

MEDITERRANEA

SERIE DE ESTUDIOS BIOLÓGICOS

1996 Época II N° 15



COMITÉ EDITORIAL: Ch. P. BLANC
G.U. CARAVELLO
S.G. CONARD
A. FARINA
A. FERCHICHI
M. MANSOUR



UNIVERSIDAD DE ALICANTE
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA. FACULTAD DE CIENCIAS.

Contenidos

- 05 CYCLE REPRODUCTEUR D'UNE POPULATION D'*ORCHESTIA GAMMARELLUS* (CRUSTACEA, AMPHIPODA) DANS LE LAC SMIR.
M. Aksissou, B. Elkaïm
- 13 DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA EN LA LEGUMINOSA *ADENOCARPUS DECORTICANS*. PÉRDIDA DE PESO Y DINÁMICA DE LOS NUTRIENTES.
M.J. Moro, F. Domingo
- 21 EFECTO DE LA ORIENTACIÓN DE LADERA SOBRE ALGUNAS COMUNIDADES ARBUSTIVAS DEL SEMIÁRIDO CENTRAL DE LA DEPRESIÓN DEL EBRO.
J.C. González Hidalgo, A. Bonet, M.T. Echeverría
- 33 CARACTERISTIQUES ZOOGÉOGRAPHIQUES DE L'AVIFAUNE DE SARDAIGNE, RAPPORTÉS À LA CORSE.
A. Mocchi
- 45 LA COMUNIDAD ORNÍTICA EN UN ÁREA DEGRADADA DE MAQUIA LITORAL EN EL ESTE DE LA PROVINCIA DE ALICANTE.
V. Peiró
- 55 ESTUDIO COMPARATIVO DE ORDENACIÓN DE COMUNIDADES ECOLÓGICAS BASADO EN TÉCNICAS FACTORIALES.
M.P. Galindo, I. Barrera, M.J. Fernández, A. Martín
- 63 ALTERNATIVA AL ANÁLISIS CANÓNICO DE CORRESPONDENCIAS BASADA EN LOS MÉTODOS BILOT
M.P. Galindo, I. Barrera, M.J. Fernández, A. Martín, J.L. Vicente

NOTES FOR THE AUTHORS / NOTAS PARA LOS AUTORES

SUBJECTS

Ecology
Natural Resources
Landscape
Environmental Management

Manuscripts typed on duplicate on one side of the sheet only, should be sent to the magazine direction: *Mediterranea*. S.E.B.Dep. Ecología. Universidad de Alicante. Ap. 99 (03080 Alicante) Spain. All authors are kindly requested to send their papers in writing, but namely on MS DOS/IBM compatible disks, using MS-WORD or WORD PERFECT program. Every paper should conform to the following rules:

LANGUAGE: Spanish, English, French or Italian.

NAME OF THE AUTHORS: preceded by the full first name without abbreviations.

ADDRESS: Institutional address of author(s) (Institutions, Research Centre, University), telephone, fax.

TITLE: concise but detailed enough, without abbreviations (max. 60 strokes).

ABSTRACTS: in English and French, whatever it might be the language of the paper. The length should not exceed 1500 strokes.

PARAGRAPHS: should be arranged as follows: (contents) introduction without title, paragraphs with short titles (max. 50 strokes), conclusions, acknowledgments (if required), references.

REFERENCES: should include only publications mentioned in the text. References to unpublished informations (reports, personal communications, etc.) should be included between parentheses in the text. The bibliography should be presented in conformity with the following patterns:

GOSZ, J.R. and SHARPE, J.H. 1989. Broad-scale concepts for interactions of climate, topography, and biota and biome transitions. *Landscape Ecology* 3:229-243.

PIANKA, E. 1986. Ecology and natural history of desert lizards. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

GOLDSMITH, V. 1979. Coastal dunes. In: R.A. Davis (ed.), *Coastal sedimentary environments*. New York:Springer-Verlag.

CORRECTIONS TO THE PROOF: will be done by the editorial staff. Authors are kindly requested to submit a clear and final paper.

TABLES: each table should be on a separate sheet, numbered consecutively, with a legend. The writing method admitted is: computer writing in TIF files.

GRAPHICS AND DRAWINGS: separated from the text, should be lettered on white or glossy paper, in black and white in compatible disks .TIF format. They should be clearly "constructed", with sufficiently big letters within the block of the graph.

ILLUSTRATIONS: photographs (slides preferably), rigorously in black and white, should be numbered and lettered.

NOTES: they should be numbered and referred to in the text. They should be compiled on separate sheets.

LENGTH: preferably between 5 (min.) and 25 (max.) typed pages. The number of illustrations, tables and graphs should be proportional to the length of the text.

REPRINTS: the publisher provides 10 free copies of review on request.

The articles are reviewed by the editorial staff to be conformed for their publication.

LOS TRABAJOS VERSARÁN SOBRE ASPECTOS DE ECOLOGÍA, RECURSOS NATURALES, PAISAJE, GESTIÓN AMBIENTAL, EN LOS ECOSISTEMAS DE LA CUENCA MEDITERRÁNEA.

Los manuscritos mecanografiados a doble espacio y por una sola cara se enviarán a la dirección del Departamento de Ecología de la Universidad de Alicante, Ap. 99 (03080 Alicante, España) -Revista *Mediterranea*-. Los autores deberán enviar original y dos copias, así como en disquette compatible en programas de tratamiento de texto MS-WORD o WORD PERFECT.

LENGUA: redactados en español, inglés, francés o italiano.

NOMBRE DE AUTORES: apellidos y nombres sin abreviaciones.

DIRECCION: dirección profesional (Organización, Centro de Investigación, Universidad,...)teléfono, telefax.

TÍTULO: conciso y completo, sin abreviaciones (max. 60 espacios).

RESÚMEN: después del título, un resumen en inglés y otro en francés, de 1500 espacios como máximo, independientemente de la lengua utilizada en el texto del trabajo

PARÁGRAFOS: El manuscrito debe respetar el siguiente orden: (contenido) introducción sin título, párrafos con títulos cortos (max. 50 espacios), conclusiones, agradecimientos (si procede), referencias bibliográficas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS: obligatorias para las publicaciones citadas en el texto. Las referencias de información no publicada (informes, comunicación personal...) se incluyen en el texto entre paréntesis. La bibliografía se presentará según los modelos siguientes:

GOSZ, J.R. and SHARPE, J.H. 1989. Broad-scale concepts for interactions of climate, topography, and biota and biome transitions. *Landscape Ecology* 3:229-243.

PIANKA, E. 1986. Ecology and natural history of desert lizards. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

GOLDSMITH, V. 1979. Coastal dunes. In: R.A. Davis (ed.), *Coastal sedimentary environments*. New York:Springer-Verlag.

CORRECCIÓN DE PRUEBAS: será realizada por la redacción de la revista, aunque los autores deben enviar un texto muy claro y definitivo. Si se hallan deficiencias notorias en el texto, el trabajo será remitido a los autores de inmediato.

TABLAS: cada tabla en página por separado, numeradas siguiendo el orden de aparición en el texto y llevarán leyenda. El método de escritura admitido es la escritura de ordenador en formato TIF.

GRÁFICAS y DIBUJOS: presentados en papel blanco no reciclado, exclusivamente en blanco y negro. Las láminas en color deberán ser costeadas por los autores. Gráficas y dibujos deben ser presentados de forma que, modificando su dimensión, no se vea modificada su comprensión. Deberán acompañar las leyendas al gráfico, suficientemente grandes e incluidas en la caja del mismo. Es obligatorio acompañar archivo en disco compatible y formato TIF.

ILUSTRACIONES: las fotografías (preferible diapositivas), exclusivamente en blanco y negro, separadas del texto, con leyenda y número de orden, posición en el texto, etc.

NOTAS: excepcionalmente se incluirán notas a pie, pero éstas deben ir en hojas separadas y debidamente numeradas.

EXTENSIÓN: el texto comprenderá una extensión de 5 (min.) a 25 (max.) páginas mecanografiadas. El número de gráficos, dibujos y fotografías debe ser proporcional al tamaño del texto.

SEPARATAS: el editor suministrará 10 copias por artículo a los autores.

La dirección de la revista se reserva el derecho de revisar los trabajos presentados con el fin de adaptarlos a la publicación

MEDITERRANEA. Serie de Estudios de Ecología Terrestre de ámbito mediterráneo.
ANALES DE LA UNIVERSIDAD DE ALICANTE

COMITÉ CIENTÍFICO:

Ch. P. BLANC. *Lab. Zoogéographie. Université Montpellier III. Francia.*
S.G. CONARD. *USDA Forest Service. Riverside. U.S.A.*
A. FARINA. *Lab. Ecologia del Paisaje. Museo Historia Natural. Aulla. Italia.*
A. FERCHICHI. *I.R.A. Medenine. Túnez.*
M. MANSOUR. *Institute of Ecological Chemistry. GSF-Munich. Alemania.*
G.U. CARAVELLO. *Istituto di Igiene. Università di Padova. Italia.*

COMITÉ EDITORIAL:

A. Pastor, J. Martín, G. López, E. Seva.

DIRECCIÓN:

Eduardo Seva. *Dep. Ecología. Fac. de Ciencias. Universidad de Alicante.*

SECRETARÍA:

Antonio Pastor López. *Dep. Ecología. Universidad de Alicante.*

EDITA:

Servicio de Publicaciones. Universidad de Alicante.

CORRESPONDENCIA:

Departamento de Ecología. Fac. de Ciencias. Universidad de Alicante.
Ap. 99 03080 Alicante. España.
Teléfono de Secretaría: 96/5903400 ext. 3374
Fax: Rev. Mediterránea. Dep. Ecología. 96/5903464

I.S.S.N. 0210-5004
Deposito Legal: A-1059-1984
Composicion e impresion: Gráficas ESTILO, s.c. Alicante.

Cycle reproducteur d'une population d'*Orchestia gammarellus* (Crustacea, Amphipoda) dans le lac Smir (Maroc)

M. Aksissou ⁽¹⁾ et B. Elkaïm ⁽²⁾

Résumé :

Un échantillonnage mensuel d'*Orchestia gammarellus* (Pallas, 1766) dans le lac Smir (littoral méditerranéen du Maroc) a permis d'analyser certains paramètres de son cycle reproducteur. Ainsi, la reproduction ne se poursuit que d'octobre à mai (interruption brève en février), présentant un long arrêt pendant l'été associé à une forte mortalité au sein des adultes; la fécondité également moindre, 15 oeufs en moyenne par femelle, est compensée par un sex-ratio de 57% des femelles. En outre, la longévité courte, ne dépassant pas 10 mois, est compensée par une maturité précoce à 4-5 mois entraînant de nombreuses pontes (4 à 5). Cette population semi-annuelle multivoltine, régie essentiellement par la température et la pluviosité, présente ainsi un potentiel reproducteur comparable à de nombreuses populations d'Europe. Ces caractéristiques associées à un habitat cryptozoïque adopté par les juvéniles au moment de la crise estivale, sont essentiels dans le maintien de cette population du lac Smir.

Mots clés : Talitridae, *Orchestia gammarellus*, Cycle reproducteur, Maroc.

Abstract :

A monthly sampling of *Orchestia gammarellus* (Pallas, 1766) in lake Smir (Mediterranean coast of Morocco) has allowed the analysis of some parameters of the reproductive cycle. This study showed that the reproduction appears from October to May (short interruption in February) with a long pause during a summer, associated with a high mortality especially at the adult stage. The fecundity is 15 eggs per female on an average is compensated for a sex-ratio of 1:1 (57% of females). The short longevity not exceeding 10 months is made up for a precocious maturity (4-5 months) leading to numerous broods (4-5). This semi-annual and multivoltine population depending on temperature and rainfall, shows also a reproductive potential comparable to many European populations, these characteristics associated to cryptozoic habitat of juveniles during the summer crisis are essential in the maintenance of this population of Smir lake.

Key words : Talitridae, *Orchestia gammarellus*, Reproductive cycle, Morocco.

Resumen :

Un muestreo mensual de *Orchestia gammarellus* (Pallas, 1766) en la laguna Smir (litoral mediterráneo de Marruecos) permitió analizar ciertos parámetros de su ciclo reproductor. Así, la reproducción se manifiesta exclusivamente de octubre a mayo (con una breve interrupción en febrero), presentando un largo paro durante el verano, asociado a una fuerte mortalidad entre los adultos. La fecundidad estando también baja: una media de 15 huevos por hembra, es compensada por un sex-ratio de 57% de hembras. Además la longevidad corta, que no sobrepasa los 10 meses, es compensada por una maduración precoz a los 4-5 meses, lo que conduce a numerosos desoves (4-5). Esta población semi-annual y multivoltina, esencialmente controlada por la temperatura y la pluviosidad, presenta, un potencial reproductor, comparable a numerosas poblaciones de Europa. Estas características asociadas a un habitat cryptozo adoptado por los juveniles al momento de la crisis veraneal son esenciales en el mantenimiento de esta población de la laguna Smir.

Palabras-claves : Talitridae, *Orchestia gammarellus*, Ciclo reproductor, Marruecos.

INTRODUCTION

Orchestia gammarellus est un Amphipode Talitridae vivant sous les laines dans la zone supralittorale. Il joue un rôle écologique dans la dégradation de la matière organique et constitue un maillon important dans la chaîne alimentaire des Oiseaux et petits Mammifères (AMANIEU, 1970; WILDISH, 1972).

Cette espèce montre une large répartition géographique. En effet, elle a été signalée en Suède (DAHL 1946), en Angleterre (WILLIAMSON D. E., 1951), en France sur son littoral atlantique (CHARNIAUX-COTTON, 1957) et sur son littoral méditerranéen (LOUIS, 1974), au Maroc (ELKAIM, 1972), aux Açores, Madère, Canaries (MATEUS, 1986) et sur le littoral atlantique argentin (ALONSO, 1987). Donc elle présente une large répartition géographique qui s'étend sur les côtes atlantiques de l'Europe, de l'Afrique du Nord, de l'Amérique du Sud et sur le littoral méditerranéen français et marocain. Son cycle reproducteur, son cycle de mue et sa croissance ont été étudiés en Suède (DAHL, 1946), en Angleterre (WILDISH, 1970, 1972, 1979) et en France (CHARNIAUX-COTTON, 1957; AMANIEU, 1969).

Au Maroc, *Orchestia gammarellus* a été signalée dans l'estuaire du Bou Regreg sans que son cycle soit étudié à cause de son effectif faible (ELKAIM, 1972) et son cycle reproducteur est resté inconnu dans sa limite méridionale de répartition géographique. Cette étude était d'autant plus intéressante que les premières recherches sur le cycle reproducteur conduisaient à la mise en évidence de caractéristiques biodémographiques différentes de celles observés en Europe sur la même espèce mais aussi sur l'espèce voisine *O. mediterranea* localisée dans un estuaire atlantique du Maroc (ELKAIM et al., 1985).

La présente publication essaie ainsi de combler cette lacune en exposant le cycle reproducteur d'*O. gammarellus* au Maroc d'autant que ce dernier représente la limite sud de la répartition géographique de cette espèce.

⁽¹⁾Laboratoire d'Ecologie, Université A. Essaâdi, Faculté des Sciences, B.P. 2121, Tétouan, Maroc.

⁽²⁾Laboratoire d'Hydrobiologie, Université P. et M. Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

MATERIEL ET METHODOLOGIE

Aire d'étude

Le lac Smir est une étendue d'eau se situant sur le littoral méditerranéen du Maroc à 35°43'N et 5°21'W. Il présente par ses caractéristiques climatiques, hydrogéologiques et floristiques un milieu favorable à l'épanouissement de la vie animale qu'elle soit aquatique ou nécessitant une certaine hydromorphie. Son climat est de type méditerranéen humide à hiver tempéré. La pluviosité est de l'ordre de 700 mm par an répartie entre octobre et avril. La température moyenne annuelle est de 16°. L'humidité relative est élevée (82% en moyenne annuelle à 6 heures). La mise en place du lac est due à la présence d'une cuvette à sol argileux imperméable provenant de l'érosion du bassin versant à calcaires et schistes. La chlorosité dépend de la marée et des précipitations et varie entre 0,3 et 24g/l (valeurs extrêmes respectivement de mars et septembre 1988). La végétation est abondante (*Juncus maritimus*, *Paspalum dilatatum*, *Salicornia fruticosa*...) contribuant à la formation de laisses en bordure du lac. Ces laisses offrent un milieu favorable au développement de la population d'*O. gammarellus* qui est abondante surtout dans la zone à topographie élevée (nord et nord-est) du lac Smir car elle lui permet de s'abriter lors de la période de crue.

O. gammarellus présente une activité nocturne (WILLIAMS, 1983) et évite aussi la dessiccation et la prédation par les oiseaux (WILDISH, 1970). Alors que pendant le jour, cette population reste cachée sous les laisses ou sous les amas d'argiles, en adoptant un habitat cryptozoïque (WILDISH, 1979). Son régime alimentaire est détritivore constitué des débris d'algues, de végétaux et du plancton. De même, elle peut consommer les cadavres de certains Arthropodes (MOORE & FRANCIS, 1986a) et elle a montré un certain degré de cannibalisme lors de son élevage au laboratoire (GINSBURGER-VOGEL, 1973).

Technique d'échantillonnage

Dans le lac Smir, *O. gammarellus* se répartit sous les laisses et aussi sous des amas d'argiles. Pour les individus vivant sous les laisses, la méthode d'échantillonnage est la suivante : les laisses déposées en bandes ou cordons d'une largeur d'environ 0,20 m sont prélevées sur une longueur de 2,5 m et remuées dans un bocal à large ouverture rempli d'eau formolée. Le nombre d'individus capturé reflète la densité par 0,5 m². Pour les individus existant sous les amas d'argiles, ils sont prélevés sur un carré de 625 cm² (25 cm x 25 cm) et cette opération est répétée huit fois. La densité finale est la somme des densités par 0,5 m² de laisses et 0,5 m² d'amas d'argile. Cette méthode d'échantillonnage est représentative de la population dans le lac Smir et adéquate au biotope (il n'y a pas de différences dans la structure de la population entre le dessous des lais-

ses et des amas d'argiles). La mesure de la fécondité réelle n'est pas facile puisque certaines femelles libèrent leurs oeufs dans l'alcool ou l'eau formolée lors de la capture et donc le comptage des oeufs dans le marsupium des femelles ne traduit pas la fécondité réelle. Pour éviter cet inconvénient, il faut mettre chaque femelle ovigère seule dans un pilulier. La réalisation de cette condition n'est pas aisée, car il faudrait identifier toutes les femelles ovigères sur le terrain. Ainsi, nous nous sommes limités à récolter un échantillon représentatif des femelles ovigères, conservées isolément, pour en mesurer la fécondité.

Analyse en laboratoire

Au laboratoire, les échantillons sont triés, comptés et séparés en plusieurs groupes :

- 1- groupe des juvéniles, immatures sans sexe différencié dont la taille du corps est comprise entre 2 et 6 mm.
- 2- groupe des intermédiaires, immatures mais avec différenciation morphologique externe du sexe (développement du propodite de la deuxième paire des gnathopodes chez le mâle, oostégite de la femelle) et de taille comprise entre 6 et 9 mm.
- 3- groupe des adultes, individus reproducteurs avec différenciation nette des caractères sexuels secondaires (propodite hypertrophié de la deuxième paire des gnathopodes chez le mâle et chez la femelle présence d'oostégites développés et ciliés) dont la taille est supérieure à 9 mm. Ce groupe des adultes est subdivisé en mâles et femelles, ces dernières sont de trois types :

- femelles non reproductrices, à oostégites petits non ciliés (ces oostégites sont permanents chez *O. gammarellus*).
- femelles ovigères ou gestantes.
- femelles reproductrices vides à oostégites grands et ciliés.

Le nombre et la taille des individus de chaque groupe sont mesurés. De même, le contenu du marsupium des femelles gestantes est compté et la taille des individus est notée.

RESULTATS

L'ensemble des données concernant la structure de la population est donné dans le Tableau I.

1- Evolution de la densité de la population

L'évolution mensuelle de la densité de la population (fig. 1) est peu variable (326 à 532 individus/m²) et présente deux maxima et deux minima. Les deux maxima sont présents en novembre et en mai avec respectivement 532 et 510 individus/m². Les deux minima coïncident avec les mois de février et de juillet avec respectivement 376 et

TABLEAU I

Distribution des densités (N/m^2), des effectifs (N/m^2 ou $\%/m^2$) des différents groupes et du sex-ratio mâles/femelles d'*Orchestia gammarellus* du lac Smir de novembre 1987 à octobre 1988.
Femelles 1 : non reproductrices Femelles 2 : gestantes Femelles 3 : vides à grands oostégites ciliés

Date	Densité	Juvéniles	% Juvéniles	Intermédiaires	% Intermédiaires	Adultes	% Adultes	Mâles	% Mâles/Adultes	Femelles	% Femelles/Adultes	Femelles 1	% Femelles 1	Femelles 2	% Femelles 2/Femelles	Femelles 3	% Femelles 3	Mâles/Femelles
15-Nov-87	532	254	47,74	120	22,56	158	29,7	56	35,44	102	64,56	16	15,69	64	62,75	22	21,57	0,55
14-Dic-87	494	296	59,92	80	16,19	118	23,89	42	35,59	76	64,41	10	13,16	30	39,47	36	47,37	0,55
14-Ene-88	384	192	50	134	34,9	58	15,1	30	51,72	28	48,28	12	42,86	6	21,43	10	35,71	1,07
14-Feb-88	376	208	55,32	88	23,4	80	21,28	32	40	48	60	40	83,33	0	0	8	16,67	0,67
13-Mar-88	400	232	58	112	28	56	14	32	57,14	24	42,86	8	33,33	16	66,67	0	0	1,33
17-Abr-88	454	234	51,54	86	18,94	104	22,91	46	44,23	58	55,77	4	6,9	40	68,97	14	24,14	0,79
16-May-88	510	314	61,57	38	7,45	158	30,98	48	30,38	110	69,62	2	1,82	78	70,91	30	27,27	0,44
15-Jun-88	414	294	71,01	110	26,57	10	2,42	4	40	6	60	6	100	0	0	0	0	0,67
11-Jul-88	326	224	68,71	78	23,93	24	7,36	12	50	12	50	12	100	0	0	0	0	1
13-Ago-88	397	132	33,25	245	61,71	20	5,04	9	45	11	55	11	100	0	0	0	0	0,82
15-Sep-88	384	16	4,17	248	64,58	120	31,25	56	46,67	64	53,33	64	100	0	0	0	0	0,88
23-Oct-88	450	108	24	48	10,67	294	65,33	87	29,59	207	70,41	0	0	135	65,22	72	34,78	0,42

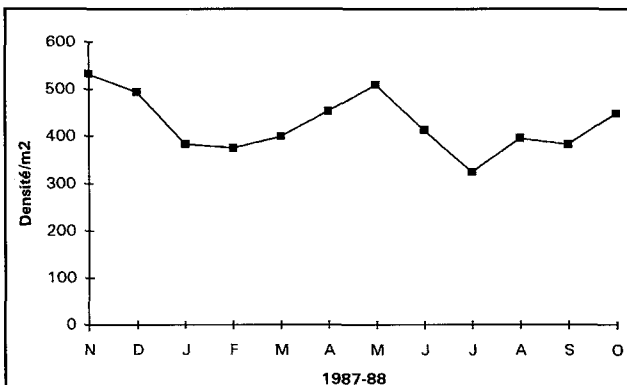


Figure 1 - Evolution temporelle de la densité de la population d'*Orchestia gammarellus* dans le lac Smir.

326 individus/ m^2 . La moyenne annuelle est de 426 ± 34 individus/ m^2 . Les valeurs maximales sont essentiellement dues aux recrutements hivernal et printanier alors que les valeurs minimales sont dues à l'arrêt de la reproduction et à la mortalité causée par la chaleur et sécheresse estivales.

2- Evolution des différents groupes de la population

L'évolution temporelle du pourcentage des juvéniles, des intermédiaires et des adultes de la population (fig. 2) montre que :

- le pourcentage des juvéniles est prépondérant de novembre jusqu'en juillet (47% à 71%). En août, ce pourcentage

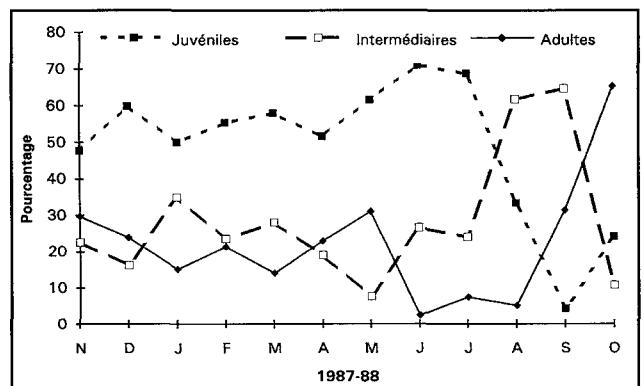


Figure 2 - Evolution temporelle du pourcentage des juvéniles, intermédiaires et adultes de la population d'*Orchestia gammarellus* dans le lac Smir.

chute à 33% et en septembre, il atteint son minimum avec 4% de la population. En octobre, il commence à augmenter pour atteindre 24%. Cette évolution temporelle du pourcentage des juvéniles est étroitement liée à la reproduction de la population puisque pendant la période de reproduction le pourcentage des juvéniles est élevé et le minimum est atteint en fin de la période de repos sexuel.

- le pourcentage des intermédiaires varie entre 7% et 34% de novembre à juillet. En août et septembre, leur pourcentage est respectivement de 61 et 64% et il chute à 10% en octobre. Il apparaît que ce groupe est abondant juste avant l'entrée en reproduction (septembre).

- les adultes représentent un pourcentage compris entre 14% et 31% de novembre jusqu'à mai. En juin, ce pourcentage chute à 2,4% à cause d'une forte mortalité provoquée par la chaleur et la sécheresse estivales (les précipitations sont nulles et la température atteint 37° vers 14 heures). Ce pourcentage augmente progressivement pour atteindre en octobre sa valeur maximale avec 65% de telle manière que la reproduction commence avec les premières précipitations d'octobre et la population est alors essentiellement représentée par les adultes.

2- Période de reproduction

O. gammarellus présente une activité reproductrice d'octobre jusqu'à mai à l'exception du mois de février (fig. 3). Au cours de cette période, le taux d'activité reproductrice débute avec une valeur de 65% en octobre puis il diminue progressivement pour s'annuler en février (reproduction automno-hivernale). L'activité reproductrice reprend en mars avec une valeur de 66% et reste stable pendant avril et mai pour s'annuler en juin (reproduction printanière). En été (juin à septembre), l'activité reproductrice est absente car il y a peu d'adultes (2 à 5%) à l'exception de septembre (31%) où ils sont tous au repos sexuel. La rareté des adultes pendant l'été est due à leur mortalité massive par la chaleur et la sécheresse. Cette évolution du taux d'acti-

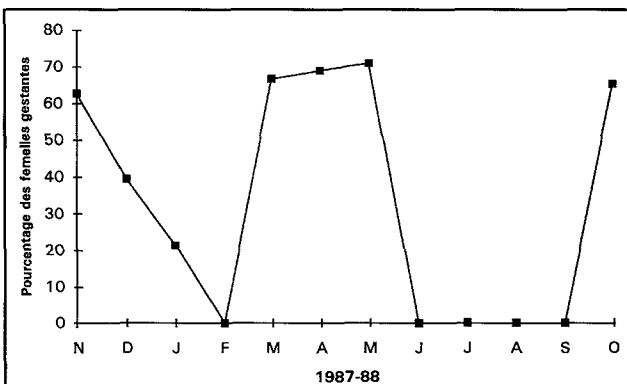


Figure 3 - Evolution temporelle du taux d'activité reproductrice de la population d'*Orchestia gammarellus* dans le lac Smir.

té reproductrice est liée essentiellement à la température et à l'humidité (dépendante des précipitations).

En fonction de leur naissance au printemps ou automne-hiver, la maturité sexuelle (taille 9 mm en général voire 8 mm pour certaines femelles) est atteinte à 4-5 mois, c'est-à-dire que les femelles nées au printemps se reproduisent en automne et les femelles nées en automne-hiver se reproduisent au printemps. On a pu estimer la durée de vie de 7 à 10 mois, c'est-à-dire plus courte par rapport à celles des populations d'Europe qui atteignent une durée de 12 à 18 mois et de ce fait la période de reproduction s'étend en fonction des groupes de femelles de 2 à 5 mois, soit une moyenne de 3,5 mois. L'intermue pour les femelles gestantes a été évaluée à 20-22 jours et 2-3 jours pour les femelles à grands oostégites en élevage à 24° (CHARNIAUX-COTTON, 1957), ce qui donne une durée entre deux portées de 22-25 jours. Une femelle pourrait donc présenter en moyenne 4 à 5 portées par an ce qui est en accord avec les observations effectuées sur le cycle reproducteur et les conditions climatiques annuelles. Cette population semi-annuelle est donc multivoltine.

4- Sex-ratio

Chez cette population, le pourcentage des femelles (fig. 4) est généralement supérieur à celui des mâles à l'exception du mois de mars où il représente seulement 42,8%. La valeur la plus élevée des femelles est enregistrée au début de la période de reproduction en octobre avec une valeur de 70,4%. La moyenne annuelle du pourcentage des femelles est de 57,8%. Un tel rapport des sexes, en faveur des femelles, doit favoriser la capacité de reproduction de la population.

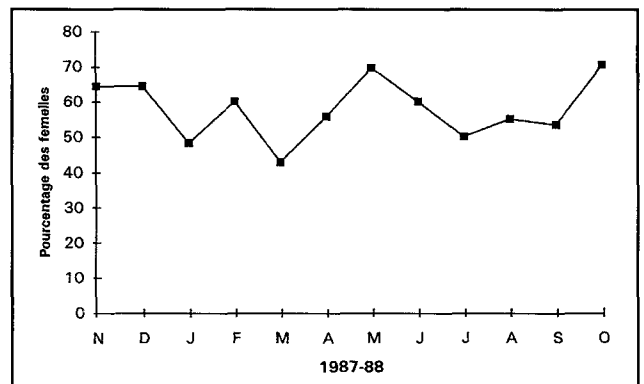


Figure 4 - Evolution temporelle du sex-ratio chez *Orchestia gammarellus* dans le lac Smir

5- Fécondité

La fécondité, ou nombre d'oeufs par portée a été corrélée d'une part avec la taille de la femelle et d'autre part

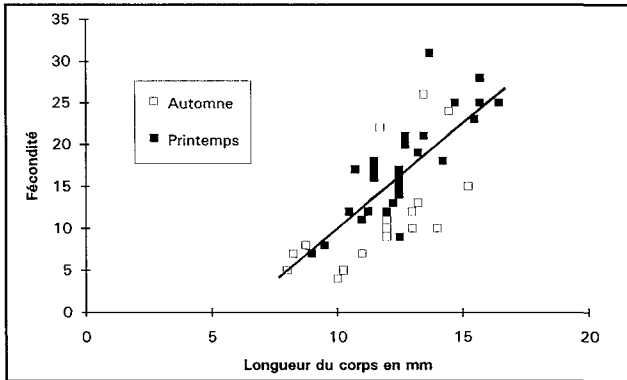


Figure 5 - Relation entre le fécondité et la taille corporelle des femelles d'*Orchestia gammarellus* dans le lac Smir.

avec la saison (fig. 5). Ainsi, la fécondité varie entre 5 et 31 oeufs suivant la taille de la femelle ovigère; cette dernière est comprise entre 9 et 16,5 mm. La droite de régression est $Y=2,54x-16,02$ ($r=0,72$). Le coefficient de corrélation r montre qu'il y a une forte liaison entre la fécondité et la taille des femelles. La fécondité moyenne y est de 15,08 et la taille moyenne x calculée sur toute la période d'activité reproductrice est de 12,24 mm. Le calcul des droites de régression pour les deux phases (printemps, fin automne-début hiver) donne les résultats suivants: au printemps : $Y=2,80x-18,4$; $r=0,82$; $y=16,77$; $x=12,45$ et en période fin automne-début hiver (octobre à janvier): $Y=2,01x-11,35$; $r=0,60$; $y=12,55$; $x=11,85$. Le calcul de ces deux droites de régression, une printanière et l'autre "hivernale" se justifie par le fait que, l'activité reproductrice de cette population du lac Smir, est constituée de deux phases séparées par un repos sexuel en février.

L'analyse statistique à partir de la comparaison des fécondités et tailles moyennes des femelles pour ces deux périodes (printemps et automne-début hiver) par les tests non paramétriques de Mann et Whitney pour n_1 et $n_2 > 10$, au seuil $\alpha = 0,05$ avec $U_t = \pm 1,96$ donne des valeurs U_c (taille) = $-0,70$ c'est-à-dire que les tailles ne sont pas significativement différentes et U_c (fécondité) = $2,51$ c'est-à-dire que les fécondités printemps et automne-début hiver sont significativement différentes.

Ainsi la fécondité printanière (16,77) est bien supérieure à celle de l'automne-hiver (12,55), sans que les tailles des femelles durant ces mêmes périodes soient significativement différentes (12,45 mm contre 11,85 mm).

Cette fécondité dépend ainsi de l'âge des femelles et de la période. En outre cette séparation entre femelles à partir de leur fécondité correspond avec un bref repos de l'activité reproductrice des femelles en février.

DISCUSSION

L'évolution temporelle de la densité de la population marocaine d'*Orchestia gammarellus* est peu variable. Il est probable que les conditions abiotiques, notamment thermique et hydrique (pluviosité) jouent un rôle prépondérant dans cette variation. Les minima de densité en hiver (en février température 13° en moyenne et minimale de 7°) et surtout ceux d'été (température 22° en moyenne et maximale de 35° à 37°) sont liés respectivement à une baisse thermique éliminant les individus surtout âgés, et à une chaleur associée à une sécheresse (0,1 mm de précipitations) responsable d'une véritable hécatombe des individus adultes. L'action du "froid hivernal" intervenant sur la densité de la population, s'exerce à travers l'inhibition de la reproduction, de l'accouplement et de la mort des individus âgés les plus fragiles. Chaleur et sécheresse estivales provoquent une forte mortalité au sein des adultes qui ne représentent plus que 2 à 7% pendant les mois d'été : d'une part *O. gammarellus* ne peut pas tolérer une température de 35° plus d'une heure (MOORE & FRANCIS, 1986b), alors que des valeurs supérieures à 35° ont été enregistrées entre 12 et 15 heures pendant l'été, d'autre part les adultes sont désavantagés par rapport aux juvéniles de petite taille dans la recherche de refuge (fentes de dessiccation), ce qui pourrait expliquer la survie de ces juvéniles trouvant plus facilement un habitat adéquat. Les deux maxima de la densité de cette population en automne (octobre) et au printemps (mai) coïncident avec les périodes de reproduction de la population et l'existence de conditions thermo-hygrophiles favorables.

L'activité reproductrice chez la population marocaine est tout à fait particulière par rapport à celle indiquée en Europe occidentale (AMANIEU, 1969; WILDISH, 1979) et au Maroc dans l'estuaire du Bou Regreg pour une espèce voisine *O. mediterranea* (ELKAIM et al., 1985). Cependant elle est proche de celle indiquée chez certaines espèces de Crustacés Ostracodes dans le lac Smir (BEKKALI, 1987). En Europe occidentale, *O. gammarellus* présente une activité reproductrice de mars à octobre -printemps et été- (AMANIEU, 1969; WILDISH, 1979) alors qu'au Maroc, la reproduction se manifeste d'octobre à mai à l'exception de février (fin automne-début hiver et printemps). Pendant les mois où la température ambiante est moyenne ($15-19^\circ$) et l'humidité du substrat est élevée, le taux d'activité reproductrice est supérieur à 60%. Ceci correspond à la période d'octobre-novembre (automne) et de mars-avril-mai (printemps). L'ensemble de ces résultats montre un décalage dans la période de reproduction entre l'Europe occidentale et le Maroc. Au lac Smir, sur le littoral méditerranéen, l'action des facteurs abiotiques : température et humidité du substrat jouent un rôle important dans la variation du taux d'activité reproductrice d'*O. gammare-*

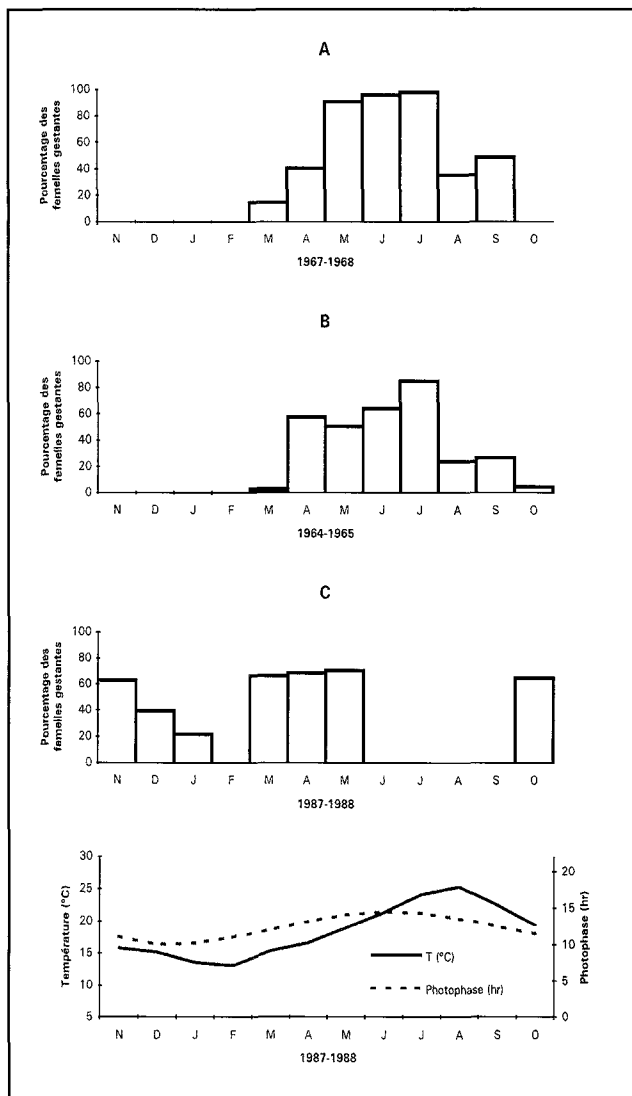


Figure 6 - Comparaison géographique de l'activité reproductrice d'*Orchestia gammarellus* de diverses populations d'Europe et du Maroc. A - Estuaire de Medway (Grande Bretagne, 1979) B - Baie d'Arcachon (France, 1969) C - Lac Smir (Maroc, 1987-88) avec les variations mensuelles de la température moyenne et de la photophase.

llus, en revanche la photopériode semble-t-il, est sans importance appréciable sur cette espèce puisqu'il n'y a pas de corrélation entre la photophase et le taux d'activité reproductrice (voir fig. 6). Cette reproduction est en outre semi-annuelle, c'est-à-dire que la population se reproduit l'année même de sa naissance à la différence des populations d'Europe.

Le sex-ratio de la population marocaine est en faveur des femelles (57% en moyenne) avec des maxima de 70% en octobre-décembre et mai, c'est-à-dire au démarrage d'un nouveau cycle et avant la fin du cycle de repro-

duction. Une évolution similaire du sex-ratio a été observée chez *O. mediterranea* au Maroc (ELKAIM et al., 1985). Chez la population d'Angleterre, le sex-ratio est en faveur des mâles : 66% (WILDISH, 1979). Cette féminisation observée sur la population d'*O. gammarellus* du Maroc peut être due aux endoparasites comme l'ont montré GINSBURGER-VOGEL et DEPORTES (1979). Mais ceci reste à vérifier chez cette population dans une étude ultérieure possible.

La fécondité chez la population marocaine (15 oeufs en moyenne) est inférieure à celle enregistrée en Angleterre : 19 oeufs (WILDISH, 1979). Cette diminution de la fécondité dans le sens nord-sud a été observée chez d'autres Talitridae : *Orchestia montagui*, *Platorchestia platensis* (CIAVATTI et al., 1993). Au Maroc, on note que la fécondité printanière est supérieure à celle de fin automne-début hiver bien que la taille moyenne des femelles n'est pas variée : en zone tempérée notamment la température (17,5°) et la photopériode (12 à 14h30 par jour) du printemps doivent être favorables à l'accroissement de la fécondité en cette période printanière.

Si l'on estime le potentiel reproducteur annuel par femelle $R=x(bnp)$ (WILDISH, 1982) avec $x=100$ adultes, b le nombre moyen d'oeufs par portée (15,1 oeufs), n le nombre moyen de portées par femelle pour une année (4 ou 5) et p le taux de femelles par rapport à l'ensemble des adultes (1,57) on obtiendrait un R_{moyen} variant de 4304 à 3443 oeufs, inférieur à celui indiqué en Angleterre (WILDISH, 1979) avec 5386 oeufs (34% de femelles) à 6684 oeufs (49% des femelles) et ce pour 7 à 8 portées. Cependant cette population du Lac Smir doit présenter un potentiel reproducteur comparable à celui de la plupart des populations d'Europe à nombre de portées voisin (3 à 5). Ici le pourcentage élevé de femelles compense sa fécondité plus faible permettant ainsi de maintenir la population avec toutefois une densité d'individus moindre et peu variable.

En conclusion la population d'*O. gammarellus* du Lac Smir présente toute une série de caractères originaux par rapport à ceux observés dans les populations d'Europe :
 - cette population est semi-annuelle (et multivoltine) alors que celles d'Europe sont annuelles (et multivoltines) notamment en Grande Bretagne (WILDISH, 1979) et en France (AMANIEU, 1970);
 - la fécondité est réduite mais la maturité sexuelle est plus précoce;
 - la longévité est moindre parallèlement à un développement rapide des individus dû aux conditions climatiques favorables (température élevée);
 - le sex-ratio est particulièrement favorable aux femelles avec de forts pourcentages au moment de périodes écologiquement favorables;

- le stade juvénile est bien représenté tout au long du cycle biologique de la population contrairement aux adultes éliminés en période estivale; ces juvéniles arrivent en effet à se réfugier dans les fentes de dessiccation de la vase au cours de cette période climatique défavorable, adoptant ainsi un habitat de type cryptozoïque.

Ces caractéristiques biodémographiques associées à un habitat de type cryptozoïque des juvéniles jouent un rôle primordial dans le maintien de la population malgré une crise estivale régulière entraînant un environnement perturbé et hostile pour cette population du Lac Smir.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier le Professeur J. D. WILDISH pour ses observations pertinentes et son aide bibliographique ainsi que M. MENIOUI pour la détermination de l'espèce et A. BAYED pour ses remarques.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AKSISSOU, M. (1989).- Dynamique des populations de deux Talitridae du littoral septentrional du Maroc (*Talorchestia spinifera* M. dans l'estuaire du Sebou et *Orchestia gammarellus* P. dans le Lac Smir). Thèse de 3^e cycle. Fac. des Sc. de Rabat (Maroc) 202 p.
- AKSISSOU, M. & ELKAIM, B. (1994). - Biodémographie et dynamique d'une population d'*Orchestia gammarellus* (Crustacea, Amphipoda, Talitridae) du littoral méditerranéen du Maroc. *Act. Oecol.*, 15(5), 633-659.
- ALONSO, G. M. (1987).- New records of marine Amphipods Amphipoda Gammaridae for Argentina. *Physis seccion a los oceanos y sus organismos*, 44 (107), 67-69.
- AMANIEU, M. (1969).- Cycle reproducteur à Arcachon d'une population d'*Orchestia gammarella* (Pallas) (Amphipode Talitridae). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 68 (1390), 1-24.
- AMANIEU, M. (1970).- Cycle reproducteur et fécondité de quelques Crustacés Péracarides littoraux. Déterminisme écologique et comparaisons biogéographiques. *Bull. Soc. d'Ecol.*, 1 (4), 223-231.
- BEKKALI, R. (1987).- *Les Ostracodes du Lac Smir (Maroc Nord-occidental)*. Thèse de 3^e cycle, Fac. des Sc. de Rabat (Maroc).
- CHARNIAUX-COTTON, H. (1957).- Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'*Orchestia gammarellus* Pallas (Crustacé Amphipode). *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Animale*, 19, 411-599.
- CIAVATTI, G., LOUIS, M. & AMANIEU, M. (1993).- Stratégie de la reproduction chez une population de *Platorchestia platensis* (Amphipoda Talitridae) en Guadeloupe (Antilles française). *Act. Oecol.*, 14, 501-519.
- DAHL, E. (1946).- The Amphipoda of the sound. Part I Terrestrial Amphipoda. *Acta Univ. Lund. Sect. 2*, pp.1-13.
- ELKAIM, B. (1972).- *Contribution à l'étude écologique d'un estuaire atlantique marocain: l'estuaire du Bou Regreg. 2^{ème} partie Thèse d'Etat*. Fac. des Sc. Univ. de Bordeaux, 251p., 6pl. et 47 tabl.
- ELKAIM, B., IRLINGER, J.P. & PICHARD, S. (1985).- Dynamique de la population d'*Orchestia mediterranea* L. (Crustacé Amphipode) dans l'estuaire du Bou Regreg (Maroc). *Can. J. Zool.*, 63, 2800-2809.
- GINSBURGER-VOGEL, T. (1973).- Détermination génétique du sexe, monogénie et intersexualité chez *Orchestia gammarella* Pallas (Crustacé Amphipode Talitridae) I. Phénomène de monogénie dans la population de Penzé. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 114, 937-438.
- GINSBURGER-VOGEL, T. & DESPORTES, I. (1979).- Structure and Biology of *Martellia* sp in the amphipod *Orchestia gammarellus*. *Mar. Fish. Rev.* 41, 3-7.
- MATEUS, A. (1986).- Amphipodes littoraux et de l'intérieur recueillis aux Açores pendant la campagne "Biaçores" (1971) sur le navire Jean Charcot. *Separata dos Arais da Fac. Cie. da Porto*, 65 (1-4), 87-126.
- MOORE, P. G. & FRANCIS, C.H. (1986a).- Some observations on food and feeding of the supralittoral beach-hopper *Orchestia gammarellus* Crustacea Amphipoda. *Ophelia*, 24 (3), 183-198.
- MOORE, P. G. & FRANCIS, C.H. (1986b).- Environmental tolerances of the beach-hopper *Orchestia gammarellus* Pallas (Crustacea Amphipoda). *Mar. Environ. Res.*, 19 (2), 115-129.
- WILDISH, D. J. (1970).- Some factors affecting the distribution of *Orchestia* Leach in estuaries. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 5, 276-284.
- WILDISH, D. J. (1972).- Postembryonic growth and age in some littoral *Orchestia* (Amphipoda Talitridae). *Crustaceana*, Suppl. 3, 267-274.
- WILDISH, D. J. (1979).- Reproductive consequences of the terrestrial habit in *Orchestia* (Crustacea Amphipoda). *Int. J. Invertebr. Reprod.*, 1 (1), 9-20.
- WILDISH, D. J. (1982). - Evolutionary ecology of reproduction gammaridean Amphipoda. *Int. J. Invertebr. Reprod.*, 5, 1-19.
- WILLIAMS, J. A. (1983).- The endogenous locomotor activity rhythm, of four supralittoral peracarid crustaceans. *J. Mar. Biol. Assoc.*, 63 (2), 481-492.
- WILLIAMSON, D. E. (1951).- On the mating and breeding of some semi-terrestrial Amphipods. *Rep. Dover Mar. Lab.*, 12, 49-62.
- WILLIAMSON, D. I. (1951).- Studies in the biology of Talitridae (Crustacea Amphipoda): effects of atmospheric humidity. *J. M. Biol. Assoc.*, 30 (1), 73-90.

Descomposición de hojarasca en la leguminosa *Adenocarpus decorticans*. Pérdida de peso y dinámica de los nutrientes

M. J. Moro¹ y F. Domingo²

Resumen

Se ha estudiado la pérdida de peso y la liberación de N, P, K, Mg y Ca de la hojarasca de *Adenocarpus decorticans* Boiss. en la Sierra de los Filabres (Almería). Tras 828 días de incubación en el campo, la pérdida de peso inicial fue del 70%. La tasa de descomposición estimada a partir de la aplicación del modelo exponencial simple es de -0.82 el primer año, -0.62 el segundo año y -0.53 para el conjunto del periodo. La liberación de nutrientes sigue la secuencia K>Mg>Ca>P>N. Todos los elementos presentan liberación neta al cabo de 1.5 años. Las tasas de liberación de nutrientes estimadas a partir de ajustes exponenciales simples son: -0.31 (N), -1.69 (K), -0.96 (Mg) y -0.68 (Ca). La rápida liberación de N en esta especie es consistente con el carácter mesófilo de sus hojas y el bajo valor inicial del índice C/N en la hojarasca.

Summary

Rates of weight loss and release of N, P, K, Mg and Ca from decomposing leaf litter were measured in *Adenocarpus decorticans* Boiss. growing in Sierra de los Filabres (Almería, Spain). Decomposition rate calculated from a simple exponential model was -0.82 during the first year, -0.62 during the second year and -0.53 for the overall period. The order of element mobility from decomposing leaf litter was K>Mg>Ca>P>N. All elements showed net release after 1.5 years. Rates of nutrient release calculated from exponential models were: -0.31 (N), -1.69 (K), -0.96 (Mg) and -0.68 (Ca). Fast N mineralization in *Adenocarpus* leaf litter was attributed to the low C/N ratio combined to the mesophyllous character of its leaves.

Palabras clave: Almería, C/N, descomposición de hojarasca, ecosistemas mediterráneos, leguminosas arbustivas, liberación de nutrientes.

Key words: Almería, C/N, litter decomposition, woody legumes, Mediterranean areas, nutrient release, Spain.

INTRODUCCIÓN

Las características morfológicas, estructurales y químicas de las hojas determinan en buena parte su dinámica de descomposición. En España, la mayoría de los estudios sobre descomposición de hojarasca en vegetación

leñosa mediterránea se han centrado en especies con hojas esclerófilas, caracterizadas por un alto contenido en componentes estructurales recalcitrantes y bajos niveles de nutrientes foliares. Por el contrario existe muy poca información sobre leguminosas arbustivas. Estas últimas, combinan altos contenidos de nitrógeno foliar con hojas mesófilas en algunos casos (e.g. *Adenocarpus decorticans*, *Anthyllis citysoides*), o bien con estructuras duras especializadas que las substituyen, como cladodios o espinas (e.g. *Retama sphaerocarpa*, *Ulex parviflorus*). Las diferentes combinaciones de atributos químicos y estructurales presentes en las leguminosas leñosas pueden conducir a patrones de descomposición alejados de la dinámica habitual que caracteriza a las especies esclerófilas. El objetivo de este trabajo es el estudio de la dinámica de pérdida de peso y de nutrientes durante el proceso de descomposición de hojarasca en la leguminosa arbustiva *Adenocarpus decorticans*.

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio se localiza en una pequeña cuenca de la Sierra de los Filabres (Almería) a 1700 m de altitud. *A. decorticans* se asocia en esta zona con individuos de *C. laurifolius* para formar el sotobosque de un joven pinar de repoblación. La cobertura de *Adenocarpus* es de un 35% en este área, llegando a alcanzar recubrimientos superiores en microsítios con suelos más profundos. *Adenocarpus decorticans* es una leguminosa arbustiva que puede alcanzar más de dos metros de talla y es fijadora efectiva de N₂ (Moro *et al.* 1992). Las hojas son pequeñas, mesófilas, con altos contenidos de nutrientes y bajo peso específico foliar (Moro 1992). La precipitación media durante el periodo de estudio (1988-1990) fue de 700 mm distribuida sobre todo en otoño e invierno y con frecuentes nevadas entre los meses de Diciembre y Febrero. La temperatura media anual es de 11° C. La roca madre es silíceo y los suelos son cambisoles-regosoles eutricos.

Los estudios de descomposición en *Adenocarpus* se han llevado a cabo en una parcela experimental de la cuenca, en la que paralelamente se realizaban seguimientos de los ciclos de nutrientes en ésta y otras especies. La hojarasca para el experimento se recolectó directamente de las trampas de desfronde situadas en la parcela durante el mes de Agosto de 1988, coincidiendo con el periodo de máximo desfronde foliar en esta especie (Moro *et al.* 1996, en prensa). En el laboratorio, las hojarasca se secaba al aire hasta peso constante. Tres submuestras se colocaban en la estufa a 75°C para calcular la relación peso seco/peso seco al aire así como para analizar la composición química inicial de la hojarasca. El método empleado para el seguimiento de la evolución del peso y nutrientes en la hojarasca ha sido el de incubación de las muestras en el campo

¹ Departamento de Ecología, Universidad de Alicante, 03080 Alicante, España.

² Estación Experimental de Zonas Áridas, Gral. Segura, 1, 04001, Almería, España.

mediante bolsas (Bocock *et al.* 1960). En este estudio se han utilizado bolsas de 15 X 20 cm. de fibra de vidrio con malla de 1 mm y cerradas mediante una lengüeta. Se rellenaron 50 bolsas, cada una con el equivalente a 5 g de hojarasca secada al aire que se colocaban bajo cubierta de un individuo escogido al azar dentro de la parcela. El periodo de incubación comenzó el 28 Agosto de 1988 continuándose hasta Diciembre de 1990. La evolución de los nutrientes se analizó únicamente hasta Mayo de 1990. Con una periodicidad bimensual el primer año y más espaciada durante el segundo, se recogían tres bolsas al azar del campo introduciéndolas en bolsas de papel para evitar pérdidas y se transportaban al laboratorio. Las muestras eran cuidadosamente sacadas de las bolsas eliminando las partículas de suelo y otros materiales adheridos. Posteriormente se secaban en la estufa a 75°C y se pesaban apreciando hasta 0.001 g. A continuación las muestras eran trituradas individualmente en un molinillo convencional. Una submuestra de 0.2 g era utilizada para determinar el N total mediante el método Kjeldahl (Allen *et al.* 1974). Otra submuestra de 0.5 g se utilizaba para el análisis del contenido en cenizas, P y cationes (K, Ca y Mg). La acenización se realizó por vía semihúmeda en mufla a 450°C. Las cenizas se disolvieron utilizando 5 ml de CIH 20% y 5 ml de NO₃H₂ 5N enrasando con agua desionizada hasta 50 ml para preparar las soluciones madre. El P se analizó mediante el método colorimétrico molibdato-metavanadato amónico (Allen *et al.* 1974) en un espectrofotómetro UV-V. Los cationes se determinaron con espectrofotometría de absorción atómica (Ximenez 1981). En los patrones de Ca se añadió un 0.1 % de lantano para evitar interferencias. Para un número considerable de muestras escogidas al azar, se realizaron replicados a distintos niveles (muestra molida, solución madre y repetición de análisis químicos).

La pérdida de peso de las muestras a lo largo del tiempo ha sido ajustada a un modelo de tipo exponencial simple (Olson 1963) mediante la formula linearizada:

$$\ln W_t = \ln W_0 - kt$$

donde:

W_t = porcentaje remanente del peso inicial

W_0 = peso inicial (%)

k = tasa de descomposición (a^{-1})

t = tiempo transcurrido (a)

El modelo ha sido aplicado para el calculo de k en distintos periodos: primer año, segundo año y periodo total. Las constantes de descomposición entre los distintos periodos se han comparado mediante el test-t. El modelo exponencial simple ha sido también aplicado para aquellos

nutrientes que presentan un patrón de liberación continua desde los momentos iniciales de la incubación.

RESULTADOS

Pérdida de peso

La hojarasca reciente de *Adenocarpus* presenta concentraciones relativamente elevadas de N (1.59%) y K (0.69%) y un bajo índice C/N (Tabla 1). El peso específico foliar puede considerarse como un índice de esclerofilia y es igualmente bajo (14 mg cm^{-2}).

N	1.595 ± 0.109
P	0.041 ± 0.003
K	0.689 ± 0.040
Mg	1.378 ± 0.125
Ca	0.295 ± 0.044
C/N	33 ± 1.54
PEF	14 ± 0.84

Tabla 1. Concentración química inicial (% p.s.) e índice C/N en hojarasca de *A. decorticans*. Se muestra también el peso específico foliar (mg cm^{-2}) en hojas vivas de esta especie. Los valores son medias ± 1 e.s..

La hojarasca de *Adenocarpus* presenta disminuciones en su masa muy acusadas el primer año (Fig. 1), seguidas de pérdidas más suaves durante el segundo año. Al final del periodo de incubación se ha perdido alrededor de un 70 % de la masa de hojarasca inicial. La constante de descomposición estimada para *Adenocarpus* (Tabla 2) tras la aplicación del modelo exponencial simple para el primer año ($k_1 = -0.82 a^{-1}$), es netamente superior a la del segundo ($k_2 = -0.6 a^{-1}$) reflejando las dos fases diferenciadas en la dinámica de la descomposición. Para el conjunto del periodo la tasa media de pérdida de peso fue de $k_t = -0.53 a^{-1}$. No obstante no se han encontrado diferencias significativas entre k_1 y k_2 ($t = -1.16$, ns). Probablemente el menor número de grados de libertad al utilizar periodos parciales junto con elevados errores estándar en algunos valores, impiden que se alcance la significación. Tampoco existen diferencias entre k_1 y k_2 ($t = -0.619$, ns). Sin embargo sí existen diferencias significativas entre la tasa de descomposición del primer año y periodo total ($t = -2.6$ $p < 0.05$). Utilizando el

valor de k_1 puede estimarse una pérdida de peso en la hojarasca de *Adenocarpus* de alrededor del 40% del peso seco inicial al final del primer año. Para el segundo año, utilizando indistintamente k_2 o k_1 se estima una pérdida de un 75 % del peso inicial.

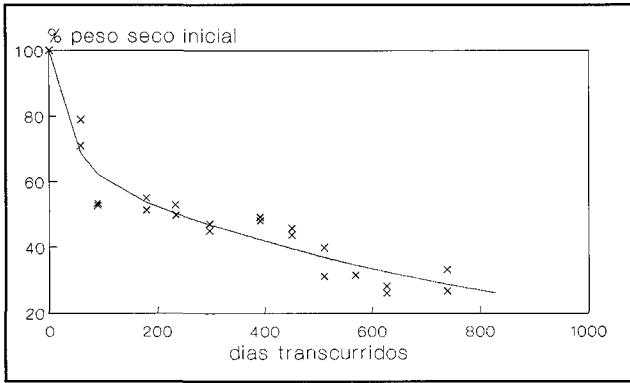


Fig. 1. Evolución de la pérdida de peso (expresado como % remanente) en la hojarasca de *A. decorticans* en el transcurso de la descomposición. El ajuste se ha realizado mediante un modelo exponencial.

	k (a^{-1})	r^2	$p <$
año 1	- 0.824 ^a	0.75	0.001
año 2	- 0.602 ^{ab}	0.71	0.001
periodo total	- 0.535 ^b	0.85	0.001

Tabla 2. Constantes de descomposición (a^{-1}) en *A. decorticans* calculadas a partir del modelo exponencial para los distintos periodos considerados: primer año, segundo año y periodo total (830 días). Se indica la significación del ajuste y el coeficiente de regresión (r^2). Los valores seguidos de la misma letra no son significativamente diferentes ($p < 0.05$).

Nutrientes

La evolución del contenido en nutrientes sigue a grandes rasgos el mismo patrón que el de las concentraciones químicas (datos no mostrados) con la excepción del N y Ca (Fig. 2). Así, mientras que la concentración de N sigue un patrón progresivamente ascendente, su masa sigue un patrón opuesto (Fig. 3) existiendo una correlación significativa entre el peso remanente y la concentración de N ($r=0.93$, $p<0.001$). La concentración de Ca oscila alrededor del valor inicial (Fig. 2), sin sufrir grandes cambios. La masa de Ca, sin embargo, sigue una dinámica descendente continua a lo largo de la incubación (Fig. 3).

El orden de liberación de nutrientes para el perio-

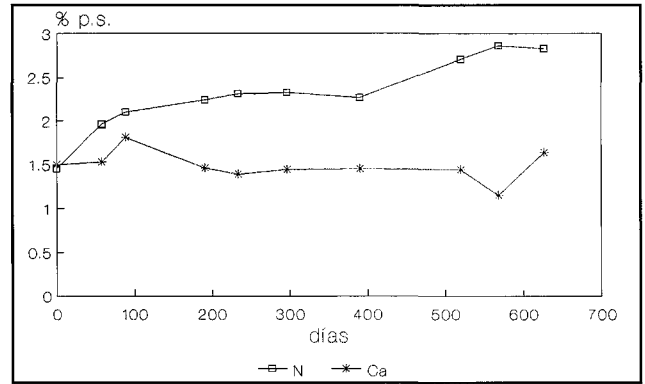


Fig. 2. Evolución de las concentraciones químicas (% p.s.) de N y Ca y de la pérdida de peso (% peso remanente) en la hojarasca de *A. decorticans* durante el periodo de incubación.

do de estudio es de $K > Mg > Ca > P > N$. K y Mg son los elementos más fácilmente liberados mientras que P y N presentan una liberación más lenta. En *A. decorticans* todos los elementos presentan en mayor o menor grado mineralización neta. Destaca el caso del N, cuya liberación puede apreciarse incluso en las etapas tempranas de descomposición. Tras los primeros 58 días, la hojarasca de *A. decorticans* pierde alrededor de un 30% del contenido inicial de N. La liberación en esta fase probablemente se deba a lixiviado más que a factores biológicos. La liberación de N continúa progresivamente en meses sucesivos. Al final del periodo de incubación la pérdida de N es de un 55 % del contenido inicial de N. A pesar de la concentraciones de N progresivamente ascendentes la evolución del contenido de este elemento es descendente. Es muy probable que la rápida pérdida de peso de la hojarasca sea el factor dominante en la evolución del contenido en N. En la Fig. 3 puede apreciarse que el peso seco y el N siguen una dinámica muy similar si bien la curva de N se sitúa siempre por encima de la primera encontrándose entre ambas curvas una correlación significativa ($r=0.98$, $p<0.001$).

La dinámica del P sigue dos fases (Fig. 3b). Durante el primer año domina la inmovilización neta e incluso la acumulación si bien, existe una pequeña liberación en los tres primeros meses que no supera el 4%. Esta fase viene seguida de un periodo de mineralización neta durante el segundo año. El K se libera con una gran rapidez durante los estadios iniciales (dos primeros muestreos) para después mantenerse en niveles muy inferiores a los iniciales de una manera más o menos estable (Fig. 3c). Esta primera fase coincide con la presencia de lluvias otoñales que causan probablemente el descenso brusco observado los primeros meses. Las pérdidas porcentuales de K son superiores a las del peso seco. Al final del periodo de estudio sólo el 2.31 % de K inicial en *A. decorticans* permanece en la hojarasca.

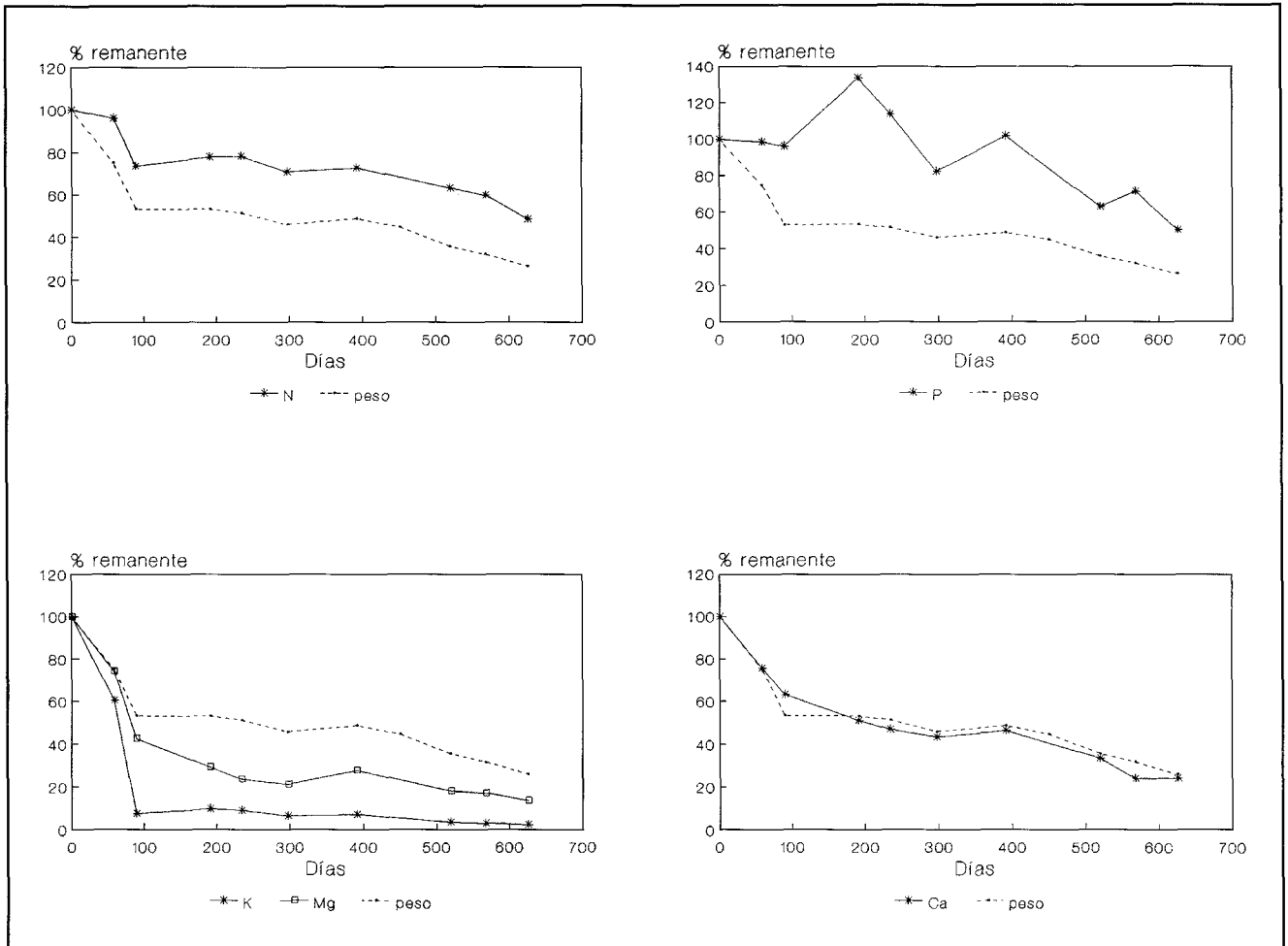


Fig. 3. Evolución del contenido en nutrientes, expresados en porcentaje remanente del contenido inicial, a lo largo de la incubación en la hojarasca de *A. decorticans*. Valores superiores al 100% indican un incremento neto (inmovilización + acumulación) del nutriente considerado. Valores inferiores indican una liberación neta del almacén inicial. Se muestra también la pérdida de peso.

El Mg presenta un patrón similar al del K, sin embargo su liberación en la hojarasca se realiza de forma más lenta. La pérdida relativa de Mg es superior a la del peso seco (Fig. 3c). Al final del periodo la hojarasca pierde un 87% de su contenido inicial de Mg. El Ca se mineraliza de forma relativamente rápida y continua mientras que las concentraciones químicas de este elemento presentan poca variación a lo largo del periodo de incubación (Fig. 2). Existe una estrecha similitud entre la dinámica del Ca y la del peso seco (Fig. 3d). La correlación entre ambas curvas es altamente significativa ($r = 0.96$, $p < 0.001$). Al cabo de los 626 días, sólo un 24.3 % de Ca es retenido en la hojarasca de esta especie, valor muy similar al peso seco remanente para este mismo periodo (26.11%).

Aplicación del modelo exponencial simple a algunos nutrientes

Los resultados del ajuste exponencial a los nutrientes que en este estudio presentan un claro patrón de mineralización (K, Mg, Ca y N) se muestra en la tabla 3. Las ecuaciones ajustadas son en todos los casos significativas a nivel $p < 0.001$. La tasa de pérdida de N ($k_n = -0.31$)

$\ln (\%N) = 4.54 - 0.31t$	$r^2 = 0.81$	$p < 0.001$
$\ln (\%K) = 3.61 - 1.69t$	$r^2 = 0.72$	$p < 0.001$
$\ln (\%Mg) = 4.16 - 0.96t$	$r^2 = .0.77$	$p < 0.001$
$\ln (\%Ca) = 4.40 - 0.68t$	$r^2 = 0.72$	$p < 0.001$

Tabla 3. Ecuaciones resultantes de la aplicación del modelo exponencial simple (tras transformación logarítmica) a los nutrientes que presentan una dinámica de mineralización neta. El tiempo está expresado en años.

es significativamente inferior a la de los demás elementos, mientras que la correspondiente al K ($k_k = -1.69$) es significativamente superior a las de los demás nutrientes. No se han encontrado diferencias significativas entre las tasas de Ca y Mg.

DISCUSIÓN

Pérdida de peso

Diversos autores han comentado la importancia del índice C/N inicial como buen predictor de la dinámica de descomposición, (Stohlgren 1988a, Cromack y Monk 1975) de manera que índices altos implican tasas de descomposición inferiores. Pero en otros casos, es el nivel de componentes recalcitrantes el que parece controlar la dinámica de la descomposición (Berg 1986). Además la importancia de los factores que regulan la dinámica de mineralización pueden variar a lo largo del tiempo (Berg y Lundmark 1987). La alta velocidad de descomposición de *A. decorticans* probablemente sea una consecuencia de factores estructurales y químicos. Los altos contenidos de N y su mesofilia le acercan más a las especies caducifolias y de hecho la tasa de descomposición calculada en este estudio para el primer año está muy próxima a la encontrada por Dziadowiec (1987) en tilo (-0.91), carpe (-1.06) y roble (-0.63) al final del primer año. Con periodos de incubación de dos años Merino y Gallardo (1993) obtienen tasas de -0.44 para *Fraxinus angustifolia* en la zona de Doñana y de -0.62 para *Quercus pyrenaica* en la Saucedá, valores cercanos a los del presente trabajo (-0.53). Para especies mediterráneas perennes de hojas más esclerófilas que *Adenocarpus* las tasas de descomposición son inferiores (e.g. Gallardo y Merino 1993, García Ple *et al.* 1995, Moro *et al.* 1995). El hecho de que *Adenocarpus* sea una planta fijadora de nitrógeno se relaciona con sus altas concentraciones de N en hoja viva (3% p.s Moro *et al.* en prensa). Aunque durante la época de máximo desfronde estival se produce una considerable retranslocación de N (Moro 1992), las concentraciones foliares en hojarasca poseen valores medios del 1.5 % frente que resultan incluso superiores a los contenidos en tejido vivo de mucha especies mediterráneas (Specht 1988). En consecuencia el C/N es bastante inferior a especies mediterráneas no leguminosas lo que parece ser decisivo para su dinámica de descomposición. La dinámica del índice C/N está correlacionado con la pérdida de peso (Moro *et al.* 1995)

La disminución progresiva del contenido en carbono del material foliar durante el proceso de descomposición causa origina un incremento en las concentraciones de N (Gosz *et al.* 1973) haya o no haya liberación de N (Berg y Staaf 1981). Este aumento progresivo de la concentración de N se observa en este trabajo y es señalado comúnmente en la bibliografía (e.g. Gosz *et al.* 1973, Lousier y

Parkinson 1978, Verdú 1984, Klemmedson *et al.* 1985, Dziadowiec 1987, Maheswaran y Attiwill 1987).

Nutrientes

El orden de liberación de nutrientes en la hojarasca de *Adenocarpus* coincide con la mayor parte de los resultados de la bibliografía. (Lousier y Parkinson 1978, Verdú 1984, Schlesinger 1985, Dziadowiec 1987, Alvera 1990). El K es el elemento más fácilmente liberado en casi todas ellas seguido por el Na y Mg. Para los elementos que ocupan los últimos lugares (Ca y N ò P y N) la mayor parte de autores describen inmobilizaciones netas lo cual contrasta con el resultado del presente trabajo.

En términos generales, el N en la hojarasca de bastantes especies suele seguir una dinámica similar a la descrita por Berg (1986). Este autor describe tres etapas consecutivas: una fase corta de liberación atribuible a lixiviado sin intervención de factores biológicos (Gosz *et al.* 1973, Dziadowiec 1987), una fase de inmobilización y/o acumulación debida a utilización microbiana del recurso y una última fase consistente en una liberación neta. En este estudio no se observa inmobilización sino una mineralización neta N desde los estadíos iniciales de incubación, aunque es probable que el descenso detectado en los primeros 80 días se deba a lixiviado y no a una mineralización. Una dinámica similar ha sido observada en plantaciones de otra especie fijadora, *Alnus nepalensis* en el Himalaya (Sharma y Ambasht 1987). Estos autores describen un pérdida neta de N desde el comienzo de la incubación con correlativos aumentos en la concentración de N. Las concentraciones de N inicial son de 1.59% en *A. decorticans* y de 2.8 % en *Alnus nepalensis*. Esto implica unos bajos C/N iniciales que, a la vista de los resultados pueden ser considerados por debajo del valor crítico para la demanda heterótrofa. Este patrón no es generalizable a otras leguminosas o fijadoras de N₂ puesto que un bajo C/N inicial no implica necesariamente el comienzo de una mineralización neta. Schwintzer (1984) señala una inmobilización neta de N en la fijadora actinorriza *Myrica gale* a pesar de un C/N inicial de 28.9. El autor lo atribuye al elevado contenido de lignina en sus hojas que, a su vez, ralentiza la tasa de descomposición de la materia orgánica. El comportamiento del P presenta un patrón muy variable durante el proceso de descomposición. En especies esclerófilas de Sierra de Filabres (Moro *et al.* 1995) se han encontrado inmobilizaciones netas para este elemento durante dos años en especies de pino o liberaciones netas desde el comienzo de la incubación en *C. laurifolius*. *A. decorticans* posee un patrón con una primera fase de inmobilización seguida de una mineralización neta. Un comportamiento similar al de *Adenocarpus* ha sido observado por Fahey (1983) en *Pinus contorta*, Gosz *et al.* (1973) en

ciertas planifolias y Dziadowiec (1987) en roble. La dinámica del P parece estar en estrecha consonancia con los índices C/P. Se han calculado valores críticos de C/P para distintas especies a partir de los cuales comienza la fase de mineralización neta. Enright y Ogden (1987) calcula un valor crítico de alrededor de 650/1 en varias especies componentes del bosque de kauri en Nueva Zelanda. Por su parte Gosz *et al.* (1973) calculan para especies de Hubbard Brook valores críticos de 480/1, Sharma y Ambasth (1987) de 637/1 en *Alnus nepalensis* y Dziadowiec (1987) de 400/1 en acículas de *Pinus sylvestris*. El valor crítico calculado para la mineralización de P en *A. decorticans* es de 609/1, valor dentro del rango de los resultados encontrados por los autores citados anteriormente.

Prácticamente todos los trabajos bibliográficos coinciden en señalar para el K y Mg un patrón caracterizado por un significativa liberación inicial seguida de un mantenimiento en niveles bajos y constantes. La movilidad de estos elementos, que aparecen en vegetales de forma ionizada, facilita el lixiviado y por tanto su liberación (Dziadowiec 1987). El contenido inicial de K y Mg en hojarasca suele exceder la demanda heterotrófica con lo que estos elementos pueden ser liberados y dada su susceptibilidad al lixiviado, la pérdida se produce muy rápidamente (Gosz *et al.* 1973). En *Adenocarpus* el Mg es liberado de forma más paulatina que el K de acuerdo con la mayoría de los resultados de otros autores para diversas especies (Fahey 1983, Dziadowiec 1987, Stohlgren 1988b).

El Ca es menos lixiviable que el K o Mg debido a su papel estructural en las paredes celulares (Swift *et al.* 1979) y a la menor solubilidad de las sales de Ca de las células (Lousier y Parkinson 1978). El contenido en Ca en hojarasca es superior a la demanda de la fauna del suelo (Swift *et al.* 1979). Por estos motivos, el tipo de hoja y la tasa de pérdida de peso y no el índice C/Ca parecen ser los principales responsables de la dinámica de Ca durante el proceso de descomposición (Gosz *et al.* 1973, Schlesinger 1985, Enright y Ogden 1987), siendo esperable una dinámica similar a la del peso seco (Lousier y Parkinson 1978). La correlación altamente significativa entre la pérdida de peso seco y de Ca en *Adenocarpus* y el paralelismo entre las dinámicas de los dos parámetros (Fig. 2) apoya esta hipótesis. En un experimento paralelo al de *Adenocarpus*, las hojas de *Cistus laurifolius* con una concentración inicial de Ca en hojarasca significativamente mayor a la de *Adenocarpus*, presentaron una liberación de Ca significativamente inferior explicada por una tasa de descomposición más lenta (Moro 1992). Sin embargo en la bibliografía aparecen casos en los que se considera a la concentración de Ca inicial como el factor fundamental (Dziadowiec 1987).

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo ha sido realizado gracias a la financiación de la CEE (No. EV4V-0109-E) y de ICONA-CSIC a través del proyecto LUCDEME. Los autores agradecen a A. Durán, S. Ivars y N. Jimenez su colaboración en las tareas de campo y de laboratorio.

REFERENCIAS

- ALLEN S. E., GRIMSHAW H. M., PARKINSON J. A. Y QUARMBY CH. (1974). Chemical analysis of ecological materials. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- ALVERA B. (1990). Ciclos de elementos minerales en dos pinares pirenaicos. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- BERG B. (1986). Nutrient release from litter and humus in coniferous forest soils: A mini review. *Scand. J. For. Res.* 1, 359-369.
- BERG B. Y LUNDMARK J. E. (1987). Decomposition of needle litter in *Pinus contorta* and *Pinus sylvestris* monocultures. A comparison. *Scand. J. For. Res.* 2, 3-12.
- BOCOCK K. L., GILBERT O. J., CAPSTICK C. K., TURNER D. C., WARD J. S. Y WOODMAN M. J. (1960). Changes in leaf litter when placed on the surface of soil with contrasting humus types. *J. Soil Sci.* 11, 1-9.
- CROMACK J. R. Y MONK C. D. (1975). Litter production, decomposition and nutrient cycling in a mixed hardwood watershed and a white pine watershed. En: Mineral cycling in southeastern ecosystems. Ed F J Well J B Gentry and M H Smith. Washington DC. Technical Information Center, United States Energy Research and Development Administration.
- DZIADOWIEC H. (1987). The decomposition of plant litter fall in a oak-linden-hornbeam forest and an oak-pine mixed forest of the Bialowieza National Park. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 56 (1), 169-185.
- ENRIGHT N. J. Y OGDEN J. (1987). Decomposition of litter from common woody species of kauri (*Agathis australis* Salisb.) forest in northern New Zealand. *Aus. J. Ecol.* 12, 109-124.
- FAHEY T. J. (1983). Nutrient dynamics of aboveground detritus in lodgepole pine (*Pinus contorta* ssp. latifolia) ecosystems, southeastern Wyoming. *Ecol. Mon.* 53 (1), 51-72.
- GALLARDO A. Y MERINO J. (1993). Leaf decomposition in two mediterranean ecosystems of Southwest Spain: influence of substrate quality. *Ecology* 74 (3), 152-161.
- GARCIA-PLE C., VANRELL P. Y MOREY M. (1995). Litter fall and decomposition in a *Pinus halepensis* forest on Mallorca. *J. Veg. Sci.* 6, 17-22.
- GOSZ J. M., LIKENS G. E. Y BORMMAN F. H. (1973). Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook forest, New Hampshire. *Ecol. Mon.* 43, 173-191.
- KLEMMEDSON J. O., MEIER C. E. Y CAMPBELL R. E. (1985). Needle decomposition and nutrient release in ponderosa pine ecosystems. *Forest Sci.* 31 (3), 647-660.
- LOUSIER J. D. Y PARKINSON D. (1978). Chemical element dynamics in decomposing leaf litter. *Can. J. Bot.* 56, 2795-2812.
- LUTZ H. J. Y CHANDLER R. F. (1946). Forest Soils. John Wiley & Sons Inc. New York
- MAHESWARAN J. Y ATWILL P. M. (1987). Loss of organic matter, elements and organic matter in decomposing *Eucalyptus microcarpa* leaf litter. *Can. J. Bot.* 65, 2601-2606.
- MORO M. J. (1992). Desfronde, descomposición y fijación de nitrógeno en una microcuenca con repoblación joven de coníferas y matorral de *Cistus laurifolius* y *Adenocarpus decorticans* en la Sierra de los Filabres (Almería). Tesis doctoral. Universidad de Alicante, Alicante.

- MORO M. J., DOMINGO F. Y BERMUDEZ DE CASTRO F. (1992). Acetylene reduction activity (ARA) by the shrub legume *A. decor-ticans* Boiss. in Southern Spain (Almería). *Acta Oecol.* 13 (3), 325-333.
- MORO M.J., DOMINGO F. Y BELLOT J. (1995). Leaf and needle litter decomposition in mediterranean shrub and pine species of "Sierra de los Filabres" (Almería, Spain): Weight loss and N and P dynamics. In: Nilsson LO, Hüttl RF, Johansson UT, Mathy P, eds. *Nutrient uptake and cycling in forest ecosystems*. Ecosystems Research Report 21. Luxembourg: Commission of European Communities, 165-176.
- MORO M.J., DOMINGO F. Y ESCARRÉ A. (1996). Organic matter and nitrogen cycles in a pine afforested catchment with a shrub layer of *Adenocarpus decorticans* and *Cistus laurifolius* in south-eastern Spain. *Annals of Botany* (in press).
- OLSON J. S. (1963). Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44, 322-331.
- SCHLESINGER W. H. (1985). Decomposition of chaparral shrub foliage. *Ecology* 66 (4), 1353-1359.
- SCHWINTZER C. R. (1984). Production, decomposition, and nitrogen dynamics of *Myrica gale* litter. *Plant Soil* 78, 245-258.
- SHARMA E. Y AMBASHT R. S. (1987). Litterfall, decomposition and nutrient release in an age sequence of *Alnus nepalensis* plantation stands in the Eastern Himalaya. *J. Ecol.* 75, 997-1010.
- SPECHT R. L. (1988). Mediterranean-type ecosystems. A data source book. Kluwer Academic Publisher.
- STOHLGREN T. J. (1988a). Litter dynamics in two Sierran mixed conifer forests. 1 Litterfall and decomposition rates. *Can. J. For. Res.* 18, 1127-1135.
- STOHLGREN T. J. (1988b). Litter dynamics in two Sierran mixed forests 2: Nutrient release in decomposing leaf litter. *Can. J. For. Res.* 18, 1136-1144.
- SWIFT M. J., HEAL O. W. Y SANDERSON J. M. (1979). Decomposition in terrestrial ecosystems. *Studies in Ecology*, 5: Blackwell Scientific Publications.
- VERDU A. M. C. (1984). Circulació de nutrients en ecosistemes forestals del Montseny: Caiguda de virosta i descomposició de les fulles. Tesis doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona.
- XIMENEZ L. (1981). Espectroscopía de absorción atómica. Madrid

Efecto de la orientación de la ladera sobre algunas comunidades arbustivas del semiárido central de la depresión del Ebro

José Carlos González Hidalgo(**);
Andreu Bonet(*);
María Teresa Echeverría(**)

Resumen

Se analizan los efectos de la orientación de ladera en comunidades arbustivas del sector semiárido central del Valle del Ebro. Los resultados confirman diferencias en parámetros estructurales (biomasa, distribución de frecuencias), y comportamiento hídrico de las dos especies dominantes (*Rosmarinus officinalis* y *Ononis tridentata*) que se atribuyen a las diferencias en los factores físicos inducidos por la exposición de ladera (temperatura, ETP, agua en el suelo). Los resultados sugieren la posibilidad de que el efecto de la orientación de ladera sobre el crecimiento vegetal tenga, preferentemente, un carácter selectivo en el tiempo.

Palabras Clave.- Exposición de ladera; Matorral; Semiárido; *Rosmarinus officinalis*; *Ononis tridentata*; Valle del Ebro; Violada (Huesca).

INTRODUCCION

Cabe suponer, a priori, que el efecto de las condiciones ambientales como la topografía, estación climática, orientación de ladera, suelos etc, sobre el crecimiento y estructura de las comunidades vegetales, aumenta en medios sometidos a déficit hídrico (CARTER y KLINKA, 1990). En el caso de la orientación de ladera, ésta provoca, vía radiación incidente, diferentes valores de demanda atmosférica potencial, que es superior en solana respecto a la umbría (FELICÍSIMO y CEPEDAL, 1984; OKE, 1987; KIRKBY *et al.*, 1990). Por ello, en los ambientes con déficit hídrico la mayor demanda atmosférica en las laderas cálidas origina que las condiciones para el establecimiento, mantenimiento y regeneración de las comunidades

vegetales, sean más extremas. Y esta situación debería manifestarse de alguna manera en aquellas comunidades.

Las relaciones entre la orientación de ladera y la humedad en el suelo en áreas de clima semiárido se encuentra documentada en numerosos trabajos. Entre otros, DOUGUEDROIT (1974) en las montañas medias del sur de Francia, KADMON *et al.* (1989), YAIR y BERKOWIZC (1989) y YAIR *et al.* (1980) en semiáridos más extremos de Israel, PARKER (1991) en el semiárido extremo del SW de EEUU, han observado diferencias significativas en los regímenes hídricos de laderas de orientación contrastada. En otras ocasiones, diferentes autores han demostrado los efectos de la orientación de la ladera sobre la cubierta vegetal. El crecimiento diferencial entre solana-umbría es citado por DROZOV (1971, en WHITTAKER y MARKS, 1975), las diferencias en biomasa se indican en ASHTON (1976) y BLACK (1987); finalmente, entre otros muchos, las diferencias interespecíficas entre laderas han sido estudiadas por PUERTO *et al.* (1983 a y b), CORREIA *et al.* (1987), DARGIE (1987), PARKER (1991), KUTIEL y LAVEE (1995), así como recientemente FERRER *et al.*, (1995) han investigado el efecto intraespecífico de la orientación de ladera (*Periploca angustifolia*) en el sureste ibérico.

Las comunidades vegetales pueden presentar dos extremos de comportamiento en el empleo de los recursos, especialmente en el caso del recurso hídrico. Cuando éste es escaso, la eficiencia de uso parece disminuir, pero el rango de empleo del mismo aumenta. Y a la inversa, cuando la existencia de agua no es limitante. Esta situación podría provocar, entre otros resultados, crecimientos diferenciales (CARTER y KLINKA, 1992). Según los comentarios previos, en el primer caso se trataría de la hipótesis asignada a las solanas, y en el segundo sería la hipótesis aceptable en las umbrías.

Los ambientes semiáridos en la actualidad son centro de interés y estudio por su elevada fragilidad natural (ALBALADEJO y LÓPEZ BERMUDEZ, 1992; FERRER, 1994). Por ello los estudios en microescala pueden evidenciar los efectos de algunos factores sobre la dinámica natural que no son considerados en estudios globales, cuyo conocimiento permita mejorar el manejo y gestión de estos sistemas naturales.

En el presente trabajo se analizan los efectos que la orientación de ladera ejerce sobre la estructura de las comunidades vegetales de matorral mediterráneo en condiciones semiáridas del sector central de la Depresión del Ebro.

ÁREA DE TRABAJO

El estudio se ha desarrollado en la comarca de la Violada, sector central de la Depresión del Ebro, (SW de la

* Departamento de Ecología, Universidad de Alicante, Apdo 99, 03080 Alicante, España.

** Departamento de Geografía, U. Zaragoza.

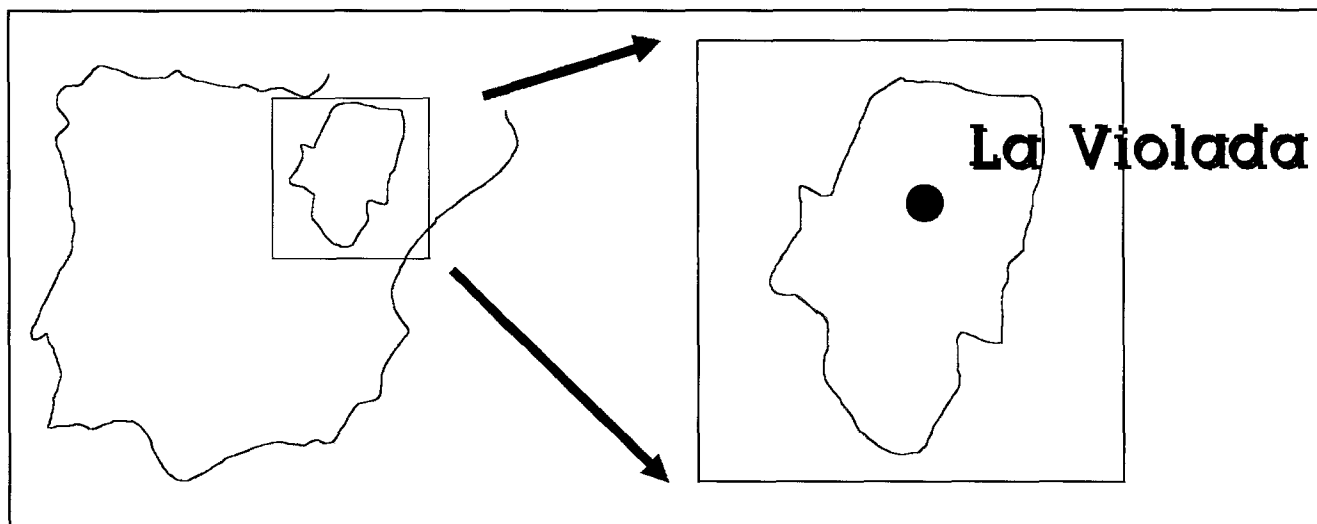


Figura 1.- Localización de la zona de trabajo

provincia de Huesca, 0° 35' W, 24° 05' W, Figura 1). La zona tiene un clima semiárido, con escasas e irregulares precipitaciones (media 490 mm año⁻¹), temperaturas media anual de 12 °C con fuerte oscilación intermensual (20°C), y déficit hídrico estival de, al menos, tres meses. No son escasos los períodos secos superiores a 40-50 días (retorno 3 años).

Los suelos son delgados, tipo inceptisol, desarrollados a partir de un sustrato de margas y yesos. Se asientan sobre depósitos de ladera de textura franca o francolimosa, con unos 30 cm de profundidad mínima media (al menos en los puntos de muestreo de la vegetación).

El área se localiza en torno a los 450 m sobre el nivel del mar. En su conjunto, la topografía presenta una sucesión de interfluvios y vaguadas de orientación W-E que genera un desarrollo de las laderas en orientación N y S. Las pendientes oscilan entre valores de 15 y 35 %. Entre solana y umbría se ha constatado descriptivamente una ocupación vegetal netamente diferenciada, con formaciones densas en umbría y formaciones aclaradas (en torno al 50 % de cubrimiento) en las solanas (GONZÁLEZ HIDALGO, 1988; GONZÁLEZ HIDALGO y LÓPEZ, 1989).

La vegetación espontánea actual del área de estudio, resultado de los diferentes procesos de degradación de la maquia original y de selección por ambiente gipsícola, corresponde a un *Ononidetum tridentatae* Br.- Bl. et O. de Bolòs 1957, con predominio local de las especies *Rosmarinus officinalis* y *Ononis tridentata* en el estrato arbustivo, y *Brachypodium retusum* en el estrato herbáceo.

MATERIAL Y METODOS.

El contraste de las comunidades vegetales en el área de trabajo se ha realizado mediante una aproximación sucesiva que contempla, contrastando en cada caso la

situación de umbría respecto a la solana, los siguientes apartados:

- (1) evaluación de los valores potenciales de la demanda atmosférica
- (2) valoración de las condiciones hídricas y térmicas
- (3) aproximación al comportamiento en los consumos de agua
- (4) caracterización de la estructura de las especies arbustivas dominantes

Cálculo de la demanda

Los valores de la demanda potencial se han estimado con la fórmula de Turc. Los datos de temperaturas proceden del observatorio de Almudébar (sito en línea recta de la zona de trabajo unos 3 km, sin pantalla topográfica), y el cálculo de la Radiación de Onda Corta (Ri) se ha efectuado con el programa RADIAC (GRACIA, 1983 versión 3.1); dicho cálculo incluye el factor de visión de horizonte, la pendiente y el azimut a partir de datos de campo. Los valores resultantes fueron corregidos por aproximación estadística con datos suministrados en Estanque A de la citada estación. Más detalles de la metodología empleada se encuentran en GONZALEZ HIDALGO y RAVENTÓS (1994).

Condiciones hídricas y térmicas

El seguimiento del agua en el suelo bajo cubierta vegetal se ha realizado semanalmente durante 18 meses (Febrero 1990, Abril 1991), a tres profundidades (15, 30 y 50 cm), y en un perfil en solana y otro en umbría. La técnica empleada fue la del bloque de yeso. Las lecturas de campo fueron transformadas a porcentajes de humedad

capilar mediante calibrado de laboratorio, cuyas especificaciones se encuentran en GONZÁLEZ HIDALGO (1994).

La medida de temperaturas se realizó mediante lectura de termómetros de alcohol localizados en los mismos puntos de muestreo y profundidades.

Valoración de consumos

El estudio del comportamiento hídrico de las dos especies dominantes, *Rosmarinus officinalis* y *Ononis tri-dentata*, se realizó mediante muestreos semanales de biomasa fresca (cuatro muestras por especie y ladera), secado en estufa (80°C hasta peso constante), y cálculo del Déficit de Agua de Saturación (WSD) respecto al Contenido de Saturación, cuyo valor se obtuvo mediante calibrado de laboratorio (véase GONZÁLEZ HIDALGO, 1994). Puesto que solamente existe un perfil de humedad por ladera, se ha optado por el empleo de estadística no paramétrica en el análisis de los valores de WSD. Las pruebas elegidas son los Anova de Rangos (prueba de Kruskal-Wallis) y la prueba *U* de Mann-Whitney. Los análisis se realizaron en diferentes periodos representando las estaciones climatológicas.

Estructura de las especies

El análisis de la estructura de las formaciones se realizó eligiendo tres parcelas (2 x 2 m) en exposición norte y tres en solana, con cubrimiento cercano al 100 %. En cada parcela se talaron los individuos de las especies arbustivas y se recogieron las herbáceas mediante siega. Las parcelas se eligieron manteniendo una homogeneidad en vegetación (máximo cubrimiento), pendiente, litología y gestión.

Los factores diferenciales que pudieran haber afectado la homogeneidad de las réplicas son aquellos relacionados con el tipo de perturbaciones más comunes en el paisaje circundante: sobrepastoreo, tala, fuego, su intensidad y extensión en el tiempo. Sin embargo, la selección de parcelas parte de la hipótesis de que no existen diferencias en la historia y evolución reciente entre las mismas.

Al haber realizado los muestreos de las comunidades en máximos cubrimientos, asumimos que los valores muestreados están cercanos al máximo potencial actual. En segundo lugar, las informaciones suministradas por los pastores de la zona, nos aseguran que fue abandonada tras la guerra civil, y hoy día solamente sirve de paso de ganado unos pocos días al año, por lo que el grado de pastoreo es similar. Ambas circunstancias nos sugieren considerar que las parcelas de muestreo son comparables, y las comunidades vegetales que las ocupan deben su estado actual a las condiciones naturales de los espacios que habitan. Por ello, los resultados obtenidos se deben entender como un

efecto neto de la orientación de ladera, no haciendo hincapié en la disparidad que se observa en los cubrimientos globales.

En cada parcela se midió el diámetro basal de todos los individuos (a 4 cm del cuello de la raíz). Se extrajo una fracción para su secado en estufa (80 °C hasta peso constante), se efectuó la corrección a peso seco de cada individuo y se calculó su biomasa. Para esta valoración se obtuvo previamente la relación alométrica (WHITTAKER y WOODWELL, 1968) en un muestreo individualizado (véase GONZÁLEZ HIDALGO, 1994).

El total de herbáceas fue pesado en campo, y se extrajo una muestra para su corrección a peso seco. La biomasa de cada parcela, el promedio por ladera, la biomasa de las especies dominantes por parcela, y su promedio por ladera fueron calculados sumando las cantidades correspondientes.

Finalmente, en cuatro laderas de orientación norte y cuatro de orientación sur, se realizó un muestreo de individuos representativos de cada especie; en cada uno de ellos se contaron con lupa micrométrica el número de anillos (ciclos) de crecimiento, tras pulido con lija y tinción con dicromato potásico (al 5%) de porciones de tallo obtenidas a 4 cm del cuello de la raíz. La tinción produce una coloración diferencial de los anillos de crecimiento durante un lapso de tiempo suficiente para realizar el conteo, aunque no es permanente su efecto. Los valores resultantes del número de ciclos de crecimiento se relacionaron con el diámetro a 4 cm del cuello del tallo.

RESULTADOS

Demandas

Los valores promedio de ETP mensual en ladera Norte y Sur y los de la horizontal se muestran en la Tabla 1. Se incluyen los valores promedio de temperaturas y precipitaciones mensuales. Los máximos se localizan en Julio y los mínimos en Enero, en un rango entre > 225 mm y < 30 mm mes⁻¹.

Sobre la horizontal las desviaciones mayores se producen en los meses de menor demanda, mientras en los meses estivales el valor de ETP apenas difiere entre laderas. Primavera y verano demandan más del 75 % del valor de ETP anual en ambas laderas. Finalmente, los valores generales obtenidos aseguran un déficit hídrico generalizado, en tanto la precipitación anual promedio es de unos 492 mm.

Las diferencias entre laderas son acusadas. Estudios precedentes han señalado además que el efecto de la exposición se presenta conjugado con el valor de la pendiente, no siendo significativo su efecto "per se" en la variación de la demanda atmosférica; por esta razón, dada la configuración de los perfiles topográficos, la variación

	E	F	M	A	My	Jn	Jl	Ag	S	O	N	D	Año
P	33,6	33,5	44,6	48,3	58,5	40,1	23,7	32,6	46,2	40,6	46,7	44,0	492
T	4,4	6,1	8,6	11,6	14,7	19,2	22,4	21,7	18,3	13,7	7,9	6,4	-
ETP N	20	34	75	118	161	198	227	184	139	76	35	22	1289
ETP H	23	39	86	137	178	213	245	211	165	94	46	23	1460
ETP S	31	52	94	142	176	208	243	216	175	111	56	32	1536

Tabla 1.- Valores mensuales de precipitación (mm), temperatura (°C) y ETP (mm) en la horizontal (H) y promedio de umbría (N) y solana (S). Fuente P, T y ETP (H): Instituto Nacional de Meteorología, Estación Granja Almodóbar; ETP evaluada en solana y umbría en GONZÁLEZ HIDALGO y RAVENTÓS (1994)

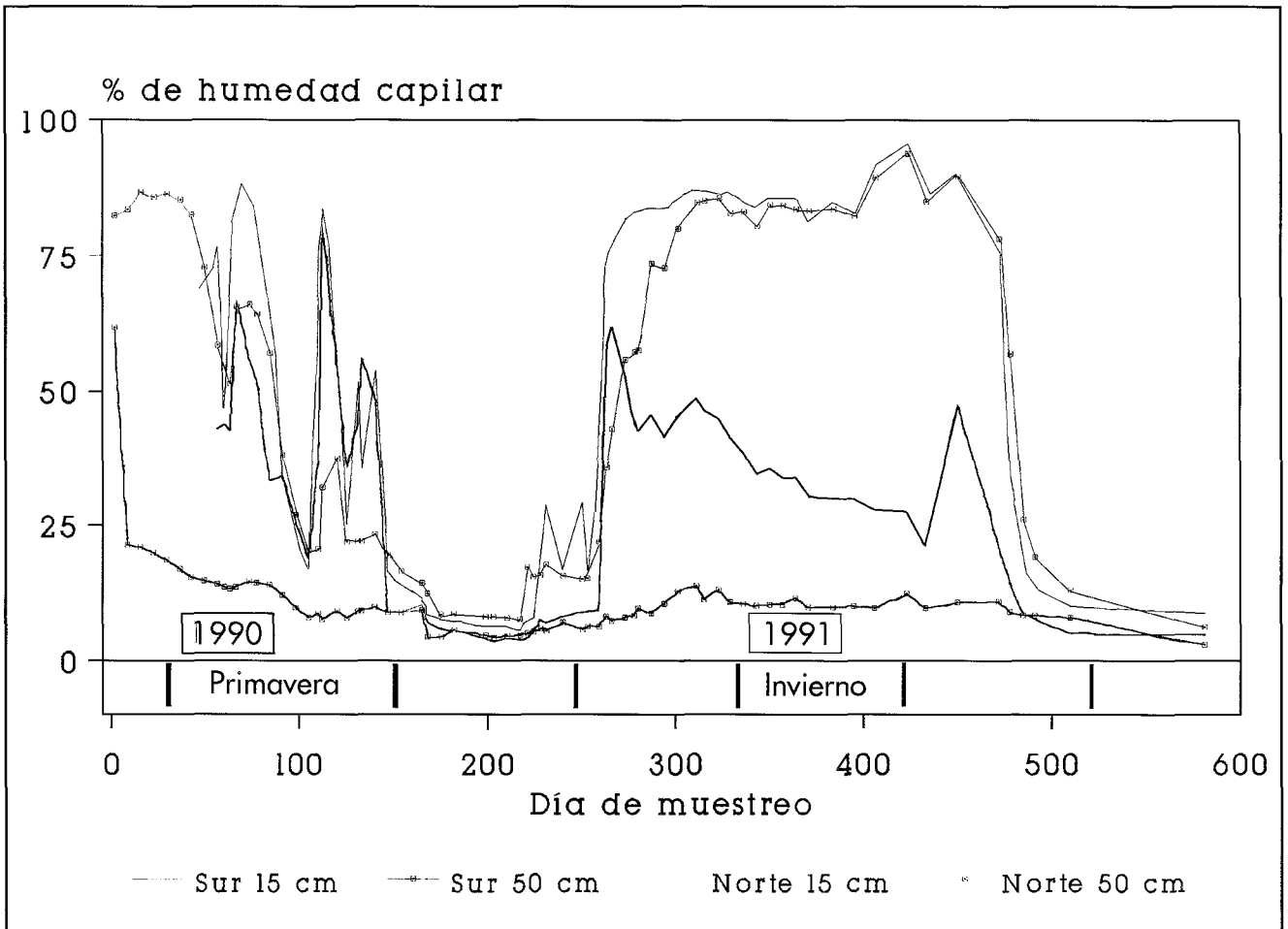


Figura 2.- Evolución de humedad en el suelo a 15 y 50 cm de profundidad en ladera Norte y Sur. Valores expresados en % de humedad capilar.

intraladera en los valores de ETP sólo existe en la umbría, presentándose la solana como un espacio mucho más homogéneo en cuanto al reparto espacial de la demanda atmosférica (GONZÁLEZ HIDALGO y RAVENTÓS, 1994).

Condiciones hídricas y térmicas

La evolución del agua capilar en el período de estudio a 15 cm y 50 cm en ladera Norte y Sur se muestra en la Figura 2. En ambos espacios se observa un acusado déficit estival, y la localización de los máximos en primavera y otoño-invierno. En conjunto, las variaciones de humedad en umbría afectan a todo el perfil durante la primavera, mientras en solana sólo se producen en los 15 cm superiores. En el otoño e invierno en ladera norte se mantienen los valores de humedad a todas las profundidades, mientras en solana se aprecia un descenso constante.

Durante el otoño e invierno los contenidos promedio de agua en el suelo son superiores en umbría, donde se alcanza el 80-90 % de humedad capilar. En el otoño el incremento de la humedad en el perfil es más rápido en umbría que en solana, donde la rehumectación es más lenta, no alcanza los valores finales de la umbría, y no afecta a todo el perfil. No obstante, la rehumectación del perfil en ambos casos es mucho más rápida que la observada en condiciones de suelo desnudo, hecho que se atribuye a los efectos de la escorrentía cortical sobre la infiltración del agua en el suelo.

La evolución de temperaturas a 15 cm se muestra en la Figura 3a. Se aprecia una pauta general que viene a ser inversa de la evolución del agua en el suelo ya descrita (Figura 2). Los valores de temperatura de la solana exceden en torno a 2-3 °C a los de la umbría. Durante el otoño e invierno (Figura 3b) existe una inversión de las temperaturas en el suelo; en la solana rara vez baja de 5°

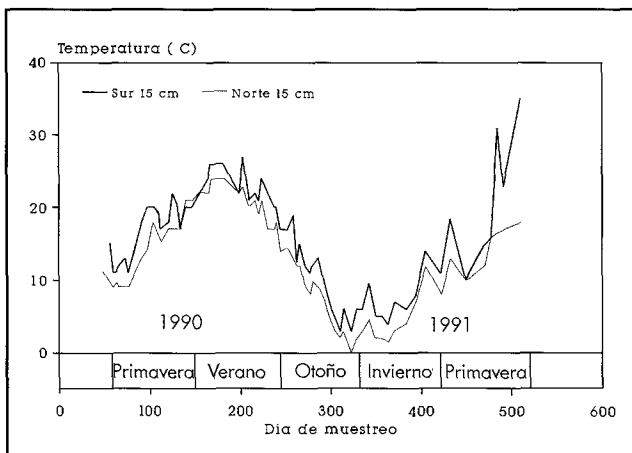


Figura 3 a.- Evolución de temperaturas en el suelo (°C) a 15 y 50 cm de profundidad en ladera Norte y Sur.

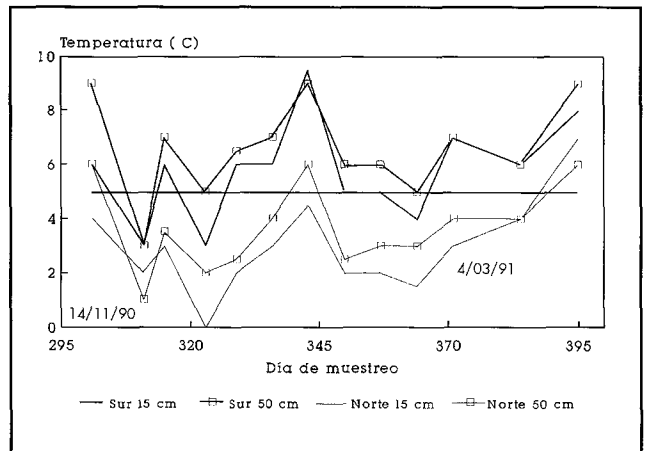


Figura 3 b.- Evolución de temperaturas en el suelo (°C) a 15 y 50 cm de profundidad en ladera Norte y Sur durante el periodo 14/11/90 -4/03/91.

C, mientras en la umbría están siempre por debajo de dicho valor.

Consumo

La evolución temporal del WSD en *Rosmarinus officinalis* y el agua capilar en el suelo (15 cm) se muestra en la Figura 4a (umbría) y 4b (solana), siendo muy semejante dicha relación a la observada en *Ononis tridentata* (GONZÁLEZ HIDALGO, 1994). El otoño e invierno se localizan en el margen superior derecho de la figura, y la primavera y verano en el inferior e izquierda superior. Las diferencias entre ambas laderas son notables; en la ladera norte se observa una pauta estacional mucho más acorde a la evolución de las demandas que en la ladera sur, donde la evolución del WSD está más dependiente del agua del

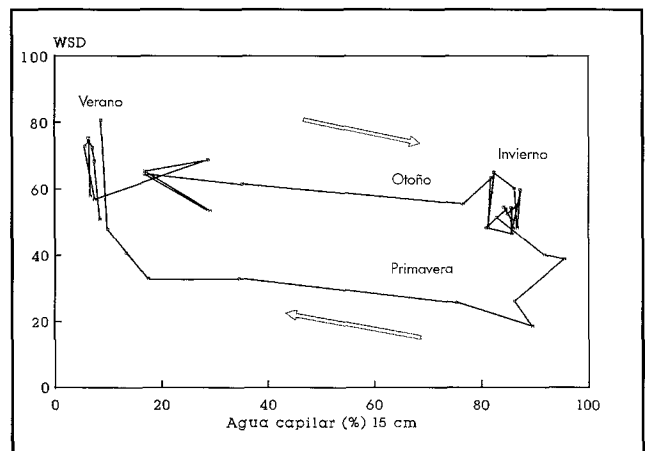


Figura 4 a.- Relaciones WSD (*Rosmarinus officinalis*) y agua en el suelo /humedad capilar en ladera Norte. Las flechas indican la dirección de los muestreos en el tiempo, señalándose las localizaciones generales de las cuatro estaciones climatológicas. En GONZÁLEZ HIDALGO (1994)

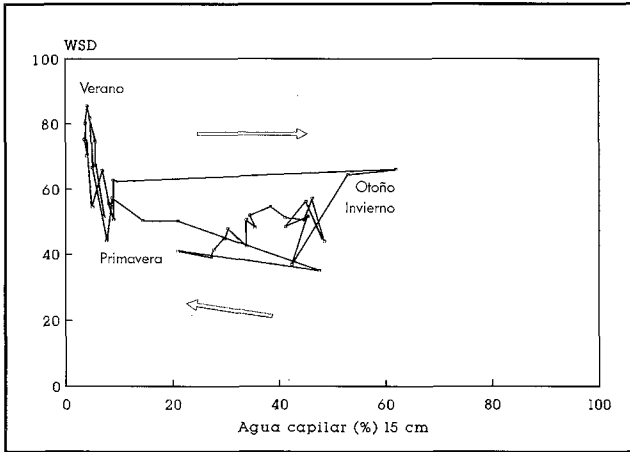


Figura 4 b.- Relaciones WSD (*Rosmarinus officinalis*) y agua en el suelo (humedad capilar) en ladera Sur. Las flechas indican la dirección de los muestreos en el tiempo, señalándose las localizaciones generales de las cuatro estaciones climatológicas. En GONZÁLEZ HIDALGO (1994).

suelo.

En el análisis estacional de los valores del WSD existen diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los individuos de ladera norte y sur durante la primavera en *Rosmarinus officinalis*, y en verano en *Ononis tridentata* (Tabla 2). Cabe señalar la ausencia de diferencias significativas en el resto de estaciones en ambas especies. Al objeto de comprobar si el efecto de la temperatura, inducido por la orientación de ladera, afectaba la actividad vegetal se han analizado los valores del WSD durante el periodo comprendido entre el día 14 de diciembre (1991) y 21 de febrero (1992), a lo largo del cual las temperaturas del suelo entre 15 y 50 cm de profundidad fue siempre inferior a los 5° C en umbría (Figura 3b). La prueba de varianza de rangos indica que no hay diferencias significativas en *Rosmarinus officinalis* ($p = 0.173$), pero sí en *Ononis tridentata* ($p = 0.034$).

Las variaciones del WSD son superiores en *Ononis tridentata* que en *Rosmarinus officinalis*. Los máximos y mínimos en *Rosmarinus officinalis* oscilan aproximadamente entre 75 y 20 % en umbría y 85 y 36 %

en solana, mientras en *Ononis tridentata* los valores oscilan entre 85 y 21 % en umbría y 84 y 19 % en ladera sur.

Análisis de la estructura vegetal

Para el estudio de la densidad de individuos, dado el escaso número de parcelas de muestreo, hemos optado por realizar el test de Lord (véase SACHS, 1978, p 236) que tiene la misma potencia que el estadístico t para $n < 20$. La prueba de Lord se realiza mediante el estadístico u , obtenido por la siguiente expresión

$$u = \frac{X_1 - X_2}{(R_1 + R_2) / 2}$$

con R_x el

rango entre los valores de cada población, y valores críticos en SACHS (1978, p. 236).

Los resultados del citado test indican que la densidad de individuos de *Rosmarinus officinalis* y *Ononis tridentata* en las parcelas de muestreo es significativamente distinta entre umbría y solana ($u = 1.55$, y $u = 1.01$, $p < 0.05$, respectivamente *Rosmarinus officinalis* y *Ononis tridentata*, Tabla 3).

El contraste de las distribuciones de frecuencias de los diámetros basales se ha efectuado mediante la prueba de Kolmogoroff-Smirnoff. Los resultados indican que entre las poblaciones muestreadas existen diferencias sig-

	R.N.	R.S.	O.N.	O.S.
Media	18.5	34	8.75	5.33
Rango	6	14	8.75	5.33

Tabla 3.- Densidad de individuos ($N^{\circ} m^{-2}$) por especie y ladera. Valores promedio de tres parcelas de muestreo. R.N y R.S. *Rosmarinus officinalis* ladera norte y sur respectivamente. O.N. y O.S. *Ononis tridentata*, ladera norte y sur respectivamente.

	Primavera		Verano		Otoño		Invierno	
	R	O	R	O	R	O	R	O
H	6,89	1,02	0,91	5,33	1,31	0,00	2,58	3,26
n	16	16	14	8	28	28	22	22
p	0,008	0,293	0,330	0,020	0,250	0,963	0,107	0,071

Tabla 2.- Análisis de Varianza de Rangos, prueba de Kruskall-Wallis, en el valor del contenido de WSD entre laderas norte y sur y especies. H: valor del estadístico de Kruskall-Wallis; n número de items; p probabilidad. R: *Rosmarinus officinalis*; O: *Ononis tridentata*. Primavera (09-04-91 / 18-05-91); Verano (22-07-90 / 14-09-90), Otoño (13-10-90 / 16-11-90), Invierno (18-01-91 / 15-03-91).

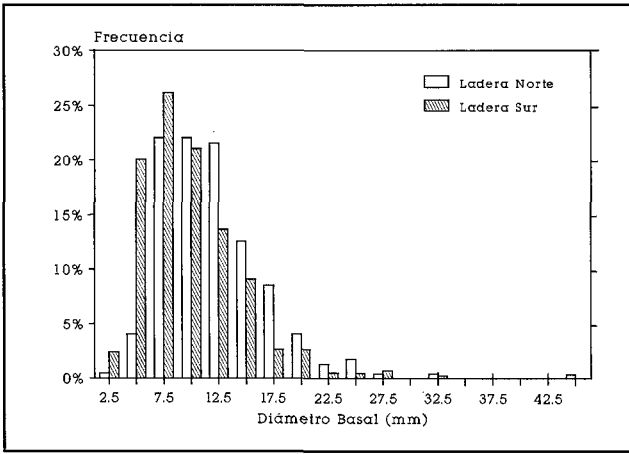


Figura 5 a.- Distribución de frecuencias (%) de clases diamétricas de *Rosmarinus officinalis* en ladera Norte y Sur. Valores resultantes de tres parcelas en umbría y tres parcelas en solana.

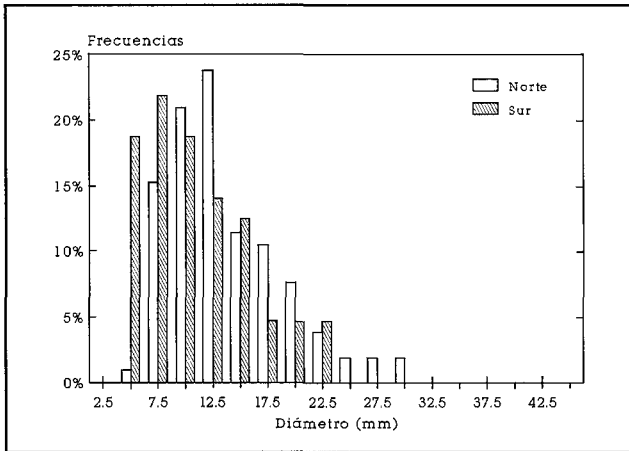


Figura 5 b.- Distribución de frecuencias (%) de clases diamétricas de *Ononis tridentata* en ladera Norte y Sur. Valores resultantes de tres parcelas en umbría y tres parcelas en solana.

nificativas ($p < 0.05$) según la orientación en ambas especies (D_{max}^* 0.22 y 0.26, frente a D_{max} tabulado 0.11 y 0.21, respectivamente en *Rosmarinus officinalis* y *Ononis tridentata*.). Tales diferencias siempre se establecen en favor de la umbría, cuyas poblaciones tienen un valor de media, mediana y moda superior a la ladera sur. La distribución de tamaños diamétricos muestreados se presenta en la Figura 5a y 5b.

La biomasa está dominada por las especies arbustivas (> 80% del total). La umbría presenta un promedio en torno a 1.7 kg m^{-2} y la solana 1.2 kg m^{-2} (Tabla 4).

Los resultados del análisis de la varianza demuestran (comprobados los requisitos previos), que estas cantidades son significativamente distintas entre

orientaciones de ladera ($F = 7.314$, $p < 0.05$), y entre especies ($F = 30.650$, $p < 0.05$). La existencia de interacción entre el factor orientación de ladera y el factor especies sugiere que la biomasa no se reparte de forma equitativa entre ellos ($F = 5.249$, $p < 0.05$). Análisis de varianza por especies indican además que las diferencias tienen su origen en *Ononis tridentata*, cuya biomasa en ladera norte es significativamente distinta a la de la solana ($F = 23.515$, $p < 0.05$); mientras, en las herbáceas y en *Rosmarinus officinalis* no se observan diferencias significativas entre ambas laderas (herbáceas $F = 1.306$, romero $F = 0.186$, $p > 0.05$).

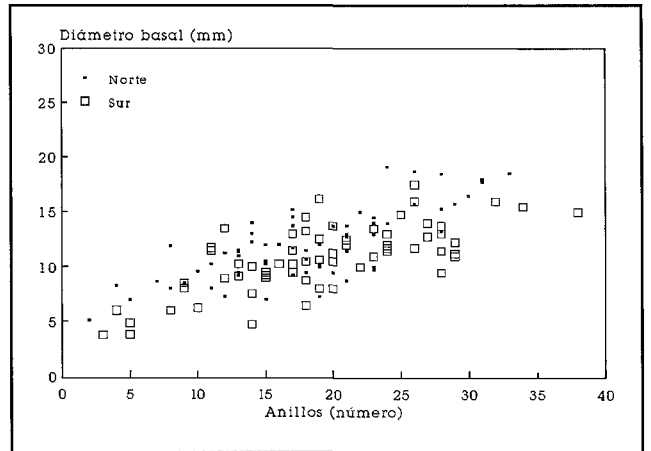


Figura 6 a.- Relación entre anillos de crecimiento (número) y diámetro basal (mm) de *Rosmarinus officinalis* de individuos de solana y umbría. Valores resultantes de muestreos efectuados cuatro laderas de umbría y cuatro de solana.

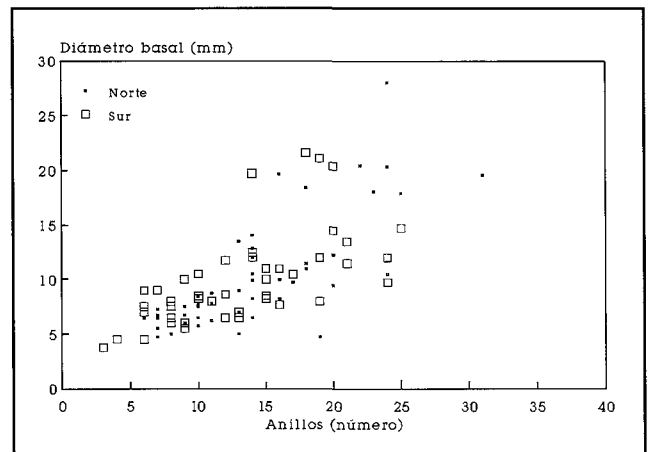


Figura 6 b.- Relación entre anillos de crecimiento (número) y diámetro basal (mm) de *Ononis tridentata* de individuos de solana y umbría. Valores resultantes de muestreos efectuados cuatro laderas de umbría y cuatro de solana.

	Ladera Norte		Ladera Sur	
	Media	Desviación	Media	Desviación
<i>Rosmarinus officinalis</i>	742,3	128,90	792,5	155,25
<i>Ononis tridentata</i>	679,7	57,56	268,5	135,12
Herbáceas	261,3	160,81	144,6	73,5
TOTAL	1683,3	95,7	1205,6	207,1

Tabla 4.- Biomasa por especies y orientación de ladera. Valores promedio y desviación típica de tres parcelas de muestreo en umbría y tres en solana. Datos expresados en g de peso seco m⁻².

	<i>Rosmarinus officinalis</i>		<i>Ononis tridentata</i>	
	Norte	Sur	Norte	Sur
a	0.566	0.395	0.038	0.326
b	0.406	0.500	0.831	0.594
error b	0.042	0.048	0.128	0.084
r ²	0.53	0.62	0.56	0.53
n	68	67	48	46

Tabla 5.- Ecuaciones de regresión entre el número de ciclos de crecimiento y diámetro basal. Las dos regresiones tienen significación frente a cero con $p < 0.01$; valores de los diámetros en mm. Muestreo realizado en cuatro laderas de umbría y cuatro de solana.

La relación entre el número de ciclos de crecimiento (anillos) y el diámetro basal se muestra en la Figura 6a y 6b. Los parámetros de ajuste de ambas funciones bajo notación logarítmica se indican en la Tabla 5; esta relación se entenderá en la discusión posterior como una indicación del crecimiento, ya que la biomasa se relaciona con el diámetro basal según las funciones alométricas descritas en ambas especies en la zona de trabajo (GONZÁLEZ HIDALGO, 1994).

El estudio de ambas funciones mediante la comparación de sus coeficientes de regresión b, indica la ausencia de diferencias significativas (95 %) entre umbría y solana tanto en *Rosmarinus officinalis* como en *Ononis tridentata*, ($t^* = 0.181$ para 131 g.l. en *Rosmarinus officinalis*, y $t^* = 0.246$ con 90 g.l. en *Ononis tridentata*).

DISCUSION y CONCLUSIONES

Los valores obtenidos de demanda potencial, temperaturas, y agua en el suelo hacen referencia a las condiciones que definen el status del recurso hídrico en las dos laderas estudiadas; las observaciones referidas al WSD y a sus variaciones respecto al agua capilar del suelo representan una indicación del comportamiento de las masas vegetales acorde dichas condiciones. Finalmente, los datos referidos a densidades, biomasa, distribuciones de frecuencias de clases diamétricas, y ciclos de crecimiento, representan en las laderas estudiadas el efecto conjugado de los factores analizados.

La relación humedad en el suelo / humedad en la planta es un hecho bien conocido en ambientes sometidos a aridez estival (BLAKE, 1987; HENCHI *et al.*, 1988; VIZCAINO, 1988; CARTER y KLINKA, 1990). Particularmente destacaremos las conclusiones de MERINO (1988) obtenidas en el semiárido del sur peninsular, quien demuestra que las menores variaciones horarias del contenido de agua de *Rosmarinus officinalis* señalan su mayor adaptación a la sequía. Los resultados son coincidentes, aunque en una escala temporal distinta, con los obtenidos en el presente estudio en donde hemos comprobado que las variaciones en el WSD de *Rosmarinus officinalis* son inferiores a las observadas en *Ononis tridentata*.

El comportamiento de ambas especies vegetales respecto al agua en el suelo difiere entre orientaciones de ladera. La evolución temporal que se muestra en la Figura 4a y 4b permite sugerir que en solanas los arbustos (no se muestra *Ononis tridentata*) realizan un uso del recurso hídrico que calificamos de oportunista, en modo alguno observado en la umbría, en donde la pauta de la relación sigue un marcado ritmo estacional.

Asumiendo que el contenido de agua en la planta es un indicador de actividad vegetal, los resultados sugieren que en las umbrías del área de estudio se puede producir la paralización por efecto térmico durante algunos

momentos del invierno en *Ononis tridentata*. El escaso contenido de agua en las plantas de umbría durante el invierno (indicado por los altos valores del WSD), contrasta con los valores superiores de la solana; los primeros se corresponden con contenidos de humedad en el suelo elevados y sostenidos, mientras en solana se aprecia el descenso de la humedad en el suelo que podría ser la consecuencia de dicha actividad (Figura 2). Pese a que los resultados en *Rosmarinus officinalis* no han demostrado ser distintos (Tabla 2), podría existir la misma situación dado el valor de p estimado ($p = 0.07$), lo cual sugiere la necesidad de continuar la investigación en este punto.

El menor déficit de agua en *Ononis tridentata* y el descenso continuado del agua en el suelo en la solana sugieren una cierta actividad vegetal en esta ladera y especie durante fases del invierno, cuya causa probablemente se deba a su régimen térmico más benigno.

Numerosos estudios confirman el control de las temperaturas sobre la actividad vegetal por sus efectos paralizadores (BJÖRKMAN et al., 1980; KRAMER, 1980; SAVE et al., 1988; PAPANASTASIS, 1988; SALA et al., 1989). En general se acepta que el valor de 7°C constituye un umbral inhibitorio del funcionamiento de muchos vegetales, aunque las diferencias entre especies sean notables (USDA, 1975). Entre 8° y 5°C se acepta que la actividad puede ser intermitente; valores más bajos parecen inhibir en cualquier caso la actividad. Esta situación queda reflejado en la Figura 3b, en la que los valores de temperatura en periodo de invierno difieren claramente entre laderas, advirtiéndose que en solana los muestreos con valores inferiores a la temperatura de 5°C son muy escasos.

Los resultados obtenidos en el análisis de la estructura de la vegetación del área de trabajo pueden admitirse como representativos de las condiciones generales de los ambientes semiáridos mediterráneos. Así, frente a biomasa evaluadas entre 1.7 y 1.2 Kg m^{-2} en el área de Violada, FRANCIS y THORNES (1990) encuentran en romero un valor máximo de 1.5 Kg m^{-2} en Murcia, y en las estaciones de Rambla Salada la biomasa estimada es de 0.4 Kg m^{-2} . FISHER et al. (1987), en áreas cercanas han señalado un valor de 0.35 Kg m^{-2} de biomasa aérea y 0.25 Kg m^{-2} de raíces.

En otros ambientes semiárido-áridos los valores son semejantes. En Arizona WHITTAKER y NIERING (1975) indican valores entre 0.2 y 1.3 Kg m^{-2} , y entre 2 y 9 Kg m^{-2} en matorrales mediterráneos de Chile y California. MOONEY (1981) en chaparral californiano indica biomasa total de 5 Kg m^{-2} , y en matorral degradado 2.7 Kg m^{-2} . MONTENEGRO (1987) cita biomasa en los arbustos chilenos mediterráneos en torno a 2.307 Kg m^{-2} , y en chaparral californiano de 0.73 Kg m^{-2} . SPECHT (1981) en arbustos de la Australia mediterránea ha señalado biomasa

de 1.8 Kg m^{-2} (*Kochia sedifolia*) y 4.1 Kg m^{-2} (*Atriplex vesicaria*). Finalmente ETHERINGTON (1982) sugiere biomasa del orden de $0.1 - 4.0\text{ Kg m}^{-2}$ en zonas semiárido-áridas.

El análisis de los resultados de densidad, biomasa, estructuras diamétricas y relaciones entre ciclos de crecimiento y diámetro basal, permite establecer diferencias entre orientación de laderas.

En umbría los valores más elevados de biomasa, y el promedio de diámetros basales superior a la solana, pueden relacionarse con las mejores condiciones hídricas que se manifiestan en los valores superiores de humedad en el suelo, y se pueden atribuir a unos menores valores de demanda inducidos por la orientación de la ladera.

A la inversa en la ladera cálida, la formación vegetal parece acusar un efecto de las condiciones más deficitarias del recurso hídrico, con un resultado global de una menor biomasa, y una estructura diamétrica con menores valores promedio y modales.

No obstante, existen variaciones específicas notables en las dos especies dominantes que son fundamentales en la comparación entre laderas de orientación diferente.

La primera especie, *Rosmarinus officinalis*, consigue la misma biomasa en solana y umbría bien con numerosos individuos de pequeño diámetro (solana), o con pocos individuos pero más desarrollados (umbría). La segunda especie, *Ononis tridentata*, presenta diferencias entre laderas en biomasa, densidad de individuos y distribución de frecuencias, siempre en favor de la umbría. Por esta razón podría sugerirse una mayor competencia entre ambas especies en la solana, determinada por una mayor limitación del recurso hídrico, lo que se evidencia en la distribución de ambas especies y sus características.

Estas dos estructuras demográficas presentan además una peculiaridad notable. La relación entre anillos, o fases de actividad, y el diámetro basal parece sugerir una situación no esperada: en las poblaciones de ambas especies muestreadas, la relación entre el número de ciclos y el diámetro basal no difiere entre laderas norte y sur.

Es probable que no exista una relación directa entre el número de anillos y la edad del individuo en especies arbustivas en general, y en especial en las sometidas a largos periodos deficitarios en agua (WHITTAKER et al., 1963). Ello no impide que podamos relacionar cada uno de los anillos observados a fases de crecimiento, probablemente coincidentes con periodos de disponibilidad hídrica elevada (ya que el agua es el recurso más limitante en estos ecosistemas).

Las relaciones obtenidas entre el diámetro basal y el número de anillos-ciclos de crecimiento parecen sugerir que el crecimiento de ambas especies no difiere entre lade-

ras. Tales apreciaciones contrastan con resultados obtenidos en *Pinus halepensis* del prelitoral catalán (Massís de Gaià) sometidas a condiciones climáticas de estación seca, en cuyos individuos se ha indicado una mayor crecimiento en umbría que en solana, aunque en las primeras fases el crecimiento observado ha resultado ser más rápido en la solana (GARCÍA-PAUSAS y FONS-ESTEVE, 1992). Las diferencias entre los individuos arbustivos y arbóreos podrían sugerir, además de efectos climáticos sobre la vegetación, otros aún no explorados en el crecimiento, derivados del tamaño de los individuos conjugados con la orientación de ladera.

Particularmente, en Violada la situación podría tener su origen en la diferente disponibilidad hídrica entre orientaciones, de modo que en un mismo período de tiempo (años) los individuos de umbría podrían haber tenido más ciclos de crecimiento que en la solana. Esta hipótesis permitiría explicar la mayor biomasa y la superior distribución de frecuencias de la umbría respecto a la solana. De la misma manera se podría sugerir que para un mismo tamaño de individuo, los provenientes de la solana pudieran ser más viejos que los de la umbría.

Los resultados nos permiten indicar que la orientación de la ladera puede ser llave en el desencadenamiento del crecimiento vegetal del área estudiada, pero cuando éste se realiza se efectúa de manera semejante con independencia de la orientación. Por ello el efecto de la ladera sobre el crecimiento de las comunidades vegetales debería calificarse de selectivo en el tiempo.

AGRADECIMIENTOS.

Los autores agradecen al Laboratorio de Ciencias y Técnicas Histórico Geográficas de la Universidad de Zaragoza las facilidades otorgadas para el trabajo de campo, y a los propietarios de los terrenos donde se realizó la investigación, Srs. Coarasa y Montserrat. Especialmente, quisiéramos agradecer la colaboración prestada por Dña Silvia Ivars (D. Ecología) por la preparación de muestras de tallos para su lectura, y a los Drs. Jordi Cortina y Josep Raventós por los comentarios y sugerencias al texto.

BIBLIOGRAFIA

ALBALADEJO, J. y LOPEZ BERMUDEZ, F. (1992) Factores ambientales de la degradación del suelo en el área mediterránea. En *Degradación y regeneración del suelo en condiciones ambientales mediterráneas*: 15-45 (J ALBALADEJO et al., eds).
 ASHTON, D. H. (1976) Phosphorus in forest ecosystems at Betenek Victoria. *Jour. Ecol.*, 64: 171-186.
 BJÖRKMANN, O.; BADGER, M.; ARMOND, P. (1980) Response and adaptation of photosynthesis to high temperatures. En *Adaptation of plants to water and high temperature stress*: 233-249 (N TURNER and J KRAMER Eds).
 BLAKE, M.E. (1987) Stomatal conductance and water relations of shrubs

growing at the chaparral-desert ecotone in California and Arizona. En *Plant response to stress*: 223-245 (J D TENHUNEN et al Eds.).
 CARTER, R.E. y KLINKA, K. (1990) Relationship between growing season, soil water-deficit, mineralizable soil nitrogen and site index in Coastal Douglas Fire. *For. Ecol. Manage.*, 30: 301-311.
 CORREIA, O.; CATARINO, F.; TENHUNEN, J.D.; LANGE, O.L. (1987) Regulation of water use by four species of *Cistus* in the scrub vegetation of the Serra da Arrábida, Portugal. En *Plant response to stress*: 247-258 (J D TENHUNEN et al Eds).
 DARGIE, T.C.D. (1987) An ordination analysis of vegetation patterns on topoclimate gradients in south-east Spain. *Journ. of Biogeogr.*, 14 (3): 197-211.
 DOUGUEDROIT, A. (1974) Le rôle de l'humidité des sols dans l'opposition de la végétation entre adrets et ubacs. *Bull. Ass. Géog. Fran.*, 415: 133-140.
 ETHERINGTON, J. (1982) *Environment and plant ecology*. J W & Son, Chicester, 487 p.
 FELICÍSIMO, A.M. y CEPEDAL, G. (1984) Estimación de la radiación solar incidente sobre superficies con pendiente y orientación variables. *Studia OEcologica*, 5: 267-284.
 FERRER, D. (1994) *Variaciones espaciales de la vegetación en la Sierra de Cartagena (Sistema Ibérico). El análisis de gradientes y los problemas de escala*. Tesis Doctorado, Universidad de Murcia.
 FERRER, D.; CALVO, J.F.; ESTEVE-SELMA, M.A.; TORRES-MARTINEZ, A.; RAMIREZ, L. (1995) On the use of three performance measures for fitting species response curves. *J. Veg. Sci.*, 6: 57-62.
 FISHER, G.C.; ROMERO, M.A.; LOPEZ BERMUDEZ, F.; THORNES, J.B.; FRANCIS, C. (1987) La producción de biomasa y sus efectos en los procesos erosivos en un ecosistema semiárido del SE de España. *Ann. de Biol.*, 12: 91-102.
 FRANCIS, C. and THORNES, J.B. (1990) Runoff hydrograms from three mediterranean vegetation cover types. En *Vegetation and Erosion*: 363-384 (J B THORNES Ed).
 GARCÍA-PAUSAS, J. y FONS-ESTEVE, J. (1992) Estructura i creixement d'algunes pinedes en diferents situacions topogràfiques. *Fòl. Bot. Mis.*, 8: 199-213.
 GONZÁLEZ HIDALGO, J.C. (1988) *Geomorfología y procesos morfológicos en las márgenes del polígono de riegos de la Violada. Aproximación metodológica*. Tesis Msc. ICAMAS, 239 p + carpeta de mapas.
 GONZÁLEZ HIDALGO, J.C. y LÓPEZ, M.V. (1989) Distribución de formaciones vegetales: influencia de la exposición topográfica en dos ambientes morfoclimáticos mediterráneos. *Rev. Lucas Mallada*, 1: 51-65.
 GONZÁLEZ HIDALGO, J.C. (1994) Relaciones hídricas suelo - planta afectadas por exposición de ladera. *Sivdia OEcologica*, X-XI: 89:100.
 GONZÁLEZ HIDALGO, J.C. y RAVENTÓS, J. (1994) Efecto de la exposición de ladera y pendiente en la evaluación de la demanda atmosférica potencial. Un ejemplo de cálculo en el semiárido aragonés (la Violada, Huesca). *Cuadernos de Investigación Geográfica*, XVIII-XIX: 29-46.
 HENCHI, B.; BOUKHRIS, M.; LOUGUET, P.; VIEIRA, J. (1988) Evolution des paramètres hydriques de deux écotypes de *Pantago albicans* L sous l'effet de contraintes hydriques. En *Time scales and water stress*: 561-568 (Di CASTRI et al Eds).
 KADMON, R.; YAIR, A.; DANIN, A. (1989) Relationship between soil properties, soil moisture and vegetation along loess-covered hillslopes, Northern Negev. Israel. *Catena Supp.*, 14: 43-67.
 KIRKBY, M. J.; ATKINSON, K.; LOCKWOOD, J. (1990) Aspect, vegetation cover and erosion in semi-arid hillslope. En *Vegetation and Erosion*: 25-89 (J B THORNES, Ed).
 KRAMER, P. J. (1980) Drought, stress and the origin of adaptations. En *Adaptation of plants to water and high temperature stress*: 7-20 (N TURNER and P J KRAMER Eds).
 KUTIEL, P. y LAVÉE, H. (1995) Vegetation dynamics along a medite-

- rranean-arid transect. En *Field Guide to Judean Desert Climatological gradient excursion*: 38-41 (H LAVEE Ed).
- MERINO, O. (1988) Xylem water potential and phenological relationships in narrowleaf species growing on sand dunes in southern Spain. En *Time scales and water stress*: 227-22 (Di CASTRI et al Eds).
- MONTENEGRO, G. (1987) Quantification of mediterranean plants phenology and growth. En *Plant response to water stress*: 469-488 (J TENHUNEN et al Eds).
- MOONEY, H. (1981) Primary production in mediterranean climate regions. En *Mediterranean type shrublands*: 249-256. (Di CASTRI et al Eds).
- OKE, T.R. (1987) *Boundary layer climates*. Methuen, Londres, 435 p.
- PAPANASTASIS, U (1988) Response of grassland biomass to interannual variability of air temperature and rainfall in MAcedonia, Greece. En *Time scales and water stress*: 447-449 (Di CASTRI et al Eds).
- PARKER, K.C. (1991) Topography, substrate, and vegetation patterns in the northern Sonoran Desert. *Jour. of Biogeogr.*, 18: 151-163.
- PUERTO, A.; RICO, M.; GÓMEZ GUTIÉRREZ, J.M. (1983 a) Pautas repetitivas en los pastizales salmantinos: la vaguada como unidad sintética y paisajística. *Rev. Salamanca*, 7: 119-144.
- PUERTO, A.; TORRES, M.D.; RICO, M. (1983 b) Diferenciación de comunidades en función de la orientación y del efecto del redileo. *Studia OEcologica*, 4: 125-136.
- SACHS, L. (1978) *Estadística aplicada*. Ed. Labor, Barcelona.
- SALA, A.; PICOLO, R.; PIÑOL, J. (1989) Efecto del frío en las relaciones hídricas de *Quercus ilex* en la serra de Prades (Tarragona). *Options Med. Ser. Sem.*, 3: 57-61.
- SAVE, R.; RABELLA, R.; TERRADAS, J. (1988) Effects of low temperature on *Quercus ilex* water relations. En *Time scales and water stress*: 103-105 (Di CASTRI et al Eds).
- SPECHT, R.L. (1981) Grow indices - their Rôle in understanding the growth, structure and distribution of Australian vegetation. *OEcologia*, 50: 347-356.
- USDA (1975) *Agriculture Handbook*, US Dep. Agr. Soil. Con. Serv., n 436, 754 p.
- VIZCAINO, E. (1988) Soil water relations of boojum tree (*Idria Fouqueira columnaris*) and jojoba (*Simmondsia chinensis*) in Baja California ecotone. En *Time scales and water stress*: 549-553 (Di CASTRI et al Eds).
- WHITTAKER, R.H.; COHEN, N.; OLSON, J.(1963) Net production relations of three tree species at oak ridge, Tennessee. *Ecology*: 44 (4): 806-809.
- WHITTAKER, R.H. and MARKS, P.L. (1975) Methods of assessing terrestrial productivity. En *Primary productivity of the Biosphere*: 55-118 (H. LIETH y R.H. WHITTAKER, Eds).
- WHITTAKER, R.H. y NIERING, W.A. (1975) Vegetation of the Santa Catalina Mountains Arizona. V Biomaa, production and diversity along the elevation gradient. *Ecology*, 56: 771-790.
- WHITTAKER, R.H. and WOODWELL, G. (1968) Dimension and production relations of trees and shrubs in the Bookhaven forest, New York. *Jour. of Ecology*, 56: 1-25.
- YAIR, A. and BERKOWICZ, S.M. (1989) Climate and non-climate controls of aridity: the case of the northern Negev of Israel. *Catena Supp.*, 14: 145-158.
- YAIR, A.; LAVEE, H.; BRYAN, R.B.; ADAR, E.(1980) Runoff and erosion processes and rates in the Zin valley badlands, Northern Negev, Israel. *Earth Surf. Proc.*, 5: 205-225.

Caractéristiques zoogéographiques de l'avifaune de Sardaigne, rapportées à la Corse

Attilio Mocci Demartis

*Dipartimento di Biologia Animale ed Ecologia
(Università di Cagliari)*

Summary

Zoogeographical peculiarities of the Sardinian and Corsican birds.

The synthesis of the sardinian birds, or rather the amalgamation of the incomplete and sparse reports, was attempted only by BEZZEL (1957), and he did not inquire deeply enough into the derivation, structure and dynamics in reference to different vegetable formations and to their phases of degradation. Therefore, in this work we will examine: I) the biogeographic composition of nesting birds in Sardinia and Corsica; II) the peculiarity of birds in relation to insularity; III) the anthropic pressure that affected negatively the disappearance of some bird species with its direct and indirect action.

Key Words: Zoogeography, Birds, Sardinia, Corse

Resumen

Características zoogeográficas de la avifauna de Cerdeña y Córcega

La tentativa hecha para BEZZEL (1957) de unir las informaciones fragmentarias y esparcidas sobre la avifauna de Cerdeña, no indagaba a fondo sobre su origen, su estructura y su dinámica en relación a las diferentes formaciones vegetales y a los respectivos niveles de degradación. Por tanto, en ese trabajo se estudia: I) la composición biogeográfica de la avifauna nidificante sarda y corsa, y su repartición cualitativa; II) las características dependientes de la insularidad; III) la presión antrópica, que ha influido negativamente sobre la desaparición de unas especies y que amenaza de cerca a otras, con su acción directa y indirecta.

Resumé

L'effort de réunir les données fragmentaires et dispersées de l'avifaune sarde, fait par BEZZEL (1957), n'étudiait pas son origine, sa structure et sa dynamique, en rapport aux diverses formations végétales et aux respectifs niveaux de dégradement. Pourtant, dans cet article on étudie: I^o) la composition biogéographique de l'avifaune nichante en Sardaigne, rapportée à celle de Corse; II^o) les caractéristiques dépendant de l'insularité; III^o) la pression anthropique, qui a contribué négativement sur la disparition de quelques espèces rares et qui en menace de près d'autres, avec son action directe et indirecte.

Key Words: Zoogéographie, Oiseaux, Sardaigne, Corse)

Introduction

Nonobstant la vieille disette de travaux sur l'avifaune de Sardaigne (avant le 1960), par égard aux autres

régions italiennes, la littérature ornithologique a vu augmenter la production d'articles sur l'île pendant les dernières 36 années. Depuis la première synthèse biogéographique du peuplement avien de Sardaigne (BEZZEL, 1957), on a ajouté même d'autres signalations de nouvelles espèces nichantes, améliorant les connaissances faunistiques sur l'île (MOCCI DEMARTIS, in press). Toutefois l'élan culturel des nouveaux ornithologistes a provoqué à cataloguer trop vite les nouvelles espèces adventices parmi les autres vieilles déjà connues, sans vérifier ni la constance de leur reproduction pendant le temps, ni la densité des couples, ni la distribution dans l'île. Puisque les listes ornithologiques, nées à la hâte (SCHENK, 1976; MASSA et SCHENK, 1980), cumulaient génériquement toutes les espèces ne distinguant les nidifications certaines, anciennes et nombreuses, de celles nouvelles, occasionnelles et sporadiques et pas même considérant l'origine biogéographique des peuplements, leur structure et leur dynamique, dans ce travail je me propose d'ordonner les espèces sardes en 4 catégories, distinguant même leur origine.

1 a) Origine des espèces ornithiques sardes

Les traces de l'ancienne union de la Sardaigne à d'autres régions méditerranéennes (Archipel toscan, Alpes Apuanes, Corse, Baléares) sont représentées par la ressemblance des complexes faunistiques et floristiques de ces régions, quelconque théorie biogéographique on veut considérer (Tyrrhénide, dérive des continents, origine à plaques, etc.). La classe des oiseaux, nonobstant leur mobilité et idonéité de se déplacer d'un territoire à un autre au moyen du vol, et nonobstant la disette de restes fossiles produisant des incertitudes sur l'origine et la distribution primitive de la plupart d'eux, a été subdivisée par VOOUS (1960) en 23 "types fauniques", c'est-à-dire en 23 groupes originaires de différentes Régions, Districts, Milieux. Bien que cette théorie ne constitue qu'une subdivision artificielle, dont les résultats ne peuvent pas être réunis dans un système définitif de classification pour les réduites cognitions de l'ancienne distribution de beaucoup d'espèces, toutefois elle nous aide bien à comprendre, même hypothétiquement, l'origine des espèces animales actuelles. Dans ce travail je me rapporterai à cette liste, suivie même par d'autres AA (COVA, 1969), mais ne considérant que les seules espèces nichantes en Sardaigne et ignorant toutes les autres présentes dans l'île au passage et en hiver.

1 b) Composition de l'avifaune de Sardaigne

Bien que le nombre total d'espèces sardes fourni par MASSA et SCHENK (1980) soit presque le même que le mien, j'ai voulu produire dans ce travail une différentiation, distinguant:

I) les espèces *certaines*, c'est-à-dire communes, nombreu-

ses, connues dès long temps par la littérature ornithologique et régulières;

II) les espèces *provisoires*, c'est-à-dire les nouvelles et foraines, ne présentant que quelque cas de nidification sporadique ou mal démontrée;

III) les espèces *équivoques*, qui jadis étaient bien démontrées comme nichantes, et qui aujourd'hui sont citées dans les listes faunistiques, mais sans aucune confirmation récente de nidification;

IV) les espèces *éteintes*, c'est-à-dire jadis certaines, mais aujourd'hui complètement disparues.

I) Espèces certaines

Les espèces *certaines* nichantes en Sardaigne sont 119, qui ont des différents origines et sont subdivisées en 16 "types fauniques" sur les 23 acceptés par VOOUS (1960).

Plus en particulier il y a:

1) de la Région.....

a) *Holarctique* 8 espèces: Aigle royal (*Aquila chrysaetos*), Autour des palombes (*Accipiter gentilis*), Canard colvert (*Anas platyrhynchos*), Sterne pierregarin (*Sterna hirundo*), Hirondelle de cheminée (*Hirundo rustica*), Troglodyte (*Troglodytes troglodytes*), Roitelet triple-bandeau (*Regulus ignicapillus*), Grand corbeau (*Corvus corax*);

b) *Paléarctique* 34 espèces: Vautour fauve (*Gyps fulvus*), Busard des roseaux (*Circus aeruginosus*), Buse variable (*Buteo buteo*), Epervier d'Europe (*Accipiter nisus*), Fuligule milouin (*Aythya ferina*), Goéland leucophée (*Larus cachinnans*), Mouette rieuse (*Larus ridibundus*), Rale d'eau (*Rallus aquaticus*), Foulque (*Fulica atra*), Chevalier gambette (*Tringa totanus*), Petit gravelot (*Charadrius dubius*), Faisan de chasse (*Phasianus colchicus*) [introduit], Coucou gris (*Cuculus canorus*), Engoulevent d'Europe (*Caprimulgus europaeus*), Pic épeiche (*Dendrocopos major*), Torcol (*Jynx torquilla*), Martinet noir (*Apus apus*), Hirondelle de fenêtre (*Delichon urbica*), Alouette des champs (*Alauda arvensis*), Pipit rousseline (*Anthus campestris*), Pipit spioncelle (*Anthus spinoletta*), Bergeronnette des ruisseaux (*Motacilla cinerea*), Bergeronnette printanière (*Motacilla flava*), Traquet motteux (*Oenanthe oenanthe*), Traquet patre (*Saxicola torquata*), Merle noir (*Turdus merula*), Mésange charbon-nière (*Parus major*), Mésange noire (*Parus ater*), Pie-grièche écorcheur (*Lanius collurio*), Gros-bec (*Coccothraustes coccothraustes*), Moineau friquet (*Passer montanus*), Geai des chênes (*Garrulus glandarius*), Choucas des tours (*Corvus monedula*), Corneille mantelée (*Corvus corone*);

c) *Ethiopienne* 3 espèces: Héron pourpré (*Ardea purpurea*), Glaréole à collier (*Glareola pratincola*), Tourterelle turque (*Streptopelia decaocto*).

2) Du District....

d) *Européen* 6 espèces: Alouette lulu (*Lullula arborea*), Rossignol philoméle (*Luscinia megarhynchos*), Rougegorge (*Erithacus rubecula*), Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*), Mésange bleue (*Parus caeruleus*), Pinson des arbres (*Fringilla coelebs*);

e) *Européen-Turkmène* 10 espèces: Tourterelle des bois (*Turtur turtur*), Rollier d'Europe (*Coracias garrulus*), Grive draine (*Turdus viscivorus*), Rousserolle turdoïde (*Acrocephalus arundinaceus*), Rousserolle effarvatte (*Acrocephalus scirpaceus*), Gobemouche gris (*Muscicapa striata*), Verdier (*Chloris chloris*), Chardonneret (*Carduelis carduelis*), Linotte mélodieuse (*Carduelis cannabina*), Bruant proyer (*Emberiza calandra*);

f) *Turkmène-Méditerranéen* 10 espèces: Faucon crécerelle (*Falco naumanni*), Avocette (*Recurvirostra avosetta*), Oedicnème criard (*Burhinus oediconemus*), Chouette chevêche (*Athene noctua*), Pigeon biset (*Columba livia*), Guêpier (*Merops apiaster*), Alouette calandrelle (*Calandrella brachydactyla*), Fauvette mélanocéphale (*Sylvia melanocephala*), Bouscarle de Cetti (*Cettia cettii*), Moineau espagnol (*Passer hispaniolensis*);

g) *Méditerranéen* 13 espèces: Faucon d'Eléonore (*Falco eleonora*), Goéland d'Audouin (*Larus audouinii*), Perdrix gabra (*Alectoris barbara*), Martinet pâle (*Apus pallidus*), Alouette calandre (*Melanocorypha calandra*), Fauvette sarde (*Sylvia sarda*), Fauvette pitchou (*Sylvia undata*), Fauvette à lunettes (*Sylvia conspicillata*), Fauvette passerinette (*Sylvia cantillans*), Pie-grièche à tête rousse (*Lanius senator*), Serin cini (*Serinus canaria*), Bruant zizi (*Emberiza cirulus*), Etourneau unicolore (*Sturnus unicolor*);

h) *Sarmatique* 3 espèces: Tadorne de Belon (*Tadorna tadorna*), Nette rousse (*Netta rufina*), Goéland railleur (*Larus genei*);

i) *Indo-Africaine* 4 espèces: Héron garde-boeuf (*Bubulcus ibis*), Poule sultane (*Porphyrio porphyrio*), Martinet alpin (*Apus melba*), Cisticole des joncs (*Cisticola juncidis*);

l) *Ancien Monde* 11 espèces: Grèbe huppé (*Podiceps cristatus*), Grèbe castagneux (*Podiceps ruficollis*), Grand cormoran (*Phalacrocorax carbo*), Aigrette garzette (*Egretta garzetta*), Ibis falcinelle (*Plegadis falcinellus*), Butor blongios (*Ixobrychus minutus*), Faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*), Caille des blés (*Coturnix coturnix*), Pigeon ramier (*Columba palumbus*), Hibou petit-duc (*Otus scops*), Huppe fasciée (*Upupa epops*);

m) *Nord-Atlantique* 1 espèce: Cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*).

3) De l' Ambient....

- n) *Paléoxerique* 2 espèces: Outarde canepetière (*Otis tetrax*), Moineau soulcie (*Petronia petronia*);
 o) *Paléoxeromontagnarde* 3 espèces: Hirondelle de rochers (*Ptyonoprogne rupestris*), Merle de roche (*Monticola saxatilis*), Merle bleu (*Monticola solitarius*);
 p) *Paléomontagnarde* 2 espèces: Crave à bec rouge (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*), Venturon montagnard (*Carduelis citrinella*).

4) D'Origine....

- q) *Douteuse* 2 espèces: Puffin cendré (*Calonectris diomedea*), Puffin des Anglais (*Puffinus yelkouan*);
 r) *Cosmopolite* 7 espèces: Faucon pèlerin (*Falco peregrinus*), Poule d'eau (*Gallinula chloropus*), Echasse blanche (*Himantopus himantopus*), Gravelot à collier interrompu (*Charadrius alexandrinus*), Sterne hansel (*Gelochelidon nilotica*), Sterne naine (*Sterna albifrons*), Chouette effraie (*Tyto alba*).

II) Espèces provisoires

Les espèces *provisaires* sont 19, c'est-à-dire celles qui ont fait quelque tentative sporadique de nidification, ou qui sont retournées depuis beaucoup de temps, mais ne nichant pas encore régulièrement. Avec leur nom et leur origine biogéographique je joindrai le nom de l'Aa les signalant. Ils sont:

- 1) Petrel tempête (*Hydrobates pelagicus*) [Nord-Atlantique] (BALLETTI et alii, 1988; GRUSSU et PODDESU, 1988);
- 2) Héron bihoreau (*Nycticorax nycticorax*) [Cosmopolite] (MASSA et SCHENK, 1980);
- 3) Héron crabier (*Ardeola ralloides*) [Ethiopienne] (GRUSSU et SECCI, 1985);
- 4) Flamant rose (*Phoenicopterus ruber*) [Douteuse] (SCHENK, 1976; MOCCI DEMARTIS et PINNA, 1980); NISSARDI et alii, in press). Bien que cette espèce après quelque vieil tentative de nidification ait commencé sa reproduction à Molentargius dès 1993 (1.000 couples environ), continuée en 1994, 1995 et 1996, on devrait attendre la répétition constante de l'événement à l'avenir, avant de le passer parmi les espèces "certaines" et régulières. Cela parce qu'il semble que la nidification sarde ne soit commencée qu'en coïncidence avec des situations climatiques défavorables du Nord-Afrique; et parce que le nombre des couples nichantes en Sardaigne sont diminuées progressivement pendant les quatre années citées.
- 5) Canard souchet (*Spatula clypeata*) [Holarctique] (DELITALA et MARCHETTI, 1983);
- 6) Sarcelle d'été (*Anas querquedula*) [Paléarctique] (MASSA et SCHENK, 1980);

- 7) Fuligule nyroca (*Aythya nyroca*) [Turkmène-Méditerranéen] (GUSTIN, 1988);
- 8) Milan royal (*Milvus milvus*) [Européen] (MASSA et SCHENK, 1980);
- 9) Busard cendré (*Circus pygargus*) [Européen-Turkmène] (MASSA et SCHENK, 1980);
- 10) Martin pêcheur (*Alcedo atthis*) [Ancien Monde] (GRUSSU, 1984);
- 11) Coucou geai (*Clamator glandarius*) [Ethiopienne] (MOLTONI, 1965);
- 12) Pie bavarde (*Pica pica*) [Paléarctique] (TORRE e DELITALA, 1983);
- 13) Hirondelle rousseline (*Hirundo daurica*) [Indo-Africaine] (MATHIEU, 1965);
- 14) Lusciniolle à moustaches (*Luscinola melanopogon*) [Turkmène -Méditerranéen] (DI CARLO, HEINZE, 1980);
- 15) Hypolais pâle (*Hippolais pallida*) [Méditerranéen] (DI CARLO, 1980);
- 16) Fauvette grisette (*Sylvia communis*) [Européen-Turkmène] (DI CARLO, HEINZE, 1980);
- 17) Fauvette des jardins (*Sylvia borin*) [Européen] (MASSA et SCHENK, 1980; SCHENK, 1976);
- 18) Beccroisé des sapins (*Loxia curvirostra*) [Holarctique] (BONOMI, 1910; MASSA et SCHENK, 1980);
- 19) Tarin des aulnes (*Carduelis spinus*) [Paléarctique] (MOLTONI, 1950; PIROVANO, 1978; MOCCI DEMARTIS, 1980).

III) Espèces équivoques

Dans cette catégorie j'ai catalogué ces espèces qui jadis nichaient sûrement selon la Littérature ornithologique dans la Sardaigne, où aujourd'hui on les peut voir, mais sans des témoignages de nidification. Ils sont 4:

- Butor étoilé (*Botaurus stellaris*) [Paléarctique], Aigle de Bonelli (*Hieraëtus fasciatus*) [Indo-Africaine], Balbuzard pêcheur (*Pandion haliaëtus*) [Cosmopolite], Guifette noire (*Chlidonias niger*) [Holarctique].

IV) Espèces éteintes

Les espèces, dont on a perdu toutes les traces de leur présence et nidification, sont cataloguées comme espèces *éteintes*. Elles sont 7:

- Erismature à tête blanche (*Oxyura leucocephala*) [Sarmatique], Pygargue à queue blanche (*Haliaëtus albicilla*) [Paléarctique], Gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*) [Paléomontagnarde], Vautour moine (*Aegypius monachus*) [Tibétain-Mongolien], Sterne caspienne (*Hydroprogne caspia*) [Cosmopolite], Pic épeichette (*Dendrocopos minor*) [Paléarctique], Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) [Paléomontagnarde].

Discussion

Dès cette première exposition il s'ensuit que le peuplement ornithologique de Sardaigne est assez hétérogène, rapporté aux schèmes de VOOUS (1960). Cela dépend surtout de la position géographique de l'île et de la diversité de ses biotopes, mais même des vicissitudes paléogéographiques essuyées par la Sardaigne et par le bassin de la Méditerranée plus en general. Dans cette manière des nouvelles populations, originaires d'autres endroits, s'unissent à l'ancien peuplement avien de l'île, au moyen de flux, déplacements, erratismes, migrations, etc., jusqu'à la situation actuelle, à la suite de variations climatiques aussi. Réunissant ces types fauniques de VOOUS (1960) en d'autres plus compo-sites, selon leur origine biogéographique, on peut schématiser le peuplement des 119 espèces certaines, nichantes en Sardaigne (Tableau n. 1). À titre de comparaison j'ai rapporté même la repartition de l'avifaune de Corse, deduite du travail de MASSA & SCHENK (1980). Pour ne répéter pas toute la liste des espèces de Corse et leur origine biogéographique, il suffit rappeler que la Corse a presque les mêmes espèces de Sardaigne, hormis que quelque petite différence. En effet en Corse il y aurait selon ces AA. d'autres 18 espèces absentes ou éteintes en Sardaigne, telles que:

- 1) Gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*) [Paléomontagnarde],
- 2) Balbuzard pêcheur (*Pandion haliaetus*) [Cosmopolite],
- 3) Faucon hobereau (*Falco subbuteo*) [Paléarctique],
- 4) Perdrix rouge (*Alectoris rufa*) [Méditerranéenne],
- 5) Perdrix grise (*Perdix perdix*) [Européen-Turkmène],
- 6) Colin de Virginie (*Colinus virginianus*) [Néarctique],
- 7) Bécassine des marais (*Gallinago gallinago*) [Cosmopolite],
- 8) Traquet tarier (*Saxicola rubetra*) [Européenne],
- 9) Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) [Paléomontagnarde],
- 10) Accenteur alpin (*Prunella collaris*) [Paléomontagnarde],
- 11) Roitelet huppé (*Regulus regulus*) [Paléarctique],
- 12) Mésange à longue queue (*Aegithalos caudatus*) [Paléarctique];
- 13) Sittelle corse (*Sitta whiteheadi*) [Holarctique],
- 14) Grimpereau des bois (*Certhia familiaris*) [Européenne],
- 15) Niverolle (*Montifringilla nivalis*) [Paléomontagnarde],
- 16) Moineau domestique (*Passer domesticus*) [Paléarctique],
- 17) Bruant des roseaux (*Emberizaschoeniclus*) [Paléarctique],
- 18) Lorient d'Europe (*Oriolus oriolus*) [Ancien Monde].

En plus en Corse il manque 25 espèces parmi celles citées auparavant pour la Sardaigne, dont je répète l'origi-

ne biogéographique pour faciliter le contrôle des chiffres du tableau n. 1. Elles sont:

- 1) Grand cormoran (*Phalacrocorax carbo*) [Ancien Monde],
- 2) Fuligule milouin (*Aythya ferina*) [Paléarctique],
- 3) Tadorne de Belon (*Tadorna tadorna*) [Sarmatique],
- 4) Héron garde-boeuf (*Bubulcus ibis*) [Indo-Africaine],
- 5) Butor blongios (*Ixobrychus minutus*) [Ancien Monde],
- 6) Ibis falcinelle (*Plegadis falcinellus*) [Ancien Monde],
- 7) Vautour fauve (*Gyps fulvus*) [Paléarctique],
- 8) Faucon d'Eleonore (*Falco eleonora*) [Méditerranéen],
- 9) Faucon crécerel-lette (*Falco naumanni*) [Turkmène-Méditerranéen],
- 10) Perdix gabra (*Alectoris barbara*), [Méditerranéen],
- 11) Poule sultane (*Porphyrio porphyrio*) [Indo-Africaine],
- 12) Outarde canepetière (*Otis tetrax*) [Paléoxerique],
- 13) Oedicnème criard (*Burhinus oedicnemus*) [Turkmène-Méditerranéen],
- 14) Glaréole à collier (*Glareola pratincola*) [Ethiopienne],
- 15) Chevalier gambette (*Tringa totanus*) [Paléarctique],
- 16) Echasse blanche (*Himantopus himantopus*) [Cosmopolite],
- 17) Avocette (*Recurvirostra avosetta*) [Turkmène-diterranéen],
- 18) Sterne pierregarin (*Sterna hirundo*) [Holarctique],
- 19) Sterne naine (*Sterna albifrons*) [Cosmopolite],
- 20) Sterne hansel (*Gelochelidon nilotica*) [Cosmopolite],
- 21) Mouette rieuse (*Larus ridibundus*) [Paléarctique],
- 22) Goéland railleur (*Larus genei*) [Sarmatique],
- 23) Rollier d'Europe (*Coracias garrulus*) [Européen-Turkmène],
- 24) Alouette calandre (*Melanocorypha calandra*) [Méditerranéen];
- 25) Moineau espagnol (*Passer hispaniolensis*) [Turkmène-Méditerranéen].

Toutefois dans cette liste j'ai ignoré les espèces "provisoires" de Sardaigne, presque absentes tambien en Corse. S'il parait que cette comparaison parmi les deux grand-îles soit compliquée par la différente catalogation des catégories d'oiseaux adoptée ici par moi et par MASSA & SCHENK (1980) dans leur travail, on peut également s'approcher au but, faisant des précisions.

Parmi les catégories citées par ces AA figurent les mots:

a) "rB" (*regular Breeding*) et "sB" (*summer Breeding*), référés à d'espèces homologables à ma catégorie "espèces certaines";

b) "imB" (*immigrated Birds*) et "irB" (*irregular Breeding*), indiquants des espèces qui, arrivées sous peu de temps avec quelque nidification sporadique, sont homologables à ma catégorie "espèces provisoires";

c) "B ?" (*Breeding ?*), pour les espèces sur les quelles

il n'y a aucune épreuve récente de nidification, rapportables à mes "espèces équivoques";

d) enfin "eB" (*extinct Birds*), parfaitement coïncident avec la catégorie "espèces éteintes" de ma catalogation.

Une comparaison correcte est possible ne considérant que les espèces "certaines", caractérisant dès longtemps les deux îles, et ignorant au contraire les "provisoires" et "équivoques". Sous cette optique, on voit que les espèces cosmopolites, océaniques et à origine douteuse de Sardaigne et Corse ne diffèrent pas grandement entre eux, au contraire des autres catégories faunistiques. A ce propos la Corse a eu un apport plus grand d'espèces boréales et montagnardes, provenant des régions plus septentrionales au système sarde-corse, au contraire de la Sardaigne qui a eu un apport plus grand d'espèces du district méditerranéen, des régions semi-arides et de l'Ancien Monde, c'est-à-dire du Moyen Orient et de l'Afrique. Cela pourrait mener à croire à l'hypothèse d'anciennes unions terrestres de la Sardaigne à l'Afrique et de la Corse à l'Europe, nonobstant la capacité des oiseaux à survoler même les mers. Mais cela est démenti par le fait que le bloc sarde-corse est très ancien et a formé pendant très longtemps une seule île. Les données paléogéographiques et paléontologiques en font un ensemble homogène.

En synthèse l'avifaune de Sardaigne a une physionomie particulière, pour la présence d'espèces méditerranéennes, typiques et très spécialisées, quoique peu nom-

breuses en rapport à celles boréales. Ces espèces sont presque entièrement absentes des autres côtés d'Italie et des régions continentales méditerranéennes, septentrionales à la Sardaigne et à la Corse. Elles sont: Faucon d'Eleonore (*Falco eleonorae*), Perdrix gabra (*Alectoris barbara*), Fauvette sarde (*Sylvia sarda*) et Etourneau unicolore (*Sturnus unicolor*). En Sardaigne il n'y a pas même les mammifères et les oiseaux alpins, tels que le Bouquetin (*Capra hibernica*), le Chamois (*Rupicapra rupicapra*), la Marmotte (*Marmota marmota*), le Grand coq de bruyère (*Tetrao urogallus*), le Tétraz lyre (*Lyurus tetrix*) la Gelinotte des bois (*Tetrastes bonasia*), etc., jamais arrivés en Sardaigne pour l'interruption alpine-appenninique avec le massif sarde-corse. Au contraire en Sardaigne sont présentes des espèces arrivées du Nord-Afrique. A ce propos la Perdrix gabra (*Alectoris barbara barbara*), qui fait pendant en Afrique du Nord avec les deux sous-espèces *Alectoris b. spatzi* et *Alectoris b. barbata*, est un exemple de la précédente assertion (MOCCI DEMARTIS & MASSOLI-NOVELLI, 1977).

Si d'un côté la Sardaigne et la Corse ont quelques affinités zoogéographiques à témoignage de leur origine commune, tels que Muflon (*Ovis musimon*), Cerf sarde (*Cervus elaphus corsicanus*), Fauvette sarde, (*Sylvia sarda*), etc., d'autre côté ces passes et échanges entre les deux îles advint tant qu'elles se trouvèrent unies. Au contraire lorsque la continuité géographique entre eux s'int-

Origine biogéographique (sensu VOOUS, 1960)	Region, District, Ambient, etc.	SARDAIGNE						CORSE					
		Cert.	Prov.	Equ.	TOT.	%	Eteint.	Cert.	Prov.	Equ.	TOT.	%	Eteint.
Espèces Méditerranéennes	Méditerranéen	13	1		14	9,8		11		2	13	10,4	
	Sarmatique	3			3	2,1	1	1		1	0,8	1	
Espèces Boréales	Paléarctique	34	3	1	38	26,7	2	34		2	36	28,8	1
	Holarctique	8	2	1	11	7,7		11			11	8,8	
	Néarctique							2			2	1,6	
	Européen	6	2		8	5,6		8			8	6,4	
Espèces des régions semi-arides	Europ.-Turkmène	10	2		12	8,4		10			10	8,0	
	Turkmène-Méditer.	10	2		12	8,4		6	1		7	5,6	
	Paléoxerique	2			2	1,4		1			1	0,8	
Esp. océaniques	Nord-Atlantique	1	1		2	1,4		2			2	1,6	
Espèces de l'Ancien Monde	Ancien Monde	11	1		12	8,4		10		1	11	8,8	
	Ethiopienne	3	2		5	3,5		1			1	0,8	
	Indo-Africaine	4	1	1	6	4,2		2	2		4	3,2	
Espèces de montagne	Paléomontagnarde	2			2	1,4	2	6		1	7	5,6	
	Paléoxeromontagnarde	3			3	2,1		3			3	2,4	
Esp. cosmopolites	Cosmopolites	7	1	1	9	6,3	1	5		1	6	4,8	1
Esp. à origine douteuse	Douteuses	2	1		3	2,1		2			2	1,6	
TOTAL DE ESPECES		119	19	4	142		6	115	3	7	125		3

Tableau n.1 - Analyse comparative des espèces d'oiseaux «certaines», «provisoires», «équivoques» et «éteintes» nichant en Sardaigne et Corse.

rrompt, toutes les espèces restèrent isolées dans leur région, sans pouvoir continuer leur diffusion, à cause même de précédentes compétitions interspécifiques, tel que chez la Perdrix gabra du Sud au Nord et la Perdrix rouge du Nord au Sud. La Sittelle corse (*Sitta whiteheadi*) aussi n'a aucun pendant en Sardaigne. Quant à la Fauvette sarde (*Sylvia sarda*), caractéristique de Sardaigne, on avait révoqué en doute la vieille théorie de son origine insulaire (ERARD, GUILLOU et VIELLIARD, 1972), relevant que nonobstant sa présence en endroits insulaires (Baléares, Sardaigne, Corse et petites îles méridionales italiennes), la Fauvette sarde ne présente aucune variation subsppécifique, dans ces îles. Selon ces AA on pourrait parler de paléoen- demisme pour la Sittelle corse et pour le Venturon montag- nard, plus que pour la Fauvette sarde. De cette analyse j'o- mette les reptiles, les amphibiens et les insectes, en renvoyant les lecteurs à d'autres AA. (STEFANI, 1968).

Il étant hors de doute, selon BLONDEL (1970), que pour une analyse biogéographique de l'avifaune d'une région on ne peut pas ignorer ses vicissitudes clima- tiques, géographiques et géologiques (biogéographie dynamique ou historique), ni sa situation écologique (biogéographie statique), pour la Sardaigne je donnerai une idée de la végétation et des écosystèmes utilisables par l'avifaune.

I) Végétation de Sardaigne

Dans ses aspects fondamentales la végétation de Sardaigne, conditionnant la présence des oiseaux et consti- tuant le fondement de la niche spatiale pour les diverses espèces, est de type méditerranéen. Elle est caractérisée par des formations toujours vertes (sclérophylles), compri- ses entre le bandes tempérées chaudes, avec un maximum de précipitations hivernales.

a) Procédant de la mer on trouve, après les dunes colonisées par des graminacées (*Ammophiletum*), une bande littorale caractérisée par des facteurs xérothermi- ques accentués, permettant la vie à des espèces végétales très elioxérophiles (*Chamaerops humilis*, *Ononis ramosis- sima* et *Ephedra distachia*), limitativement aux côtes Orientale et Nord-orientale.

b) Parmi les dunes côtières on peut rencontrer des étangs à eaux saumâtres, montrant des cortèges floristiques pau- vres, composés surtout par *Salicornetum*, *Arthrocnemetum*, *Juncetum* et *Caricetum*; et des étangs à eaux douces, carac- térisées par *Phragmitetum*, *Scirpetum*, et *Typhetum*.

c) Dans les dunes les plus anciennes, situées plus en arriè- re et jusqu'à 400 m s.l.m., on rencontre des espèces arbus- tives en phytocénosys de type *Oleo-Ceratonion*, *Oleo- Lentiscetum* et *Oleo-Juniperetum*, parmi les quelles ressortent *Olea oleaster*, *Ceratonia siliqua*, *Pistacia lentiscus*, *Juniperus phoenicea*, *Asparagus acutifolius*, etc.

d) Vis à vis qu'on monte s.l.m., on rencontre le maquis,

produisant avec ses nombreuses associations arbustives des phases dynamiques, dérivées par le gré de destruction de la forêt de Chênes. En rapport à l'hauteur du feuillage on peut distinguer un "maquis bas" et un "maquis-forêt".

Dans les phases dérivant de l'*Oleo-Ceratonion*, on trouve: le maquis à Oléandre (*Nerium oleander*), caracté- ristiques des lits des fleuves et des torrents; le maquis à Euphorbe (*Euphorbia dendroides*); et le maquis à Genêt (*Calycotome spinosa*), plante xérophile se placeant dans les escarpements arides et rocheux de l'horizon littoral.

L'*Oleo-Lentiscetum* peut se présenter dans 3 phases de dégradation, avec diffé- rentes formes de maquis: 1) dans les phases les plus dégradées un maquis à Olivier sauvage (*Olea europaea* var. *silvestris*) ou à Lentisque (*Pistacia lentiscus*); 2) dans les phases moyennes de dégra- dation un maquis à Genièvre (*Juniperus oxicedrus*, *Juniperus macrocarpa* et *Juniperus phoenicea*), prédomi- nant dans les milieux sablonneux et resserrés, au limite de l'horizon méditerranéen; un maquis à Cyste (*Cistus mons- peliensis*, *Cistus salvifolius* et *Cistus incanus*), caractéristi- que des sols calcaires, très dégradés et exposés à l'em- brasement; et un maquis à Arbousier (*Arbutus unedo*), préfé- rant les sols silicieux, acides, peu riches d'humus et capa- ble de bourgeonner depuis un embrasement; 3) enfin, dans les phases le moins dégradées, un maquis à Bruyère (*Erica arborea*) avec quelque exemplaire de *Quercus ilex* et un sous-bois à *Cyclamen repandum* et *Brachypodium pinna- tum* avec *Rubia peregrina*.

e) Dès ces phases on passe au *Quercion-Ilicis*, caractérisé par le Chêne vert (*Quercus ilex*), entouré par *Phyllirea angustifolia*, *Viburnum tinus*, *Ruscus aculeatus*, *Smilax aspera*, *Lonicera implexa*, etc.

II) Ecosystèmes et peuplements ornithologiques

Les peuplements des oiseaux, liés aux particulières associations végétales tantôt citées, constituent des ornit- hocénoses caractéristiques:

a) Mer. - Parmi les oiseaux, les plus importants liés à la mer, figurent le Puffin cendré, le Puffin yelkouan, la Mouette rieuse, le Goéland leucophée, le Goéland d'Audouin, le Grand cormoran et le Cormoran huppé, qui dans une île telle que la Sardaigne ont des grandes surfaces marines où pêcher, et des longues côtes où nicher. C'est la raison pour laquelle j'ai inséré dans cette liste le Goéland leucophée et la Mouette rieuse, s'approchant même aux étangs et à l'homme (villes), nonobstant qu'ils proviennent des milieux de mer.

b) Étangs saumâtres. - Parmi les espèces nichant dans ces endroits on trouve la Tadorne de Belon, le Goéland rail- leur, l'Avocette, l'Échasse blanche, le Gravelot à collier interrompu, le Petit gravelot, le Chevalier gambette, la Glaréole à collier, la Sterne pierregarin, la Sterne hansel et

la Sterne naine. Cet habitat, qui en hiver est très peuplé, héberge en été une faune pauvre d'espèces, quand même très rares et en extinction. Les deux zones les plus importantes à ce propos en Sardaigne sont celles d'Oristano et de Cagliari.

c) Milieux à eaux douces. - Parmi les espèces nichantes dans ces endroits (lagunes) on trouve le Grèbe huppé, le Grèbe castagneux, l'Héron pourpré, le Blongios nain, le Busard des roseaux, le Canard colvert, la Fuligule milouin, la Nette rousse, la Poule d'eau, la Foulque macroule, la Poule sultane, la Rousserolle turdöide, la Rousserolle effarvate, la Bouscarle de Cetti et la Cisticole des joncs. Ce type d'endroit, quand même présentant deux espèces en extinction (Poule sultane et Nette rousse), était plus riche auparavant avec d'autres espèces, qui aujourd'hui sont presque disparues (Erismature à tête blanche, Fuligule nyroca, Butor étoilé). A cet endroit on peut rapporter l'avifaune des torrents et des fleuves, telle que les espèces Bergeronnette grise et Bergeronnette printanière.

d) Prairies. - Dans cet habitat on réunit les espèces fréquentant les "facies" à végétation clairsemée, c'est-à-dire les dunes côtières, les prairies ouvertes, les herbiers, les pelouses à asphodèles, les pâturages et les prairies de montagne à la lisière des bois. Ici il arrive la Caille des blés, l'Outarde canepetière, l'Oedi-cnème criard, le Guêpier d'Europe, l'Alouette calandrelle, l'Alouette calandre, l'Alouette des champs, l'Alouette lulu, le Traquet motteux, la Fauvette à lunettes, le Pipit ruosseline, le Pipit spioncelle, la Pie grièche à tête rousse, la Linotte mélodieuse, le Moineau soulcie et le Bruant proyer. Il s'agit d'espèces éclectiques dans le choix de son habitat, qui nonobstant soient les espèces les plus thermophiles, s'adaptent aux cultures d'herbes potagères, entre les milieux arides en friche et le maquis.

e) Maquis. - Le maquis, avec toutes ses variétés floristiques précédemment énumérées, héberge les espèces d'oiseaux les plus caractéristiques de la faune sarde et méditerranéenne en général. Parmi ceux on rappelle le Faucon crécerelle, la Perdrix gamba, l'Huppe fasciée, la Corneille mantelée, le Traquet pâtre, la Fauvette pitchou, la Fauvette sarde, la Fauvette passerinette et la Fauvette mélanocéphale. Dans cet habitat, disloqué écologiquement entre la prairie et les bois, on trouve quelques espèces capables de s'adapter même aux habitats contigus cités, telles que la Perdrix gamba et le Traquet pâtre à la prairie; la Crécerelle et la Corneille mantelée au bois.

f) Bois. - Dans les bois, c'est-à-dire dans le "maquis haut" et dans le "maquis-forêt", on rencontre la plupart des espèces à différente origine, telles que la Buse variable, l'Autour des palombes, l'Epervier d'Europe, le Faisan de chasse (peu nombreux et importé), le Pic épeiche, l'Hibou petit-duc, le Coucou gris, le Rollier d'Europe,

l'Engoulevent d'Europe, la Tourterelle des bois, le Pigeon ramier, la Grive draine, le Merle noir, le Rossignol philomèle, le Rougegorge, la Fauvette à tête noire, la Mésange charbonnière, la Mésange bleue, la Mésange noire, le Gobemouche gris, le Troglodyte, le Roitelet triple bandeau, la Pie grièche écorcheur, le Chardonneret, le Verdier d'Europe, le Serin cini, le Venturon montagnard, le Pinson des arbres, le Gros-bec, le Bruant zizi et le Geai des chênes. Pour cet habitat aussi il n'y a aucun placement catégorique de ses espèces, parce que quelques unes peuvent se pousser aux lisières inférieures des bois, c'est-à-dire vers le maquis (Rollier d'Europe, Tourterelle, etc.) et d'autres aux lisières supérieures, c'est-à-dire vers les milieux hauts rocheux (Venturon montagnard).

g) Milieux de roche. - Dans cette catégorie j'ai inclus autant les espèces nichantes en montagne que celles nichantes dans les parois rocheuses sur la mer, mais ne se nourrissant pas des produits de la mer. Brièvement ici j'ai ignoré les espèces marines déjà citées, employant la mer comme habitat de nidification et comme source alimentaire. Au contraire j'ai relié dans cette catégorie le Vautour fauve, l'Aigle royal, l'Aigle de Bonelli, le Faucon pèlerin, le Faucon d'Eléonore, le Faucon crécerelle, le Pigeon biset, le Martinet alpin, l'Hirondelle de rochers, le Merle de roche, le Merle bleu, le Crave à bec rouge et le Grand corbeau. Leur choix pour les milieux de roche est en fonction à leur nidification.

h) Villes. - Enfin il y a une série d'oiseaux urbains, qui, même vivant jadis dans des habitats rocheux naturels ou boisés, ont retrouvé dans les palais des villes et dans les parcs urbains des adaptations à leurs exigences éthologiques. Parmi ces oiseaux figurent la Chouette effraie, la Chouette chevêche, la Tourterelle turque, le Martinet noir, le Martinet pâle, l'Hirondelle de cheminée, l'Hirondelle de fenêtre, le Moineau friquet, l'Étourneau unicolore et la Choucas des tours (MOCCI DEMARTIS et ICNUSA, 1992).

Dans le tableau n. 2 j'ai distingué les 142 espèces sardes de toute type faunique, en relation à leur habitat préféré.

Enfin, distinguant dans le tableau n. 3 deux groupes:

a) d'oiseaux engagés à la mer, aux étangs et plus en général à l'eau, et b) d'oiseaux engagés à la terre, il s'ensuit que les espèces ornithiques terrestres d'origine boréale (*sensu lato*) sont 35, celles méditerranéennes 12 et celles d'autre origine 33. Plus en particulier de ce tableau on peut voir que le peuplement ornithologique sarde de terrain respecte les stades suivants:

I) dans les endroits ouverts, c'est-à-dire dans les prairies herbeuses, ou dans le maquis clairsemé et bas à asphodèle, on trouve surtout des espèces thermophiles et xérophiles: 2 Méditerranéennes, 4 Boreales et 8 à origine Variée.

Origine biogéogr.	Type d'espèce	Région, District, Ambient, etc.	Mer	Etangs saumâtres	Fleuves et eaux douces	Prairies	Maquis	Bois	Milieu de roche	Villes	TOTAL	
Origine Méditerr.	Méditerr.	Méditerranéenne	1			2	6 (1)	1	2	1	13 (1)	
		Sarmatique		2	1 (-1)						3 (-1)	
Origine Boréale	Espèces Boréales	Paléarctique	2	2	7 (2)	3	3 (1)	12(1)(-1)	2 (-1)	3	34(4)(-2)	
		Holarctique		1	1 (2)			3 (1)	2	1	8 (3)	
		Européen				1	1	5 (2)			6 (2)	
Origine Variée	Espèces des régions semi - arides	Europ.-Turkmène			2	1 (1)	1 (1)	6			10 (2)	
		Turkmène-Méditer.		1	1 (2)	3	3		2	2	10 (2)	
		Paléoxérique				2	2				3	
	Esp. océan.	Nord-Atlantique	1 (1)								11 (1)	
	Espèces de l'Ancien Monde	Ancien Monde		2	4 (1)	1	1	2			1	11 (1)
		Ethiopienne		1	1 (1)				1 (2)	1		3 (2)
		Indo-Africaine		1	1	1			1 (2)			4 (2)
	Espèces de montagne	Paléomontagnarde						1	1 (-2)			2 (-2)
		Paléoxeromontagnarde							3			3
	Esp. cosmopol.	Cosmopolites		4 (-1)	1 (2)				1	1	7(2)(-1)	
Esp. douteuse	Douteuses		2	(1)	(1)						2 (1)	

Tableau n. 2 - Répartition des espèces d'oiseaux nichant en Sardaigne, en relation à leur origine et à l'habitat préféré. (Les nombres positives sans parentèse se réfèrent aux espèces «certaines», ceux positives entre parentèse aux espèces «provisoire» et «équivoques», et ceux négatives entre parentèse aux espèces «éteintes».

Origines des espèces	n %	Mer	Etanges	Eaux Douces	Prairies	Maquis	Bois	Roches	Villes	TOTAL
Boréale (sensu lato)	2 4,16 %	3 6,25 %	8 16,66 %	4 8,33 %	3 6,25 %	20 41,66 %	4 8,33 %	4 8,33 %	48	
Variée	3 5,45 %	9 16,36 %	10 18,18 %	8 14,54 %	4 7,27 %	9 16,36 %	8 14,54 %	4 7,27 %	55	

Tableau n. 3 - Composition biogéographique de l'avifaune sarde «certaine» et son pourcentage dans les différents niveaux de succession écologique.

II) dans le maquis la quantité des espèces est presque la même pour les trois types de faune considérée. Toutefois les espèces d'origine méditerranéenne (*sensu lato*) sont pour le maquis plus importantes que celles d'origine boréale, à cause de la présence parmi eux du groupe spécialisé des Sylvidae (MOCCI DEMARTIS, 1971);

III) enfin dans les bois, vis à vis que la couverture de forêt s'épaissit, reproduisant les anciennes conditions phytosociologiques, on trouve 20 espèces boréales, dérivées d'anciens peuplements analogues à ceux actuels de forêt moyen-européenne, 9 à origine variée et 1 méditerranéenne.

Conclusions

Nonobstant qu'on aie démontré autant pour les oiseaux (BLONDEL et HUC, 1978) que pour d'autres animaux que la richesse d'espèces dans une région est en rapport à la latitude et qu'elle augmente vis à vis qu'on procède vers le Sud, toutefois dans les îles les plus méridionales (telles que la Sardaigne et la Corse) on trouve des chiffres inférieures que celles des zones continentales européennes, même septentrionales, à extension et altimétrie partagées. Cela est en relation à leur isolement. Selon les mêmes AA le nombre des espèces diminue en rapport à la longitude aussi, vis à vis qu'on s'écarte du baricentre du continent. Pour confirmer cette disette d'espèces BLONDEL et FRO-

CHOT (1976) relévaient pour la Corse 119 espèces nichantes, en opposition aux 170 environ d'autres régions françaises. Quoique la Sardaigne aussi ait le même nombre d'espèces "certaines", en relation à son isolement, cela ne doit nous engager à croire que dans les deux îles il y ait les mêmes oiseaux, comme j'ai déjà cité auparavant.

Un autre phénomène lié à l'insularité est le taux d'endémicité. Si d'un côté pour le massif sarde-corse il y a peu d'endémismes (Sittelle corse, Venturon montagnard, Fauvette sarde, Perdrix gabra), cela ne ressorts que par le fait que ces sont des grandes îles continentales, c'est-à-dire unies jadis au continent, et aujourd'hui très proche à lui pour ne pouvoir permettre d'échanges. Toutefois dans ces îles on trouve 26 sub-espèces, constituées par les systematiques sur la seule base de différences morphologiques (DI CARLO, 1975), démontrant cependant comme l'isolement génétique soit bien assuré.

Parfois même la taille des oiseaux est liée à l'insularité. En effet on peut noter que beaucoup de sous-espèces sardes-corses tendent à être plus naines que celles continentales, et ceci est macroscopiquement relevable même au sein des familles. Par exemple la taille des espèces de gallinacés sardes-corses (hormis le Faisan importé), est toujours plus petite que celle d'autres gallinacés présents uniquement en continent (*Tetraonidae*); chez les rapaces nocturnes sardes-corses la taille la plus grande est celle de la Chouette effraie, devancée en grandeur par l'Hibou grand-duc et par la Chouette hulotte en continent; même chez les Picedés la taille du Pic épeiche de Sardaigne est devancée par celle du Pic noir et du Pic vert du continent. Les exemples pourraient continuer.

Les caractères morphologiques, acquis par les espèces stationnaires pendant beaucoup de microevolutions, peuvent rester costants pendant le temps, lorsque l'isolement géographique s'accouple à un isolement reproductif parmi des sous-espèces systématiquement proches. Cet isolement reproductif dépend très souvent par des caractères éthologiques acquis, qui se sont développés à l'intérieur des différentes sous-espèces, en relation aux variantes écologiques. En effet, outre aux variations morphologiques (plumage, bec, biométrie), mûries par une espèce dans son aire géographique (cline), il y a souvent une variation de tonalité dans son chant, qui conduit à des dialectes. CHAPPUIS (1969) suppose que ces dialectes aient été acquis pour des causes physiques, différentes d'une région à une autre, telles que l'hygrométrie, la température, la luminosité, etc. Cependant ces hypothèses ont été appuyées par des constatations de fait et pas par d'épreuves ou démonstrations. Toutefois selon BROSSET (1969) la correspondance en Europe entre cline morphologique et cline tonale n'arrive que chez les espèces ayant une aire vers le Nord (jusqu'au 60^{ème} parallèle), au contraire d'autres espèces à distri-

bution méridionale (espèces méditerranéennes). Chez ces dernières la variation tonale ne correspond pas à la variation morphologique. Cette différence doit être rapportée à la diversité des milieux sur une grande surface, qui ont causé des modifications morphologiques, chromosomiques et tonales sur des espèces bien distribuées, au contraire d'autres releguées dans petits territoires à conditions ambiantes presque identiques (espèces méditerranéennes). En outre CHAPPUIS (1969) mis en relief qu'on entendait les sons graves plus de loin que ceux aigus, il pourrait arriver dans une population une sélection intraspécifique parmi les chanteurs à voix grave, qui auraient plus facilité de liaisons sexuelles, et ceux à voix aigue, plus bornés. A ce propos CHAPPUIS (1969) ajoute que les sons graves paraissent plus fréquemment chez les populations méridionales d'une espèce, et les sons aigus chez les populations les plus septentrionales de la même espèce. Enfin, lorsqu'il y a à l'intérieur de populations isolées (telles que celles sardes-corses) des arrivées par l'extérieur d'individus d'autres populations, l'apport génétique lié au nouvel dialecte peut causer des déviations dans la structure du chant de la population originaire, si celle-ci est très petite, ou peut être corrigé statistiquement, si la population est très grande. En outre ces probabilités de déformation du chant sont proportionnelles au nombre d'individus immigrés et à la quantité du pool génétique importé (CHAPPUIS, 1976).

Quant à la Sardaigne on n'a pas encore fait des études sur les tonalités des sous-espèces, mais le cas cité par CHAPPUIS (1976) sur le Bruant proyer de Corse (*Emberiza calandra parroti*) pourrait être utile à démontrer l'influence de l'isolement sur les dialectes. Bien que cette espèce présente une certaine homogénéité de chant dans toute son aire de distribution, en Corse il y a un petit nombre d'individus adoptant le chant classique, contre la plupart des cas présentant une modulation dans la fréquence des notes, pas contrôlables chez les populations du continent (CHAPPUIS, 1976). Cela démontre l'existence en Corse d'une population locale plus ancienne, ayant son dialecte typique, avec quelque addition d'éléments récemment importés du continent.

Enfin, considérant que la proportion des espèces méditerranéennes et des régions semi-arides est un peu plus forte en Sardaigne qu'en Corse on peut dire que cela provient, plutôt que de la position géographique plus méridionale de la Sardaigne, de ce qu'elle est moins boisée et davantage aménagée par l'homme que la Corse. L'homme a causé et continue à causer sans interruption des modifications à l'avifaune, tant pour son action directe qu'indirecte. La première forme d'action directe en Sardaigne a été exercée surtout sur les espèces exposées à la chasse (Perdrix gabra et Anatidés) et sur les rapaces, en conséquence de l'erroné concept d' "espèce nuisible" et de la

speculation commerciale clandestine de *pulli* et d'œufs pour la fauconnerie (Faucon pèlerin, Faucon d'Eleonore, Autour des palombes, Aigle royal, Aigle de Bonelli, Pygargue à queue blanche, Balbuzard pêcheur). Plus délétère que l'action directe est selon moi l'action indirecte. En effet, cette forme ne présupposant aucune sélection, frappe sans distinction tant les espèces communes que celles rares d'une manière globale et massive. Parmi les actions indirectes l'embrasement est pour la Sardaigne le plus tragique (MOCCI DEMARTIS, 1990, 1991), parce que, en détruisant les bois et le maquis, menace beaucoup d'espèces parfois endémiques sardes (Fauvette sarde, Perdrix gabra) ou rares (Pic épeichette). La pollution aussi, qui a rejoint dans les autres régions italiennes des niveaux préoccupantes, commence en Sardaigne aussi moissonner ses premières victimes tant parmi les espèces d'eau rares, telles que Cincle plongeur (SCHENK, 1976), Sterne naine, Sterne pierregarin, Sterne hansel, etc. (RENZONI *et alii*, 1982), que parmi les communes telles que Grand cormoran, Grèbe à cou noir (COTTIGLIA *et alii*, 1984).

Mais la première action destructive s'est vérifié surtout parmi les espèces aquatiques rares, telles que Erismature à tête blanche, Nette rousse, Tadorne de Belon, Butor étoilé, Poule sultane, Echasse blanche, Avosette, Sterne caspienne, Sterne caugek et Glaréole à collier, et surtout dès l'assainissement de beaucoup de milieux humides. Seulement aujourd'hui on fait son possible pour remédier à cette situation, constituant des parcs humides (Sinis, Molentargius), ou des oasis (S'Ena Arrubia, Mistras, Sale 'e Porcus, etc.).

Les transformations foncières aussi ont influé négativement sur les espèces de terrain spécialisées (Outarde canepetière, Oedicnème criard), qui aujourd'hui sont réléguées dans peu de zones sardes importantes, telles que le plateau de Campeda.

Enfin l'ignorance des bergers et la lutte aux renards au moyen de gobbes à la strychnine ont déterminé une grande flexion des populations de Vautour fauve, de Grand corbeau, et de Crave à bec rouge et une disparition totale du Vautour moine et du Gypaète barbu. En conclusion il est certain que l'action de l'homme dans la transformation des écosystèmes contribue à augmenter la diversité globale de l'avifaune, créant des nouvelles niches et aidant des espèces jadis marginales et localisées, qui peuvent devenir ravageurs (Moineau espagnol, Etourneau unicolor, Mouette rieuse, Goéland leucophé) au detriment d'autres plus anciennes et spécialisées.

Remerciements

Il m'est agréable d'exprimer ma gratitude à J. Blondel, à M. Chiappini et à E.A. Di Carlo pour la lecture critique

du manuscrit et leur nombreuses remarques et suggestions qu'ont suggéré.

Bibliographie

- BALLETTI, M., FARRONATO, I., RANDI, E., SPINA, F., TORRE, A., 1988 - Contributo alla conoscenza dello status dell'Uccello delle tempeste, *Hydrobates pelagicus* in Italia. *Riv. It. Orn.*, 58: 197-198.
- BEZZEL, E. 1957 - Beiträge zur Kenntnis der Vogelwelt Sardiens. *Anz. Orn. Ges. Bay.*, 4: 589-707.
- BLONDEL, J., 1970 - Biogéographie des oiseaux nicheurs en Provence occidentale, du Mont Ventoux à la mer Méditerranée. *O.R.F.O.*, 40: 1-47.
- BLONDEL, J. et FROCHOT, B., 1976 - Caractères généraux de l'avifaune corse. *Bull. Soc. Sci. Hist. et Nat. Corse*, 619-620, 63-74.
- BLONDEL, J., et HUC, R., 1978 - Atlas des oiseaux nicheurs de France et biogéographie écologique. *Alauda*, 46: 107-129.
- BONOMI, P., 1910 - Nidificazione del Crociere in Sardegna. *Avicula*, 14: 59-60.
- BROSSET, A., 1969 - L'influence du milieu sur l'évolution des chants d'oiseaux. Commentaire à la note de Chappuis. *Alauda*, 37: 72-76.
- CHAPPUIS, C., 1969 - Un cline vocal chez les oiseaux paléarctiques: variation tonale des vocalisations, sous différentes latitudes. *Alauda*, 37: 59-71.
- CHAPPUIS, C., 1976 - Origine et évolution des vocalisations de certains oiseaux de Corse et des Baléares. *Alauda*, 44: 475-495.
- COTTIGLIA, M., MASCIA, C., MOCCI DEMARTIS, A., 1984 - Regimi alimentari, migrazioni e bioaccumulo di mercurio in due specie di uccelli tuffatori lagunari. *Rend. Seminario Fac. Sc. Univ. Cagliari*, (suppl.) 54: 69-76.
- COVA, C., 1969 - *Atlante degli uccelli italiani*. U. Hoepli, Milano.
- DELITALA, G. MARCHETTI, M., 1983 - Due casi di nidificazione del Mestolone *Anas clypeata*, in Sardegna. *Avocetta*, 7: 129-130.
- DI CARLO, E.A., 1975 - Avifauna delle Isole dell'Arcipelago toscano. Le forme ornamentiche insulari. Saggio faunistico-ecotologico-biogeografico. *Lavori della Soc. It. di Biogeografia*, 5: 1-34.
- DI CARLO, E.A., 1980 - Il canapino pallido *Hipolais pallida* è estivo e nidificante in Sardegna? *Gli Uccelli d'Italia*, 5: 124-131.
- DI CARLO, E.A., HEINZE, 1980 - Risultati di ricerche ornitologiche nell'interno della Sardegna nella primavera 1979. *Gli Uccelli d'Italia*, 5: 60-91.
- ERARD, C., GUILLOU, J.J., VIELLIARD, J., 1972 - Réflexions sur la répartition de *Sylvia sarda*. *Alauda*, 40: 293-296.
- GRUSSU, M., 1984 - Accertamento di nidificazione del Martin pescatore *Alcedo atthis* in Sardegna. *Gli Uccelli d'Italia*: 9: 101-104.
- GRUSSU, M., PODDESU, G., 1988 - Confermata nidificazione dell'Uccello delle tempeste *Hydrobates pelagicus* in Sardegna. *Riv. It. Orn.*, 58: 125-128.
- GRUSSU, M., SECCI, A., 1985 - Dati preliminari sulla garzaia dello stagno di Molentargius (Cagliari), nel 1985. - *Atti III Conv. It. di Orn.*, Salice Terme: 269-270.
- GUSTIN, M., 1988 - Accertamento della nidificazione della Moretta tabaccata, *Aythya nyroca*, in provincia di Oristano, Sardegna meridionale. *Riv. It. Orn.*, 58: 191.
- MASSA et SCHENK, 1980 Similarità tra le avifaune della Sicilia, Sardegna e Corsica. *Lavori Soc. It. di Biogeogr.*, 8: 757-799.
- MATHIEU, J., 1965 - Un nid d'Hirondelle rousseline *Hirundo daurica* en Sardaigne. *Nos Oiseaux*, 28: 90.
- MOCCI DEMARTIS, A., 1971 - Elenco ragionato delle Silvie finora riscontrate in Sardegna. *Boll. Soc. Sarda Sc. Nat.*, 8: 69-78.
- MOCCI DEMARTIS, A., 1980 - Nuove segnalazioni dalla Sardegna di specie ornamentiche accidentali, o migra-trici irregolari, o nidificanti, comunque in dimi-nuzione. *Riv. It. Orn.*, 50: 203-220.
- MOCCI DEMARTIS, A., 1990 - Ricolonizzazione dell'avifauna silvana in zone bruciate. *Gli Uccelli d'Italia*, 15: 39-44.
- MOCCI DEMARTIS, A., 1991 - Nota preliminare sull'avifauna di terri-

- tori percorsi da incendio. *Ric. Biol. Selv.*, (suppl.), 17: 343-346.
- MOCCI DEMARTIS, A., *in press.* - Les nouvelles colonisations d'oiseaux en Sardaigne du 1960 au 1990. (*Biologia gallo-hellenica: Comptes rendus du 5th Intern. Congress on the Zoogeography and Ecology of Greece and adjacent regions; Crete, April, 1990.*)
- MOCCI DEMARTIS, A. & MASSOLI-NOVELLI, R., 1977 - Distribuzione, caratteristiche e possibilità di ripopolamento della pernice sarda: *Alectoris barbara* (Bonnaterre). *Boll. Soc. Sarda di Sc. Nat.*, 17: 71-107.
- MOCCI DEMARTIS, A., PINNA, L., 1980 - Primo reperimento di uova di fenicottero (*Phoenicopterus ruber*) in Sardegna. *Gli Uccelli d'Italia*, 5: 166-169.
- MOCCI DEMARTIS, A. et gruppo I.C.N.U.S.A., 1992 - Atlanti ornitologici urbani: Cagliari. (*Ecologia urbana*, 4 (2-3): 22-23).
- MOLTONI, E., 1950 - Casi di nidificazione del Lucherino *Carduelis spinus* (L.) in Sardegna. *Riv. It. Orn.*, 20: 75-78.
- MOLTONI, E., 1965 - Il Cuculo dal ciuffo - *Clamator glandarius* - ha nidificato in Italia, ove si è fatto meno raro. *Riv. It. Orn.*, 35: 236-241.
- NISSARDI, S., MURGIA, P.F., SCHENK, H., *in press.* - Prima nidificazione del Fenicottero rosa *Phoenicopterus ruber roseus* in Sardegna e problemi di gestione e conservazione delle specie coloniali nello stagno di Molentargius (Sardegna). *Atti VII Convegno di Ornit. Urbino*, 1993.
- PIROVANO, S., 1978 - Rinvenimenti di giovani individui di Lucherino *Carduelis spinus* (L.) in Sardegna. *Riv. It. Orn.*, 48: 52-53.
- RENZONI, A., FOCARDI, S., LEONZIO, C., FOSSI, C., MOCCI DEMARTIS, A., 1982 - Contaminants of resident and migratory birds of the Mediterranean Sea. *Thalassia jugoslavica*, 18: 245-252.
- SCHENK, 1976 - Analisi della situazione faunistica in Sardegna: Uccelli e Mammiferi. *S.O.S. Fauna, Animali in pericolo in Italia*: 465-556. Tip. Succ. Savini Mercuri, Camerino.
- STEFANI, R., 1968 - Caratteri faunistici e zoogeografici del Quaternario in Sardegna. *Atti X^a Congr. Int. di Studi Sardi*: 119-129.
- THIBAUT, J.C., 1983 - *Les Oiseaux de la Corse*. De Gerfau Impr., Paris.
- TORRE, A., DELITALA, G., 1983 - Presenza della gazza *Pica pica* nell'isola dell'Asinara (Sardegna). *Avocetta*, 7: 37-40.
- YEATMAN, L., 1976 - *Atlas des oiseaux nicheurs de France*. Soc. Orn. de France, Paris.
- VOOUS, K.H., 1960 - *Atlas of European Birds*. London.

La comunidad ornítica estival en un área degradada de maquia litoral en el este de la provincia de Alicante

V. Peiró*

Resumen

Este trabajo presenta el análisis de la estructura de la comunidad ornítica en un área de degradación de la maquia litoral en el Este de la provincia de Alicante, y su variación estacional entre el verano y el otoño. Las aves se han censado mediante un itinerario en cada de las tres unidades del territorio. La comunidad ornítica estival presenta un IKA total de 26.9 aves/km., con 23 especies, un índice de diversidad (H') de 3.7, una equitabilidad alta ($J' = 0.8$) y un índice de dominancia bajo (33.8%). La comunidad ornítica otoñal presenta 9.5 aves/km., 18 especies, $H' = 3.5$, $J' = 0.8$ e $ID = 38.6\%$. Las dos especies más abundantes en la comunidad ornítica estival son *Galerida* spp. y *Alectoris rufa*. La comunidad de aves en otoño presenta mayor abundancia de *Sylvia melanocephala* y *A. rufa*. Las especies de presencia exclusiva otoñal presentan abundancias bajas y dominan las representantes de la familia de los Sylvidos. En verano, la abundancia, la riqueza y la diversidad de la comunidad de aves disminuyen en el gradiente de mayor a menor degradación definido por las tres unidades del territorio. En otoño, la riqueza y la diversidad son mayores en la unidad menos degradada. Los descriptores de recambio (IRE y $H'B$) de la comunidad ornítica entre el verano y el otoño toman valores moderados a bajos en el total del área de estudio. Estos parámetros disminuyen en la unidad de menor degradación. En la mayoría de las unidades y épocas del año, las mayores riqueza específica y abundancia total de aves aparecen en los espartizales (*Stipa tenacissima*) con un segundo estrato de espinar (*Rhamnus lyciodes*) o con pinos (*Pinus halepensis*).

Palabras clave: Comunidad ornítica, Itinerarios de censo, Degradación de la maquia litoral, Este de Alicante, España.

Summary

Summer and autumn avian community structures were analysed in a degraded area of littoral Macchia in Eastern of Alicante province. We have used the line transect census for analysing avian community parameters in three land units of this area. The summer avian abundance is 26.9 birds/km., with 23 species, a diversity (H') of 3.7, an evenness (J') of 0.8 and a dominance index (ID) of 33.8%. The autumn avian abundance is 9.5 birds/km., with 18 species, $H' = 3.5$, $J' = 0.8$ and $ID = 38.6\%$. The birds more abundant are *Galerida* spp. and *Alectoris rufa* in summer, and *Sylvia melanocephala* and *A. rufa* in autumn. The species only present in autumn have low abundance and the Sylviidae family is dominant. Abundance, richness and diversity are decreasing into the degradation gradient of land units in summer. Richness and diversity are higher in the less degraded land

unity in autumn. Specific avian replacement index and Beta diversity from summer to autumn are moderate to low in the study area. These parameters are lower in the less degraded land unity. Richness and abundance are higher into turf grasses (*Stipa tenacissima*) with a second layer of thorny shrub (*Rhamnus lyciodes*) or pine (*Pinus halepensis*).

Keywords: Avian community, Line transect census, Degradation of littoral Macchia, Eastern of Alicante, Spain.

INTRODUCCIÓN

Dentro de los sistemas no agrícolas, la composición y estructura de las comunidades de aves terrestres ibéricas se han analizado principalmente en medios forestales, como robledales, encinares, pinares, etc. (ver revisiones de POTTI, 1986; LÓPEZ, 1991; SÁNCHEZ, 1991; y bibliografía citada en éstos). Los estudios realizados en matorrales son menos abundantes (JORDANO, 1985; POTTI y TELLERÍA, 1986; SÁNCHEZ, *op. cit.*) y en la mayoría de casos corresponden a matorrales meso y supra-mediterráneos.

La comunidad de aves de las maquias termomediterráneas y sus etapas seriales de degradación todavía no han sido estudiadas. GIL-DELGADO *et al.* (1989) han realizado un primer estudio de las comunidades orníticas nidificantes en la provincia de Alicante, obteniendo una segregación por grandes tipos de medios. Por lo tanto, el presente artículo constituye el primer trabajo, a una escala geográfica reducida, sobre la composición y la estructura de la comunidad de aves en maquias degradadas de esta provincia.

Una de las características esenciales de las comunidades de aves es su estacionalidad (ver por ejemplo HERRERA, 1980, 1981; LÓPEZ, 1991, SÁNCHEZ, 1991), relacionada particularmente con condiciones climáticas y la variación estacional de la disponibilidad de los recursos tróficos en los ecosistemas mediterráneos.

El objetivo del presente artículo es analizar la composición y estructura (abundancia, riqueza, diversidad y dominancia) de la ornitocenosis de un área de maquia litoral. Este objetivo general se desglosa en dos objetivos específicos:

- 1.—Análisis de la variación de los descriptores de la comunidad en un gradiente de degradación de esta maquia.
- 2.—Estudio de la variación estacional de la comunidad entre el verano y principios del otoño.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se localiza al Este de la provincia de Alicante (fig. 1), en el término municipal de Campello, cuyas coordenadas geográficas son $38^{\circ} 25' - 38^{\circ} 30' N$ y $0^{\circ} 20' - 0^{\circ} 25' W$. La orografía general de la zona está formada por un conjunto de tres lomas (Gosálbez, Jijí y Rejas)

* Depto. Ecología. Fac. Ciencias. Universidad Alicante. Apdo. 99. 03080 Alicante

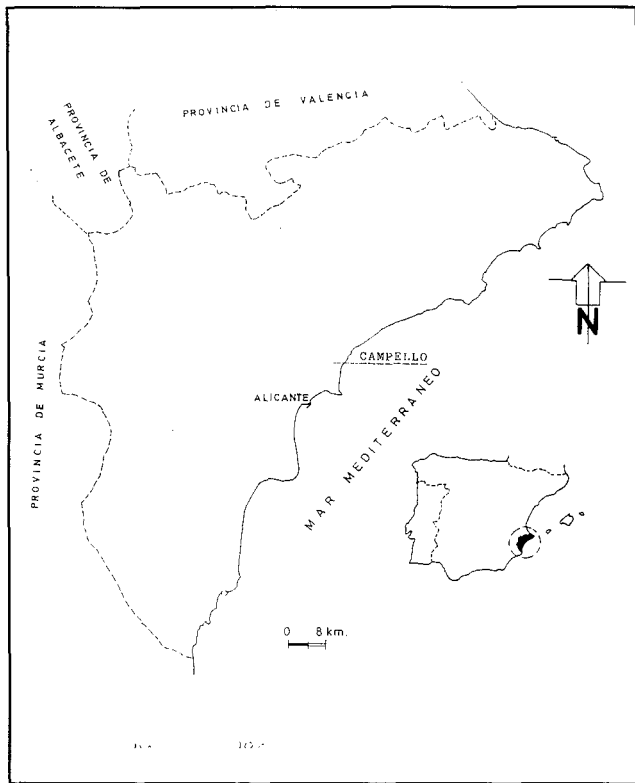


Figura 1. Localización de la zona de estudio en la provincia de Alicante.

dispuestas de forma secuencial desde el interior hacia borde del mar en dirección SW-NE, y separadas entre sí por barrancos. Estas lomas son las primeras estribaciones que separan la llanura litoral de la bahía de Alicante del sistema montañoso Bético localizado más al norte e interior. Desde el interior hacia los acantilados costeros, éstas constituyen un gradiente de menor a mayor pendiente e influencia marina. La altura máxima es de 265 msnm. (Jijí).

La zona está enclavada en el piso termomediterráneo, con clima mediterráneo semiárido, precipitación media

anual próxima a los 350 mm. y temperatura media anual de 17°C. La duración media del período seco es de 6-7 meses, con julio y agosto como meses extremadamente secos.

La vegetación potencial de este pequeño sistema montañoso pertenece al dominio de la maquia litoral (*Oleo-Ceratonion*). Esta maquia ha ido desapareciendo, históricamente, por transformación agrícola-pastoral, y más recientemente por repoblaciones de pino carrasco (*Pinus halepensis*) de escaso éxito y por impacto urbanístico-litoral. Debido a estos impactos antrópicos, y probablemente a las condiciones particulares de microclima y suelo, la maquia original ha quedado restringida a ciertas áreas de vaguada y de umbría. En el resto del territorio aparecen tipos de vegetación y usos del territorio, que representan diferentes etapas seriales de su degradación (ver tabla 1). Además, existe un proceso inicial de regeneración natural por el abandono de los frutales e invasión de un matorral colonizador compuesto principalmente por *Artemisia* spp. Los frutales en explotación son relativamente escasos. La clasificación de estos tipos se ha obtenido por agrupación de las categorías establecidas en un estudio realizado por otros miembros del Departamento de Ecología de la Universidad de Alicante (BAEZA y MARTÍN, com. pers.).

Métodos

A efectos de este artículo, las tres lomas (Gosálbez, Jijí y Rejas) son consideradas como unidades del territorio para el análisis de la comunidad ornítica, representando un gradiente de mayor a menor estado de degradación por impactos antrópicos pretéritos (agrícola, ganadero y forestal). Si bien Rejas presenta un impacto más reciente de tipo urbanístico-litoral, pero localizado en uno de los bordes de la zona de estudio.

El método de censo utilizado ha sido el de los itinerarios sin límite de banda (ver TELLERÍA, 1986). En cada una de las unidades del territorio se trazó un itinerario, mediante utilización de foto aérea, de forma que estuvieran representados la mayoría de los tipos de vegetación-usos

Tipo de vegetación-usos del territorio	Código
Frutal abandonado con matorral colonizador	VU1
Espartizal con espinar o pinos de repoblación	VU2
Espartizal	VU3
Espinar y maquia de vaguada	VU4
Frutal en explotación (almendro, olivo)	VU5
Cultivo cinegético (cereal)	VU6
Zona de impacto antrópico-urbanístico	VU7

Tabla 1. Tipos de vegetación-usos del territorio en el área de estudio de la comunidad ornítica.

de cada unidad. La longitud de cada itinerario es próxima a los 2,5 km. (Gosálbez=2448 m., Jijí=2338 m., Rejas=2572 m.). El censo de aves se realizó durante las primeras horas de la mañana o las últimas de la tarde en dos períodos del año: verano (julio) y principios del otoño (octubre) de 1991. Los descriptores utilizados para el análisis de la comunidad ornítica son la abundancia relativa mediante el índice kilométrico de abundancia (IKA, FERRY y FROCHOT, 1958; TELLERÍA, 1986), la riqueza específica (número de especies), la diversidad según la fórmula de SHANNON (SHANNON y WEAVER, 1949, H' en bits), la equitabilidad (J') según la fórmula presentada por PIELOU (1975) y el índice de dominancia (ID) propuesto por MCNAUGHTON y WOLF (1970). Los cambios de la comunidad ornítica entre verano y otoño se han analizado mediante el índice de reemplazamiento específico, basado en el coeficiente de afinidad cualitativa de CZECHANOWSKY (ver HERRERA, 1980; ZAMORA y CAMACHO, 1984a,b; LÓPEZ, 1991) y la diversidad β ($H'\beta$) según la fórmula presentada en BLONDEL (1985). Estos parámetros han sido calculados en el total del área de estudio y por unidades del territorio. En el análisis por tipos de vegetación-usos sólo se ha utilizado la abundancia y la riqueza. Al no disponer de una cartografía detallada de la distribución espacial de éstos tipos, no se ha podido obtener el IKA, y dicha abundancia es expresada en número de aves.

Dada la concentración temporal en dos estaciones y el bajo número de muestreos por estación, nuestro estudio no pretende determinar la composición y estructura total de la comunidad, sino más bien centrarse en el análisis comparativo de la comunidad parcial en cada época y unidad en base a una metodología estandarizada entre unidades. La realización del censo otoñal a principios de octubre se justifica para evitar la influencia que puede tener la caza (apertura de la temporada el 12 de octubre) en la disminución de la abundancia de *Alectoris rufa*. Por último, bajo el término *Galerida* se han agrupado dos especies presentes en el área (*Galerida cristata* y *Galerida Tecklae*), que sólo se las puede diferenciar en los contactos más próximos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La comunidad de aves en el conjunto del área de estudio

El análisis de la composición y abundancias específicas de la comunidad ornítica en cada estación y en el total del área de estudio (tabla 2) presenta *Galerida* spp. y *Alectoris rufa* como especies dominantes (las dos más abundantes) en verano y *Sylvia melanocephala* y *A. rufa* en otoño. Estas tres especies son residentes en el área de estudio, es decir, son potencialmente permanentes durante todo

el año. La mayoría de las especies residentes tienen menor abundancia en otoño, aunque algunas llegan a desaparecer en esta época por no estar en su hábitat óptimo, como *Passer domesticus* (medios urbano y agrícola), *Columba palumbus* y *Picus viridis* (medios forestales). Las especies estivales migratorias (ej. *Streptopelia turtur*, *Merops apiaster*, *Hirundo rustica*, *Apus apus*) desaparecen del área antes de principios de octubre (censo otoñal). Las especies de presencia exclusivamente otoñal presentan abundancias bajas y con dominancia de los Sylvidos. El patrón de distribución de las abundancias específicas es diferente en cada época (r , ns)

La comunidad ornítica estival presenta un IKA total de 26,91 aves/km., con 23 especies (riqueza), un índice de diversidad (H') de 3,72, una equitabilidad alta (J' = 0,82) y un índice de dominancia bajo (33,84%). La comunidad ornítica otoñal (9,51 aves/km., 18 especies, H' = 3,49, J' = 0,84, ID = 38,57%) presenta menores valores de abundancia, riqueza y diversidad que los de la comunidad estival, pero equitabilidad y dominancia ligeramente mayores.

El índice de reemplazamiento específico (IRE = 0,56) de la comunidad entre verano y otoño muestra un recambio de especies moderado, lo que está condicionado por la presencia destacable (46,88%) de las especies temporales (migrantes o accidentales). Nuestros resultados están en concordancia con la existencia de un período de recambio específico a finales de verano (agosto, septiembre) detectado en comunidades orníticas mediterráneas (HERRERA, 1980; ZAMORA y CAMACHO, 1984a,b; TORRES y LEÓN, 1985; OBESO, 1987; LÓPEZ, 1991).

Mientras el IRE se basa exclusivamente en la presencia-ausencia de especies, la diversidad β ($H'\beta$) es sensible a las variaciones de la abundancia de las especies constantes y permite reducir la influencia de las especies accidentales de baja abundancia. La $H'\beta$ de nuestra área de estudio entre verano y otoño muestra un valor medio-bajo (0,38), condicionado por la dominancia de especies residentes en ambas épocas.

El análisis de riqueza específica por tipos de vegetación-usos (fig. 2a) muestra un patrón de uso similar en ambas estaciones ($r = 1,000$, $p < 0,01$) y siempre con valores más bajos en otoño. Las mayores riquezas orníticas aparecen, respectivamente, en espartizales con segundo estrato de espinar o de pinos (VU2) y en frutales abandonados con matorral colonizador (VU1). La menor riqueza aparece en zonas de fuerte impacto antrópico-urbanístico (VU7). Los espinares y maquias de vaguada (VU4) presentan mayor riqueza que los espartizales (VU3). Como elementos lineales del paisaje, estos espinares o maquias relictas muestran su importancia para mantener diversidad ornítica respecto de otros medios estructuralmente más simples.

Especies de aves	IKA (aves/km.)	
	Verano	Otoño
<i>Galerida</i> spp	5,30	1,22
<i>Alectoris rufa</i>	3,81	1,77
<i>Apus apus</i>	3,13	0,00
<i>Streptopelia turtur</i>	2,45	0,00
<i>Carduelis carduelis</i>	2,45	0,14
<i>Passer domesticus</i>	1,90	0,00
<i>Sylvia melanocephala</i>	1,63	1,90
<i>Sylvia communis</i>	0,82	1,09
<i>Turdus merula</i>	0,82	0,41
<i>Merops apiaster</i>	0,68	0,00
<i>Picus viridis</i>	0,54	0,00
<i>Cercotrichas galactotes</i>	0,54	0,00
<i>Muscicapa striata</i>	0,54	0,14
<i>Pica pica</i>	0,41	0,00
<i>Oenanthe leucura</i>	0,41	0,14
<i>Serinus serinus</i>	0,41	0,00
<i>Lanius excubitor</i>	0,27	0,00
<i>Falco subbuteo</i>	0,14	0,00
<i>Columba palumbus</i>	0,14	0,00
<i>Caprimulgus ruficollis</i>	0,14	0,00
<i>Hirundo rustica</i>	0,14	0,00
<i>Oenanthe hispanica</i>	0,14	0,00
<i>Sylvia sarda</i>	0,14	0,54
<i>Sylvia curruca</i>	0,00	0,41
<i>Sylvia conspicillata</i>	0,00	0,27
<i>Sylvia undata</i>	0,00	0,14
<i>Phylloscopus collybita</i>	0,00	0,14
<i>Saxicola rubetrix</i>	0,00	0,68
<i>Saxicola torquata</i>	0,00	0,14
<i>Parus major</i>	0,00	0,14
<i>Passer montanus</i>	0,00	0,14
<i>Athene noctua</i>	0,00	0,14

Tabla 2. Índice Kilométrico de Abundancia (IKA) por especies de ave y épocas del año en el total del área de estudio.

La abundancia (nº de aves) por tipos de vegetación-usos (fig. 2b) presenta un patrón de uso similar en ambas épocas ($r = 0,901$, $p < 0,01$), excepto por un aumento destacable en verano del uso de los cultivos cinegéticos (cereales, VU6). Este aumento destaca sobre todo por la baja representación en superficie respecto a otros tipos de vegetación. Sin embargo, de este aumento son responsables principales las dos especies dominantes en esta época, *Galerida* spp. y *Alectoris rufa*, ambas con cierta preferencia de hábitat por los cultivos de cereal (ver PEIRÓ *et al.*, 1991; PEIRÓ, 1992) en la provincia de Alicante. La abundancia y la riqueza por tipos de vegetación-usos están correlacionadas dentro de cada período ($r = 0,847$, $p < 0,05$ en julio y $r = 0,918$, $p < 0,01$ en octubre), confirmando el patrón de variación similar de ambos parámetros.

Los resultados presentados permiten incluir nuestra comunidad dentro del primer grupo de comunidades orníticas ibéricas (ver LÓPEZ, 1991), caracterizadas por un máximo de abundancia en verano. Este grupo aunque está

dominado por las comunidades de medios forestales, también incluye una comunidad de aves de una zona semiárida con vegetación gypsófila muy degradada (SUÁREZ y SÁEZ-ROYUELA, 1985), de la que estaría más próxima la comunidad del presente estudio. Considerando la presencia de un intenso estiaje, esta comunidad alicantina debería incluirse en el grupo tercero o el cuarto, ambos con mínimos de abundancia en verano. El cuarto grupo presenta comunidades de matorrales esclerófilos mediterráneos caracterizados por la abundancia de especies arbustivas productoras de frutos en otoño, lo que determina una mayor abundancia de aves en otoño-invierno (ver JORDANO, 1985). Este caso es bien diferente de nuestra zona alicantina, donde dominan las etapas seriales degradadas de la maquia con escasa presencia de este tipo de especies arbustivas. Sin embargo, habrá que esperar a disponer de datos de la comunidad ornítica a finales del otoño y durante el invierno para precisar más la catalogación de la comunidad de aves de esta zona alicantina. En una zona termo-

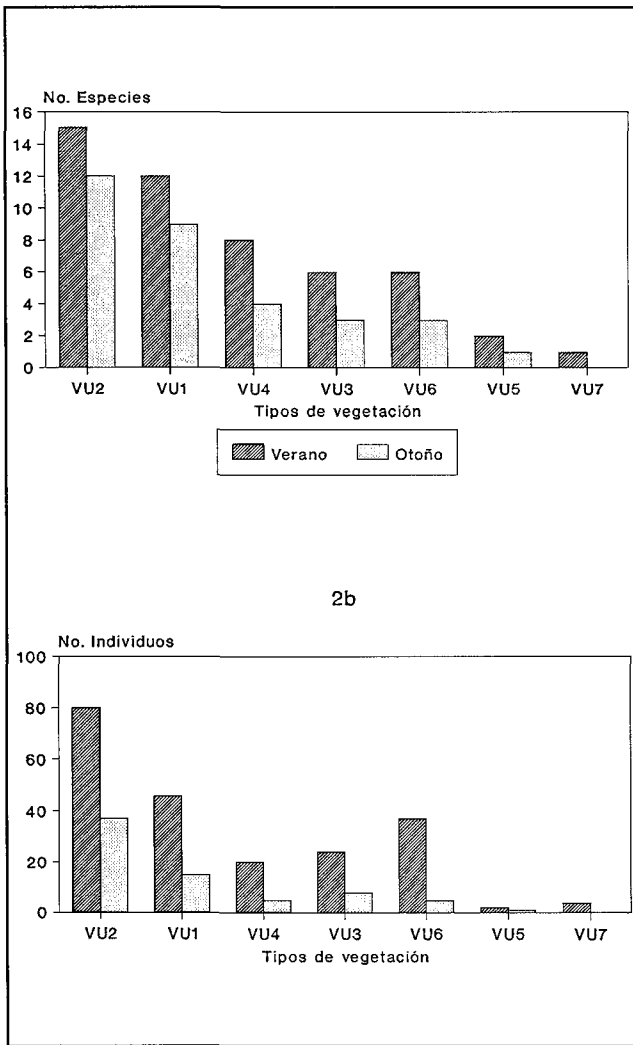


Figura 2. Riqueza (2a) y abundancia (2b) específicas de la comunidad ornítica por tipos de vegetación-usos del territorio en dos estaciones del año en el total del área de estudio. (ver tipos de vegetación-usos en tabla 1)

mediterránea del sur de la provincia de Alicante, donde predomina el matorral colonizador, se ha obtenido un patrón estacional con un máximo de abundancia ornítica en verano y un mínimo en invierno (PEIRÓ *et al.*, 1991).

La comunidad ornítica en el gradiente de degradación de las unidades del territorio

El análisis de la composición y abundancias específicas de la comunidad ornítica estival (figs. 3 a, b, c) presenta *Galerida* spp. y *Alectoris rufa* como especies dominantes en la unidad del territorio (Gosálbez) con mayor estado de degradación por impactos antrópicos, principalmente agrícola (cultivos de frutal) y forestal (replantación joven con *Pinus halepensis*). Ambas especies son representativas

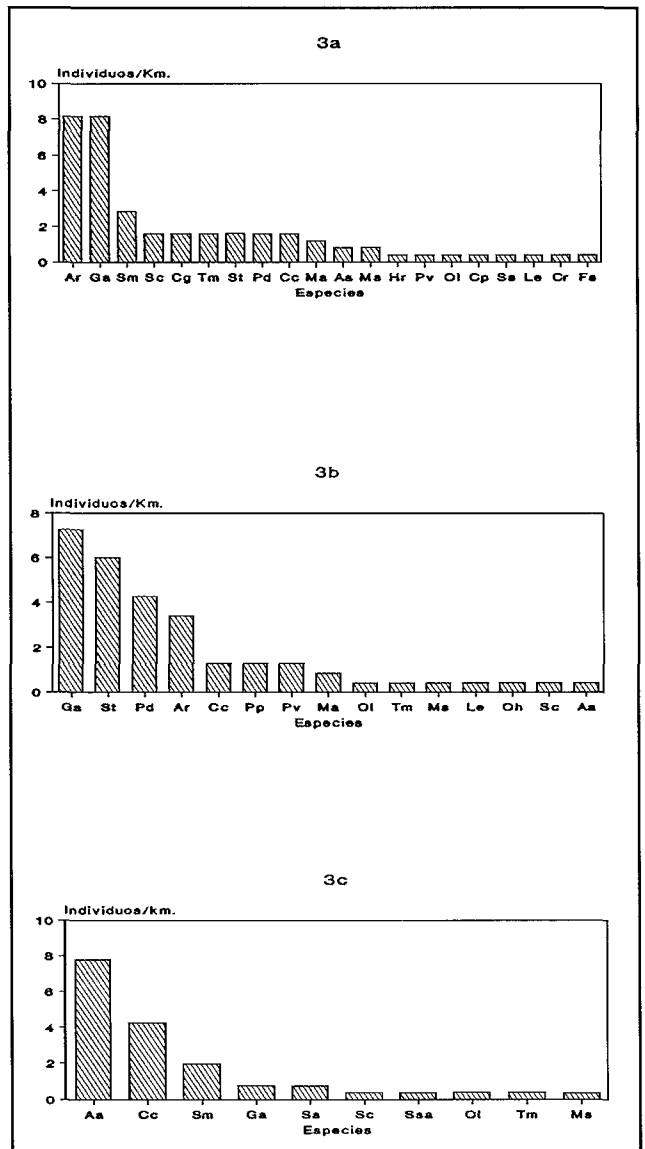


Figura 3. Índice Kilométrico de Abundancia por especies de la comunidad ornítica estival en cada una de las tres unidades de la zona de estudio. (3a: Gosálbez, 3b: Jijí, 3c: Rejas; (ver códigos de especies en Anexo I)

de ambientes más degradados, ya que ambas presentan preferencia de hábitat por los cultivos cinegéticos, los frutales abandonados y los espartizales.

Galerida spp. (residente) y *Streptopelia turtur* (migratoria estival) son dominantes en la unidad (Jijí) con nivel de degradación intermedio. *Apus apus* (migratoria estival) y *Carduelis carduelis* (residente) presentan dominancia en la unidad (Rejas) de menor degradación pretérita por impacto agrícola, pero con mayor impacto actual de tipo urbanístico-litoral, aunque localizado de modo marginal en uno de los bordes de la zona de estudio. Sin embar-

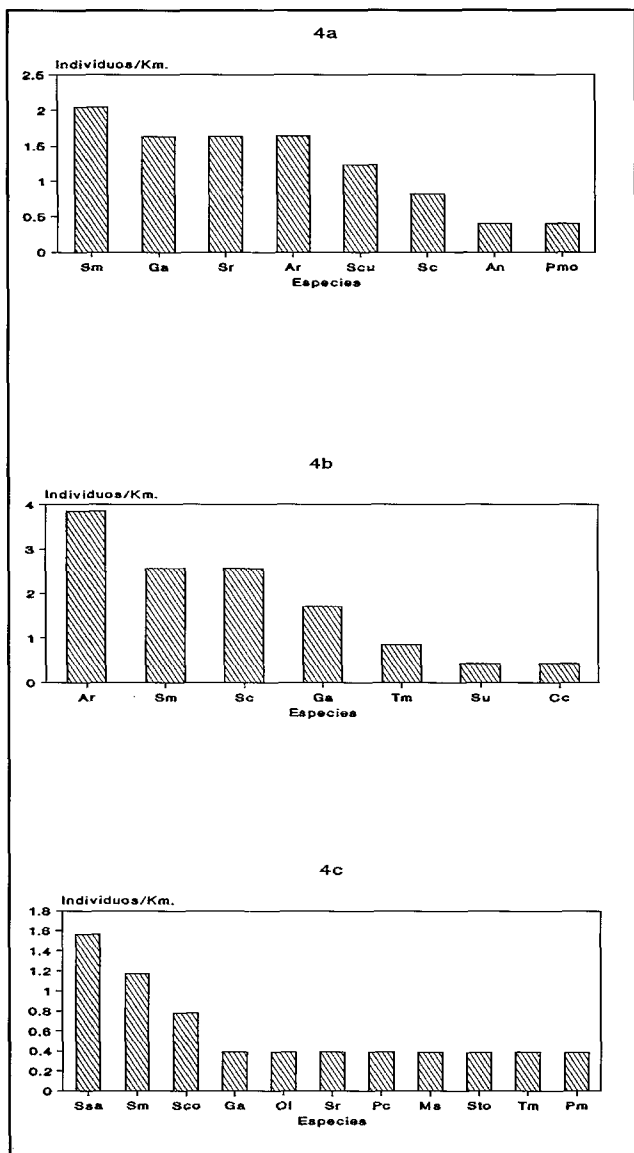


Figura 4. Índice Kilométrico de Abundancia por especies de la comunidad ornítica otoñal en cada una de las tres unidades de la zona de estudio. (4a: Gosálbez, 4b: Jijí, 4c: Rejas; (ver códigos de especies en Anexo I)

go, la dominancia de *Apus apus* viene determinada por su tendencia al gregarismo (bandos) y la proximidad del área urbanística. Estos dos aspectos constituyen una fuerte limitación para considerarla como especie representativa de esta unidad. *Streptopelia turtur* aparece en los espartizales con espinar o con pinos, en los espartizales y en los frutales abandonados.

La comunidad ornítica otoñal (figs. 4a, b, c) presenta un patrón de dominancia específica menos claro que en verano, debido en gran parte a la relativa baja abundancia de las especies. Tres especies residentes (*Sylvia melanocephala*, *Galerida* spp. y *Alectoris rufa*) dominan en la unidad más degradada, ya que se ha excluido a *Saxicola rubetra* por ser una especie migratoria de paso en nuestra zona. *A. rufa* es la especie más abundante en Jijí, seguido por *Sylvia communis* (migratoria estival) y *S. melanocephala* (residente). Las dos especies dominantes en la unidad con menor degradación son *Sylvia sarda* (con subpoblaciones residente y migratoria) y *S. melanocephala*. Esta última especie aparece como dominante en las tres unidades, por lo que no discrimina dentro del gradiente de degradación. *Galerida* spp. y *A. rufa* aparecen, al igual que en verano, como representativas de áreas más degradadas y *S. sarda* de áreas menos degradadas (espartizal con espinar o con pinos). El patrón de distribución de las abundancias por especie es significativamente diferente entre períodos en cada una de las tres unidades y entre zonas en cada uno de los dos períodos (r,ns).

La abundancia total (IKA), la riqueza, la diversidad y la equitabilidad (tabla 3) de la comunidad ornítica estival disminuyen dentro del gradiente de mayor a menor degradación de las unidades del territorio (desde Gosálbez a Rejas). El índice de dominancia es mayor en la unidad menos degradada. La comunidad de aves otoñal no presenta un patrón definido de variación dentro del gradiente de degradación, mostrando mayor abundancia total y dominancia en Jijí y mayor riqueza y diversidad orníticas en Rejas.

En el análisis comparativo de la evolución de los des-

Descriptores orníticos	Gosálbez		Rejas			
	Verano	Otoño	Verano	Otoño		
IKA (aves/km.)	35,13	9,80	28,66	12,40	17,50	6,61
Riqueza	86	8	15	7	10	11
Diversidad	3,53	2,82	3,14	2,46	2,38	3,22
Equitabilidad	0,82	0,94	0,80	0,88	0,72	0,93
Dominancia (%)	46,51	37,50	46,27	51,72	68,89	41,18
IRE	0,71		0,55		04,43	
H'B	0,52		0,58		0,33	

Tabla 3. Descriptores de la comunidad ornítica por unidad del territorio y época del año.

criptores orníticos desde el verano al otoño, la abundancia total de aves disminuye y la equitabilidad aumenta en todas las unidades del territorio, pero la riqueza y diversidad disminuyen entre períodos en las unidades de Gosálbez y Jijí y aumentan en Rejas. Los valores máximos de estos dos últimos descriptores varían de un extremo al otro del gradiente definido por las unidades del territorio desde el verano (Gosálbez con 20 especies y $H' = 3,53$) al otoño (Rejas con 11 especies y $H' = 3,22$).

El índice de reemplazamiento específico IRE (ver tabla 3) de la comunidad de aves entre verano y otoño muestra un recambio de especies alto en la unidad de Gosálbez, lo que está condicionado por la presencia destacable (50%) de las especies temporales (migrantes o accidentales). Este índice disminuye progresivamente hasta la unidad de Rejas con 33,33% de especies temporales. La diversidad β ($H'\beta$) entre verano y otoño muestra el valor más bajo (0,33) en esta última unidad, condicionado por la dominancia de especies residentes en ambas épocas, excepto *Apus apus*. Este descriptor de cambio no muestra un aumento progresivo hacia Gosálbez, puesto que las restantes unidades aparecen con valores moderados. El análisis de riqueza específica estival por tipos de vegetación-usos (fig. 5a) muestra mayor número de especies en los espartizales con un segundo estrato de espinar o de pinos jóvenes (VU2) en todas las unidades del territorio. La riqueza en frutales abandonados (VU1) o en espartizales (VU3) toma los mismos valores que este tipo de vegetación en las unidades de Gosálbez y Jijí, respectivamente. La zona de fuerte impacto antrópico-urbanístico (VU7) sólo aparece con una especie en la unidad de Rejas. La riqueza ornítica otoñal (fig. 5b) es mayor en VU2 y VU1 en la mayoría de unidades, excepto en Jijí donde VU3 (espartizales) y VU4 (espinares y maquias de vaguada) ocupan el segundo orden de importancia. Los cultivos cinégéticos (VU6) sólo presentan especies de aves otoñales en la unidad de Gosálbez. VU7 aparece sin riqueza específica otoñal en todas las unidades. En ambas épocas, VU3 sólo es utilizado por las aves en Jijí.

La riqueza específica muestra un patrón de distribución por tipos de vegetación-usos diferente entre las unidades en cada uno de los períodos (r en julio y en octubre, ns). Sin embargo, dicho patrón entre períodos es similar en Gosálbez ($r = 0,933$, $p < 0,01$) y en Jijí ($r = 0,867$, $p < 0,05$).

La comunidad ornítica estival por tipos de vegetación-usos (fig. 6a) muestra mayor abundancia en los espartizales con un segundo estrato de espinar o de pinos jóvenes (VU2) en las unidades del territorio. Sólo la abundancia de aves en los frutales abandonados (VU1) es ligeramente mayor en Gosálbez y la de espartizales (VU3) toma el mismo valor que VU2 en Jijí. Sin embargo, VU1 y VU7 presentan un sólo individuo en Jijí y Rejas, respectivamente.

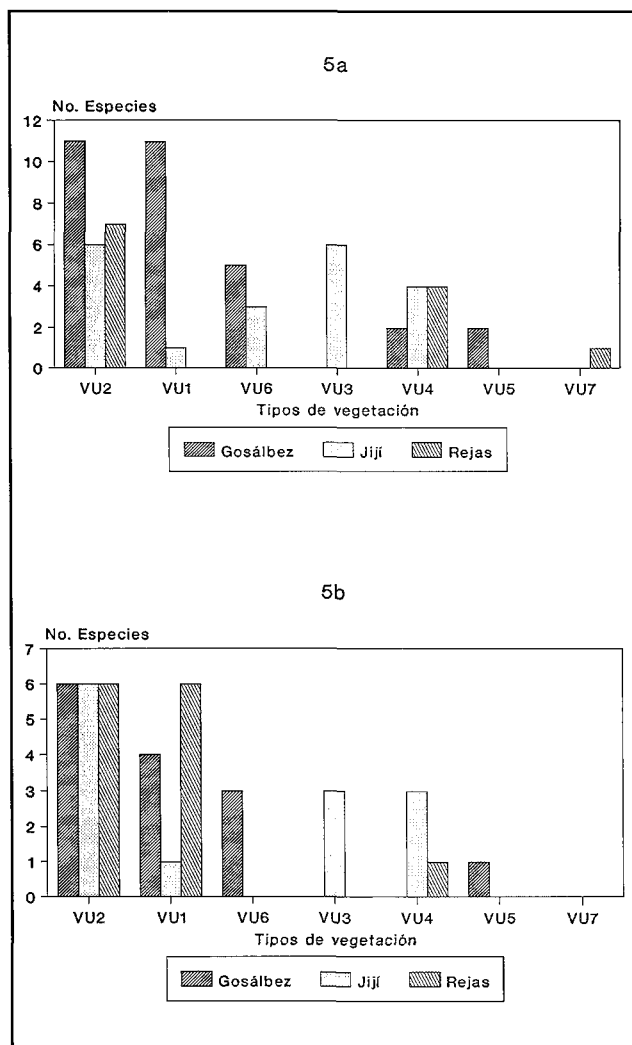


Figura 5. Riqueza de la comunidad ornítica por tipos de vegetación-usos del territorio de cada una de las tres unidades de la zona de estudio en dos estaciones del año. (5a: Verano, 5b: Otoño; ver tipos de vegetación-usos en tabla 1.

te. En otoño, las dos abundancias más altas aparecen en VU2 y VU1 (fig. 6b), excepto en Jijí donde el segundo lugar de importancia lo ocupa VU3. El único tipo de vegetación-uso donde la riqueza y la abundancia aumentan en otoño es VU1 en la unidad de Rejas, ya que éste no presenta aves en verano.

La abundancia específica muestra un patrón de distribución por tipos de vegetación-usos diferente entre las unidades en cada uno de los períodos (r en julio y en octubre, ns). Sin embargo, dicho patrón entre períodos es similar en Gosálbez ($r = 0,860$, $p < 0,05$) y en Jijí ($r = 0,774$, $p < 0,05$). La riqueza y abundancia por tipos de vegetación-usos de cada unidad o de cada período muestran patrones de distribución similares (r , $p < 0,01$).

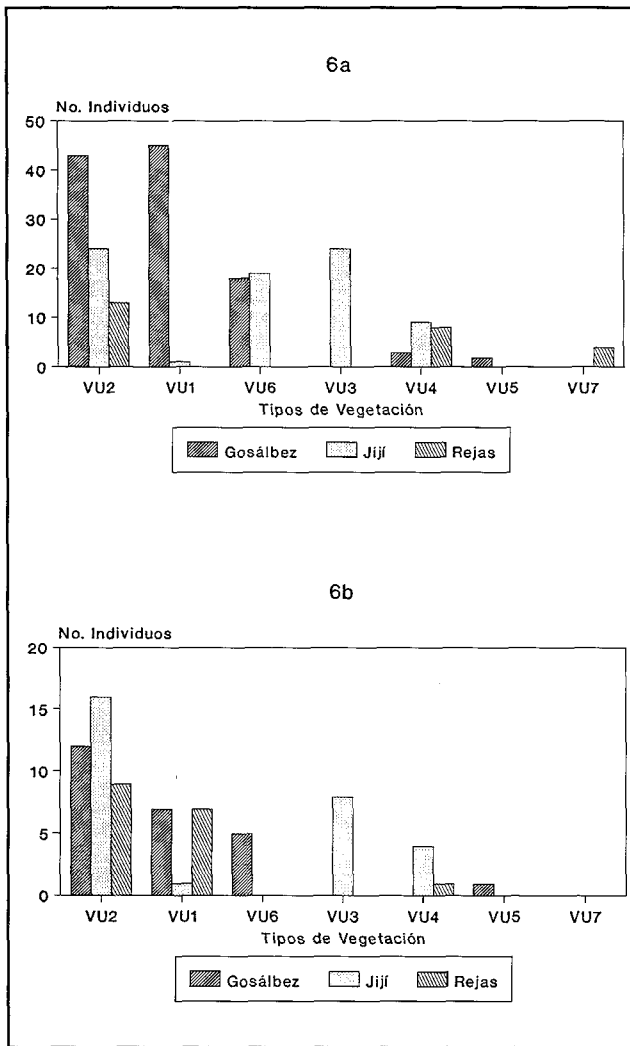


Figura 6. Abundancia de la comunidad ornítica por tipos de vegetación-usos del territorio de cada una de las tres unidades de la zona de estudio en dos estaciones del año. (6a: Verano, 6b: Otoño; ver tipos de vegetación-usos en tabla 1.

Dado que todavía no existe una cartografía detallada sobre los diferentes tipos de vegetación-usos, no se puede realizar un análisis cuantitativo que relacione la riqueza y abundancia de aves con la superficie disponible de dichos tipos. Sin embargo, un análisis cualitativo permite observar que los espartizales-maquias de vaguadas y los cultivos cinegéticos, ambos espacialmente restringidos, presentan riquezas o abundancias iguales o superiores a las de otros tipos con mayor superficie, como es el caso de los espartizales.

Los resultados estivales de mayor riqueza y abundancia en la unidad de mayor degradación del territorio del presente estudio coinciden con los obtenidos en comuna-

des nidificantes de otros medios ibéricos parcialmente degradados por impacto agrícola (ver SÁNCHEZ, 1991) como consecuencia de una mayor heterogeneidad de la vegetación-usos del territorio.

CONCLUSIONES

La mayoría de las especies dominantes son residentes en el total del área y en las tres unidades del territorio. Las dos especies más abundantes en la comunidad ornítica estival son *Galerida* spp. y *Alectoris rufa*, excepto en la unidad de menor degradación agrícola-forestal (Rejas). La comunidad de aves otoñal presenta mayor abundancia de *Sylvia melanocephala* y *A. rufa* en la mayoría de las unidades y el total del área de estudio. La comunidad otoñal de la unidad menos degradada por el impacto agrícola-forestal está dominada por especies, en su mayoría residentes, que pertenecen a la familia de los Sylvidos. En el total del área de estudio, las especies de presencia exclusiva otoñal presentan abundancias bajas y también dominan las representantes de esta familia.

La abundancia, riqueza y diversidad de la comunidad de aves disminuye en el otoño en el total del área de estudio y en la mayoría de las unidades del territorio. En verano, estos tres descriptores disminuyen en el gradiente de mayor a menor degradación definido por las tres unidades del territorio. En otoño, la riqueza y la diversidad son mayores en la unidad menos degradada.

Los descriptores de recambio (IRE y $H'\beta$) de la comunidad ornítica entre el verano y el otoño toman valores moderados a bajos en el total del área de estudio. Estos parámetros disminuyen en la unidad de menor degradación, lo que está condicionado por la dominancia de poblaciones en su mayoría residentes.

En la mayoría de las unidades y épocas del año, las mayores riqueza específica y abundancia total de aves aparecen en los espartizales con un segundo estrato de espinar o con pinos. Los frutales abandonados o los espartizales son el segundo tipo de vegetación con mayor número de especies y abundancia de aves.

AGRADECIMIENTOS

Deseo mostrar mi agradecimiento a Jaime Baeza y Carlos Martín, que realizaron la clasificación de los tipos de vegetación y usos del territorio.

BIBLIOGRAFÍA

- BLONDEL, J. (1985). Biogeografía y ecología. Ed. Academia. León.
 FERRY, C. & FROCHOT, B. (1958). Une méthode pour dénombrer les oiseaux nicheurs. La Terre et la Vie, 12: 85-102.
 GIL-DELGADO, J.A.; LÓPEZ, G.; RICO, L.; SIRVENT, M.I.; VILLAPLANA, J. & ALBENTOSA, L. (1989). Análisis de la distribución de la avifauna nidificante en la provincia de Alicante. Mediterránea Ser. Biol., 11: 77-120.

- HERRERA, C.M. (1980). Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes. Doñana, Acta Vertebrata, 7 (n.º especial): 11-340.
- HERRERA, C.M. (1981). Organización temporal de las comunidades de aves. Doñana, Acta Vertebrata, 8: 79-101.
- JORDANO, P. (1985). El ciclo anual de los passeriformes frugívoros en el matorral mediterráneo del sur de España: Importancia de su inverna y variaciones interanuales. Ardeola, 32: 69-94.
- LÓPEZ, G. (1991). Intervención de la avifauna en el ciclo de nutrientes de un encinar mediterráneo. Tesis Doctoral, Universidad de Alicante. Alicante.
- MACNAUGHTON, S.J. & WOLF, L.L. (1970). Dominance and the niche in ecological systems. Science, 167: 131-139.
- OBESO, J.R. (1987). Comunidades de passeriformes en bosques mixtos de altitudes medias de la Sierra de Cazorla. Ardeola, 34: 37-59.
- PEIRÓ, V. (1992). Ecología de las poblaciones de perdiz roja (*Alectoris rufa*) en la provincia de Alicante y su aplicación a la gestión cinegética. Tesis Doctoral, Universidad de Alicante. Alicante.
- PEIRÓ, V.; SÁNCHEZ, J.A.; MARTÍNEZ, M.S.; FERRÁNDEZ, T.; FERNÁNDEZ, J. & MARTÍNEZ, F. (1991). Estudio de la avifauna en la zona del embalse de la Pedrera (sur de la provincia de Alicante). Instituto de Cultura Juan Gil-Albert. Alicante.
- PIELOU, E.C. (1975). Ecological diversity. John Wiley & Sons. New York.
- POTTI, J. (1986). Densidad y riqueza de aves en comunidades nidificantes de la Península Ibérica. Misc. Zool., 10: 267-276.
- POTTI, J. & TELLERÍA, J.L. (1986). La composición y estructura de las comunidades de aves a lo largo de un gradiente altitudinal en tres medios arbustivos del Macizo de Ayllón (Sistema Central). Doñana, Acta Vertebrata, 13: 51-70.
- SÁNCHEZ, A. (1991). Estructura y estacionalidad de las comunidades de aves de la Sierra de Gredos. Ardeola, 38(2): 207-231.
- SHANNON, C.E. & WEAVER, W. (1949). The mathematical theory of communication. Univ. Illinois Press. Urbana.
- TELLERÍA, J.L. (1986). Manual para el censo de los vertebrados terrestres. Ed. Raíces. Madrid.
- TORRES, J.A. & LEÓN, A. (1985). Estudio de la comunidad de passeriformes del bosque mixto mediterráneo de la Sierra de Hornachuelos (Córdoba-España). Servicio de Publicaciones de la Universidad de Córdoba. Monografía n.º 6. Córdoba.
- SUÁREZ, F.S. & SÁEZ-ROYUELA, C. (1985). Variación estacional de la estructura y demanda energética de dos comunidades de passeriformes de zonas semiáridas. Studia Oecologica, 6: 181-203.
- ZAMORA, R. & CAMACHO, I. (1984a). Evolución estacional de la comunidad de aves en un encinar de Sierra Nevada. Doñana, Acta Vertebrata, 11: 25-43.
- ZAMORA, R. & CAMACHO, I. (1984b). Evolución estacional de la comunidad de aves en un robleal de Sierra Nevada. Doñana, Acta Vertebrata, 11: 129-150.

ANEXO I. CÓDIGOS DE LAS ESPECIES DE AVES

Aa:	<i>Apus apus</i>
An:	<i>Athene noctua</i>
Ar:	<i>Alectoris rufa</i>
Cc:	<i>Carduelis carduelis</i>
Cp:	<i>Columba palumbus</i>
Cg:	<i>Cercotrichas galactotes</i>
Cr:	<i>Caprimulgus ruficollis</i>
Fs:	<i>Falco subbuteo</i>
Ga:	<i>Galerida</i> spp
Hr:	<i>Hirundo rustica</i>
Le:	<i>Lanius excubitor</i>
Ma:	<i>Merops apiaster</i>
Ms:	<i>Muscicapa striata</i>
Oh:	<i>Oenanthe hispanica</i>
Ol:	<i>Oenanthe leucura</i>
Pc:	<i>Phylloscopus collybita</i>
Pd:	<i>Passer domesticus</i>
Pm:	<i>Parus major</i>
Pmo:	<i>Passer montanus</i>
Pp:	<i>Pica pica</i>
Pv:	<i>Picus viridis</i>
Sc:	<i>Sylvia communis</i>
Sco:	<i>Sylvia conspicillata</i>
Scu:	<i>Sylvia curruca</i>
Sm:	<i>Sylvia melanocephala</i>
Sr:	<i>Saxicola rubetra</i>
Ss:	<i>Serinus serinus</i>
Ssa:	<i>Sylvia sarda</i>
St:	<i>Streptopelia turtur</i>
Sto:	<i>Saxicola torquata</i>
Su:	<i>Sylvia undata</i>
Tm:	<i>Turdus merula</i>

Estudio comparativo de ordenación de comunidades ecológicas basado en técnicas factoriales

M.P. Galindo Villardón,
I. Barrera Mellado,
M.^a J. Fernández Gómez, A. Martín¹

RESUMEN

En este trabajo se pretende poner de manifiesto la importancia que tiene la elección de la técnica estadística más adecuada en el estudio de comunidades ecológicas.

Se hace un análisis comparativo de las técnicas tradicionalmente utilizadas, para este tipo de estudios, así como las de más reciente aparición, confrontando los resultados obtenidos en las distintas técnicas ante una situación real y conocida a priori.

Palabras clave: Biplot, Análisis Factorial de Correspondencias, Comunidades Ecológicas.

SUMMARY

In this work we attempt to analyse how important it is to choose the best statistical technique to study ecological communities.

A comparative analysis of the most usually employed techniques for this type of studies was made, as well as the most recent «biplot methods».

We compare the results obtained for different techniques applied to a set of data with characteristics which are well known.

Key words: Biplots methods, Correspondence Analysis, Ecological Communities.

INTRODUCCIÓN

Las técnicas multivariantes de ordenación han cobrado auge en las últimas décadas en multitud de campos de las ciencias aplicadas, pero quizás sea la Ecología una de las que más se ha beneficiado de su utilización, baste para ello analizar los contenidos de las publicaciones de revistas especializadas en este campo.

La explicación habría que buscarla en el hecho de que una de las principales inquietudes de los ecólogos, al abordar el estudio de las comunidades, es el de obtener la orde-

nación o configuración de las mismas atendiendo a alguna característica que les sea propia, y, si ésto fuera posible conocer qué especie o combinación de especies son responsables de dicha configuración.

Son varias las técnicas multivariantes que pueden emplearse para abordar este objetivo, cada una de ellas presenta sus ventajas y sus inconvenientes.

En este trabajo se pretende poner de manifiesto la importancia de la elección de la técnica más adecuada para conseguir los mejores resultados en estudios de comunidades ecológicas. El análisis comparativo se llevará a cabo comparando los resultados obtenidos con distintas técnicas ante una situación real y conocida a priori.

Para el estudio se parte de los datos publicados por LUIS en 1976 en el que se consideran 20 comunidades de pastizal bien diferenciadas incluso en una primera impresión de campo: Pastizales de efímeras (6, 17), Bellaqueares pobres (7, 9, 14, 15), Vallicares normales (2, 4, 19, 20, 18), Vallicares húmedos (5, 16), Vallicares de siega (3, 10, 13), Majadales (1, 8) y Prados semiagostantes (11, 12).

Las características detalladas de estos grupos pueden leerse en LUIS, 1976. Resaltar sin embargo que el orden de enumeración coincide, a grandes rasgos, con el grado de riqueza de dichas comunidades (gradiente trófico). Así los pastizales de efímeras son comunidades que se asientan en el extremo inferior del gradiente, sobre suelos pobres, arenosos, poco profundos y de muy limitada disponibilidad de humedad edáfica, en tanto que los Prados semiagostantes se asientan sobre suelos fértiles, profundos, arcillosos, ricos en calcio y materia orgánica y con gran disponibilidad de agua. Serán por tanto las comunidades del extremo superior del gradiente trófico, ocupando las restantes posiciones intermedias y características secuenciales en el grado de riqueza.

El muestreo de vegetación en las 20 comunidades traducido en datos de cobertura para cada una de las especies en cada comunidad proporcionó la tabla de datos utilizada como input para los análisis multivariantes: una matriz $X_{20 \times 86}$, 20 columnas (comunidades) y 86 filas (especies), la cual es un extracto de la utilizada en el trabajo original de LUIS.

Se pretende saber si es posible una ordenación de las comunidades, según su gradiente trófico, teniendo en cuenta los datos de cobertura de las especies y en caso afirmativo conocer la combinación de especies que caracterizan las distintas comunidades.

METODOLOGÍA ESTADÍSTICA

Se ha utilizado, para el estudio comparativo, la familia de técnicas Factoriales, que descomponen la variabilidad global según direcciones principales de inercia y presentan sus resultados en forma de gráficos cartesianos.

¹ Dpto. de Estadística y Matemática Aplicadas. Universidad de Salamanca.

A.- Componentes Principales

El *Análisis de Componentes Principales* (ACP), como es bien sabido por los Ecólogos, proporciona una ordenación de las unidades en un pequeño número de dimensiones las cuales enfatizan los mejores patrones de variación. La representación geométrica del conjunto de OTUs pondrá de manifiesto las analogías y las diferencias entre ellas, siendo posible interpretar *la proximidad en términos de similitud* con respecto a las variables en estudio.

Las representaciones en las cuales variables y poblaciones aparecen conjuntamente son particularmente interesantes ya que tan importante como conocer la configuración de las poblaciones es conocer que variables son las responsables de esa configuración.

B.- Técnicas de representación simultánea

B.1.- Análisis Factorial de Correspondencias

En la bibliografía actual, sobre todo en lo que se refiere a trabajos de Ecología, se encuentra casi como única técnica de representación simultánea el *Análisis Factorial de Correspondencias* (AFC) (BENZECRI 1976), técnica que permite representar las filas y las columnas de una tabla de contingencia como puntos en un espacio vectorial de baja dimensión separados por la distancia j_i -cuadrado. Este análisis fue pensado para tablas de contingencia, pero puede ser aplicado a cualquier matriz de datos no negativos en la que tenga sentido trabajar sobre perfiles.

El hecho de que las filas y las columnas jueguen un papel simétrico le confiere unas características muy particulares: es posible interpretar las posiciones de las filas (variables) en términos de covariación, de las columnas (poblaciones) en términos de similitud, y además las posiciones relativas de las filas y las columnas. Un punto poblacional próximo a un grupo de variables indica que esas variables han tomado valores preponderantes para esa población. Estas interesantes características justifican su gran utilización.

La importancia relativa de cada eje se mide por el porcentaje de inercia representado por el valor propio relativo a ese eje en la forma que tradicionalmente se hace en el ACP.

No sólo es importante conocer la importancia de una variable, o de una población en las variaciones explicadas por un eje, sino también la parte de la dispersión de una variable (o de una fila) explicada por un factor; es decir, debemos conocer, además, las contribuciones, absolutas y relativas, del factor a -ésimo al elemento i o j -ésimo. La contribución relativa del primer factor está relacionada con el ángulo que forma con el primer eje la recta que une el origen con el elemento en cuestión.

Cada punto unido con el centro de gravedad, forma un ángulo con su proyección, en el espacio de los a primeros

ejes, cuyo coseno al cuadrado coincide con la calidad de representación (CLR) del elemento i -ésimo en el plano — espacio — factorial en el que estamos proyectando.

Una calidad de representación baja, indica que la proyección de ese punto sobre el subespacio de baja dimensión no está bien representado, por tanto, sus posiciones pueden ser sólo aparentes y sería peligroso interpretar, sin más, sus posiciones relativas.

Es importante resaltar que una tasa de inercia elevada, en un plano o en el espacio, no implica alta calidad de representación para todos los puntos representados, sino simplemente que un alto porcentaje de ellos vienen bien representados. Puede ocurrir que los mal representados sean los mas interesantes en un estudio particular.

En general, los elementos próximos al origen, están mal representados (BERTIER Y BOUROUCHE, 1975).

B.2.- Métodos BILOT

Otra alternativa, mucho menos conocida, son los *métodos BILOT* propuestos por GABRIEL. Un Biplot es una representación gráfica de una matriz X ($n \times p$) por medio de unos marcadores g_1, \dots, g_n para sus filas y h_1, \dots, h_p para sus columnas, elegidas de forma que el producto interno $g_i \cdot h_j$ represente el elemento x_{ij} de la matriz X (GABRIEL, 1971).

La estructura de la matriz X puede visualizarse representando los marcadores en un espacio euclídeo, usualmente de dos o tres dimensiones.

Pueden representarse también en el Biplot combinaciones lineales de filas y columnas.

GABRIEL utiliza el término BILOT debido a que proporcionan representaciones conjuntas de las filas y las columnas de una matriz de datos. Sin embargo dichos métodos no son representaciones simultáneas en sentido estricto ya que no consiguen la misma calidad de representación para las filas que para las columnas, si bien, tienen la propiedad importante de que los productos escalares de los marcadores para filas y columnas reproducen los elementos de la matriz de partida.

Más interesante es encontrar la forma de representar las filas y las columnas de una matriz cualquiera, y que la calidad de representación sea la misma en ambos casos.

Los autores que hasta ahora han utilizados los BILOTS de GABRIEL utilizan dos sistemas de referencia conjuntamente, a fin de conseguir la impresión de una representación simultánea; es decir, sitúan las nubes de puntos dentro de un cuadrado, una de ellas referida a una escala que consideran sobre los lados del cuadrado y la otra nube referida a otra escala que toman sobre los otros lados del cuadrado.

Es evidente que interpretar relaciones entre los puntos de una nube es válido. Guardaremos reservas, desde

luego, en cuanto a considerar las relaciones entre las dos nubes.

Las aplicaciones más interesantes de los métodos Biplot están en el campo de la meteorología (TSIANCO & GABRIEL, 1981; 1984) y en el campo de la medicina (STRAUSS & GABRIEL, 1979 y GABRIEL & ODOROFF, 1990), sin embargo no se conocen aplicaciones a la ecología.

Contribuciones teóricas se suceden en la literatura. cabe destacar los trabajos de GOWER (GOWER, 1988, 1990, 1992)

B.3.-HJ-Biplot

GALINDO (1986) introduce un nuevo método que denomina HJ-Biplot que mejora las deficiencias de los métodos que propone Gabriel, el cual está desarrollado en GALINDO y CUADRAS (1986).

Por tratarse de un método mucho menos conocido y cuyo uso no está extendido aun entre los ecólogos, consideramos de interés hacer una descripción más detallada.

El HJ-BIPLLOT es una representación gráfica multivariante de las líneas de una matriz $X_{n \times p}$ mediante marcadores $j1, \dots, jn$ para sus filas y $h1, \dots, hp$ para sus columnas, elegidos de forma que ambos marcadores puedan ser superpuestos en un mismo sistema de referencia con máxima calidad de representación, proporcionando la mejor representación simultánea.

Dada la descomposición en valores singulares de la matriz X

$$X = U D V^t$$

con $U^t U = I$ y $V^t V = I$

Si se toma $G = U D$ como marcadores para las filas de la matriz X , y $H = V D$ como marcadores para las columnas, esta elección de marcadores proporciona una representación HJ-Biplot.

En efecto:

a.- Ambos marcadores se pueden representar en el mismo sistema de referencia.

Teniendo en cuenta que V son los vectores propios de $X^t X$ y que U está formada por los vectores propios de XX^t y las relaciones que ligan a U y a V podemos escribir:

$$U = X V D^{-1}$$

$$V = X^t U D^{-1}$$

podemos escribir

$$U D = X V D^{-1} D = X V$$

$$D V = D D^{-1} X^t U = X^t U$$

si a $X^t U$ la llamamos B y a $X V$ la llamamos A , se verifica

$$X^t U = X^t X V D^{-1}$$

$$X V = X X^t U D^{-1}$$

es decir

$$B = X^t A D^{-1}$$

$$A = X B D^{-1}$$

Resulta, pues, que la h -ésima coordenada de la columna j -ésima se puede expresar en función de las coordenadas de las n filas mediante la expresión:

$b_{jh} = (1 / \alpha_h) \{x_{1j} a_{1h} + \dots + x_{nj} a_{nh}\}$ siendo α_h los valores singulares

Además, la h -ésima coordenada de la fila i -ésima se expresa como función de las h -ésimas coordenadas de las p columnas según la relación:

$$a_{ih} = (1 / \alpha_h) \{x_{i1} b_{1h} + \dots + x_{ip} b_{ph}\}$$

Es decir, cada coordenada de la variable j -ésima es una media de las coordenadas de los individuos, donde cada una de esas coordenadas está ponderada por el valor que toma dicha variable sobre los individuos; análogamente, cada individuo ocupa el punto de equilibrio del conjunto de las variables.

Dicho de otra forma, cada punto correspondiente a un individuo está situado en el baricentro de todos los puntos correspondientes a cada una de las variables, utilizando como masa el valor que toma dicho individuo en cada una de ellas. De esta forma, cuando un individuo toma un valor alto para una variable concreta, el punto que representa a ese individuo estará más cercano al punto que representa a esa variable, que al resto de los puntos.

Las dispersiones de la nube de puntos de las filas de X se pueden aproximar mediante

$$X X^t \approx U D^2 U^t$$

y las de las columnas mediante

$$X^t X \approx V D^2 V^t$$

es evidente que ambas aproximaciones están referidas a los valores propios contenidos en D^2 .

Las proyecciones de las dos nubes de puntos, sobre sus respectivos espacios principales, presentan las mismas dispersiones, hecho que se deduce de que los valores propios no nulos de $X^t X$ y $X X^t$ son idénticos.

Hemos demostrado que tanto los puntos de la nube de las filas como los puntos de la nube de las columnas presentan la misma dispersión y que pueden relacionarse mediante combinaciones lineales (simétricas), estas dos

razones justifican el que *ambas nubes puedan ser representadas en el mismo sistema de referencia*. (GREENACRE, 1984; GALINDO, 1986).

b.- La calidad de representación es idéntica para las filas y las columnas de la matriz de datos.

Teniendo en cuenta las descomposiciones

$$XX^T = U D^2 U^T$$

$$X^T X = V D^2 V^T$$

y eligiendo como marcadores

$$X X^T = (U D) (D U^T)$$

$$X^T X = (V D) (D V^T)$$

podemos representar las filas y las columnas de las matrices $X X^T$ y $X^T X$ de forma análoga a como lo hemos hecho para la matriz X . Además los marcadores en ambos casos son idénticos y coinciden con los marcadores de las filas y las columnas de la representación HJ-BIPLLOT de X .

Es evidente que la bondad de ajuste de los marcadores es en ambos casos del orden

$$\{(\sum_{k=1}^s \alpha_k^4) / (\sum_{k=1}^I \alpha_k^4)\} \times 100$$

Por tanto las filas y las columnas de la matriz X pueden ser representadas mediante un HJ-Biplot con la misma calidad de representación, siendo ésta de un orden muy superior al usual.

En el HJ-Biplot no tiene sentido hablar de bondad de ajuste para los elementos de la matriz original ya que no se trata de una aproximación a bajo rango, propiamente dicha, que reproduzca los elementos de la matriz de partida.

El método HJ- BIPLLOT (GALINDO 1986) permite representar variables e individuos sobre un mismo sistema de referencia proporcionando las mejores representaciones Beta-baricéntricas en el sentido de LEBART (LEBART, 1985), consiguiendo la misma calidad de representación para las filas y las columnas de la matriz de datos y siendo ésta de un orden muy superior al conseguido con cualquiera de las otras técnicas de representación simultánea. Por tratarse de una propiedad teórica menos importante en la interpretación de resultados se remite al lector al trabajo de GALINDO y CUADRAS, 1986

El método HJ-BIPLLOT puede ser aplicado a cualquier matriz de datos positivos por lo cual es de aplicación mucho más general que el AFC.

En cuanto si es más adecuado hacer una representación HJ o un Análisis Factorial de Correspondencias, la respuesta estará en función de la naturaleza de los datos, que nos hará decidir si es más adecuado darle a todos la

misma ponderación, o si es preferible asignarle a cada línea un peso diferente.

El método HJ-biplot ha sido aplicado con éxito a numerosos campos GALANTE et al, 1991; GALINDO et al, 1986).

Una importante contribución teórica, el HJ-Biplot generalizado, puede ser consultada en VICENTE-VILLARDON, 1992, así como la relación de este método con las técnicas clásicas de representación de datos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Tomando la matriz de coberturas de especies como input para conseguir la ordenación de las comunidades obtuvimos los siguientes resultados:

Con el *análisis de componentes principales*, sobre la matriz de correlaciones, la absorción de varianza para la primera componente principal es del 15%, la segunda absorbe un 12% y la tasa de inercia en el espacio sobrepasa el 36%.

A pesar de la baja absorción de varianza, el gráfico factorial para el plano de máxima inercia (ver gráfica 1) presenta una ordenación compatible con el gradiente trófico estimado a priori: Pastizales de efímeras, Vallicares pobres, Vallicares normales y húmedos, Majadales, Vallicares de siega y Prados semiagostantes. Por tanto los datos de cobertura contienen suficiente información como para poder clasificar las comunidades según su gradiente trófico.

No obstante, conviene señalar que la posición de los puntos que se encuentran en torno al origen puede ser aparente.

Analicemos los resultados que proporcionaría, en el ejemplo antes citado, un *Análisis Factorial de Correspondencias*.

El tanto por ciento de inercia absorbido en el primer plano principal es del 30%, superándose en el espacio el 41%. Estos valores son ligeramente superiores a los obtenidos con el ACP (36% en el espacio).

La prueba de significación para los ejes utilizando el método de Willians nos permite asegurar que los dos primeros ejes son significativos ($p < 0.05$).

La proyección en el plano factorial I-II aparece en la figura 2

En ella podemos ver como el eje I separa las comunidades 11 y 12 (correspondientes a prados semiagostantes) de todas las demás que se concentran en la parte izquierda del gráfico. La comunidad 11 es la que ocupa posición más extrema.

Parece, por tanto, que la distancia ji-cuadrado no ha sido buena, en este caso, para diferenciar las comunidades que ya habían sido ordenadas con la distancia euclídea ordinaria. Sin embargo, el análisis puede resultar útil para

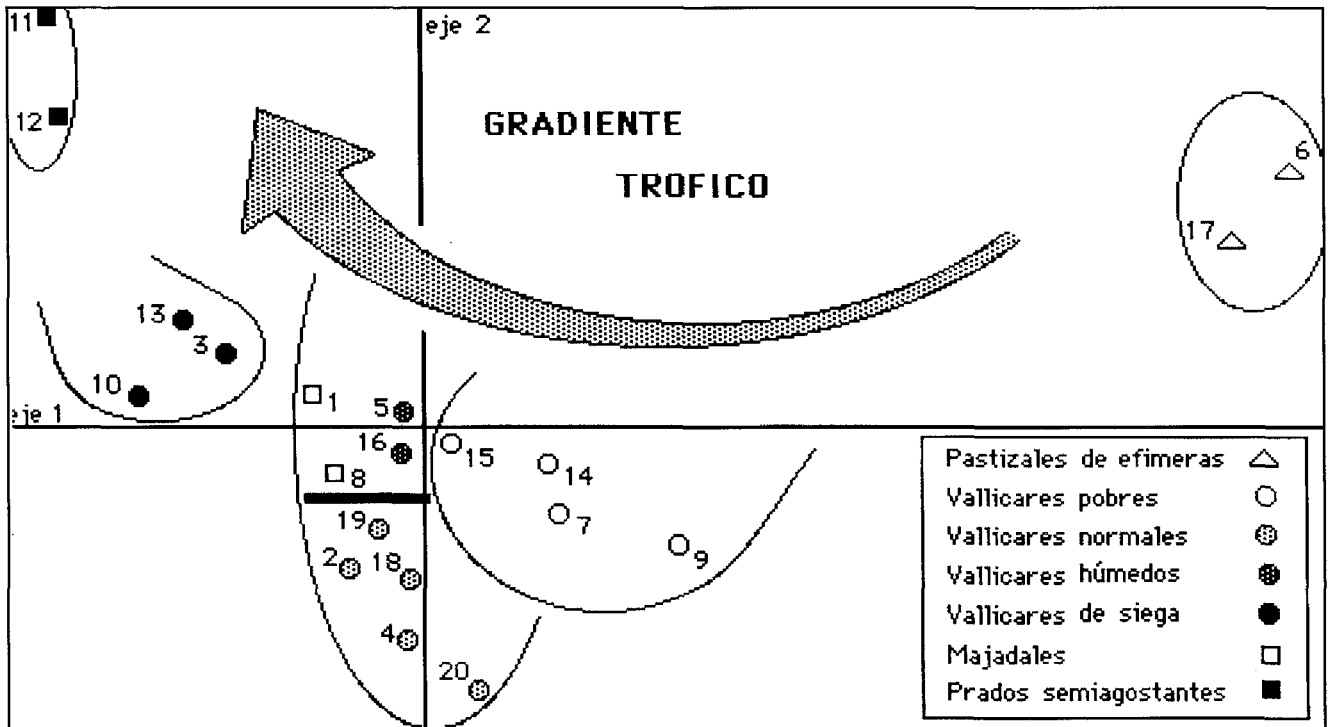


Figura 1: Representación del plano I-II con la Técnica de Componentes principales.

conseguir conocer las especies más importantes en la diferenciación de las comunidades 12, 11, representantes de prados semiagostantes, de las demás.

Parece extraño que un Análisis tan ampliamente utilizado como el análisis de Correspondencias no haya proporcionado una ordenación interesante; analicemos el porqué.

El poder discriminante de cada especie no está en función de la verdadera abundancia sino, por razones de la transformación implícita en un AFC, sobre el valor relativo de su abundancia con respecto a la suma de abundancias encontradas en todas las comunidades. Cada comunidad no viene ordenada según los valores de abundancia de sus especies, sino también en función de los valores relativos. La abundancia ya se calcula en términos relativos y la redundancia que produce la transformación implícita al análisis incluye un «ruido» que enmascara los verdaderos resultados.

Los resultados más relevantes obtenidos con el HJ-Biplot son los siguientes:

El primer eje principal absorbe el 14.65% de la inercia, la tasa en el plano es 26 % y en el espacio 36%.

La calidad de representación tanto para especies como para comunidades es del 50%.

La representación HJ-Biplot en el plano de máxima inercia es la que aparece en la figura 3, en la cual podemos

apreciar un ordenación de las comunidades perfectamente acorde con la establecida a priori. Sobre el eje I toman posiciones extremas los grupos más diferenciados: A la derecha 6 y 17 es decir, pastizales de efímeras, y a la izquierda, mucho más próximas que en el ACP, los prados semiagostantes (11 y 12). Las demás ocupan posiciones intermedias, quedando la ordenación con respecto a este eje como puede apreciarse en la figura, transcribiendo la posición de los puntos proyectados sobre ese eje así: Prados semiagostantes, Vallicares de siega, Majadales, Vallicares normales y Vallicares Húmedos, Vallicares pobres, y Pastizales de efímeras.

Las comunidades 6,17, 11 y 12 son características de eje I, sin embargo la 2,4,18,19 y 20 son características de eje II. Este último grupo, los vallicares normales, ocupan posición extrema sobre eje II con respecto a las comunidades más extremas del gradiente trófico.

Las especies con mayor contribución absoluta al eje I y por tanto con mayor importancia en la posición de este eje son: 69 (*Teesdalia coronopifolia*), 85 (*Tolpis barbata*), 67 (*Periballia laevis*), 46 (*Hypochoeris glabra*), 72 (*Anthemis mixta*), 74 (*Antyllis lotoides*), 28 (*Ornithopus compressus*), 22 (*Aphanes microcarpa*), todas ellas bien representadas con respecto a eje I.

Las especies para las cuales las contribuciones relativas del eje son máximas son, además de las anteriores, las

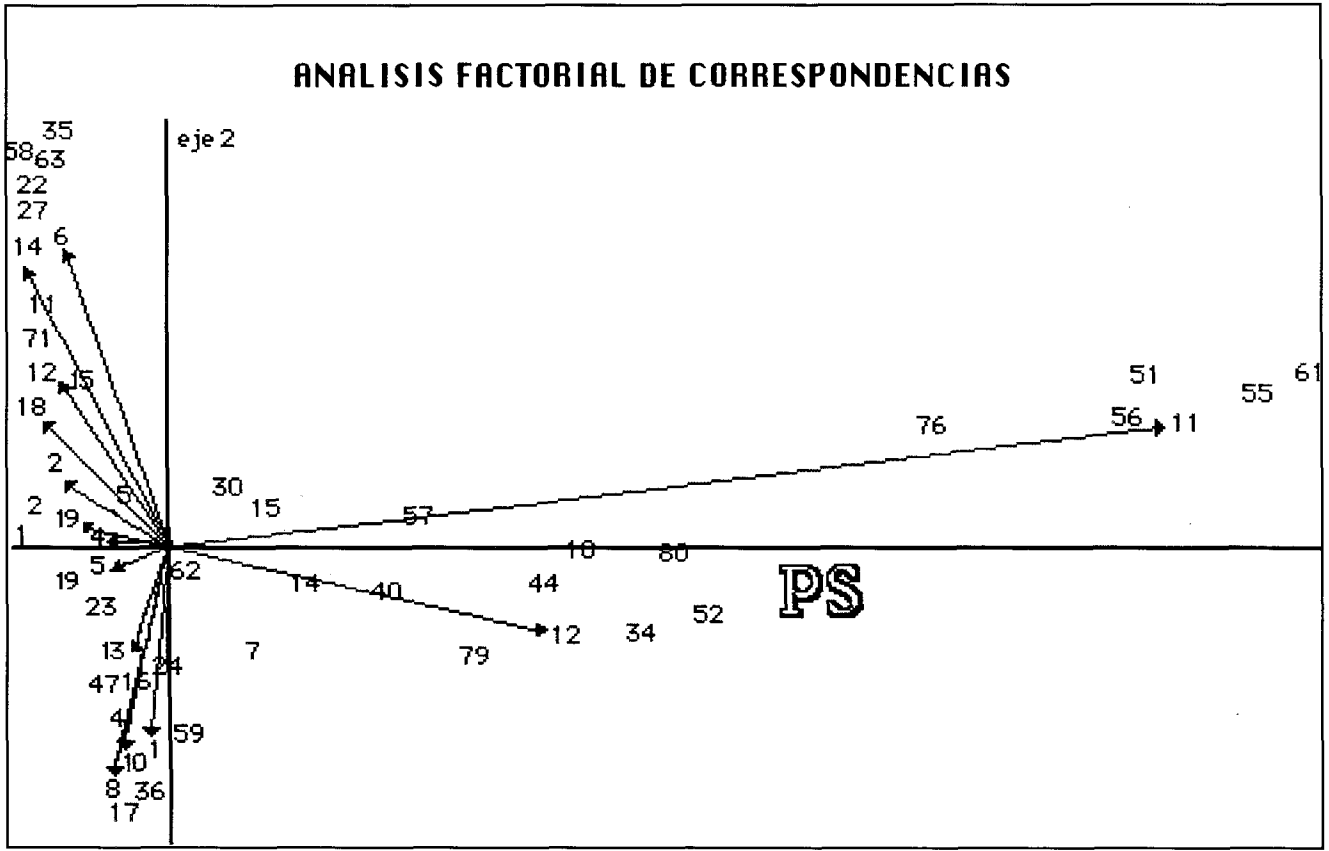


Figura 2: Representación del plano de máxima inercia obtenida con el Análisis Factorial de Correspondencias.

siguientes: 42 (*Erodium ciconium*), 60 (*Brasica barrelieri*), 68 (*Spergula arvensis*), 35 (*Trifolium arvense*), 63 (*Filago germanica*), 53 (*Holcus setiglomis*), 67 (*Periballia laevis*), 75 (*Vulpia ciliata*), 77 (*Rumex angiocarpus*), 21 (*Parentucellia latifolia*), 29 (*Ornithopus perpusillos*), 11 (*Trifolium glomeratum*), 7 (*Festuca rubra*).

Todas estas especies son las de mayor poder discriminante entre las comunidades más ricas y las más pobres.

Un razonamiento análogo, pero ahora considerando la información de eje II nos permite conocer las especies con mayor poder discriminante entre los vallicares normales y las comunidades a las que nos hemos referido antes —las más pobres y las más ricas—.

Las especies características de eje II son las siguientes:

1 (*Agrostis castellana*), 13 (*Arthoxanthum aristatum*), 33 (*Galium divaricatum*), 39 (*Euphorbia exigua*), 31 (*Anthemis arvensis*), 41 (*Centaurea ornata*), 55 (*Hordeum secalinum*), 51 (*Cerastium diffusum*), 56 (*Poa trivialis*), 61 (*Trifolium fragiferum*), 2 (*Trifolium striatum*), 10 (*Thrinacia hispida*), 18 (*Crepis capillaris*), 26 (*Linum bienne*), 32 (*Trifolium campestre*), 76 (*Parentucellia viscosa*), 78 (*Carlina racemosa*).

Las comunidades 10, 3, 13, es decir los vallicares de siega, son característicos de eje II. Las especies con mayor contribución a este eje son: 3 (*Moenchia erecta*), 9 (*Cerastium glomeratum*), 25 (*Eryngium campestre*), 47 (*Galium verum*), 59 (*Arrhenatherum elatius*), 65 (*Scleranthus annuus*), 4 (*Vulpia bromoides*), 6 (*Bromus mollis*), 8 (*Plantago lanceolata*), 16 (*Aira caryophylla*), 24 (*Phleum nodosum*), 64 (*Myosotis discolorotis*), 82 (*Conopodium capillifolium*).

CONCLUSIONES

1.- Tradicionalmente, en los Análisis Multivariantes, resultado de la aplicación de Técnicas Factoriales, se utiliza la absorción de inercia como garantía de la fiabilidad de los resultados; sin embargo, en este análisis la máxima absorción de inercia se consigue para el A.F.C. y es precisamente este método el único que no proporciona resultados compatibles con el gradiente trófico conocido a priori.

2.- El A.F.C., tradicionalmente usado por los ecólogos, como técnica de ordenación de comunidades, no es la más adecuada cuando los datos vienen expresados en forma de porcentajes: cobertura, abundancia etc.

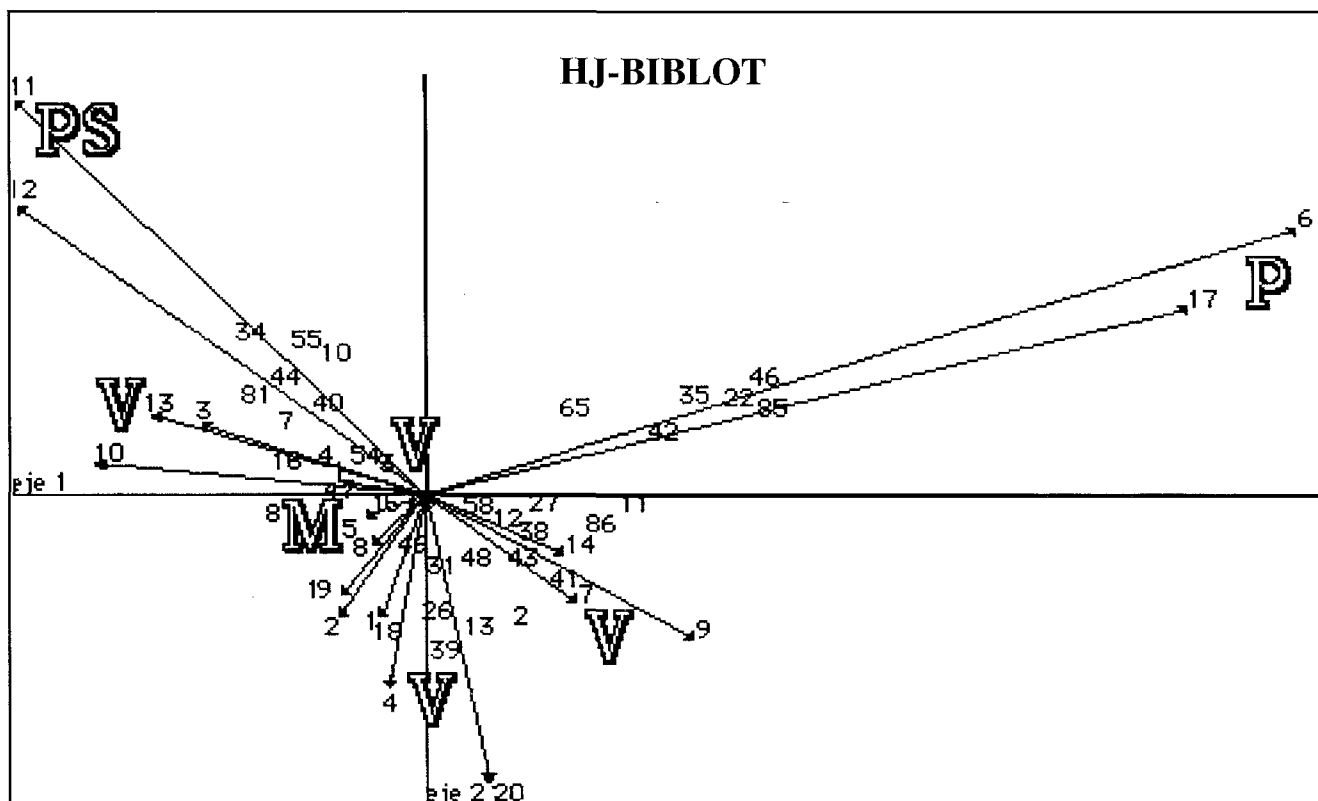


Figura 3: Representación HJ-Biplot para el Plano I-II.

3.- a) El análisis HJ-Biplot es una técnica alternativa al AFC mucho más adecuada para el caso en que el poder discriminante entre comunidades esté en función de la cobertura o la abundancia de especies.

b) La ventaja del HJ-Biplot en relación al Análisis de Componentes Principales es que permite conocer que combinaciones de especies es la responsable de la clasificación de las comunidades.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro especial agradecimiento al Doctor D. Estanislao Luis Calabuig

BIBLIOGRAFÍA

- BENZECRI, J.P., (1976). 'L'Analyse des Données. Tomo II. L'Analyse des Correspondences. Dunod, Paris. 4ª Ed.
- BERTIER, P. Y BOURUCHE, J.M., (1975). *Analyse des Données Multidimensionnelles*. Press. Univ. de France. Paris.
- GABRIEL, K.R., (1971). The Biplot graphic display of matrices with applications to principal component analysis'. *Biometrika*, 58: 453-467.
- GABRIEL, K.R. & ODOROFF, Ch. L., (1990). Biplot in Biomedical research. *Statistics in Medicine*, 9: 469-457.
- GALANTE, E. GARCÍA-ROMÁN, M. BARRERA, I. & GALINDO, P., (1991). Comparison of Spatial patterns of dung-feeding Scarabs in wooden and open pastureland in the Mediterranean dehesa area of Iberian Peninsula. *Environ. Entomol.* 20(1): 90-97.
- GALINDO, M.P., (1985). Contribuciones a la representación simultánea de datos multidimensional. Ser. Bibl. Resum. Tesis Doct. T.D.

395/1985. Pgs. 1-38.

- GALINDO, P. Y CUADRAS, C., (1986). Una extensión del método Biplot y su relación con otras técnicas. *Publ. Bioest. Mat.* 17: 1-91.
- GALINDO, M. P. (1986). Una alternativa de representación simultánea *QUESTIO*, vol.10 (1): 13-23.
- GALINDO, M. P.; GÓMEZ, J.M. y VICENTE-VILLARDÓN, J.L., (1986). Práctica del análisis de correspondencias. (Aplicación a un problema Biológico). *Cuadernos de Bioestadística y sus aplicaciones informáticas*. Vol. 4, n.º 1.
- GOWER, J. C. & HARDING, S.A., (1988). Non Linear biplots *Biometrika* 75: 445-455.
- GOWER, J. C., (1990). The dimensional biplots *Biometrika* 77: 773-785.
- GOWER, J. C., (1992). Generalized biplots *Biometrika* 79, 475-493
- GREENACRE, M. J., (1984). *Theory and Applications of Correspondence Analysis*. Academic. press. London.
- LEBART, L.; MORINEAU, A. & FENELON, J.P., (1985). *Tratamiento Estadístico de Datos*. Marcombo. 1ª ed. 1983.
- LUIS, E., (1976). *Ecosistemas de Pastizal: Estudio de la Vegetación Mediante Técnicas de Análisis Factorial. Crecimiento primario*. Tesis Doctoral Univ. Salamanca.
- STRAUSS, J.S.; GABRIEL, K.R., (1979). Do psychiatric patients fit their diagnosis, pattern of symptomatology and described with the biplot. *Journal of nervous and mental disease*. 167:105-113.
- TSIANCO, M.C.; GABRIEL, K.R., (1981). Modeling temperature data: an illustration of the use of Biplots and Bimodel in non-linear modeling. *University of Rochester, Statist. Tech. Rep.* 81/15.
- TSIANCO, M.C.; GABRIEL, K.R., (1984). Modeling temperature data: an illustration of the use of Biplots in a non-linear modeling. *Journal of Climate and Applied Meteorology*. 23: 787-799.
- VICENTE-VILLARDÓN, J.L., (1992). *Una Alternativa a las Técnicas Factoriales Clásicas Basada en una Generalización de los Métodos Biplot*. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca.

Alternativa al análisis canónico de correspondencias basada en los métodos Biplot

M.^a J. Fernández Gómez¹,
M.P. Galindo, I. Barrera¹,
J.L. Vicente-Villardón¹,
A. Martín¹

RESUMEN

Los estudios de comunidades ecológicas implican, con frecuencia, el inferir las relaciones existentes entre las especies y las variables ambientales a partir de los datos de composición de la comunidad y de medidas asociadas al hábitat. Es un hecho que la composición de la comunidad cambia a lo largo de *gradientes ambientales* y que las especies tienen dentro de éstos un *óptimo* ambiental y un *rango* concretos. Sin embargo los gradientes ambientales no son directamente observables pero son imprescindibles para poder explicar los reemplazamientos tanto espaciales como temporales de unas especies por otras, cuando varían las condiciones del medio.

En este trabajo, se propone el *HJ-BIPLLOT* como alternativa al Análisis Canónico de Correspondencias (CCA) (ter BRAAK, 1986) siendo también un técnica de análisis multivariante directo del gradiente. El *HJ-BIPLLOT* proporciona mejores resultados que el CCA ya que obtiene la misma calidad de representación para filas y columnas. Se realiza una aplicación a datos reales, y se determinan los *óptimos* de las especies respecto de las variables analizadas y el *ranking* de las mismas en relación al gradiente para dichas variables.

Palabras clave: Análisis Multivariante Directo del Gradiente, Análisis Canónico de Correspondencias. *HJ-BIPLLOT*.

SUMMARY

In this paper, we performe a gradient analysis by using the *HJ-BIPLLOT* as an alternative technique to Canonical Correspondence Analysis (CCA) (ter BRAAK, 1986). The *HJ-BIPLLOT* as a technique of Multivariate Direct Gradient Analysis, provides best results than CCA since it provides the same quality of representation for rows and columns, been much higher than those obtained by others. We apply this method to real data, and determine the species' *optima* respect to the analyzed variables and the *ranking* of the species in relation to the gradient for those variables.

Key Words: Multivariate Direct Gradient Analysis. Canonical Correspondence Analysis. *HJ-BIPLLOT*

INTRODUCCION

Ecólogos de todo el mundo están interesados en los estudios de comunidades, lo cual se traduce en un abanico de escuelas, cada una de ellas con una metodología y énfasis particulares (WHITTAKER, 1962, 1978a,b; MAAREL, 1979; WESTHOFF, 1979 etc.). Pero lo que caracteriza a todas ellas es la progresión hacia el incremento de los métodos cuantitativos (GREIG-SMITH, 1964; ORLOCI, 1978), acelerándose en las últimas décadas debido a la expansión y fácil acceso de los computadores, sumado al importante desarrollo -en los últimos años- de los Métodos Multivariantes. Ahora están disponibles métodos multivariantes efectivos y eficientes para el análisis de datos ecológicos y apropiados para cada problema.

Supongamos que un investigador está interesado en estudiar y describir las relaciones existentes entre dos conjuntos de variables consideradas sobre *n* grupos experimentales. En el estudio de comunidades ecológicas este problema es muy frecuente, ya que se traduce en el estudio de las relaciones entre la composición de la comunidad y las medidas asociadas al hábitat, para lo que es necesario disponer de dos conjuntos de datos medidos sobre las mismas unidades taxonómicas (OTUs): datos de abundancia (o datos de cobertura) de las especies en las diferentes OTUs y datos ambientales (medidas de las variables ambientales de interés en las OTUs).

Las soluciones a este problema encontradas en la bibliografía son muchas y de diversa índole:

El Análisis de Correlación Canónica es una técnica basada en la interpretación de los coeficientes de correlación y por lo tanto requiere que las relaciones existentes entre ambos conjuntos de variables sean de tipo lineal (GITTINS, 1985). Generalmente cuando trabajamos con datos ecológicos esto no se verifica ya que la respuesta de una especie a una variable ambiental es -en general- no lineal.

El modo en que influyen las variables ambientales en la composición biótica de los ecosistemas es a menudo explorada de la siguiente forma: se utilizan técnicas de ordenación (como por ejemplo el Análisis de Componentes Principales (PCA), Análisis Factorial de Correspondencias (CA), métodos Biplot, etc.) para resumir y representar los datos de la composición de la comunidad en un diagrama de ordenación, el cual es posteriormente interpretado según la información ambiental de que se dispone mediante regresión múltiple de las variables ambientales sobre los ejes de ordenación. Esta aproximación en dos pasos es lo que se conoce como ANÁLISIS INDIRECTO DEL GRADIENTE en el sentido utilizado por WHITTAKER (1967), ya que la interpretación ambiental es por lo tanto indirecta. Pero conlleva una serie de problemas:

- Cuando las variables ambientales estén fuertemente

¹ Dpto. de Estadística y Matemática Aplicadas. Universidad de Salamanca.

correlacionadas entre sí, o bien el número de variables se aproxima al número de unidades de muestreo, los coeficientes canónicos son inestables por lo que no es posible conocer el aporte particular de cada una de las variables del estudio. Es el denominado problema de COLINEALIDAD. (CARBONELL et al., 1983).

- Si las variables ambientales están pobremente correlacionadas con los primeros ejes de ordenación obtenidos en el primer paso del estudio, podemos llegar a omitir relaciones importantes.

Frente a este tipo de análisis, tenemos las técnicas que se engloban dentro de lo que se denomina ANÁLISIS DIRECTO DEL GRADIENTE. Con ellas se consigue relacionar de modo directo la variación en la composición de la comunidad con la variación ambiental (GAUCH, 1982). Los métodos más simples de análisis directo, implican representar cada valor de la abundancia de las especies frente a valores de una variable ambiental (un buen ejemplo es el proporcionado por TIVI en 1982), o dibujando gráficos para cada especie en un espacio de dos variables ambientales (BURNETT, 1964; WHITTAKER, 1967). Con estos métodos simples se puede visualizar fácilmente la relación entre muchas especies y una o dos variables. Sin embargo la experiencia nos dice que son muchas las variables ambientales condicionantes de las especies, y por otra parte se puede desear analizar su efecto de manera conjunta. Con este propósito se puede utilizar el análisis de regresión múltiple, sin embargo, a pesar de algunas aplicaciones acertadas, por ejemplo YARRANTON (1970), AUSTIN (1971) y FORSYTHE & LOUCKS (1972), la regresión múltiple ordinaria nunca ha llegado a ser popular en estudios ecológicos. Las razones de ello incluyen:

-El análisis de regresión puede llevarnos a un esfuerzo desmesurado ya que cada especie requiere un análisis por separado.

-En ningún caso los datos de vegetación satisfacen la hipótesis de que la distribución de los errores sea normal, ya que a menudo son cualitativos, o cuando son cuantitativos contienen muchos valores cero para lugares en los cuales la especie está ausente.

-La abundancia de las especies tiene a menudo un único máximo, función de las variables ambientales con lo cual las relaciones entre especies y variables ambientales generalmente no son lineales.

-Las variables ambientales están a menudo altamente correlacionadas entre sí y así puede ser imposible separar sus efectos independientes (problema de colinealidad (CARBONELL et al, 1983)).

El Modelo Lineal Generalizado (ver por ejemplo AUSTIN et al, 1984; ter BRAAK & LOOMAN; 1986) da una solución a los problemas de falta de normalidad en la distribución de los errores y falta de linealidad en la rela-

ción entre especies y variables ambientales, pero sin embargo permanecen los problemas de que cada especie requiere un análisis individual y el de la colinealidad de difícil solución. Además, cuando el número de variables ambientales que influyan sea mayor que dos o tres, será difícil conseguir resultados para varias especies conjuntamente con el objetivo de obtener un gráfico general que resume las relaciones entre especies y variables ambientales.

Es pues necesario un método simple para analizar y visualizar las relaciones existentes entre ambos conjuntos de datos.

Así ter BRAAK propone en 1986 el Análisis Canónico de Correspondencias (CCA) como método de Análisis Multivariante Directo del Gradiente. Se trata de una extensión del Análisis de Correspondencias, una popular técnica de ordenación que extrae ejes continuos de variación a partir de los datos de abundancia u ocurrencia. La matriz utilizada como input en el CCA no es sólo la matriz de especies, lugares sino también una segunda matriz de factores ambientales, lugares. Mediante la utilización de análisis multivariante y técnicas particulares de regresión múltiple, conjuntamente con varias formas de análisis de correspondencias, se obtiene una ordenación integrada de las especies y los datos ambientales asociados. La manera exacta en la que trabaja el CCA es compleja y está explicada con todo detalle en ter BRAAK (1986; 1987).

El autor afirma que esta técnica es una extensión del análisis de correspondencias (alias "medias recíprocas" (RA) HILL (1973)) en la que los ejes de ordenación se eligen en función de las variables ambientales conocidas, imponiendo la restricción adicional de que los ejes deben ser combinaciones lineales de las variables ambientales (*Ordenación restringida*, ter BRAAK, 1988a). De este modo la variación de la comunidad se relaciona directamente con la variación ambiental. Los ejes pueden encontrarse mediante una extensión del algoritmo del PCA (GOURLAY & WATSON, 1973) con un paso adicional en el que se introduce la información procedente de la matriz de datos ambientales, de modo que la regresión no se realiza en un segundo paso -después de la ordenación (como ocurría en el análisis indirecto del gradiente)- sino dentro del propio algoritmo de cálculo de los ejes. Este algoritmo puede estudiarse por ejemplo en JONGMAN & col (1987).

El CCA se convierte en la técnica que selecciona la combinación lineal de las variables ambientales que maximiza la dispersión de las especies (ter BRAAK, 1987). Mientras que el CA es susceptible a lugares "pobres en especies" que contienen especies raras, de modo que estos se colocan como lugares aberrantes en los extremos finales del primer eje de ordenación (GAUCH, 1982) relacionan-

do la mayor variación en los datos con los últimos ejes, el CCA no se ve afectado por este problema, de modo que los lugares que son aberrantes en cuanto a la composición de especies no lo son tanto en términos de las variables ambientales.

GALINDO et al. proponen en 1989 una alternativa al CCA, basada en la utilización del método HJ-BIPLLOT como técnica de Análisis Multivariante Directo del

Gradiente, y que es posteriormente desarrollada por FERNANDEZ-GOMEZ (1990) donde se demuestran las ventajas del método en relación con el CCA y con otros análisis.

Para facilitar el entendimiento, clarificar las ventajas y destacar la importancia de dicha técnica en las aplicaciones biológicas se aplicarán estos conceptos a un ejemplo concreto.

- | | |
|--|---|
| 1 <i>Agrostis Castellana</i> B. et R. | 44 <i>Gaudinia fragilis</i> (L.) P.B. |
| 2 <i>Trifolium striatum</i> L. | 45 <i>Agrostis salmantica</i> (lag.) Kunth. |
| 3 <i>Moenchia erecta</i> (L) Gaertn. | 46 <i>Hypochaeris glabra</i> L. |
| 4 <i>Vulpia bromoides</i> (L) S.F. Gray | 47 <i>Galium verum</i> L. |
| 5 <i>Hypochaeris radicata</i> L. | 48 <i>Trifolium parviflorum</i> Ehrh. |
| 6 <i>Bromus mollis</i> L. | 49 <i>Daucus carota</i> L. |
| 7 <i>Festuca rubra</i> L. | 50 <i>Trifolium scabrum</i> L. |
| 8 <i>Plantago lanceolata</i> L. | 51 <i>Cerastium diffusum</i> Pers. |
| 9 <i>Cerastium glomeratum</i> Thuill | 52 <i>Lotus corniculatus</i> L. |
| 10 <i>Thrinacia hispida</i> Roth | 53 <i>Holcus setiglomis</i> Bss. Reut. |
| 11 <i>Trifolium glomeratum</i> L. | 54 <i>Vulpia myuros</i> (L.) Gmel. |
| 12 <i>Trifolium strictum</i> L. | 55 <i>Hordeum secalinum</i> Schreb. |
| 13 <i>Anthoxanthum aristatum</i> Boiss. | 56 <i>Poa trivialis</i> L. <i>ulbosum</i> (Willd.) Koch. |
| 14 <i>Trifolium dubium</i> Sibth. | 57 <i>Trifolium resupinatum</i> L. |
| 15 <i>Thrinacia hirta</i> Roth. | 58 <i>Linum gallicum</i> L. |
| 16 <i>Aira caryophyllea</i> L. | 59 <i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) Var. <i>bulbosum</i> (Willd) Koch. |
| 17 <i>Poa bulbosa</i> L. | 60 <i>Brassica barrelieri</i> (L.) Janka. |
| 18 <i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr. | 61 <i>Trifolium fragiferum</i> L. |
| 19 <i>Trifolium micranthum</i> Viv. | 62 <i>Merendera montana</i> (L.) Lange. |
| 20 <i>Trifolium subterraneum</i> L. | 63 <i>Filago germanica</i> L. subsp. <i>spatulata</i> (Press) Rouy. |
| 21 <i>Parentucellia latifolia</i> (L.) Car. | 64 <i>Myosotis discolor</i> Pers. |
| 22 <i>Aphanes microcarpa</i> (B. et R.) Rothm. | 65 <i>Scleranthus annuus</i> L. |
| 23 <i>Convolvulus arvensis</i> L. | 66 <i>Anthemis nobilis</i> L. |
| 24 <i>Phleum nodosum</i> L. | 67 <i>Periballia laevis</i> (Brot.) Asch. et Graebnt. |
| 25 <i>Eryngium campestre</i> L. | 68 <i>Spergula arvensis</i> L. |
| 26 <i>Linum Bienne</i> Miller. | 69 <i>Teesdalia coronopifolia</i> (Berg.) Tell. |
| 27 <i>Tuberaria guttata</i> (L. | 70 <i>Alopecurus pratensis</i> L. |
| 28 <i>Ornithopus compressus</i> L. | 71 <i>Prunella lacinicata</i> (L.) L. |
| 29 <i>Ornithopus perpusillus</i> L. | 72 <i>Anthemis mixta</i> L. |
| 30 <i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers. | 73 <i>Elymus caput-medusae</i> L. |
| 31 <i>Anthemis arvensis</i> L. | 74 <i>Antyllis lotoides</i> L. |
| 32 <i>Trifolium campestre</i> Schereb. | 75 <i>Vulpia ciliata</i> Link. |
| 33 <i>Galium divaricatum</i> Lam. | 76 <i>Parentucellia viscosa</i> (L.) Caruel. |
| 34 <i>Carex chaetophylla</i> Steud. | 77 <i>Rumex angiocarpus</i> Murb. |
| 35 <i>Trifolium arvense</i> L. | 78 <i>Carlina racemosa</i> L. |
| 36 <i>Veronica arvensis</i> L. | 79 <i>Rhinanthus minor</i> L. |
| 37 <i>Narcissus bulbocodium</i> L. | 80 <i>Ranunculus bulbosus</i> L. |
| 38 <i>Silene gallica</i> L. | 81 <i>Trifolium pratense</i> L. |
| 39 <i>Euphorbia exigua</i> L. | 82 <i>Conopodium capillifolium</i> Boiss. |
| 40 <i>Bellis perennis</i> L. | 83 <i>Cynosurus cristatus</i> L. |
| 41 <i>Centaurea ornata</i> Willd. | 84 <i>Trifolium repens</i> L. |
| 42 <i>Erodium ciconium</i> (L.) L'Hér. | 85 <i>Tolpis barbata</i> (L.) Gaertn |
| 43 <i>Filago minima</i> Pers. | 86 <i>Petrorrhagia prolifera</i> (L.) Ball. and Heywood |

Tabla 1. Relación de especies.

MATERIAL

Los datos utilizados en el trabajo han sido tomados de LUIS (1976). En el cual se recogieron datos de cobertura (tanto por ciento de terreno cubierto por cada especie en cada comunidad), y datos sobre las características de los suelos donde estas comunidades se asientan (variables edáficas). En total se encontraron 86 especies diferentes (Ver tabla 1).

Las variables de suelo analizadas son las clásicas en este tipo de estudios *pH* (1), % de Nitrógeno (2), Relación Carbono-Nitrógeno (C/N) (3), % de Materia Orgánica (4), CaO (5), P_2O_5 (6), K_2O (7) y fracciones granulométricas: Arena gruesa (8), %Arena Fina (9), % Limo (10) y %Arcilla (11).

También se disponía de datos de dos variables climáticas: Precipitación (12) y Temperatura (13) las cuales se introducen en el estudio conscientes de la falta de precisión, por la forma en la que estaban medidas (Ver LUIS, 1976).

La estructura de los datos es, pues, la siguiente:

- Disponemos de una matriz $Y_{20 \times 86}$ de datos de cobertura, es decir, tanto por ciento de terreno cubierto por cada especie en cada lugar.

- Datos ambientales en forma matricial: $Z_{20 \times 12}$; siendo 12 las variables ambientales, edáficas y climáticas anteriormente señaladas.

En el estudio se pretende determinar los "OPTIMOS" de las especies respecto de las variables ambientales estudiadas y establecer el "RANKING" de las especies en relación al gradiente para dichas variables. De este modo podremos conocer la relación existente entre la composición de las comunidades y las variables ambientales estudiadas.

METODOLOGIA ESTADISTICA

Se desecha de entrada la aplicación del Análisis de Correlación Canónica ya que la respuesta de las especies frente a factores ambientales no sigue un modelo lineal, y sería incorrecto utilizar esta técnica basada en la interpretación de los coeficientes de correlación.

Cualquier técnica de ordenación (PCA, CA, métodos BILOT) puede ser útil para obtener el patrón dominante en la composición de la comunidad, y después interpretar dicho patrón a la vista de la información ambiental disponible para realizar un Análisis Indirecto del Gradiente (IGA) (WHITTAKER, 1967).

Esta opción conlleva una serie de problemas obvios en este caso concreto ya que las variables de suelo están fuertemente correlacionadas.

Optamos pues por un Análisis Directo del Gradiente, en el que los datos de las especies se relacionan directamente con las variables ambientales.

ter BRAAK (1986) demuestra, que llevar a cabo un CCA, es equivalente a realizar un GH'-BILOT (GABRIEL, 1971) de la matriz de estimadores de los óptimos para las especies en relación a las variables estudiadas. En esta representación BILOT, las variables están bien representadas, es decir, su calidad de representación (CLR) es alta pero la CLR para las filas (especies) es mucho más baja (GABRIEL & ODOROFF, 1990).

Para interpretar el gradiente para una variable en el gráfico de ordenación resultante, es necesario proyectar el punto que representa a una especie sobre el vector que representa a una variable (JONGMAN & col. 1987), por lo que si la posición del punto-especie es sólo aparente, el "ranking" de las especies en relación al gradiente para dicha variable puede no ser fiable. Sin embargo, el fácil acceso al programa computacional CANOCO (ter BRAAK, 1988b,c; 1990) hace que la mayor parte de los usuarios utilicen esta técnica sin tener en cuenta cuáles son sus limitaciones.

Se hace necesaria la utilización de una técnica que permita una representación simultánea, y en la que tanto las especies como las variables ambientales vengan bien representadas.

La solución propuesta por GALINDO et al. (1989) se basa en la utilización del HJ-BILOT (GALINDO, 1985) como técnica de ordenación para encontrar los patterns dominantes de variación en la composición de la comunidad, siendo posible representar en el mismo diagrama de ordenación las variables ambientales. Se trata de una técnica de representación simultánea en sentido estricto.

Las ventajas están en el hecho de que el HJ-BILOT obtiene la misma calidad de representación tanto para las especies como para las variables ambientales, siendo mucho más alta que la conseguida con cualquier otra técnica de representación.

En el problema que nos ocupa, disponemos de dos matrices de datos $Y_{(n \times m)} = [y_{ik}]$ y $Z_{(n \times p)} = [z_{ij}]$ donde:

y_{ik} = abundancia de la especie k-ésima en el lugar i-ésimo.

z_{ij} = valor de la variable ambiental j-ésima en el lugar i-ésimo.

Evidentemente no es posible observar el valor de la variable ambiental j-ésima en la especie k-ésima, sin embargo, no es menos evidente, que la respuesta de la especie está claramente relacionada con la variable y que existe un óptimo ambiental para el que se maximiza la abundancia de la especie.

Así pues, se utilizará como matriz input en el análisis HJ-BILOT la matriz de medias ponderadas $W_{(m \times p)}$ formada por los estimadores de los óptimos para las especies en

relación a las variables ambientales. Los elementos de dicha matriz se calculan:

$$w_{jk} = \sum_i y_{ik} z_{ij} / y_{.k}$$

siendo $y_{.k}$ la abundancia total de la especie k -ésima.

Expresado en forma matricial:

$$W = S_{JJ}^{-1} Y' Z$$

Donde S_{JJ} es una matriz diagonal cuyos elementos son los $y_{.k}$

Se pretende encontrar una aproximación mínimo cuadrática de W en un diagrama de ordenación.

Sin embargo, la media ponderada para especies poco abundantes es imprecisa (ter BRAAK, 1986), por lo que será necesario hacer una corrección en este sentido, dando a las especies pesos que son proporcionales al total de las especies contenido en $S_{JJ}^{1/2}$. Así mismo, las columnas de esta matriz no son comparables ya que vienen medidas en diferentes unidades. Para hacer el método invariante por el cambio de escala se usa $S_{22}^{-1/2}$ como pesos para las variables ambientales, donde S_{22} es la matriz de covarianzas entre las variables ambientales.

Por ello, la matriz ponderada resultante será:

$$\mathcal{W} = S_{JJ}^{1/2} W S_{22}^{-1/2}$$

La deseada aproximación mínimo cuadrática de W ahora proviene de la descomposición en valores singulares de la matriz \mathcal{W}

$$\mathcal{W} = U \Sigma V'$$

donde: U es la matriz de vectores propios de $\mathcal{W}\mathcal{W}'$

V es la matriz de vectores propios de $\mathcal{W}'\mathcal{W}$

Σ matriz diagonal cuyos elementos son los valores singulares.

La matriz \mathcal{W} puede representarse en el subespacio E2 mediante una HJ-Bigeometría: (GALINDO, 1986; VICENTE-VILLARDON, 1992)

$$H = U \Sigma$$

$$J = V \Sigma$$

Las matrices \mathcal{W} y \mathcal{W}' están relacionadas, y su descomposición en valores singulares también está relacionada:

$$W = S_{JJ}^{-1/2} \mathcal{W} S_{22}^{1/2} = S_{JJ}^{-1/2} U \Sigma V' S_{22}^{1/2}$$

de forma que las coordenadas para las especies y las variables ambientales en la descomposición de W puede escribirse como:

$$A(\text{especies}) = S_{JJ}^{-1/2} U \Sigma$$

$$B(\text{variables}) = S_{22}^{1/2} V \Sigma$$

Utilizando las relaciones que ligán U con V :

$$U = \mathcal{W} V \Sigma^{-1}$$

$$V = \mathcal{W}' U \Sigma^{-1}$$

$$A(\text{especies}) = S_{JJ}^{-1/2} U \Sigma = S_{JJ}^{-1/2} \mathcal{W} V \Sigma \Sigma^{-1} = S_{JJ}^{-1/2} \mathcal{W} V = S_{JJ}^{-1/2} S_{JJ}^{1/2} W S_{22}^{-1/2} V = W S_{22}^{-1/2} V$$

$$B(\text{variables}) = S_{22}^{1/2} V \Sigma = S_{22}^{1/2} \mathcal{W}' U \Sigma \Sigma^{-1} = S_{22}^{1/2} S_{22}^{-1/2} W' S_{JJ}^{1/2} U = W' S_{JJ}^{1/2} U$$

Entonces

$$A(\text{especies}) = W S_{22}^{-1/2} S_{22}^{-1/2} S_{22}^{1/2} V \Sigma \Sigma^{-1} = W S_{22}^{-1} B \Sigma^{-1}$$

$$B(\text{variables}) = W' S_{JJ}^{1/2} S_{JJ}^{1/2} S_{JJ}^{-1/2} U \Sigma \Sigma^{-1} = W' S_{JJ}^{1/2} A \Sigma^{-1}$$

Las ecuaciones anteriores nos permiten representar las coordenadas de las filas y de las columnas con referencia al mismo sistema de ejes cartesianos, es decir, los espacios de representación de las filas y de las columnas pueden superponerse en orden a obtener una representación conjunta ya que los valores propios para el análisis de las nubes de puntos permiten identificar los ejes factoriales correspondientes al mismo valor propio y representar ambas nubes en el mismo diagrama.

El HJ-BIPLLOT preserva la métrica de las columnas y la métrica de las filas: las varianzas-covarianzas, las distancias estandarizadas entre la i -ésima y la i' -ésima filas (especies) y las distancias entre las j -ésima y j' -ésima columnas (variables) están bien representadas (GALINDO y CUADRAS, 1986).

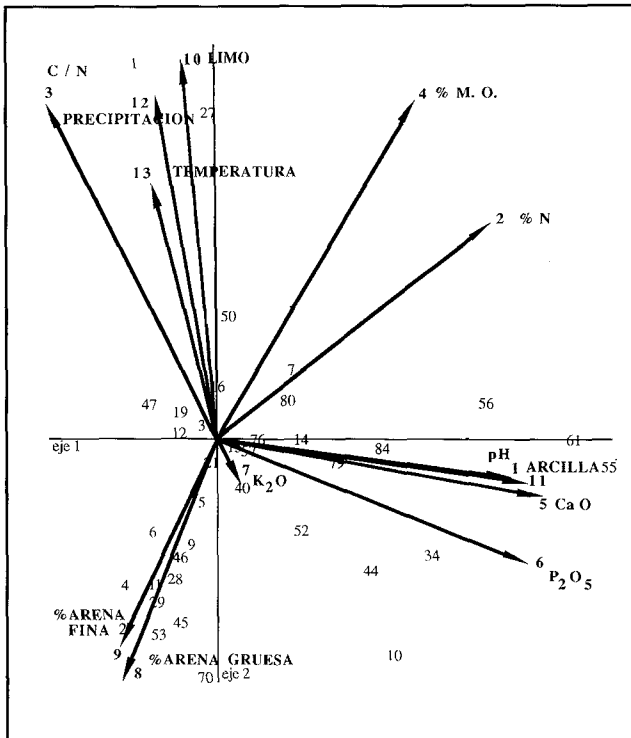
RESULTADOS Y DISCUSION

El Análisis Directo del Gradiente, basado en el análisis HJ-BIPLLOT de la matriz de estimadores de los óptimos para las especies en estudio, proporcionó el diagrama de ordenación que puede verse en la gráfica 1.

El primer eje principal absorbe una inercia del 68.14% y el segundo eje un 10.86%, de modo que la interpretación se basará en el primer plano principal.

La bondad de ajuste tanto para las especies como para las variables es muy alta: supera el 97%.

Las variables vienen representadas por vectores, que se construyen uniendo el punto que representa a la variable



Gráfica 1. Proyección en el plano de máxima inercia de los puntos que representan a las especies y a las variables según el HJ-BIBLOT de la matriz X (especies x variables).

con el centro de gravedad de la hipernube proyectada sobre el subespacio de máxima inercia. La posición de la punta de flecha marcará el *extremo superior del gradiente para dicha variable*.

La longitud del vector es una medida de la variabilidad de los estimadores de los óptimos a lo largo de la variable ambiental.

Las especies vienen representadas con puntos.

Es muy importante analizar si la posición de los puntos que representan a las variables y/o a las especies es interpretable o sólo aparente. Las especies cuya calidad de representación es más alta son la 1, 2, 10, 11, 28, 29, 34, 44, 45, 46, 50, 52, 53, 55, 56, 61, 80 y 84. Para detalle ver la gráfica 1.

Las variables características de eje I son: pH, CaO, %N, Arcilla y P₂O₅ y las características de eje II: Limo, Temperatura y Precipitación.

La variable relación C/N no es característica de ninguno de los dos ejes pero sí del plano. La variable K₂O se encuentra mal representada en el primer plano factorial por lo que se omitirán relaciones al respecto.

Hay que destacar que el pequeño ángulo que forman entre sí las variables CaO, pH, Arcilla y P₂O₅ indica una

alta correlación entre dichas variables. Lo mismo sucede entre las variables %N y %M.O.

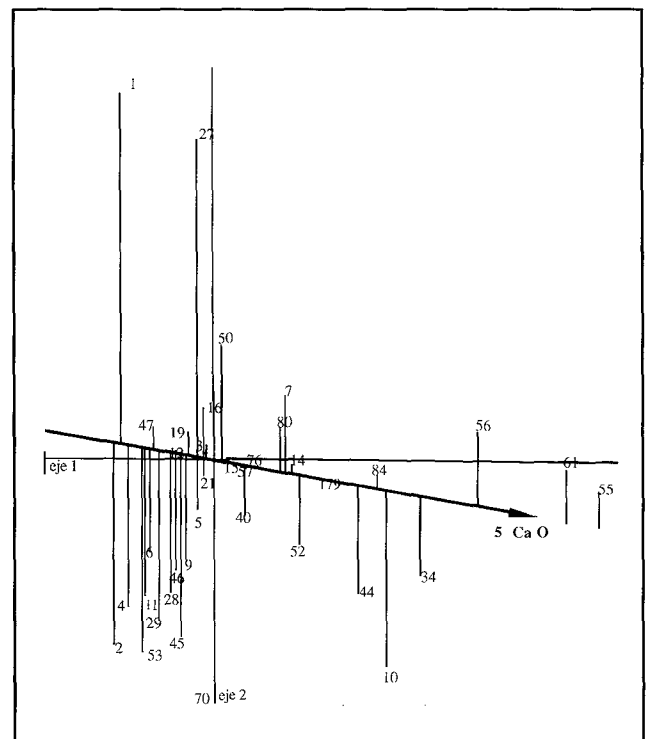
Desde cada punto que representa a una especie, debemos trazar la perpendicular al vector que determina a una variable. Los puntos de corte de dichas perpendiculares con ese vector nos indican de forma aproximada el valor relativo de la media ponderada de cada especie con respecto a la variable ambiental.

Los puntos que representan a las especies, cuya proyección sobre el vector variable ambiental queden más próximos a la punta de la flecha nos indican que tienen óptimos más altos con respecto a dicha variable.

En general el "ranking" aproximado de las medias ponderadas para una variable ambiental particular se deduce del orden de las proyecciones sobre el correspondiente vector. Esta propiedad evidencia la importancia de utilizar una técnica de representación simultánea en sentido estricto.

En la gráfica 2 podemos ver el "ranking" de las especies en relación al gradiente para la variable CaO, con el fin de clarificar los resultados. En él podemos ver como las especies 55, 61, 56, 10, 84, 44, 79 y 52 marcan el extremo superior del gradiente para dicha variable.

Recordemos el pequeño ángulo que formaban las variables pH, CaO, Arcilla y P₂O₅ nos indicaba una alta



Gráfica 2. Diagrama de ordenación para el Análisis del Gradiente de la variable CaO.

Especie	pH	%N	C/N	%M.O.	CaO	P ₂ O ₅	K ₂ O	%Ar. Gruesa	% Ar. Fina	% Limo	% Arcilla
<i>Hordeum secalinum</i>	7,4	,57	8,82	8	838,11	7,24	23,5	9,8	13,97	21,57	45,99
<i>Trifolium fragiferum</i>	7,4	,6	8,81	9	869,51	7,44	24,46	8,08	13,25	22,26	47,35
<i>Gaudinia fragilis</i>	6,91	,3	9,79	4,91	418,76	4,3	13,08	24,47	22,42	19,28	28,13
<i>Poa trivialis</i>	7,07	,56	9	8,56	757,63	6,63	22,88	7,4	13,77	25,96	42,39
<i>Carex chaetophylla</i>	6,74	,32	9,73	5,12	444,12	4,76	24,18	20,91	22,83	21,23	29,66
<i>Thrinicia hispida</i>	6,98	,27	9,43	4,38	418,46	4,42	12,67	29,27	22,61	15,83	28,04
<i>Trifolium repens</i>	7,34	,54	8,9	8,27	793,63	6,93	22,28	11,01	15,04	21,62	44,08
<i>Rhinanthus minor</i>	6,42	,28	10,5	4,84	350,87	3,17	11,15	14,95	19,84	30,15	30,3

Tabla 2. Estimadores de los óptimos de las especies características de suelos ricos.

covariación entre ellas, por lo que aquello que decimos respecto de la variable CaO se puede hacer extensible a las anteriormente indicadas.

Los diagramas de ordenación para el análisis del gradiente con respecto al resto de las variables se realizaría de modo análogo al anterior.

Si analizamos el gradiente para la variable % de Arena Gruesa podemos observar como las especies que marcaban el extremo superior para el pH, CaO, Arcilla y P₂O₅, marcan ahora el extremo inferior del gradiente para esta variable. La información para el % de Arena Fina es análoga, dada la fuerte correlación con la anterior.

En relación al gradiente para la variable % de Materia Orgánica puede verse como esas especies marcan también el extremo superior del gradiente de esta variable. Información análoga se encuentra en el gradiente para la variable relación Carbono Nitrógeno.

En cuanto a la fracción Limo estas especies forman parte del conjunto del extremo inferior del gradiente, aunque no guardan el mismo orden.

A la vista de los resultados encontrados podemos afirmar que ese grupo de especies es característico de suelos ricos. En la tabla 2 pueden leerse los estimadores de los óptimos para dichas especies. Para alguna de estas especies disponemos de información, recogida en la literatura, la cual es compatible con la encontrada en el estudio, salvo en algún caso que señalaremos en la descripción.

Hordeum secalinum, aparece citada como una especie característica de prados semiagostantes; ciertamente aparece con frecuencia en ambientes con cierto grado de salinidad como consecuencia de la acumulación de sales por efecto de la fuerte evapotranspiración. *Trifolium fragiferum* y *Gaudinia fragilis*, también características de prados semiagostantes, es frecuente encontrarlas en praderas semiagostantes aprovechadas para pastoreo; (LUIS, op. cit.) afirma que suelen asentarse sobre suelos profundos ricos en fracciones granulométricas finas donde perdura la

humedad edáfica, sin embargo en nuestro estudio aparecen en el extremo inferior del gradiente para arena fina. La disparidad de resultados no puede ser achacada a una mala calidad de representación de las especies puesto que son de las mejor representadas. *Poa trivialis*, también característica de prados semiagostantes, es típica de comunidades asentadas sobre suelos profundos inundados durante el invierno y la primavera. Suele encontrarse en praderas semiagostantes que bordean arroyos de cauce discontinuo. *Carex chaetophylla*, aparece en la literatura como especie característica de majadales es decir pastizales que soportan carga ganadera. *Thrinicia hispida*, es señalada como especie de vallicares y majadales, de características similares a las de los prados semiagostantes aunque algo menos húmedos que los clásicos. *Trifolium repens* y *Rhinanthus minor* son referidas como especies de prados semiagostantes, aunque la segunda los prefiere menos húmedos y *Lotus corniculatus* como especie de pastizales más evolucionados. Todas ellas son, por tanto, especies representantes de comunidades evolucionadas o maduras, lo cual concuerda con nuestros resultados.

Las especies 2, 3, 4, 6, 29, 28, 46 marcan el extremo inferior del gradiente de las variables CaO, Arcilla, P₂O₅, pH y Limo. Podríamos decir, por tanto, que son especies típicas de los suelos más pobres. Todas estas especies aparecen en el extremo superior del gradiente para las variables Arena gruesa y Arena fina. Los estimadores de sus óptimos en relación a las variables ambientales estudiadas puede verse en la tabla 3.

Con el fin de contrastar nuestros resultados con los encontrados en la literatura señalaremos que *Trifolium striatum* aparece como especie típica de vallicares normales, *Moenchia erecta* aparece en cualquier lugar que permita algo de materia orgánica para subsistir, se asienta sobre suelos poco profundos, ricos en fracciones granulométricas gruesas donde no perdura la humedad edáfica. En este caso, nuestros resultados en la relación a las fraccio-

Especie	pH	%N	C/N	%M.O.	CaO	P2O5	K2O	%Ar. Gruesa	% Ar. Fina	% Limo	% Arcilla
Trifolium striatum	5,17	,17	10,86	3,17	95,83	1,41	15,77	32,58	24,06	22,94	16,57
Moenchia erecta	5,34	,22	11,35	4,19	138,41	1,54	14,29	19,41	25,63	30,73	19,72
Vulpia bromoides	5,23	,2	10,8	3,76	106,68	1,45	20,31	19,82	30,76	27,86	17,74
Bromus mollis	5,3	,19	11,23	3,74	113,08	1,18	19,8	12,76	40,95	24,16	18,68
Ornithopus perpusillus	4,99	,14	10,51	2,47	52,57	1,37	9,49	41,78	23,12	16,99	13,37
Ornithopus compressus	4,82	,12	10,75	2,24	41,2	1,36	8,57	46,09	23,85	14,36	11,93
Hypochaeris glabra	4,81	,14	11,05	2,67	41,53	1,51	10,12	44,53	24,38	14,88	12,05

Tabla 3. Estimadores de los óptimos de las especies características de suelos pobres.

nes granulométricas coinciden. *Vulpia bromoides*, y *Bromus mollis* especies típicas de vallicares de siega, con bastante humedad, suelo profundo y muy estabilizados; este resultado es contrario al encontrado al hacer la lectura del gradiente, sin embargo en este caso hay una clara explicación y es que estas especies está muy mal representadas en este plano por eso su posición es sólo aparente y no debe ser leída en ninguno de los gráficos. *Ornithopus perpusillus*, *Ornithopus compressus* e *Hypochaeris glabra*, son típicas de comunidades de efímeras, es decir, comunidades que se asientan sobre suelos muy pobres, poco profundos, arenosos y con poca capacidad de retención, características todas ellas que concuerdan con nuestros resultados.

AGRADECIMIENTOS

Dada la enorme dificultad con la que a veces se encuentra un equipo de trabajo de estadísticos a la hora de acceder a datos que pongan de manifiesto la importancia de sus aportaciones teóricas a nivel práctico, deseamos mostrar nuestro más sincero agradecimiento al Doctor D. Estanislao Luis Calabuig por habernos permitido utilizar los datos de su Tesis Doctoral para aplicar la metodología desarrollada en este trabajo.

BIBLIOGRAFIA

AUSTIN, M.P., (1971). Role of regression analysis in plant ecology. *Proc. Ecol. Soc. Austr.*, 6: 63-75.
 AUSTIN, M.P. CUNNINGHAM, R.B. & FLEMING, P.M., (1984). New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedure'. *Vegetatio*, 55: 11-27.
 BURNETT, J.D. (ed.), (1964). *The Vegetation of Scotland*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
 CARBONELL, E.; DENIS, J.B.; CALVO, R.; GONZALEZ, F. y PRUÉEONOSA, V., (1983). *Regresión Lineal: Un enfoque conceptual y práctico*. I.N.I.A. España.
 FERNANDEZ-GOMEZ, M.J., (1990). *Contribuciones al Análisis Multivariante Directo del Gradiente basadas en los Métodos Biplot*. Tesina de Licenciatura. Univ. de Salamanca.
 FORSYTHE W.L. & LOUCKS O.L., (1972). A transformation for species response to habitat factors. *Ecology* 53: 1112-1119.

GABRIEL, K.R., (1971). The biplot graphic display of matrices with applications to principal component analysis'. *Biometrika*. 58: 453-467.
 GABRIEL, K.R. & ODOROFF, CH. L., (1990). Biplots in biomedical research. *Statistics in Medicine* Vol. 9: 469-485.
 GALINDO, M.P., (1985). Contribuciones a la representación simultánea de datos multidimensionales. *Ser. Resúm. Tesis Doct.* T.D. 395/1985. Pgs. 1-38.
 GALINDO, M.P., (1986). Una alternativa de representación simultánea: HJ-BIPLLOT. *Questiio*. Vol. 10, Nº 1: 13-23.
 GALINDO, M.P. y CUADRAS, C.M., (1986). Una extensión del método Biplot y su relación con otras técnicas. *Publicaciones de Bioestadística y Biomatemática*. Un. Barcelona, nº 17.
 GALINDO, M.P.; VICENTE-VILLARDON, J.L. y BARRERA, I., (1989). La representación "HJ-BIPLLOT" como técnica de Análisis Multivariante Directo del Gradiente. *Actas de la II Conferencia Nacional de Biometría*. Segovia.
 GAUCH, H.G., (1982). *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press.
 GITTINS, R., (1985). *Canonical Analysis. A review with applications in Ecology*. Springer-Verlag. Berlin, Germany.
 GOURLAY, A.R. & WATSON, G.A., (1973) *Computational Methods for Matrix Eigen Problems*. John Wiley. New York.
 GREIG-SMITH, P., (1964). *Quantitative Plant Ecology*, 2d. ed. Butterworths. London.
 HILL, M.O., (1973). Reciprocal averaging: An eigenvector methods of ordination. *Journal of Ecology*. 61: 237-249.
 JONGMAN, R.H.G.; ter BRAAK, C.J.F. & TONGEREN, F. R. van, (1987). *Data analysis in community and landscape ecology*. Pudoc.Wageningen.
 LUIS, E., (1976). *Ecosistemas de pastizal: Estudio de la vegetación mediante técnicas de Análisis Factorial. Crecimiento primario*. Tesis Doctoral. Univ. de Salamanca.
 MAAREL, E.van der, (1979). Multivariate methods in phytosociology, with reference to The Netherland'. *In The Study of vegetation*, ed. M.J.A. Werger, pp. 161-225. Junk. The Hague.
 ORLOCI, L., (1978). *Multivariate Analysis in Vegetation Research*. 2d ed. Junk. The Hague.
 ter BRAAK C.J.F., (1986). Canonical Correspondence Analysis: a new eigenvector -technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67(5): 1167-1179.
 ter BRAAK, C.J.F., (1987). The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*, 64: 69-77.
 ter BRAAK, C.J.F., (1988a). Partial canonical correspondence analysis. *In Classification Methods and Related Methods of Data analysis* (Ed. by H.H. Bock) Amsterdam: North-Holland, 551-558.

- ter BRAAK, C.J.F., (1988b). *CANOCO -a FORTRAN Program for Canonical Community Ordination by (Partial) (Detrended) (Canonical) Correspondence Analysis. (Version 2.0)*. TNO Institute of Applied Computer Science, Wageningen.
- ter BRAAK, C.J.F., (1990). *Update Notes: CANOCO version 3.1*. Agricultural Mathematics Group, Wageningen.
- ter BRAAK, C.J.F., (1988c). CANOCO -an extension of DECORANA to analyse species-environment relationships. *Vegetatio*, 75: 159-160.
- ter BRAAK, C.J.F. & LOOMAN, C.W.N.; (1986). Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model. *Vegetatio*, 65: 3-11.
- TIVI, J. , (1982). *Biogeography: a Study of Plants in the Ecosphere*. 2nd ed., Longman, London.
- VICENTE-VILLARDON, J.L., (1992). *Una alternativa a las técnicas factoriales clásicas basada en una generalización de los métodos BIPLLOT*. Tesis Doctoral. univ. de Salamanca.
- WESTHOFF, V., (1979). Phytosociology in The Netherlands: History, present state, future. In *The Study of Vegetation*, ed. M.J.A. Werger, pp. 81-121. Junk. The Hague.
- WHITTAKER, R.H., (1962). Classification of natural communities. *Botanical Review*, 28: 1-239.
- WHITTAKER, R.H., (1967). Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical society*, 42: 207-264.
- WHITTAKER, R.H. Ed., (1978b). *Ordination of Plant Communities*. Junk. The Hague.
- YARRANTON, G.A., (1970). Towards a mathematical model of limestone pavement vegetation. III. Estimation of the determinants of species frequencies. *Can J. Bot.* 48: 1387-1404.

MEDITERRANEA

SERIE DE ESTUDIOS BIOLÓGICOS

UNIVERSIDAD DE ALICANTE

Contenidos nº 15

- 05 CYCLE REPRODUCTEUR D'UNE POPULATION D'*ORCHESTIA GAMMARELLUS* (CRUSTACEA, AMPHIPODA) DANS LE LAC SMIR.
M. Aksissou, B. Elkaïm
- 13 DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA EN LA LEGUMINOSA *ADENOCARPUS DECORTICANS*. PÉRDIDA DE PESO Y DINÁMICA DE LOS NUTRIENTES.
M.J. Moro, F. Domingo
- 21 EFECTO DE LA ORIENTACIÓN DE LADERA SOBRE ALGUNAS COMUNIDADES ARBUSTIVAS DEL SEMIÁRIDO CENTRAL DE LA DEPRESIÓN DEL EBRO.
J.C. González Hidalgo, A. Bonet, M.T. Echeverría
- 33 CARACTERISTIQUES ZOOGÉOGRAPHIQUES DE L'AVIFAUNE DE SARDAIGNE, RAPPORTÉS À LA CORSE.
A. Mocchi
- 45 LA COMUNIDAD ORNÍTICA EN UN ÁREA DEGRADADA DE MAQUIA LITORAL EN EL ESTE DE LA PROVINCIA DE ALICANTE.
V. Peiró
- 55 ESTUDIO COMPARATIVO DE ORDENACIÓN DE COMUNIDADES ECOLÓGICAS BASADO EN TÉCNICAS FACTORIALES.
M.P. Galindo, I. Barrera, M.J. Fernández, A. Martín
- 63 ALTERNATIVA AL ANÁLISIS CANÓNICO DE CORRESPONDENCIAS BASADA EN LOS MÉTODOS BILOT
M.P. Galindo, I. Barrera, M.J. Fernández, A. Martín, J.L. Vicente