



FLUCTUACIONES RELACIONADAS CON LA PRECIPITACIÓN EN LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE AVES DE MEDIOS ESTEPARIOS MEDITERRÁNEOS

Eduardo DE JUANA*¹ & Ángela M. GARCÍA*

SUMMARY.—*Fluctuations related to rainfall in richness and abundance of birds of steppic Mediterranean habitats.*

Aims: The existence of interannual variations in the richness and abundance of bird species breeding in pseudo-steppic Mediterranean areas is analysed and related to the important fluctuations that take place in rainfall, which in turn deeply influence vegetation growth. The hypothesis of food limitation as a key factor in determining population sizes, allows the prediction of the existence of positive correlations between these parameters.

Location: The study was carried out in the Extremadura region, south-west Spain. Seven areas of pseudo-steppes were selected, characterized by large treeless plains devoted to un-irrigated cereal cultivations and/or extensive grazing grasslands. Climate is typically Mediterranean and semi-arid, with annual rainfall around 400-600 mm, mild and relatively wet winters, and very dry and hot summers.

Methods: Bird communities were surveyed by means of point counts, placed along fixed routes which were repeated every year in the same spring dates (14 to 27 point counts in each locality). Surveys were conducted in five different years, three of them consecutive. Data regarding changes in rainfall were obtained from meteorological stations placed in or very close to the study areas.

Results: Cumulative rainfall during the months preceding breeding bird censuses (January to April) showed significant inter-annual variations. Densities of several breeding bird species also exhibited important changes along the study period, especially noticeable among grassland or steppic species (those nesting in the ground), where they were statistically significant for most of the common species. Fluctuations among years of bird densities usually took place in parallel to those of rainfall. Average richness was positively correlated to rainfall in the whole of the breeding bird community, as well as in the steppic birds group, but it was not correlated to rainfall in the non-steppic birds group (species usually nesting in buildings or trees). Analysis of the variance by species allowed us to differentiate in the inter-annual variations the effects of years and localities. In only three steppic species there were significant changes mainly explained by differences between years and at the same time, showing a positive significant correlation with rainfall (Quail *Coturnix coturnix*, Fan-tailed Warbler *Cisticola juncidis* and Corn Bunting *Emberiza calandra*). On the other hand, there were species apparently not affected by rainfall, among them all or most belonging to the non-steppic group.

Conclusions: The parallel and spatially synchronic fluctuations of cumulative rainfall, indices of vegetation growth, and densities of several grassland bird species, agree with a limiting role of the resources linked to vegetation, whose marked reduction during dry years would impose reductions in the population sizes of those species. Nevertheless, changes in rainfall and plant productivity do not affect many other bird species, among them all or most in the non-steppic group, making difficult to assume that the limiting factors are directly related to food (although insectivorous species may have fluctuated on average more than seed-eating species). An alternative or complementary explanation may link the decreases in abundances of certain species to the simplification taking place during dry years in the habitat structural complexity.

Key words: bird communities, *Cisticola juncidis*, climatic oscillations, *Coturnix coturnix*, *Emberiza calandra*, Extremadura, food resources, grassland birds, population dynamics, spatial synchrony.

RESUMEN.—*Fluctuaciones relacionadas con la precipitación en la riqueza y abundancia de aves de medios esteparios mediterráneos.*

Objetivos: Se analiza la existencia de variaciones interanuales en la riqueza y abundancia de aves reproductoras de medios esteparios mediterráneos, en relación con la precipitación. La hipótesis de la limitación de recursos como factor responsable de los tamaños de población, permite predecir la existencia de correlaciones positivas entre dichos parámetros.

Localidad: El estudio se llevó a cabo en siete localidades de Extremadura (suroeste de España) caracterizadas por presentar amplias extensiones llanas y desarboladas, con cultivos de cereal en secano y/o pastizales extensivos. El clima es típicamente mediterráneo y semiárido.

* Departamento de Zoología y Antropología Física. Facultad de Biología, 9.^a planta. Universidad Complutense de Madrid. C/. José Antonio Novais, 2. E-28040 Madrid, España.

¹ Corresponding author: E-mail: edejuaana@bio.ucm.es

Métodos: Las aves se censaron por medio de estaciones de escucha cualitativas, a lo largo de itinerarios fijos y repetidos anualmente en las mismas fechas de primavera (14 a 27 estaciones por localidad). Los censos se llevaron a cabo en cinco años, tres de ellos consecutivos. Los datos de las precipitaciones corresponden a estaciones meteorológicas en las mismas localidades de estudio o próximas a ellas.

Resultados: Las precipitaciones acumuladas durante los meses previos a los censos (enero-abril) mostraron variaciones interanuales significativas. Las abundancias de toda una serie de aves mostraron asimismo cambios a lo largo del período de estudio, especialmente entre las aves esteparias (las que anidan en el suelo), donde resultaron significativos para la mayoría de las especies más abundantes. Las fluctuaciones de las abundancias de aves se produjeron normalmente en paralelo a las de las precipitaciones. Las riquezas medias de la comunidad de aves y del subconjunto de las esteparias mostraron correlaciones positivas con las precipitaciones, pero no lo hizo la riqueza media de las aves no esteparias (las que anidan en núcleos de población, edificios aislados o áreas arboladas). Análisis de la varianza por especies permitieron diferenciar en las variaciones interanuales los efectos de los años y de las localidades. Sólo en tres especies esteparias hubo cambios en cuya explicación predominara el factor año y se diera al tiempo una correlación positiva y significativa con las precipitaciones (Codorniz Común *Coturnix coturnix*, Buitrón *Cisticola juncidis* y Triguero *Emberiza calandra*). Por otro lado, hubo especies que aparentemente no resultaron afectadas por las mismas, entre ellas todas o la mayoría de las no esteparias.

Conclusiones: Las fluctuaciones en paralelo y espacialmente sincrónicas de precipitaciones, índices de la productividad vegetal e índices de abundancia de algunas especies de aves esteparias reproductoras, permiten suponer un papel limitante de los recursos ligados a la vegetación, cuya considerable disminución en años secos forzaría reducciones en los tamaños de población de determinadas especies. No obstante, el hecho de que las variaciones en la lluvia y la productividad vegetal no parezcan afectar a otras muchas especies de aves, entre ellas todas o casi todas las no esteparias, cuestiona que tales recursos sean de carácter trófico (aunque las aves más insectívoras parece que variaron en mayor medida que las más granívoras). Una explicación alternativa o complementaria pudiera ser que lo que en realidad afecte más a determinadas especies en los años secos sean las simplificaciones que tienen lugar en la estructura del hábitat.

Palabras clave: aves esteparias, comunidades de aves, *Cisticola juncidis*, *Coturnix coturnix*, dinámica de poblaciones, *Emberiza calandra*, Extremadura, oscilaciones climáticas, recursos tróficos, sincronía espacial.

INTRODUCCIÓN

La disponibilidad de recursos como factor limitante de los tamaños de población es un tema que ha recibido mucha atención en ecología, pero sobre el que las pruebas disponibles son aún escasas. Evidencia circunstancial de que la comida puede limitar las cifras de aves emana de estudios que correlacionan variaciones en su abundancia con variaciones de sus fuentes de alimento en el espacio o en el tiempo, ligados a veces a acontecimientos repentinos o catastróficos (Newton, 1998). Así, en las regiones áridas la distribución irregular de las lluvias introduce fuertes variaciones en la disponibilidad de comida y por ende en las cifras que las aves pueden alcanzar en un lugar y momento dados (Serventy, 1971; Newton, 1998). Y tanto en ambientes áridos como en otros más méxicos, sequías ocasionales acarrear a veces cambios en las densidades de diferentes especies en relación con los niveles de los alimentos utilizados por cada una, lo que a la postre puede llegar a suponer pérdidas de determinadas especies y

alteraciones por tanto en la propia estructura de las comunidades (Karr, 1976; Cody, 1981; Smith, 1982).

La teoría del *optimal foraging* y la de comunidades ecológicas fundamentada en la competencia entre especies (p. ej., Cody, 1968, 1974; Pulliam, 1983) llevan a suponer que las variaciones en las condiciones ambientales y en los recursos tróficos deban con carácter general verse estrechamente acompañadas por otras similares en los niveles poblacionales y en la estructura de la comunidad, en lo que se ha dado en llamar «rastreo ambiental» (*environmental tracking*). Sin embargo, aunque hay estudios cuyos resultados apoyan este planteamiento (Grant & Grant, 1980; Jones *et al.*, 2003), otros no han sido capaces de encontrar pruebas convincentes (ver revisión en Wiens, 1989). En comunidades de aves esteparias del oeste de Norteamérica, por ejemplo, se ha demostrado la existencia de una estrecha relación entre las lluvias caídas durante el verano y las abundancias de distintas especies de emberízidos consumidores de semillas en el invierno siguiente (Dunning & Brown, 1982; Pulliam

& Dunning, 1987) pero, por el contrario, no ha sido posible documentar en diferentes comunidades reproductoras la existencia de un rastro del alimento relacionado con variaciones interanuales en las lluvias (Wiens, 1974, 1989; Rotenberry & Wiens, 1980). Presentamos aquí los resultados de un seguimiento de comunidades de aves reproductoras en ambientes agrarios mediterráneos, de cariz pseudoestepario, que pone de manifiesto la existencia de un ajuste entre las abundancias de aves y las fluctuaciones en la precipitación. Para los ambientes mediterráneos es bien conocida la relación existente entre las precipitaciones primaverales y la productividad primaria, que, por ejemplo, se pone de manifiesto en aspectos como las cosechas de cereales o las concentraciones de pólenes en el aire. En este trabajo intentamos ver hasta qué punto las fluctuaciones en las precipitaciones influyen también en las comunidades de aves reproductoras. La hipótesis del alimento como factor limitante de los tamaños de población permite predecir la existencia de correlaciones positivas entre la precipitación de los meses previos y parámetros como la riqueza de la comunidad o las abundancias relativas de las diferentes especies.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los ambientes agrarios estudiados se sitúan en Extremadura, en el suroeste de la península Ibérica. En líneas generales son campiñas donde el cultivo dominante es el cereal en secano (trigo y cebada), o bien pastizales, también de secano y dedicados a las ganaderías ovina (mayoritaria) y vacuna. Los muestreos de aves se llevaron a cabo en siete localidades diferentes (Tabla 1), seleccionadas por poseer grandes extensiones continuas de este tipo de hábitat. De ellas, cinco se muestrearon en cinco años (1993, 1998, 1999, 2000 y 2003), una en cuatro y otra en dos. En tres los pastizales predominan ampliamente sobre los cultivos (Brozas, Cáceres y Cabeza del Buey), en una hay más pastizales, pero también bastantes cultivos (Trujillo) y en la tres restantes la proporción de cultivos es mucho mayor (Granja de Torrehermosa, Valencia de las Torres y La Albuera). Los porcentajes de los distintos sustratos se estimaron visualmente (sobre círculos de 100 m de radio alrededor de cada estación de censo), en diferentes años. En los ambientes estudiados es característica la práctica ausencia de árboles y arbustos, lo que permite asimilarlos a las



TABLA 1

Localidades de muestreo, con indicación de provincia, altitud sobre el nivel del mar, media en los años de estudio de la precipitación acumulada entre enero y abril, porcentajes de pastizales y cultivos, y número de estaciones de escucha repetidos anualmente en cada una.

[Survey areas, with indication of province, altitude above sea level, average cumulative rainfall from January to April during the study years, percentages of grasslands and cultivations in the area, and number of point counts that were surveyed every year in each area.]

Localidades [Survey areas]	Provincia [Province]	Altitud [Altitude]	Precipitación media [Mean rainfall]	% pastizales [% grassland]	% cultivos [% fields]	Puntos de muestreo [Point counts]
Brozas	Cáceres	350 m	162,1 ± 82,6	69	28	21
Cabeza del Buey	Badajoz	500 m	129,8 ± 41,0	71	29	19
Cáceres	Cáceres	400 m	161,8 ± 47,7	87	17	19
Granja de Torrehermosa	Badajoz	550 m	173,0 ± 55,3	3	92	27
La Albuera	Badajoz	250 m	—	0	66	14
Trujillo	Cáceres	500 m	199,7 ± 74,7	65	35	19
Valencia de las Torres	Badajoz	500 m	149,0 ± 49,7	25	69	16-21

denominadas pseudo-estepas (en el sentido de Suárez *et al.*, 1997). Se emplazan en penillanuras, a aproximadamente 250-550 m de altitud y dentro del dominio climático mediterráneo, con vegetación potencial correspondiente a bosques de *Quercus* (encinares o alcornoques; Ladero, 1987). En la clasificación de Köppen el clima puede considerarse templado, de verano seco y cálido e invierno suave (Azcarate *et al.*, 1991). La pluviosidad oscila entre 400 y 600 mm anuales y se concentra en la mitad invernal del año, mientras los veranos son muy secos y calurosos (Font, 1983). Los datos pluviométricos utilizados corresponden a estaciones del Instituto Nacional de Meteorología, situadas en las mismas localidades de estudio o próximas a ellas. Dado que los muestreos de aves corresponden a comunidades reproductoras y se llevaron a cabo en primavera, se han utilizado datos de los meses inmediatamente anteriores a los muestreos (enero, febrero, marzo y abril). La Tabla 1 recoge la media de las precipitaciones acumuladas en esos meses en los años de estudio.

Los muestreos de aves los efectuó un solo observador, siempre el mismo (E. J.), realizándolos normalmente en la primera mitad de mayo (en 1993 a finales de abril), cuando ha llegado a la región la mayor parte de las aves migradoras transaharianas y tiene lugar el máximo anual en las manifestaciones de canto para el conjunto de las reproductoras. Los muestreos se realizaron en las tres horas siguientes al amanecer y las dos inmediatamente anteriores a la puesta del sol. Se utilizaron estaciones de escucha cualitativas, en las que la frecuencia de aparición se toma como índice relativo de abundancia (Blondel, 1975; Tellería, 1986). Los puntos de muestreo se situaron a lo largo de pistas o carreteras locales con muy poco tráfico, separados por distancias de aproximadamente un kilómetro, y fueron los mismos todos los años. El número total de puntos de escucha acumulado en los años de muestreo fue de 640 (Tabla 1). La duración de las escuchas se fijó en tres minutos, por considerarla suficiente ante la relativa pobreza de especies de los medios estudiados. Dada la imposibilidad de asignar a nivel específico muchas de las observaciones, se tratan aquí conjuntamente los datos correspondientes a las Cogujadas Común *Galerida cristata* y Montesina *G. theklae*, los Gorriones Común *Passer domesti-*

cus y Moruno *P. hispaniolensis*, y los Cernícalos Vulgar *Falco tinnunculus* y Primilla *F. naumanni*. En los análisis separamos aves «esteparias» de «no esteparias», en función de dónde emplazan habitualmente los nidos (las primeras en el suelo o en vegetación muy baja, por lo que se hallan estrechamente ligadas a los ambientes estudiados, mientras las segundas suelen hacerlo en núcleos de población, edificios aislados o zonas con arbolado próximas).

Hemos llevado a cabo los análisis con el Paquete Estadístico SPSS versión 11.5.1. Los datos de presencia/ausencia de las especies contactadas en más de un 5% de los puntos de muestreo los analizamos mediante tablas de contingencia y test del χ^2 , lo que nos permitió identificar las que habían sufrido cambios significativos en sus poblaciones a lo largo del período de estudio. Para cada una de éstas realizamos luego un análisis de las frecuencias de aparición, tras aplicar una transformación de tipo angular (Zar, 1996). En primer término investigamos el efecto en los cambios de los factores año y localidad, por medio de ANOVAs de un factor cuando las variables para cada especie seguían una distribución normal o pudieron transformarse (Siegel, 1988), o bien mediante análisis de la varianza por rangos (prueba *H* de Kruskal-Wallis) cuando las variables no eran normalizables o no presentaban homogeneidad de varianzas para los factores. Posteriormente evaluamos la existencia de una variación conjunta de las abundancias de las especies y las precipitaciones, por medio de análisis de correlación. Para las especies en que dicha correlación fue patente planteamos un análisis de regresión lineal, con la precipitación como variable predictora. En el análisis de la riqueza específica utilizamos tanto la referida a todas las especies de la comunidad, como a las de aves esteparias y no esteparias por separado. Con las medidas correspondientes llevamos a cabo dos tipos de pruebas: primero una correlación lineal simple, para poner de manifiesto la relación entre riqueza media (en cada localidad y año) y precipitación, y luego un análisis de la varianza de la riqueza media como variable dependiente (ANOVA de un factor, GLM, ANCOVA), para explorar y cuantificar el efecto sobre ella de los factores año y localidad, así como la influencia de las precipitaciones sobre los efectos encontrados. Cuando la correlación lineal fue significativa

relizamos un análisis de regresión lineal simple, con la precipitación como variable predictora y las medidas de riqueza media como variables dependientes.

RESULTADOS

Fluctuaciones en las lluvias

La precipitación acumulada de enero a abril varió considerablemente en el período de estudio entre los distintos años (ANOVA; $F_{4,26} = 14,96$, $P < 0,001$), mostrando comportamiento similar en las distintas localidades (Fig. 1). Hubo dos años secos, 1993 y 1999, pero mientras en 1993 se dieron diferencias notables de unas localidades a otras (fue muy seco en Cabeza del Buey y casi normal en Trujillo), en 1999 todas las localidades presentaron precipitaciones parecidas. Por el contrario, 1998 y 2000 pueden considerarse años normales, y 2003 húmedo (excepto en Cabeza del Buey).

Fluctuaciones en las abundancias de aves

La Tabla 2 muestra las especies que se detectaron en al menos un 5% de los puntos de muestreo. Son 27 en total, 15 esteparias y 12 no esteparias. Sólo cuatro (contando como una el par *Galerida* spp.), todas esteparias, se detecta-

ron en más de la mitad de los puntos de muestreo. La frecuencia media de aparición de las aves esteparias (3,9 especies/punto de muestreo) fue muy superior a la de las no esteparias (2,1). Las siete esteparias más representadas acumulan el 76,9% de los registros. Encontramos cambios significativos a lo largo del período de estudio en las poblaciones de 10 especies (Tabla 2), de las que 8 son esteparias (todas las que disponen de tamaños de muestra elevados a excepción de las *Galerida*) y 2 no esteparias.

Análisis de la riqueza

Las variaciones en la abundancia de muchas especies comunes se traducen en variaciones en las riquezas medias (Fig. 2). Una comparación de éstas con las variaciones interanuales de las precipitaciones (Fig. 1) muestra un evidente paralelismo, con niveles más bajos en los años secos que en los normales o en el húmedo, y también generalmente menores en las localidades más secas (como Cabeza del Buey) que en las más húmedas (como Trujillo). Por años, mientras los valores mínimos de riqueza correspondieron a 1993 en todas las localidades, los máximos se repartieron mucho (1998 en Granja de Torrehermosa y Cáceres; 1999 en Trujillo; 2000 en Brozas, Cabeza del Buey y Valencia de las Torres). Sin embargo, sólo en las aves esteparias las fluctuaciones interanua-

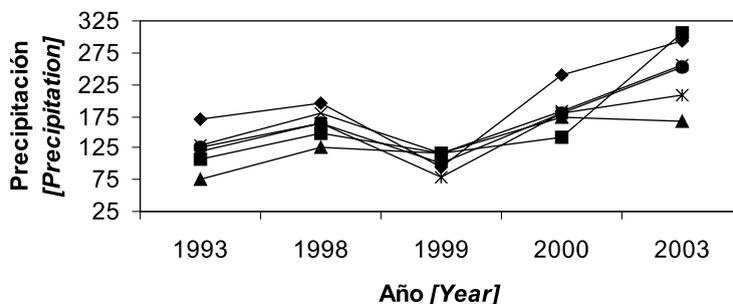


FIG. 1.—Precipitaciones acumuladas (mm) durante el período enero-abril en las localidades y años de estudio (Cuadrado negro: Brozas; Triángulo negro: Cabeza del Buey; Círculo negro: Cáceres; Aspa: Granja de Torrehermosa; Rombo negro: Trujillo; Asterisco: Valencia de las Torres).

[Cumulative rainfall (mm) from January to April in the survey areas and years (Black square: Brozas; Black triangle: Cabeza del Buey; Black triangle: Cáceres; x: Granja de Torrehermosa; Black diamond: Trujillo; asterisk: Valencia de las Torres).]



TABLA 2

Especies de aves detectadas en al menos un 5 % de los puntos de muestreo (n : número total de puntos en que se detectaron; %: frecuencia de aparición; χ_4^2 : valor del estadístico; P : nivel de significación).
 [Bird species recorded in at least 5 % point counts (n : number of point counts where the species was recorded; % frequency of occurrence; χ_4^2 : statistical value; P : significance level).]

	n	%	χ_4^2	P
a) Aves «esteparias» [Grassland birds]				
<i>Melanocorypha calandra</i>	436	68,1	36,133	< 0,001*
<i>Galerida cristata/theklae</i>	433	67,7	2,592	0,628
<i>Miliaria calandra</i>	368	60,3	129,370	< 0,001*
<i>Tetrax tetrax</i>	352	55,0	26,738	< 0,001*
<i>Coturnix coturnix</i>	192	30,0	108,995	< 0,001*
<i>Cisticola juncidis</i>	150	23,4	113,812	< 0,001*
<i>Alectoris rufa</i>	102	15,9	15,055	0,005*
<i>Circus pygargus</i>	100	15,6	4,326	0,364
<i>Burhinus oediconemus</i>	77	12,0	6,644	0,156
<i>Anas platyrhynchos</i>	75	11,7	18,912	0,001*
<i>Calandrella brachydactyla</i>	56	8,7	1,655	0,799
<i>Otis tarda</i>	54	8,4	2,305	0,680
<i>Pterocles orientalis</i>	45	7,0	1,171	0,883
<i>Saxicola torquata</i>	37	5,8	11,697	0,020*
<i>Pterocles alchata</i>	35	5,5	2,293	0,682
b) Aves «no esteparias» [Non grassland birds]				
<i>Falco tinnunculus/naumanni</i>	193	30,2	15,807	0,003*
<i>Upupa epops</i>	181	28,3	8,806	0,066
<i>Ciconia ciconia</i>	159	24,8	5,339	0,254
<i>Hirundo rustica</i>	159	24,8	3,246	0,518
<i>Sturnus unicolor</i>	159	24,8	2,106	0,716
<i>Passer domesticus/hispaniolensis</i>	107	16,7	7,299	0,121
<i>Merops apiaster</i>	99	15,5	6,926	0,140
<i>Bubulcus ibis</i>	73	11,4	22,714	< 0,001*
<i>Corvus corax</i>	72	11,2	4,385	0,356
<i>Pica pica</i>	59	9,2	2,808	0,590
<i>Athene noctua</i>	46	7,2	3,677	0,451
<i>Milvus migrans</i>	44	6,9	5,900	0,207

les en la riqueza media lo hicieron en paralelo a las precipitaciones. Hay correlación positiva significativa entre precipitación y riqueza media de aves, tanto para la comunidad ($n = 30$,

$r = 0,463$, $P < 0,05$), como para el subconjunto de las aves esteparias ($r = 0,520$, $P < 0,01$), pero no para las aves no esteparias ($r = 0,203$, ns). El análisis de regresión (Fig. 3) dio como

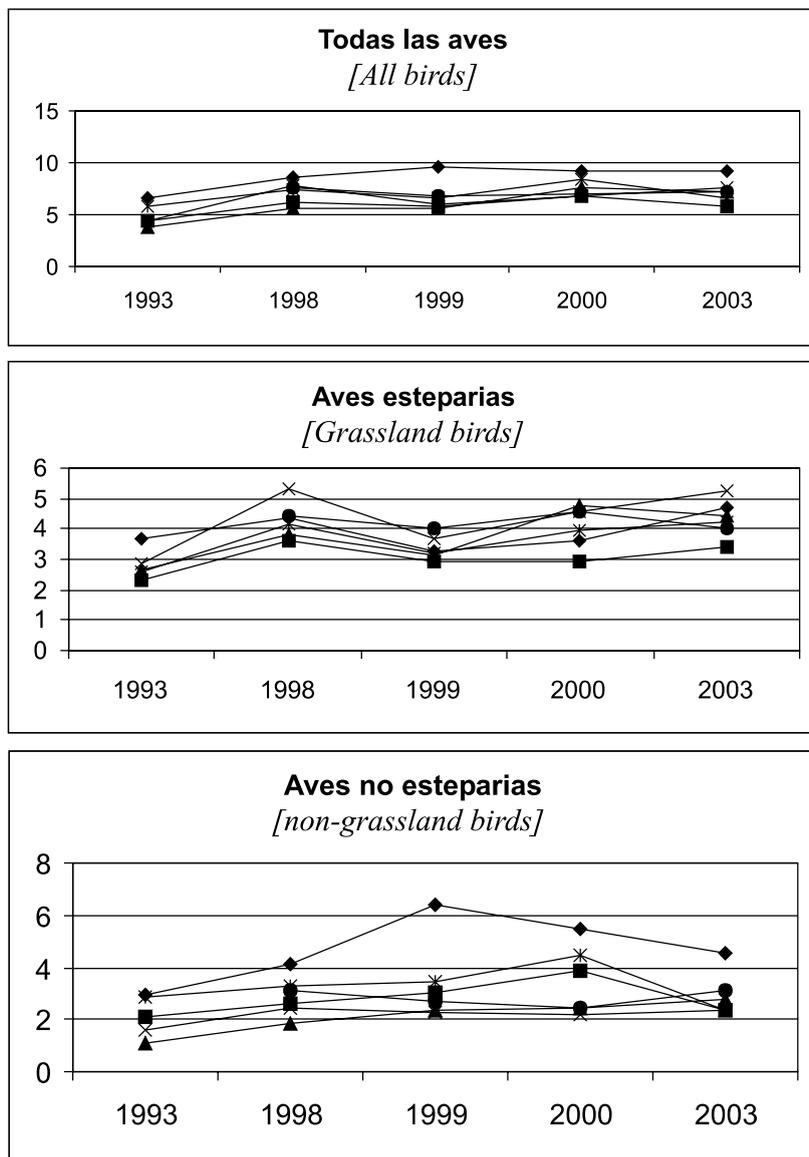


FIG. 2.—Fluctuaciones en las riquezas medias de las aves (para cada localidad, media de las cifras de especies registradas en cada punto de muestreo) a lo largo del período de estudio, distinguiendo aves esteparias y no esteparias (localidades: ver Fig. 1).

[Fluctuations in average bird richness (for each locality, average of the bird species recorded in each point count) along the study period, differentiating grassland and non-grassland species (survey areas: see Fig. 1).]

porcentaje de varianza explicada por las lluvias (coeficiente de determinación K^2 por 100) el 21,4% en la riqueza de la comunidad y el 27,1% en la riqueza de las aves esteparias.

Los análisis de la varianza ofrecieron resultados distintos para cada una de las variables dependientes. En un ANOVA de un factor tanto el año ($F_{4,26} = 5,112$, $P = 0,004$) como la lo-

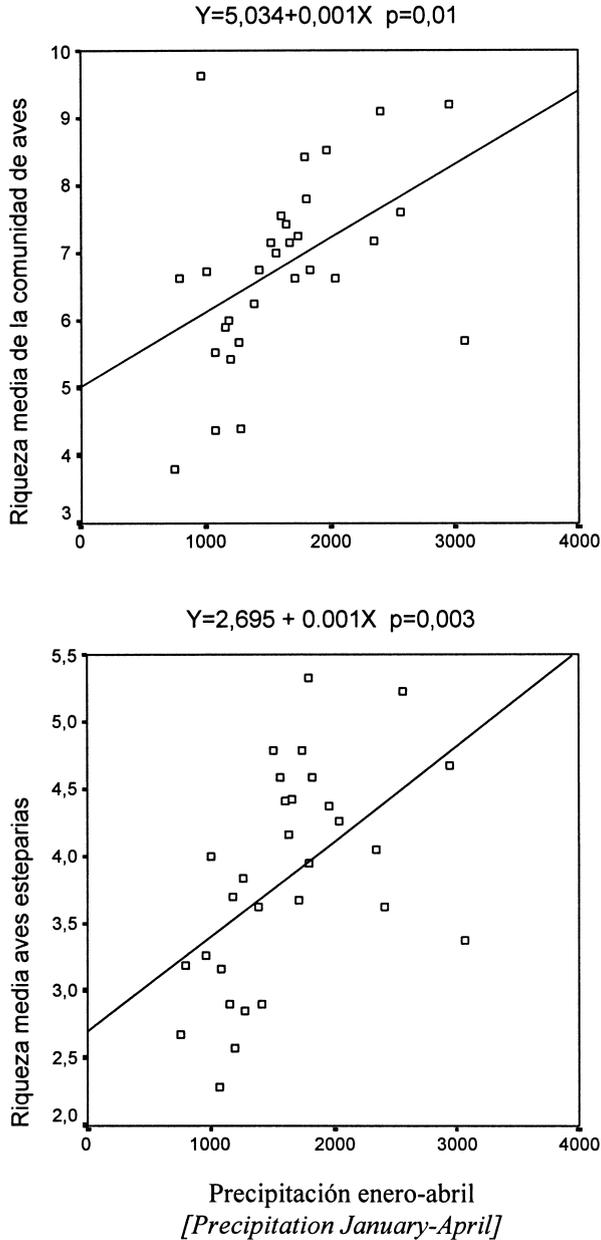


FIG. 3.—Rectas de regresión de las precipitaciones acumuladas en el periodo enero-abril frente a la riqueza media de todas las aves y a la de las aves esteparias. En ambos casos la constante de la recta es significativa ($t_{28} = 7,385$ y $t_{28} = 7,130$; respectivamente; $P < 0,001$).

[Regression lines between cumulative rainfall in the period January-April and average bird richness, for all the species, and for grassland species. In both cases the constant is significant (respectively, $t_{28} = 7,385$ and $t_{28} = 7,130$; $P < 0.001$).]

calidad ($F_{6,24} = 3,466$, $P = 0,013$) mostraron efecto significativo sobre la riqueza media de la comunidad, mientras que sobre la de las aves esteparias lo tuvo el año ($F_{4,26} = 8,507$, $P < 0,001$) y no la localidad ($F_{6,24} = 1,605$, $P = 0,189$), y sobre la de las no esteparias lo tuvo la localidad ($F_{6,24} = 6,847$, $P < 0,001$) y no el año ($F_{4,26} = 1,495$, $P = 0,233$). En el GLM el factor año explicó el 56,7% de la riqueza de aves esteparias y el factor localidad, el 63,1% de la riqueza de las no esteparias. En los ANCOVA para el factor año la inclusión de las precipitaciones como covariable no produjo cambios en los resultados, y en los análisis para el factor localidad tampoco los produjo en la riqueza de aves no esteparias. Sin embargo, en el caso de las aves esteparias las precipitaciones posibilitaron un modelo que explicaba el 61,3% de la varianza y en el que la localidad pasó a ser significativa ($F_{6,7} = 3,249$, $P = 0,019$).

Análisis por especies

Para las frecuencias de aparición de cuatro de las diez especies con variaciones significativas durante el período de estudio, todas esteparias, el principal factor responsable resultó el año. Fueron éstas Codorniz Común *Coturnix coturnix* ($F_{4,26} = 5,741$, $P = 0,02$), Buitrón *Cisticola juncidis* ($F_{4,26} = 12,298$, $P < 0,001$), Triguero *Emberiza calandra* ($F_{4,26} = 10,418$, $P < 0,001$) y Ánade Azulón *Anas platyrhynchos* ($F_{4,26} = 6,602$, $P = 0,119$). Para las demás, cuatro esteparias y dos no esteparias, fue la localidad la que tuvo un efecto significativo: Garcilla Bueyera *Bubulcus ibis* ($H_6 = 1,043$, $P = 0,007$), Calandria Común *Melanocorypha calandra* ($F_{6,24} = 17,799$, $P < 0,001$), Sisón Común *Tetrax tetrax* ($F_{6,24} = 3,620$, $P = 0,011$), Perdiz Roja *Alectoris rufa* ($H_6 = 23,305$, $P = 0,001$), Cernícalos *Falco* spp. ($F_{6,24} = 9,138$, $P < 0,001$) y Tarabilla Común *Saxicola torquata* ($H_6 = 16,513$, $P = 0,011$). Las únicas especies no esteparias con variaciones significativas (Cernícalos y Garcilla Bueyera) acusaron sólo efecto de la localidad.

De las cuatro especies con variaciones interanuales significativas, tres mostraron correlación positiva ($n = 30$; todos los valores de $P < 0,01$) con la precipitación: Codorniz ($r = 0,64$), Triguero ($r = 0,70$) y Buitrón ($r = 0,59$). No lo hizo el Ánade Azulón ($r = 0,28$). Sólo una cu-

yas variaciones no se habían visto influidas por el factor año, la Tarabilla Común, mostró correlación positiva significativa con las precipitaciones (Rho de Spearman = 0,457, $P < 0,05$). En cambio, hubo correlaciones negativas con las precipitaciones en la Calandria y el par de Cernícalos, aunque no significativas ($r = -0,194$ y $-0,214$, respectivamente).

Para las especies que habían covariado significativamente con las lluvias, el porcentaje de la variación determinado por éstas fue del 49,0% en el Triguero, 40,4% en la Codorniz, 35,5% en el Buitrón y 23,3% en la Tarabilla (modelos altamente significativos; véase Fig. 4 para las tres primeras). La Fig. 5 muestra, por último, las variaciones por años y localidades en las especies esteparias con mayores tamaños de muestra. Las fluctuaciones más apreciables tienen lugar, lógicamente, en Codorniz, Buitrón y Triguero. Dentro del período de tres años consecutivos, en el 2000 las cifras de la Codorniz y el Triguero se recuperaron bien con respecto al seco 1999, pero no las del Buitrón. En el Sisón Común conviene apreciar lo que sucede en 1993, año muy seco, donde Cabeza del Buey, la localidad con menor precipitación, muestra el nivel más bajo de los cinco años, mientras otras tres alcanzaron abundancias altas, mayores que en años posteriores de pluviosidad más elevada, lo que sugiere posibles movimientos de la especie a escala regional. La Calandria, siempre muy abundante en las localidades con dominio del pastizal, se hizo más común en las cerealistas en los años secos que en los húmedos. En *Galerida* apenas hubo variaciones.

DISCUSIÓN

La riqueza media de la comunidad de aves y las abundancias de algunas especies muestran fluctuaciones interanuales paralelas a las de las precipitaciones. Éstas, a su vez, están obviamente relacionadas con la productividad vegetal. Por ejemplo, si comparamos el año seco 1999 y el húmedo 2000 vemos que las cosechas de trigo (rendimientos en kg/ha) fueron en la provincia de Cáceres 2,3 veces menores en el primero que en el segundo y en la de Badajoz 12 veces menores (MAPA, 2001a, 2001b). De forma similar, las concentraciones de pólenes de gramíneas en el aire (granos/m³) en Badajoz



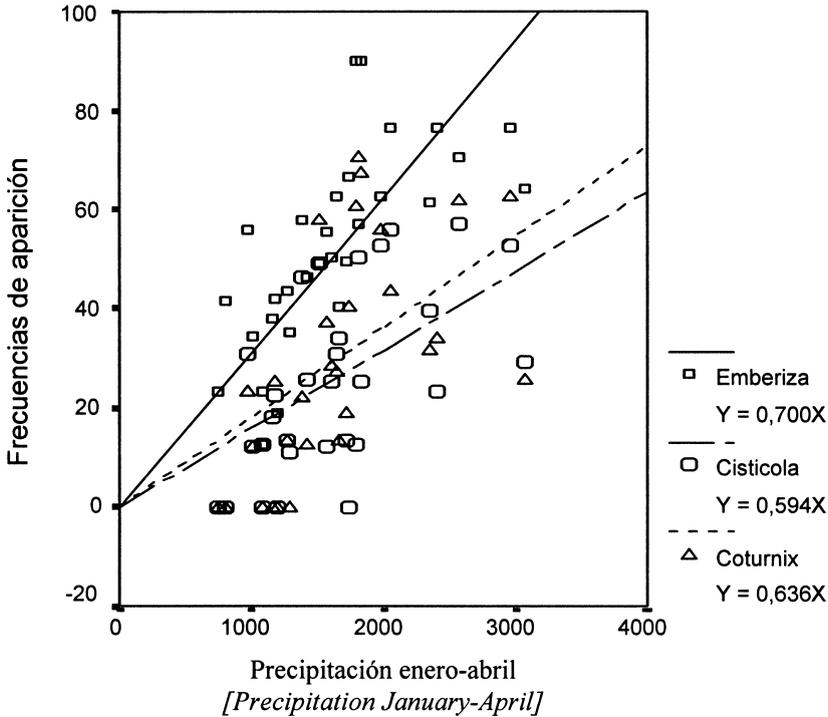


FIG. 4.—Rectas de regresión entre frecuencias de aparición y precipitaciones enero-abril, para Codorniz *Coturnix coturnix*, Buitrón *Cisticola juncidis* y Triguero *Emberiza calandra*.
 [Regression lines between cumulative rainfall in the period January-April and occurrence frequencies, for Quail *Coturnix coturnix*, Fan-tailed Warbler *Cisticola juncidis* and Corn Bunting *Emberiza calandra*.]

ciudad fueron en los meses de abril a junio 2,6 veces menores en 1999 que en 2000 (Silva *et al.*, 2000, 2002). Tales correlaciones podrían, en principio, interpretarse como argumentos a favor de la hipótesis de la limitación de los recursos. Variaciones de este tipo se han señalado en bastantes trabajos, por lo general sobre especies concretas y zonas áridas (Newton, 1998). Pero el nuestro parece el primero relativo a comunidades de aves en zonas pseudoesteparias mediterráneas. En ambientes mediterráneos, caracterizados por su impredecibilidad climática (Blondel & Aronson, 1999), una relación entre las precipitaciones de cada año y la dinámica de poblaciones de pequeños mamíferos se ha demostrado en Chile (Lima *et al.*, 2001) y en España (Torre, I., Díaz, M. & Arrizabalaga, A. *unpubl. data*). Por otra parte, una correspondencia entre las abundancias de aves (o la riqueza de sus comunidades) y la distribución ge-

ográfica de las precipitaciones se ha puesto de manifiesto en numerosas ocasiones (Begon *et al.*, 1990; Currie, 1991; Rosenzweig, 1995), incluso entre las aves esteparias de la península Ibérica (Tellería *et al.*, 1988).

No obstante, que existan variaciones poblacionales interanuales relacionadas con la lluvia sólo es evidente en nuestro trabajo dentro del subconjunto de las aves esteparias, ya que apenas hubo no esteparias con variaciones significativas y éstas respondieron sobre todo a diferencias entre localidades, no entre años. Una posible explicación podría radicar en que las aves no esteparias, que en general anidan en pueblos o zonas arboladas, se alimenten no sólo en las áreas pseudoesteparias, sino también en otras no tan influidas por la variabilidad de las lluvias, como dehesas, olivares y huertas (la vegetación arbórea, al utilizar agua de niveles más profundos en el suelo no depende tan es-

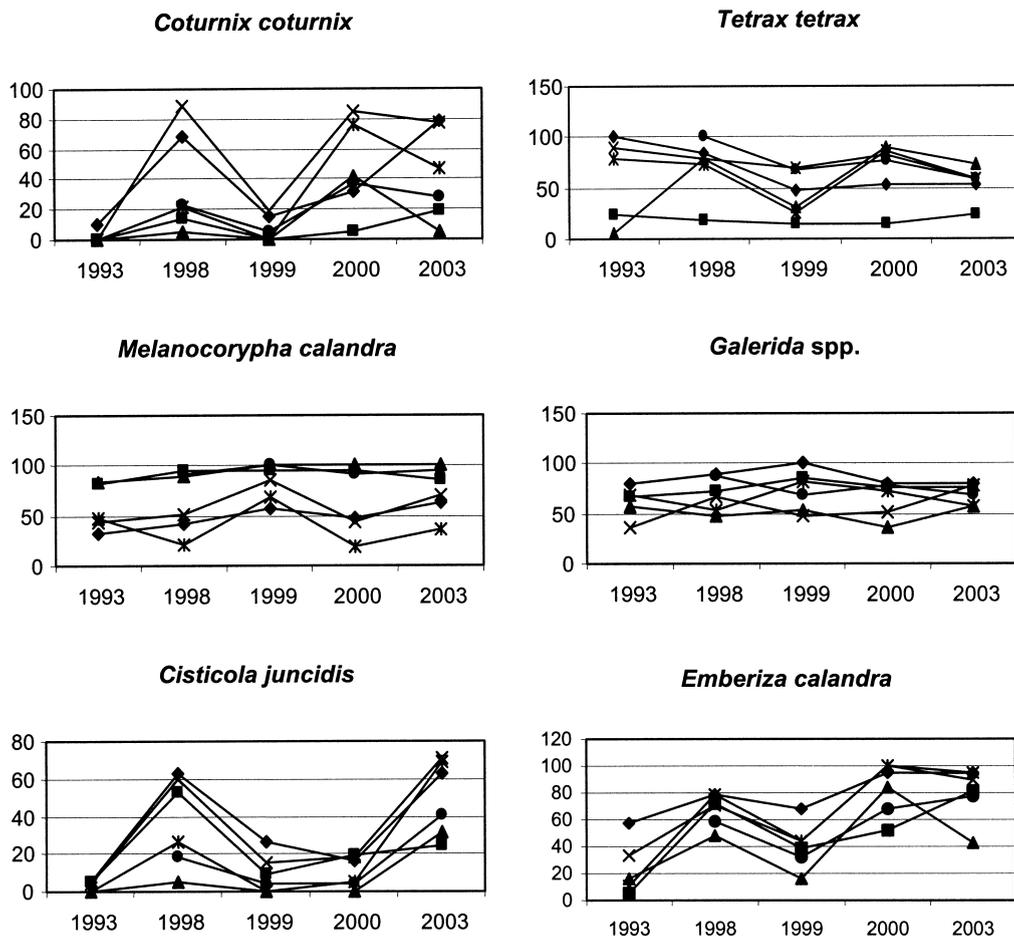


FIG. 5.—Fluctuaciones durante el periodo de estudio en las frecuencias de aparición de las aves esteparias más abundantes (localidades: ver Fig. 1).

[Fluctuations along the study period of the occurrence frequencies of the most abundant grassland bird species (survey areas: see Fig. 1).]

trechamente como la herbácea de las lluvias inmediatamente anteriores). Además, tampoco todas las aves esteparias respondieron de igual manera, pues sólo en Codorniz, Buitrón y Triguero hemos podido detectar variaciones significativas que expliquen fundamentalmente las lluvias (para la Codorniz ya se habían descrito fluctuaciones de este tipo; Puigcerver *et al.*, 1999). Cambios interanuales importantes tuvieron lugar también en el Ánade Azulón, pero el efecto en ellos de las precipitaciones no fue significativo. En las variaciones de Calandria, Sisón, Perdiz Roja y Tarabilla tuvieron mayor

peso las diferencias entre localidades, y el efecto de las precipitaciones sólo fue significativo en la Tarabilla. Entre los alúdididos no presentaron variaciones sustanciales ni las cogujadas ni la Terrera Común *Calandrella brachydactyla*, mientras en la Calandria, sorprendentemente, los cambios fueron en sentido contrario a los de las lluvias. Otras aves esteparias que apenas variaron, aunque con bajos tamaños muestrales, son Aguilucho Cenizo *Circus pygargus*, Avutarda Común *Otis tarda*, Ganga Ortega *Pterocles orientalis* y Ganga Ibérica *Pterocles alchata*. En conclusión, las respuestas a las va-

riaciones en las lluvias fueron muy diversas de unas a otras especies, de manera que hipotéticas limitaciones en los recursos tróficos durante los años secos no habrían afectado del mismo modo a todas las especies de la comunidad.

Las diferencias entre especies podrían tener relación con sus distintas preferencias tróficas. En ambientes áridos se han detectado distintos comportamientos ante las lluvias en aves granívoras e insectívoras. Por ejemplo, en el Kalahari (Sudáfrica) las insectívoras empiezan a criar tras las lluvias antes de que lo hagan las granívoras y algunas pueden hacerlo en condiciones de sequía, mientras las granívoras requieren mayores cantidades de agua para iniciar la reproducción (Maclean, 1970; Lloyd, 1999). Un patrón parecido se ha documentado en Arabia Saudí (Newton & Newton, 1997). En cambio, en ambientes subalpinos de Arizona se apreciaron efectos más fuertes de una sequía sobre las aves insectívoras que sobre las granívoras (Smith, 1982). Nuestras especies esteparias en época de reproducción suelen mostrar en los adultos dietas mixtas de insectos y semillas, y en las de los pollos sobre todo de insectos, pero dentro de esto unas especies son más granívoras y otras más insectívoras, y las Gangas sólo consumen semillas, y el Alcaraván o el Buitrón sólo insectos (Cramp, 1977-1994). En principio, si las densidades de pólenes en el aire reflejan la abundancia de flores, las densidades de insectos debieran disminuir en los años secos más que las de semillas, para las que tiene lugar un retraso con respecto a la floración (Dunning & Brown, 1982), y es sabido que las sequías pueden afectar de forma importante a las poblaciones de insectos (Fuentes & Campusano, 1985; Hawkins & Holyoak, 1998; Parmesan *et al.*, 2000; Jones *et al.*, 2003). No se aprecia en nuestros datos un patrón claro en este sentido, aunque en los insectívoros Buitrón y Tarabilla Común las fluctuaciones fueron importantes, el Alcaraván mostró variaciones casi significativas y las gangas no fluctuaron. Para el Buitrón se documentaron en el Serengeti cambios de población entre las estaciones seca y húmeda de un mismo año que siguieron estrechamente a las de los niveles de artrópodos (Folse, 1982). Pero no podemos avanzar mucho más al respecto, al no disponer de información cuantitativa sobre los niveles de semillas y artrópodos.

De forma alternativa o complementaria, podríamos pensar en que los recursos cuya varia-

ción interanual afecta a determinadas aves esteparias tengan que ver con la estructura de la vegetación. Una selección diferencial del hábitat por parte de las distintas especies podría entonces explicar con mayor facilidad nuestras observaciones. En este sentido, parece evidente que algunas especies puedan encontrar limitaciones para reproducirse en años demasiado secos debidas simplemente a la escasez de áreas con vegetación herbácea suficientemente alta y densa donde emplazar el nido, lo que probablemente se acentúa más en las áreas de pastizal que en las de cultivo cerealista. En tal situación pensamos que podrían encontrarse el Buitrón, el Triguero y el Sisón (véase Cramp, 1977-1994; Martí & del Moral, 2003; sobre preferencias de hábitat y nidotópicas). Esto no afectaría, por el contrario, a otras aves esteparias que anidan en el mismo suelo y típicamente se contentan con coberturas bajas, como los alúdidos y las gangas. Ninguna de estas últimas mostró descensos en los años secos y la Calandria aumentó incluso en las localidades más cerealistas, lo que sugiere que una estructura más rala y desmedrada de los cultivos pudiera favorecerla de cara a establecer los nidos en su interior (algo así se ha registrado en Centroeuropa para la Alondra Común *Alauda arvensis*, véase Schön, 1999; Henderson *et al.*, 2001). De acuerdo con esta interpretación estaría, por otra parte, la ausencia de variaciones debidas a la lluvia entre las aves no esteparias, puesto que emplazar los nidos en edificios o árboles les otorgaría independencia con respecto a las variaciones en la estructura de la vegetación.

Situación similar a la que aquí describimos se ha documentado en las comunidades de aves reproductoras de las praderas de Kansas (Zimmerman, 1992), también con especies que no resultaron afectadas en los años secos (las que sólo dependen de la vegetación herbácea) y otras que sí (en general, las que dependen de la vegetación leñosa). La disminución de estas últimas se debería a la simplificación estructural del hábitat y no a limitaciones en los recursos tróficos. Esto estaría de acuerdo con que experimenten también grandes disminuciones de población o lleguen a desaparecer en áreas de la pradera sometidas a quemas controladas (lo que sólo es imputable a la simplificación que se produce en la estructura de la vegetación y no a una disminución del alimento, pues se sabe que el fuego incrementa la productividad primaria). Es bien conocida, por otra parte, la estrecha re-

lación general existente entre diversidad de las comunidades y complejidad estructural del hábitat (MacArthur, 1964, 1972; Wiens, 1989; Rosenzweig, 1995).

Sea cual fuere su explicación última, nuestro trabajo demuestra la existencia de fluctuaciones interanuales en diversas especies y en la riqueza media de la comunidad, relacionadas con las lluvias y que ocurren de forma sincrónica en localidades relativamente distantes entre sí. El papel de factores independientes, usualmente de tipo meteorológico, a la hora de explicar la sincronía observada en las poblaciones suele conocerse como «efecto Moran», por haber sido este autor quien primero la señaló al analizar las conocidas fluctuaciones de los lince del Canadá (Royama, 1992; Hudson & Cattadori, 1999). En los últimos tiempos se ha venido poniendo de manifiesto la existencia de fluctuaciones así en una amplia variedad de taxones, incluyendo aves (Ranta *et al.*, 1995; Paradis *et al.*, 2000; Koening, 2001), fluctuaciones que en algunos casos ha sido posible relacionar con patrones globales de variación en el clima, como la NAO (North Atlantic Oscillation) o la ENSO (El Niño Southern Oscillation) (Nott *et al.*, 2002; Jones *et al.*, 2003). Conocerlas y documentarlas parece importante, aunque no sea más que por sus implicaciones en el seguimiento y la gestión de poblaciones.

AGRADECIMIENTOS.—Agradecemos las múltiples ayudas prestadas por nuestros compañeros de la Unidad Docente de Vertebrados en la Universidad Complutense de Madrid, Dres. José A. Díaz, Álvaro Ramírez, Tomás Santos y José Luis Tellería, especialmente en relación con el análisis estadístico. El Dr. Mario Díaz facilitó bibliografía de interés. El Dr. Francisco Suárez sugirió como revisor distintos cambios que mejoraron sustancialmente el manuscrito. El Instituto Nacional de Meteorología autorizó el uso de los datos pluviométricos. Nuestro trabajo de campo correspondiente a 2003 se financió con cargo al Proyecto REN2000-0765/GLO (Dirección General de Investigación, Ministerio de Ciencia y Tecnología).

BIBLIOGRAFÍA

- AZCÁRATE, B., BARRIENTOS, G. & CAMPESINO, A. J. 1991. Extremadura. En, J. Bosque & J. Vilà (Eds.): *Geografía de España*, pp. 9-157. Planeta. Barcelona.
- BEGON, M., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R. 1990. *Ecology: individuals, populations and communities*. Sinauer. Sunderland.
- BLONDEL, J. 1975. L'analyse des peuplements d'oiseaux, élément d'un diagnostic écologique. I. La méthode des Echantillonnages Fréquentiels Progressifs (E.F.P.). *La Terre et la Vie*, 29: 533-589.
- BLONDEL, J. & ARONSON, J. 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford University Press. Oxford.
- CODY, M. L. 1968. On the methods of resource division in grassland bird communities. *American Naturalist*, 102:107-147.
- CODY, M. L. 1974. *Competiton and the structure of bird communities*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- CODY, M. L. 1981. Habitat selection in birds: the roles of vegetation structure, competitors, and productivity. *BioScience*, 31: 107-111.
- CRAMP, S. (Ed.) 1977-1994. *Birds of the Western Palearctic: Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Vols. 1 a 9. Oxford University Press. Oxford.
- CURRIE, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *American Naturalist*, 137: 27-49.
- DUNNING, J. B. & BROWN, J. H. 1982. Summer rainfall and winter sparrow densities: a test of the food limitation hypothesis. *Auk*, 99: 123-129.
- FOLSE, L. J. JR. 1982. An analysis of avifauna-resource relationships on the Serengeti Plains. *Ecological Monographs*, 52: 111-127.
- FONT, I. 1983. *Climatología de España y Portugal*. Instituto Nacional de Meteorología. Madrid.
- FUENTES, E. R. & CAMPUSANO, C. 1985. Pest outbreaks and rainfall in the semi-arid region of Chile. *Journal of Arid Environments*, 8: 67-72.
- GRANT, P. R. & GRANT, B. R. 1980. Annual variation in finch numbers, foraging and food supply on Isla Daphne Major, Galápagos. *Oecologia*, 46: 55-62.
- HAWKINS, B. A. & HOLYOAK, M. 1998. Transcontinental crashes of insect populations? *American Naturalist*, 152: 480-484.
- HAWKINS B. A., *et al.* 2003. Energy, water and broad scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84: 3105-3117.
- HENDERSON, I. G., CRITCHLEY, N. R., COOPER, J. & FOWBERT, J. A. 2001. Breeding season responses of Skylarks *Alauda arvensis* to vegetation structure in set-aside (fallow arable land). *Ibis*, 143: 317-321.
- HUDSON, P. J. & CATTADORI, I. M. 1999. The Moran effect: a cause of population synchrony. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 1-2.
- JONES, J., DORAN, P. J. & HOLMES, R. T. 2003. Climate and food synchronize regional forest bird abundances. *Ecology*, 84: 3024-3032.
- KARR, J. R. 1976. Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *American Naturalist*, 110: 973-994.
- KOENIG, W. D. 2001. Spatial autocorrelation and local disappearances in wintering North American birds. *Ecology*, 82: 2636-2644.



- LADERO, M. 1987. España luso-extremadureña. En: M. Peinado Lorca & S. Rivas Martínez (Eds.): *La vegetación de España*. Universidad de Alcalá de Henares. Alcalá de Henares, Madrid.
- LIMA, M., JUILLARD, R., STENSETH, N. C. & JAKSIC, F. M. 2001. Demographic dynamics of a neotropical small rodent (*Phyllotis darwini*): feedback structure, predation and climatic factors. *Journal of Animal Ecology*, 70: 761-775.
- LLOYD, P. 1999. Rainfall as a breeding stimulus and clutch size determinant in South African arid-zone birds. *Ibis*, 141: 637-643.
- MACARTHUR, R. H. 1964. Environmental factors affecting species diversity. *American Naturalist*, 98: 387-397.
- MACARTHUR, R. H. 1972. *Geographical Ecology*. Harper & Row. Nueva York.
- MACLEAN, G. L. 1970. The breeding seasons of birds in the southwestern Kalahari. *Ostrich*, suppl. 8: 179-192.
- MAPA. 2001a. *Anuario de estadística agroalimentaria*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación Madrid.
- MAPA. 2001b. *Anuario de estadística agroalimentaria*. Anexo. *Producciones agrarias, forestales y macromagnitudes. Resultados por comunidades autónomas y provincias, 2000*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- MARTÍ, R. & DEL MORAL, J. C. (Eds.) 2003. *Atlas de las aves reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- MITTELBAACH, G. *et al.* (2001). What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 82: 2381-2396.
- NEWTON, I. 1998. *Population limitation in birds*. Academic Press, London.
- NEWTON, S. F. & NEWTON, A. V. 1997. The effect of rainfall and habitat on abundance and diversity of birds in a fenced protected area in the central Saudi Arabian desert. *Journal of Arid Environments*, 35: 715-735.
- NOTT, M. P., DE SANTE, D. F., SIEGEL, R. B. & PYLE, P. 2002. Impacts of the El Niño/Southern Oscillation and the North Atlantic Oscillation on avian productivity in forests of the Pacific Northwest of North America. *Global Ecology and Biogeography*, 11: 333-342.
- PARADIS, E., BAILLIE, S. R., SUTHERLAND, W. J. & GREGORY, R. D. 2000. Spatial synchrony in populations of birds: effects of habitat, population trends, and spatial scale. *Ecology*, 82: 2112-2125.
- PARMESAN, C., ROOT, T. L. & WILLIG, M. R. 2000. Impacts of extreme weather and climate on terrestrial biota. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 81: 443-450.
- PUIGCERVER, M., RODRÍGUEZ-TEJEIRO, J. D. & GALLEGO, S. (1999). The effects of rainfall on wild populations of Common Quail (*Coturnix coturnix*). *Journal für Ornithologie*, 140: 335-340.
- PULLIAM, H. R. 1983. Ecological community theory and the coexistence of sparrows. *Ecology*, 64: 45-52.
- PULLIAM, H. R. & DUNNING, J. B. 1987. The influence of food supply on local density and diversity of sparrows. *Ecology*, 68: 1009-1014.
- RANTA, E., KAITALA, V., LINDSTRÖM, J. & LINDÉN, H. 1995. Synchrony in population dynamics. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B*, 262: 113-118.
- ROTEBERRY, J. T. & WIENS, J. A. (1980). Temporal variation in habitat structure and shrubsteppe bird dynamics. *Oecologia*, 47: 1-9.
- ROSENZWEIG, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press. Cambridge.
- ROYAMA, T. 1992. *Analytical population dynamics*. Chapman & Hall. Nueva York.
- SCHÖN, M. 1999. Zur Bedeutung von Kleinstrukturen im Ackerland: Bevorzugt die Feldlerche (*Alauda arvensis*) Störstellen mit Kümmerwuchs? *Journal für Ornithologie*, 140: 87-91.
- SERVENTY, D. L. 1971. Biology of desert birds. En: D. S. Farner & J. R. King (Eds.): *Avian Biology*, vol. I, pp. 287-339. Academic Press. New York.
- SIEGEL, A. F. 1988. *Statistics and data analysis*. Wiley & Sons. New York.
- SILVA, I., MORENO, A., MUÑOZ, A. F. & TORMO, R. (2000). Aerobiología en Extremadura: estación de Badajoz (1999). *REA*, 6: 103-106.
- SILVA, I., MORENO, A., MUÑOZ, A. F. & TORMO, R. (2002). Aerobiología en Extremadura: estación de Badajoz (2000). *REA*, 7: 173-176.
- SMITH, K.G. 1982. Drought-induced changes in avian community structure along a montane sere. *Ecology*, 63: 952-961.
- SUÁREZ, F., NAVESO, M. A. & DE JUANA, E. 1997. Farming in the drylands of Spain: the birds of the pseudosteppes. En: D. J. Pain & M. W. Pienkowski (Eds.): *Farming and birds in Europe*, pp. 297-330. Academic Press. Londres.
- TELLERÍA, J. L. 1986. *Manual para el Censo de los Vertebrados Terrestres*. Editorial Raíces. Madrid.
- TELLERÍA, J. L., SUÁREZ, F. & SANTOS, T. 1988. Bird communities of the Iberian shrubsteppes. *Holarctic Ecology*, 11: 171-177.
- WIENS, J. A. 1974. Climatic instability and the «ecological saturation» of bird communities in North American grasslands. *Condor*, 76: 385-400.
- WIENS, J. A. 1989. *The ecology of bird communities*. Cambridge University Press. Cambridge.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Tercera edición. Prentice-Hall. Upper Saddle River, New Jersey.
- ZIMMERMAN, J. L. 1992. Density-independent factors affecting the avian diversity of the tallgrass prairie community. *Wilson Bulletin*, 104: 85-94.

[Recibido: 15-01-05]
[Aceptado: 15-05-05]