al significado otorgado a dichos perfiles.

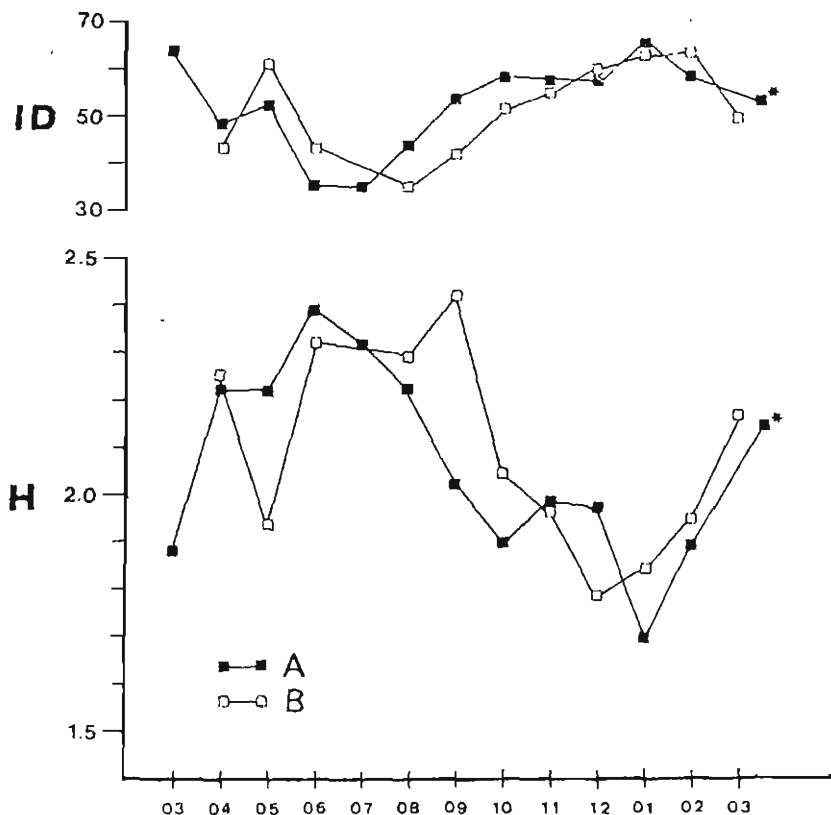


Fig. 8.—Evolución anual de la diversidad específica (H) y la dominancia (ID) en las comunidades de Passeriformes de las parcelas A y B. Los puntos señalados con un asterisco (parcela A) representan valores medios de marzo y abril de 1976.

En la figura 9 representamos las doce curvas de importancia mensuales para la parcela A. Por su gran similitud hemos omitido las de la parcela B. En conjunto y aunque hay algunos cambios mensuales, puede apreciarse que predominan las curvas de elevada pendiente, casi rectilíneas, reveladoras de la gran dominancia que ya hemos señalado anteriormente. Tanto las especies más abundantes de la comunidad como las más raras lo son en exceso.

Es evidente que las curvas no obedecen a una distribución de MacArthur o «broken-stick» (MACARTHUR, 1957), la cual originaría perfiles mucho menos verticales, reflejo de un menor desequilibrio entre las especies más raras y las más abundantes (ver curvas en WHITTAKER (1970) y MAY (1975)). Nuestras curvas se hallan más bien en una posición intermedia entre las correspondientes a una distribución lognormal y una serie geométrica, estando más cerca de una u otra según los meses, pero conservando siempre ciertas componentes de ambas.

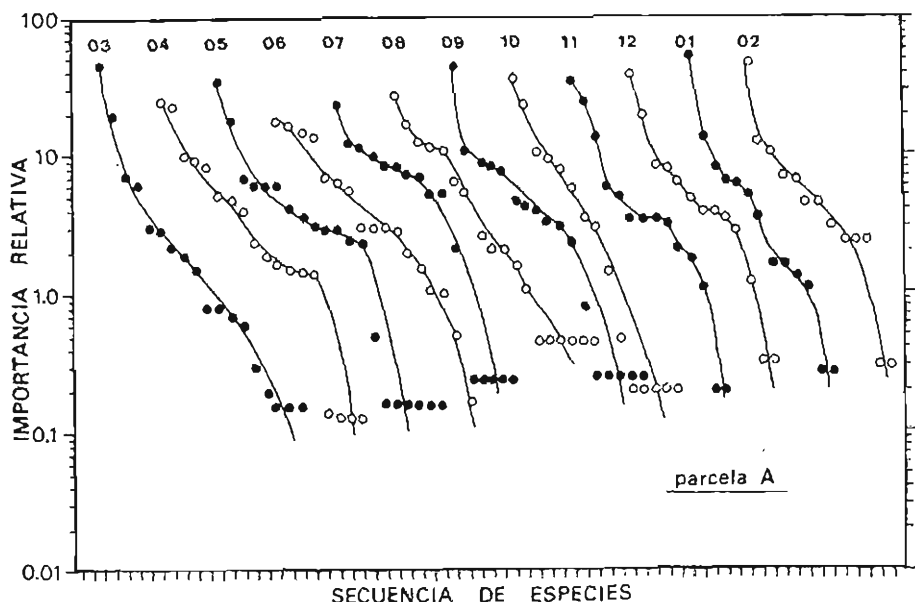


Fig. 9.—Curvas mensuales de importancia relativa (en porcentaje) para la comunidad de Passeriformes de la parcela A. En cada curva el punto más alto representa la especie más abundante y el más bajo la más escasa.

La proximidad de nuestras curvas de importancia a una serie geométrica revela una situación relativamente simple en la cual la abundancia relativa de las especies está controlada por un único factor (WHITTAKER, 1970; MAY, 1975). No obstante, su tendencia hacia la distribución lognormal indica una cierta heterogeneidad en el conjunto de las especies tratadas. Situaciones muy similares a la nuestra han sido descritas por HOGSTAD (1975) para un grupo de comunidades nidificantes escandinavas en bosques caducifolios boreales, sometidas a una fuerte dominancia y en las cuales la tendencia general es hacia curvas muy rectilíneas características de series geométricas. Dicho autor explica

este hecho por lo riguroso y adverso del medio y su pobreza en especies. En nuestro caso, lo simple del habitat puede ser una causa de la tendencia a la serie geométrica.

En todas las ocasiones que se ha hecho uso de los perfiles de abundancia relativa como modo de investigar características estructurales de comunidades, se ha hecho aplicando el método a situaciones momentáneas o estables y ningún autor se ha planteado el problema de considerar una comunidad en fases sucesivas de su evolución estacional. Si distintos meses ofrecen curvas de importancia con formas diferentes, ¿qué interpretación cabe dar a estos cambios temporales en la distribución de las abundancias específicas relativas? En nuestro caso particular, todas las curvas mensuales obedecen a las mismas características esenciales, a pesar de algunos cambios en el número e importancia relativa de las especies más escasas. La estructura puramente física del habitat ha de imponer unos límites a las posibilidades de utilización del espacio y condicionar de algún modo las abundancias relativas de las distintas especies, en el probable supuesto que cada especie utilice el habitat de un modo característico y posea unas peculiaridades ecológicas propias. De este modo, cabe esperar que una vez fijadas las características estructurales de un habitat y suponiendo que éstas no varían sustancialmente a lo largo del año, se halla también efectivamente limitada la gama de posibles curvas de importancia que distintas comunidades temporales pueden producir explotando ese habitat invariable.

2. Estudio comparativo y relación con otras zonas continentales

Dos aspectos diferentes van a ser tratados en este apartado. Por una parte, estudiaremos la relación que guardan nuestras comunidades de estudio con otras en cuanto a los valores absolutos de diversidad y dominancia durante la época de nidificación. Por otra, analizaremos comparativamente la evolución estacional seguida por dichos parámetros.

Durante la época de nidificación la diversidad específica es una variable que está directamente relacionada con la complejidad estructural del habitat en su dimensión vertical. Aunque recientemente algunos autores han encontrado situaciones en las cuales esta relación parece no cumplirse con exactitud (CAROTHERS *et al.*, 1974; WILLSON, 1974; TOMOFF, 1974), existe abundante evidencia que demuestra su validez en un gran número de habitats de Europa, América y Australia (MACARTHUR & MACARTHUR, 1961; MACARTHUR, 1964; MACARTHUR *et al.*, 1966; RECHER, 1969; KARR & ROTH, 1971; BLONDEL *et al.*, 1973). Por la altura de sus árboles (aprox. 5-10 metros) y el tipo de estra-

tificación (esencialmente biestratificado), el habitat que hemos estudiado se sitúa en una posición intermedia entre los bosques caducifolios pluriestratificados y las zonas de matorral con estrato único. Cabe también esperar por tanto una posición intermedia entre ambos tipos de habitat en cuanto a la diversidad específica de su avifauna durante la época de nidificación.

Recogemos en la tabla 4 los valores medios de diversidad (H), equitabilidad (J) y número de especies (S) registrados durante el período de nidificación en distintas categorías de habitats americanos (TRAMER, 1969). Dichos valores reflejan comunidades completas de aves, no sólo Passeriformes, por lo que no son estrictamente comparables a los nuestros. No obstante, el efecto de dicha diferencia debe ser apreciable sobre todo en los valores de S y J . Con esta salvedad, puede afirmarse que en cuanto al número de especies nidificantes, las parcelas A y B se sitúan al nivel que cabría esperar según la estruc-

TABLA IV

Resumen de los valores medios de la diversidad específica (H), equitabilidad (J) y número de especies (S) de las comunidades de aves nidificantes en nuestras dos parcelas de estudio y en distintos habitats americanos dispuestos en orden de creciente complejidad estructural (Tramer, 1969). Las cifras correspondientes a A y B son los valores medios para 03, 04 y 05. N, tamaño de la muestra para cada tipo de hábitat. (1), terrenos montañosos; (2), llanuras fluviales. Las cifras originales de diversidad de Tramer (op. cit.) han sido transformadas para obtener valores de H en base e comparables a los nuestros.

Habitat	N	\bar{H}	\bar{J}	\bar{S}
Marismas	15	1,24	0,72	6,3
Praderas	38	1,34	0,84	5,7
Matorral	26	2,18	0,85	14,1
Coníferas	51	2,45	0,88	17,4
Caducifolios (1)	62	2,65	0,88	20,9
Mixtos	30	2,72	0,89	21,9
Caducifolios (2)	18	2,82	0,90	24,2
Selva	21	3,63	0,92	55,1
parcela A		2,11	0,73	18,2
parcela B		2,09	0,78	15,5

tura vertical de su vegetación, es decir, entre el matorral y los bosques caducifolios típicos. Sus valores de diversidad y equitabilidad son sin embargo muy

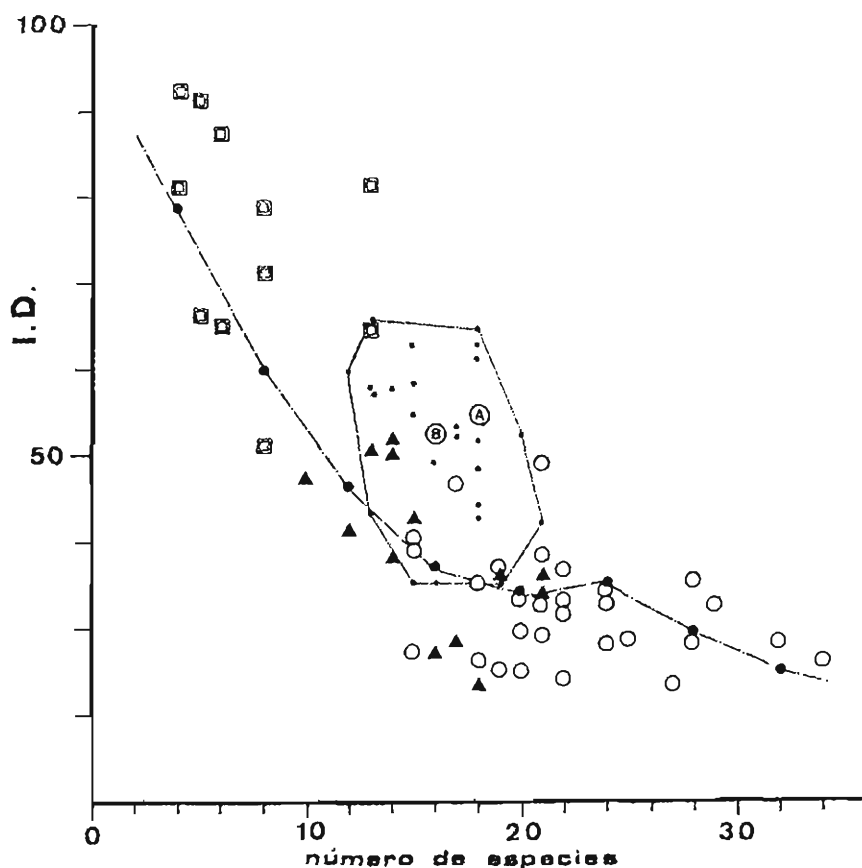


Fig. 10.—Distribución de 53 comunidades europeas de Passeriformes nidificantes en el plano definido por ID (dominancia) y S (número de especies). Los dobles cuadrados representan comunidades de praderas y matorral, los triángulos bosques de coníferas y los círculos vacíos bosques caducifolios y mixtos. Las medias de marzo-mayo en nuestras parcelas de estudio se representan por las letras correspondientes y las situaciones mensuales de las mismas se expresan mediante pequeños círculos negros. La línea cerrada de puntos define el campo de variación anual de las comunidades A y B en el plano ID-S. La línea discontinua de trazo y punto une las medias móviles de ID para distintos intervalos de S (puntos negros gruesos). Las comunidades europeas representadas se distribuyen a lo largo de Suecia, Noruega, Finlandia, Polonia, Suiza, Francia y España (ver referencias en HERRERA, 1978a).

inferiores a los esperados de acuerdo con la ordenación de habitats expuesta (tabla 4). Si nuestra área de estudio posee menos diversidad de la que correspondería para su número de especies, esto es debido a que la equitabilidad contribuye a la diversidad menos de lo esperado. En otras palabras, que la dominancia es excesiva para el número de especies coexistentes.

En la figura 10 representamos los valores de ID y S para 53 comunidades nidificantes de Passeriformes en diversos habitats europeos, clasificados en tres grandes grupos en función de su complejidad (caducifolios o mixtos, coníferas y herbáceos-matorral). La dominancia disminuye claramente al aumentar el número de especies integrantes de la comunidad, y esta disminución no es lineal, de acuerdo con las predicciones teóricas (MAY, 1975, fig. 9, p. 101), alcanzando un nivel mínimo a partir del cual los sucesivos incrementos en el número de especies no afectan prácticamente a la magnitud de ID. La figura 10 muestra también la ordenación sucesiva seguida por los tres grupos de habitats a lo largo de la curva ID (S).

Frente a todo el conjunto de comunidades europeas, cuya relación ID-S obedece a una tendencia de variación única a pesar de lo heterogéneo de su origen geográfico, nuestras comunidades nidificantes en A y B ocupan una posición diferenciada. Para el número de especies integrantes, sus valores de ID son anormalmente elevados en relación con las restantes comunidades representadas en la figura 10.

En las comunidades europeas para las que hemos dispuesto de información apropiada, la dominancia y el número de especies sufren cambios a lo largo del año (fig. 11). Los puntos correspondientes al período invernal siguen cumpliendo la misma relación ID-S que durante la primavera, distribuyéndose sobre la misma región del plano. Se altera sin embargo su posición relativa respecto a la zona de éste que le correspondería de acuerdo con su tipo de habitat, ya que en condiciones invernales los parámetros ID y S de una comunidad dada son inferiores a los obtenidos durante la primavera y se parecen más a los de un habitat más simple en la época de nidificación. La situación invernal de las comunidades forestales se aproxima a la posición primaveral de las comunidades de vegetación monoestratificada. El empobrecimiento invernal de especies parece equiparable al producido por una simplificación estructural del habitat. Esto se imagina fácilmente en el caso de los bosques caducifolios (pérdida invernal de las hojas) y los de coníferas nortños (persistente recubrimiento del suelo y la vegetación por la nieve). Nuestras parcelas A y B presentan escasa variación entre los extremos primaveral e invernal. La mayor oscilación entre las condiciones extremas anuales se produce en las dos comunidades noruegas, disminuyendo en las cuatro francesas y siendo mínima en nuestras dos comunidades de estudio.

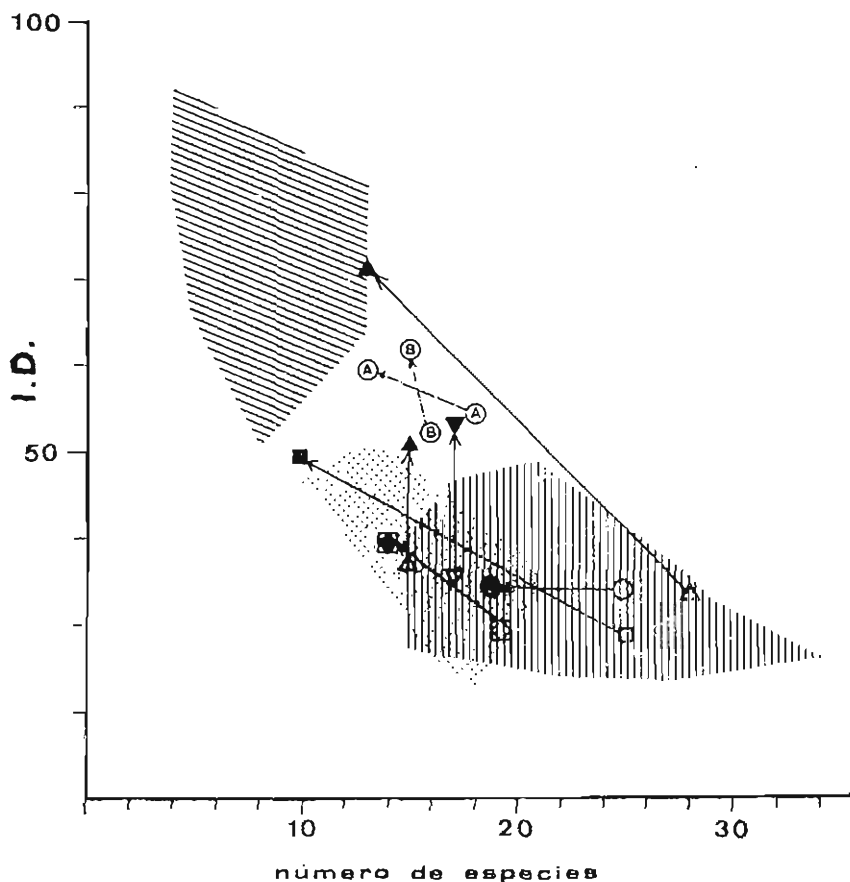


Fig. 11.—Variación anual de la dominancia (ID) y el número de especies coexistentes en seis comunidades europeas de Passeriformes y nuestras parcelas A y B. Los símbolos vacíos (origen de las flechas) representan la situación media durante la época de nidificación; los correspondientes símbolos llenos (extremo de las flechas) expresan la media invernal (diciembre-febrero). Las tres superficies poligonales rayadas o punteadas son el campo de variación de los valores primaverales en cada uno de los tres grupos de hábitats considerados (fig. 10). Las comunidades representadas corresponden a hábitats forestales de Noruega (HOGSTAD 1967) (triángulo y cuadrado más extremos) y Francia (FROCHOT 1971, EYBERT 1973).

DISCUSIÓN

Considerando la comunidad en conjunto, la evolución estacional de su abundancia total y diversidad específica es resultado de la superposición de dos procesos estacionales. El máximo de abundancia total (en número de indivi-

duos y biomasa) tiene lugar de marzo a mayo, época en que la totalidad de las especies se encuentran en plena nidificación y crianza de los pollos. Este período corresponde con la fase de máxima disponibilidad total de artrópodos en el suelo, máxima biomasa herbácea por unidad de superficie, período mayoritario de maduración de semillas y época de grandes disponibilidades de orugas defoliantes en la encina (HERRERA, 1977). Existe por tanto una relación muy estrecha entre las disponibilidades totales de alimento y la abundancia total de sus consumidores.

El máximo anual de diversidad específica (medida con H) no coincide con lo anterior, sino que se produce algo después, de junio a agosto, cuando la abundancia de Passeriformes disminuye ya sensiblemente y alcanza (agosto) su cota mínima anual; este descenso en abundancia es resultado sobre todo del éxodo de numerosos individuos de las especies constantes hacia enclaves húmedos con agua disponible que se produce en los meses cálidos. La gran dominancia que ejercían dos especies (*P. caeruleus*, *F. coelebs*) evitaba en primavera que se alcanzaran niveles elevados de diversidad durante ese período óptimo. Al ir abandonando la comunidad durante el verano muchos individuos de estas dos especies, la dominancia disminuye y la diversidad (H) aumenta.

Si consideramos el número de especies coexistentes en lugar de la medida de información H , el máximo de abundancia coincide efectivamente con un máximo en número de especies, el cual viene a corresponder también a la época en la que todos los sectores del habitat están siendo explotados intensamente (HERRERA, 1978b). El paso de los migrantes durante agosto-septiembre aumenta nuevamente el número de especies tras la disminución drástica que impone el comienzo de la estación seca.

Algunos autores han señalado que en ciertos aspectos, la evolución estacional de los ecosistemas sigue a menudo el mismo curso que la sucesión ecológica: un rápido aumento inicial de la biomasa a comienzos de la época favorable, con unas pocas especies muy dominantes, seguido después de un aumento en diversidad que se produce cuando la biomasa total comienza a declinar (MARGALEF, 1968; RUTLEDGE *et al.*, 1976). Este efecto se observa claramente en nuestra comunidad de Passeriformes, e idéntico desfase entre abundancia y diversidad hemos registrado también en las comunidades de artrópodos terrestres que habitan los mismos encinares (HERRERA, 1977). La causa común a ambas es la rápida progresión del sistema desde situaciones simples e improductivas hasta condiciones ambientales favorables para una organización comunitaria compleja. En el encinar, esta progresión se ve truncada muy bruscamente por la estación seca, un período adverso que desorganiza rápidamente la estructura que había llegado a adquirir el conjunto,

impide la prolongación de la sucesión estacional y hace retornar el sistema a situaciones de escasa abundancia y diversidad. La actuación desorganizadora del periodo adverso estival sobre la comunidad de pájaros parece llevarse a cabo mediante dos vías fundamentales. Por una parte, la práctica anulación del suelo como elemento explotable por las aves, que trae consigo la desaparición de especies que de él dependen. Por otra, la emigración local de muchos individuos pertenecientes a especies constantes de vida arbórea, que tienden a ocupar áreas marginales en las que la disponibilidad de agua para beber y la protección frente a las elevadas temperaturas hagan más favorable su vida (sobre todo *Parus* spp., *Sitta* y *Certhia*).

Respecto a comunidades europeas de Passeriformes situadas en latitudes templadas medias y altas, los pájaros del encinar presentan importantes diferencias en el plano descriptivo. Estas se refieren fundamentalmente a la forma del perfil anual de abundancia total, la importancia relativa de las especies constantes y temporales a lo largo del año y la oscilación anual en términos de dominancia y número de especies. En último término, todas las diferencias existentes pueden atribuirse a importantes divergencias climáticas que crean una discontinuidad radical al pasar de latitudes templadas a mediterráneas.

En latitudes templadas el factor condicionante de la estacionalidad de los ecosistemas es de índole térmica (TAYLOR, 1974), estando dividido el ciclo anual en dos fases, fría y no fría, siendo la fase fría el periodo limitante para la producción. En zonas tropicales (FODGEN, 1972; KARR, 1976a), subtropicales (BOURLIERE & HADLEY, 1970; LAMOTTE, 1975) y mediterráneas (MOONEY *et al.*, 1974) es la lluvia el elemento coordinador del ciclo anual y el responsable de la estacionalidad, existiendo una época lluviosa contrapuesta a un periodo seco. La perfecta coincidencia que se produce entre los perfiles anuales de abundancia de pájaros en una sabana senegalesa y nuestros encinares al superponer en el mismo gráfico la época lluviosa de ambas, sirve para demostrar que a pesar del origen paleártico de las especies individuales que componen nuestras comunidades, la abundancia de pájaros en el encinar fluctúa con un tipo de oscilación que difiere radicalmente de la norma europea y se incluye dentro de una modalidad «sahélica», por así decirlo. Ello reafirma una vez más la importancia sincronizadora del periodo lluvioso.

En latitudes templadas, la época invernal supone para las aves un periodo adverso que condiciona la abundancia de las comunidades durante el mismo (GIBB, 1960; ULFSTRAND & NILSSON, 1976) e incluso parece actuar como regulador de las poblaciones de algunas de ellas (LACK, 1966; FRETWELL, 1972; SLAGSVOLD, 1975). La época primaveral y estival se caracteriza por un aumento muy importante en la productividad y disponibilidad de alimento y las comu-

nidades de aves pasan a contener entonces importantes proporciones de individuos que llegan para nidificar y explotar esa superproducción temporal de recursos. Es razonable suponer que la densidad de las especies residentes a lo largo del año estará determinada por el grado de adversidad de la estación fría: mientras más elevado sea éste, mayor será la proporción de especies temporales en la época favorable. Esto es precisamente lo que se observa a lo largo de gradientes geográficos o ecológicos en Europa y Norteamérica (MACARTHUR, 1959; WILLSON, 1976; HERRERA, 1978a). En nuestro encinar y otras comunidades sin fase anual limitante por temperatura, los individuos pertenecientes a especies residentes predominan en la comunidad y explotan permanentemente el habitat, dejando poco lugar para el acomodo de inmi-grantes estacionales. Esto se cumple en habitats tropicales americanos, africanos y asiáticos (MOREAU, 1966; KARR, 1976b) y en la sabana senegalesa (MOREL & MOREL, 1972).

Esta diferencia entre nuestros encinares y los habitats de la Europa templada parece estribar en el carácter muy distinto que para las aves tiene una estación adversa fría y una estación adversa seca y cálida. Por su misma naturaleza física la primera no permite la persistencia de una suficiente heterogeneidad espacial del habitat como para que existan «manchas» o «refugios» favorables donde sea posible la existencia de las especies y éstas han de optar únicamente por la emigración o el desarrollo de mecanismos fisiológicos especiales (p. ej. HARTORN, 1972). Una época adversa seca y cálida permite por el contrario la existencia de una heterogeneidad en el habitat, con sectores habitables donde las especies residentes pueden refugiarse temporalmente y encontrar alimento. Distintos autores han destacado la importancia de esta heterogeneidad para la supervivencia de las aves en medios desérticos (SERVENTY, 1971) y en la sabana (MOREL & MOREL, 1972, 1974) y las especies constantes de nuestros encinares parecen también servirse de ella en el verano. Este hecho, unido a la aparente debilidad de la estacionalidad en lo que respecta a la disponibilidad alimenticia asociada a la encina (HERRERA, 1977) y a la plasticidad trófica de las especies constantes de vida arbórea, deben ser responsables conjuntamente de que la comunidad de pájaros del encinar se vea constituida durante todo el año por una gran mayoría de individuos pertenecientes a especies constantes, en contraposición con las comunidades europeas de latitudes templadas.

Agradecimientos

El trabajo de campo que forma la base del presente estudio pudo ser realizado gracias a una beca del Consejo Superior de Investigaciones Científicas. El tiempo de ordenador fue proporcionado generosamente por el Centro de Cálculo de la Universidad de Sevilla. El desaparecido e inolvidable Carlos Melgarejo nos permitió trabajar en su propiedad y suplió con su generosidad las deficiencias de unas estructuras científicas poco confortables.

RESUMEN

Las comunidades de Passeriformes que habitan dos encinares del norte de la provincia de Huelva han sido estudiadas durante un ciclo anual completo. El presente artículo analiza los cambios estacionales que tienen lugar en su composición, abundancia y estructura trófica, a la vez que intenta una caracterización frente a otras comunidades europeas situadas en latitudes más septentrionales.

En las comunidades estudiadas tienen lugar continuos cambios que afectan a la identidad de las especies presentes, abundancia global y diversidad específica. Una consecuencia de ello es que la estructura trófica experimenta apreciables cambios estacionales, si bien se mantiene continuamente un fuerte predominio numérico de los insectívoros. Cualitativamente, la comunidad se compone de un reducido grupo de especies de permanencia constante al cual se superpone en todo momento una fracción de especies temporales cuya identidad taxonómica sufre continuos e intensos cambios mensuales. Numéricamente, la comunidad está siempre dominada por individuos de las especies constantes, los cuales constituyen alrededor del 75 por 100 del total.

El ciclo anual es internamente heterogéneo respecto a la intensidad de las transiciones cualitativas y existen tres fases bien definidas en cuanto a la composición de las comunidades; éstas corresponden, aproximadamente, a otoño-invierno, primavera y verano. La máxima inestabilidad tienen lugar durante el verano, mientras que la fase más estable es indudablemente otoño-primavera, correspondiente al período de lluvias y que también muestra apreciable constancia en los valores de densidad total.

En cuanto a las relaciones con otras comunidades, las que hemos estudiado ofrecen interesantes peculiaridades. Con respecto a la densidad total de Passeriformes nidificantes, los encinares estudiados superan a las comunidades de matorral, pero son inferiores a todos los demás tipos de bosques europeos. Esta posición intermedia está probablemente relacionada con las características estructurales también intermedias que ofrece la vegetación. La diversidad específica durante el período primaveral es baja para el número de especies que coexisten, siendo responsable de este efecto la elevada dominancia que ejercen sobre el conjunto unas pocas especies abundantes. La evolución anual de la abundancia total en los encinares de estudio es marcadamente diferente de la observada en otros hábitats europeos, pero guarda estrecha relación con la observada en una sabana senegalesa sometida a un clima estacional con sucesión de estación seca y lluviosa.

SUMMARY

Two passerine bird communities inhabiting evergreen-oak (*Quercus ilex*) woodlands were studied in western Andalusia, southern Spain, during a full year period. In this paper, analyses of seasonal changes in composition, abundance and diversity, and comparisons with other European and non-European bird communities, are carried out.

Almost continuous changes take place in the study communities regarding identity of component species, overall abundance and species diversity. A consequence are the changes in trophic structure shown by the communities, although there is a constant dominance of insectivorous species in terms of number of individuals. Qualitatively, the communities studied are made up of a reduced group of resident species on which is always overimposed a certain number of non-resident species, the identity of which is subject to continuous seasonal changes. Quantitatively, the communities are dominated by individuals of resident species, which constitute about 75 % of total.

The annual cycle is internally heterogeneous with regard to the intensity of month-to-month changes in species composition, and there are three well-defined phases within the annual cycle, namely autumn-winter, spring and summer. The least stability in species composition occurs in summer, while the most stable period is autumn-winter, corresponding to the rainy season.

The study communities display some interesting differences with respect to other, more northern European ones. These are related to the percentage of overall density represented by resident species, yearly evolution of overall density, percent of long-distance migrants during the breeding period, etc. All these aspects are discussed and the ecological bases for these differences postulated. In general, the kind of seasonality (water-dependent) shown by Mediterranean climate areas serves to explain most differences shown by the bird communities studied, as well as their similarities with communities inhabiting a Senegalese savannah. There appears to be some sort of fundamental difference between bird communities inhabiting southern European mediterranean habitats and those occupying the remainder of Europe.

BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSON, S. H. (1972). Seasonal variation in forest birds of Western Oregon. *Northwest Sci.*, 46: 194-206.
- BEST, L. B. (1975). Interpretational errors in the «mapping method» as a census technique. *Auk*, 92: 452-460.
- BILLE, J. C., LEPAGE, M., MOREL, G. & POURON, H. (1972). Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Senegal: présentation de la région. *Terre et Vie*, 26: 332-350.
- BLONDEL, J. (1965). Etude des populations d'oiseaux dans une garrigue méditerranéenne: description du milieu, de la méthode de travail et exposé des premiers résultats obtenus à la période de reproduction. *Terre et Vie*, 19: 311-342.
- (1969). *Synecologie des passereaux résidents et migrateurs dans le midi méditerranéen français*. Cent. Reg. Docum. Pedag., Marseille.
- FERRY, C. & FROCHOT, B. (1973). Avifaune et végétation, essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, 41: 63-84.

- BOURLIERE, F. & HADLEY, M. (1970). The ecology of tropical savannas. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1: 125-152.
- CAMPBELL, B. (1974). *The Crested Tit*. Forestry Comm., Londres.
- CAROTHERS, S. W., JOHNSON, R. R. & AITCHISON, S. W. (1974). Population structure and social organization of southwestern riparian birds. *Amer. Zool.*, 14: 97-108.
- CONSTANT, P., EYBERT, M. C. & MAHEO, R. (1973). Recherches sur les oiseaux nicheurs dans les plantations de résineux de la forêt de Paimpont (Bretagne). *Alauda*, 41: 371-384.
- EMBERGER, L., GAUSSEN, H., KASAS, M. & DEPHILLIPPIS, A. (1963). *Carte bioclimatique de la zone méditerranéenne*. Unesco, Paris.
- EMLEN, J. T. (1971). Population densities of birds derived from transect counts. *Auk*, 88: 323-342.
- (1972). Size and structure of a wintering avian community in southern Texas. *Ecology*, 53: 317-329.
- (1974). An urban bird community in Tucson, Arizona: derivation, structure, regulation. *Condor*, 76: 184-197.
- ENEMAR, A. (1959). On the determination of the size and composition of a passerine bird population during the breeding season. *Var Fagölvärld*, Suppl. 2: 1-114.
- EYBERT, M. C. (1973). Le cycle annuel des oiseaux dans trois stades évolutifs d'une pinède de Bretagne. *Terre et Vie*, 27: 507-522.
- FOGDEN, M. P. L. (1972). The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis*, 114: 307-343.
- FRANZREB, K. E. (1976). Comparison of variable strip transect and spot-map methods for censusing avian populations in a mixed-coniferous forest. *Condor*, 78: 260-262.
- FRETWELL, S. D. (1972a). *Populations in a seasonal environment*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- (1972b). The regulation of bird populations on Konza prairie. The effects of events off the prairie. *Proceed. 3rd Midwest Prairie Conf.*: 1-6.
- FROCHOT, B. (1971). *Ecologie des oiseaux forestiers de Bourgogne et du Jura*. Tesis Doct., Univ. Dijon.
- GARCÍA, L. & PURROY, F. J. (1973). Evaluaciones de comunidades de aves por el método de la parcela. Resultados obtenidos en el matorral mediterráneo de la Punta del Sabinar, Almería. *Bol. Est. Centr. Ecol. Madrid*, 2: 41-49.
- GIBB, J. (1960). Populations of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. *Ibis*, 102: 163-208.
- HAFSTORN, S. (1972). Hypothermia of tits in the arctic winter. *Ornis Scand*, 3: 153-166.
- HERRERA, C. M. (1977). *Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de Passeriformes en el sur de España*. Tesis Doct., Univ. Sevilla.
- (1978a). On the breeding distribution pattern of European migrant birds: MacArthur's theme re-examined. *Auk*, 95: 496-509.
- (1978b). Niche-shift in the genus *Parus* in southern Spain. *Ibis*, 120: 236-240.
- (1978c). Ecological correlates of residence and non-residence in a Mediterranean passerine bird community. *J. Anim. Ecol.*, 47: 871-890.
- (en prensa a). Seasonal patterns in bird community organization. Local and global approaches. *Proceed. XVIIth Int. Orn. Cong.*
- (en prensa b). Convergence between two distantly related bird communities in the annual cycles of abundance. Manuscrito inédito.
- (en prensa c). Ecología alimenticia del Petirrojo (*Erithacus rubecula*) durante su invernada en encinares del sur de España. *Doñana Acta Vertebrata*, 4.

- & SORIGUER, R. (1977). Composición de las comunidades de Passeriformes en dos biotopos de Sierra Morena occidental *Doñana Acta Vert.*, 4: 127-138.
- HOGSTAD, O. (1967). Seasonal fluctuation in bird populations within a forest area near Oslo (southern Norway). *Nytt. Mag. Zool.*, 15: 81-96.
- (1968). The edge effect on species and population density of some passerine bird. *Nytt. Mag. Zool.*, 15: 40-48.
- (1975). Structure of small passerine communities in subalpine birch forests in Fennoscandia. *Fennoscandian tundra ecosystems* (Ed. por F. E. Wielgolaski), págs. 94-104. Springer-Verlag, Berlin.
- HOLMES, R. T. & STURGES, F. W. (1975). Bird community dynamics and energetics in a northern hardwoods ecosystem. *J. Anim. Ecol.*, 44: 175-200.
- HURLBERT, S. H. (1971). The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52: 577-588.
- ICONA (Eds.) (1976). *Estudios ecológicos en Sierra Morena*. Publ. Minist. Agric., Madrid.
- JONES, P. H. (1972). Succession in breeding bird populations of sample Welsh oakwoods. *Brit. Birds*, 65: 291-299.
- (1975). Winter bird populations in a Merioneth oakwood. *Bird Study*, 22: 25-34.
- KARR, J. R. (1978a). Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *Amer. Natur.*, 110: 973-994.
- (1978b). On the relative abundance of migrants from the North temperate zone in tropical habitats. *Wilson Bull.*, 88: 433-458.
- & ROTH, R. R. (1971). Vegetation structure and avian diversity in several New World areas. *Amer. Natur.*, 105: 423-435.
- LACK, D. (1954). *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- (1968). *Population studies of birds*. Oxford Univ. Press, Londres.
- (1971). *Ecological isolation in birds*. Blackwell, Londres.
- LAMOTTE, M. (1975). The structure and function of a tropical savannah ecosystem. *Tropical ecological systems. Trends in terrestrial and aquatic research* (Ed. por F. B. Golley & E. Medina), págs. 179-222. Springer-Verlag, Nueva York.
- LEIN, M. R. (1972). A trophic comparison of avifaunas. *Syst. Zool.*, 21: 135-150.
- LE LOUARN, H. (1974). Comparaison des densités de population des passereaux nicheurs dans divers types de forêts. Mimeografiado, circulación privada.
- LLOYD, M. & GHELARDI, R. J. (1964). A table for calculating the 'equitability' component of species diversity. *J. Anim. Ecol.*, 33: 217-225.
- MACARTHUR, R. H. (1957). On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 43: 293-295.
- (1959). On the breeding distribution pattern of north American migrant birds. *Auk*, 76: 318-325.
- (1964). Environmental factors affecting bird species diversity. *Amer. Natur.*, 98: 337-397.
- (1972). *Geographical ecology*. Harper & Row, Nueva York.
- & MACARTHUR, J. W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42: 591-598.
- RECHER, H. & CODY, M. L. (1966). On the relation between habitat selection and species diversity. *Amer. Natur.*, 100: 319-332.
- MARGALEF, R. (1968). *Perspectives in ecological theory*. Chicago Univ. Press, Chicago.
- (1974). *Ecología*. Omega, Barcelona.
- MAY, R. M. (1975). Patterns of species abundance and diversity. *Ecology and evolution*

- of communities* (Ed. por M. L. Cody & J. M. Diamond), págs. 81-120. Belknap Press, Cambridge.
- MCAUGHTON, S. J. & WOLF, L. L. (1970). Dominance and the niche in ecological systems. *Science*, 167: 131-139.
- MONTERO, J. L. & GONZÁLEZ, J. L. (1974). *Diagramas bioclimáticos*. Icona, Madrid.
- MOONEY, H. A., PARSONS, D. J. & KUMMERON, J. (1974). Plant development in mediterranean climates. *Phenology and seasonality modeling* (Ed. por H. Lieth), págs. 255-268. Springer-Verlag, Berlin.
- MOREAU, R. E. (1966). *The birds of Africa and its islands*. Academic Press, Londres.
- MOREL, G. & MOREL, M. Y. (1972). Recherches écologiques sur une savane du Ferlo septentrional, Senegal: l'avifaune et son cycle annuel. *Terre et Vie*, 28: 410-439.
- & MOREL, M. Y. (1974). Influence de la sécheresse sur l'avifaune. *Terre et Vie*, 28: 95-123.
- NILSSON, S. G. (1974). Methods of estimating bird population densities during the winter. *Ornis Scand.*, 5: 37-46.
- ORLOCI, L. (1975). *Multivariate analysis in vegetation research*. Dr. W. Junk, La Haya.
- PEET, R. K. (1975). Relative diversity indices. *Ecology*, 56: 496-498.
- PIELOU, E. C. (1966a). Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *J. Theoret. Biol.*, 10: 370-383.
- (1966b). The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theoret. Biol.*, 13: 131-144.
- (1975). *Ecological diversity*. Wiley, Nueva York.
- PURROY, F. J. (1974). Contribución al estudio de los pinares pirenaicos. *Ardeola*, 20: 245-261.
- RECHER, H. F. (1969). Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. *Amer. Natur.*, 103: 75-80.
- RIVAS-GODAY, S. (1959). Contribución al estudio de la *Quercetea ilicis hispanica*. *An. J. Bot. Cavanilles*, 17: 285-403.
- (1964). *Vegetación y flórula de la cuenca extremeña del Guadiana*. Diput. Badajoz, Madrid.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1974). La vegetación de la clase *Quercetea ilicis* en España y Portugal. *An. J. Bot. J. Cavanilles*, 31: 205-259.
- ROBINETTE, W. L., LOVELESS, C. M. & JONES, D. A. (1974). Field tests of strip census methods. *J. Wildl. Manag.*, 38: 81-96.
- ROHLF, F. J. (1974). Methods of comparing classifications. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 101-113.
- RUTLEDGE, R. W., BASORE, B. L. & MULHOLLAND, R. J. (1976). Ecological stability: an information theory viewpoint. *J. Theoret. Biol.*, 57: 355-371.
- SERVENTY, D. L. (1971). Biology of desert birds. *Avian Biology*, Vol. I (Ed. por D. S. Farner & J. R. King), págs. 287-339. Academic Press, Nueva York.
- SLAGSVOLD, T. (1975). Critical period for regulation of Great tit (*Parus major* L.) and Blue tit (*Parus caeruleus* L.) populations. *Norw. J. Zool.*, 23: 67-88.
- SNOW, D. W. (1954). The habitats of Eurasian tits (*Parus* spp.). *Ibis*, 96: 565-585.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. (1962). The comparison of dendrograms by objective methods. *Taxon*, 11: 33-40.
- TAYLOR, F. G. (1974). Phenodynamics of production in a mesic deciduous forest. *Phenology and seasonality modeling* (Ed. por H. Lieth), págs. 237-254. Springer-Verlag, Berlin.
- TOMOFF, C. S. (1974). Avian species diversity in desert scrub. *Ecology*, 55: 396-403.
- TRAMER, E. J. (1969). Bird species diversity: components of Shannon's formula. *Ecology*, 50: 927-929.

- ULFSTRAND, S. & NILSSON, S. G. (1976). Quantitative composition and foraging niches of a passerine bird guild in pine plantations in Denmark during winter. *Ornis Scand.*, 7: 171-178.
- VOOUS, K. H. (1960). *Atlas of European birds*. Nelson, Londres.
- WALTER, H. & LIETH, H. (1960). *Klimadiagramm Weltatlas*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- WEST, G. C. & DEWOLFE, B. (1974). Populations and energetics of taiga birds near Fairbanks, Alaska. *Auk*, 91: 757-775.
- WHITTAKER, R. H. (1970). *Communities and ecosystems*. MacMillan, Londres.
- (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.
- WILLIAMS, W. T. (1971). Principles of clustering. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2: 303-328.
- WILLIAMSON, K. (1974). Breeding birds in the deciduous woodlands of Mid-Argyll, Scotland. *Bird Study*, 21: 29-44.
- & WILLIAMSON, K. (1973). The bird community of yew woodland at Kingley Vale. Sussex. *Brit. Birds*, 68: 12-23.
- WILLSON, M. F. (1974). Avian community organization and habitat structure. *Ecology*, 55: 1017-1029.
- (1976). The breeding distribution of North American migrant birds: a critique of MacArthur (1959). *Wilson Bull.*, 88: 582-587.
- YAPP, W. P. (1962). *Birds and woods*. Oxford Univ. Press, Londres.
- ZOLLINGER, J. L. (1976). Etude qualitative et quantitative des oiseaux de la forêt mixte du Sépéy, Cossonay (Vaud). *Nos Oiseaux*, 33: 290-321.

C. M. Herrera, Estación Biológica de Doñana, Paraguay, 1-2, Sevilla-12