

Alimentación y relaciones tróficas entre los passeriformes en paso otoñal por una localidad de Andalucía central

PEDRO JORDANO

INTRODUCCIÓN

Desde la idea de HUTCHINSON (1958) de que la coexistencia de las especies en un hábitat está estructurada según su nivel de segregación a lo largo de diversas dimensiones del "espacio ecológico" en que se desenvuelven, en particular la relacionada con los recursos tróficos, el estudio de la alimentación de las aves ha sido fuente inagotable de evidencias empíricas relacionadas con las proposiciones teóricas iniciales (ROOT 1967, CODY 1968, HESPENHEIDE 1971, 1975a, b, WIENS y ROTENBERRY 1979, entre otros). Tanto los tipos de presa como su tamaño y la forma y eficiencia en la captura, ambos relacionados con la morfología del predador, son variables fundamentales en el estudio de la dimensión trófica del nicho y de las relaciones tróficas entre especies de un gremio o comunidad (CODY 1974, ECKHARDT 1979). Así, las diferencias morfológicas, resultan en utilizaciones diferenciales de los recursos por las especies coexistentes (HESPENHEIDE 1975a).

La dieta de los passeriformes ibéricos es prácticamente desconocida, a excepción de algunos trabajos recientes sobre la alimentación otoño-invernal de diversas especies como *Erithacus rubecula* (HERRERA 1977, 1981), *Phoenicurus ochruros* (HERRERA 1978a) y *Sylvia atricapilla* (JORDANO y HERRERA 1981). Algunos aspectos de la alimentación de los passeriformes en paso otoñal, en particular su extensivo consumo de frutos de zarza (*Rubus ulmifolius*), ya fueron tratados en un contexto puramente coevolutivo, de relación entre planta

y aves para la dispersión de las semillas (JORDANO 1979, JORDANO 1982). En general, no obstante, la dieta de los passeriformes en este período es conocida sólo en aspectos parciales (BIBBY *et al.*, 1976, KROLL 1972, FERNS 1975, THOMAS 1979), destacándose la importancia del consumo de frutos en relación con la deposición de grasa premigratoria (BLONDEL 1969, FRY *et al.* 1970, SNOW 1971).

El estudio de la alimentación de los migrantes es pues de particular interés para determinar las adaptaciones tróficas de cada especie durante la migración, en particular la generalización del consumo de frutos entre especies típicamente insectívoras en el período de nidificación o durante la migración primaveral (BERTHOLD 1976b, LAURSEN 1978). Por otra parte, las agregaciones de especies durante la migración otoñal proveen una oportunidad para el estudio de las relaciones tróficas competitivas en el seno de estas "comunidades" temporales y su comparación con las situaciones más o menos en equilibrio de las comunidades nidificantes.

Area de estudio y Métodos

El trabajo de campo se realizó durante los meses de agosto y septiembre de 1978 en una localidad de Sierra Monera central (37° 55'N-4° 48'W), ya descrita en detalle (JORDANO 1979, 1982). Se trata de un pequeño valle rodeado de colinas de unos 550 m s.n.m. con las laderas cubiertas de vegetación esclerófila mediterránea (matorral bajo y bosque de *Quercus* spp.), relativamente bien conservada. Las aves se capturaron en redes japonesas colocadas en varios tipos de hábitats a lo largo de un pequeño arroyo en el fondo del valle (ver JORDANO 1982).

Las aves capturadas eran medidas, pesadas y se introducían en talegas individuales a fin de obtener muestras fecales. Además se obtuvieron dichas muestras por medio de un lavado del contenido gastrointestinal con solución salina fisiológica, empleando una fina sonda y una jeringa (MOODY 1970). Las muestras se conservaron en sobres de papel de filtro una vez desecadas y posteriormente se analizaron con una lupa binocular 10 X. En total se obtuvieron 207 muestras de 11 especies en las que se estimó visualmente el porcentaje de volumen ocupado por materia animal o vegetal, con una aproximación del 10%.

Las presas animales eran identificadas y se medía o estimaba su longitud con una precisión de 0,25 mm, así como su número según presencia de restos de exoesqueleto característicos (cabezas, élitros, alas, etc.). Los restos de materia vegetal, en su mayoría frutos, eran identificados según las semillas o bien por medio de preparaciones microscópicas de epicarpo. Los trozos de epicarpo hallados en las muestras se calentaban en un portaobjetos junto con unas gotas de solución de Hertwig (BAUMGARTNER y MARTIN 1939) y posteriormente se examinaban al microscopio para identificarlos por compara-

ción con fotografías de preparaciones "patrón" realizadas con frutos de todas las especies en el área de estudio (ver HERRERA 1981, HERRERA y JORDANO 1981). La importancia relativa global de cada tipo de presa i en cada especie j (IG_{ij}) se calculó a partir de su frecuencia de aparición (FA_{ij}), la proporción de volumen o biomasa (PB_{ij}) y su proporción numérica (PN_{ij}), según:

$$IG_{ij} = (PN_{ij} + PB_{ij}) FA_{ij}$$

(ver MCEACHRAN *et al.* 1976 y HERRERA 1978a). Los valores de PB se calcularon a partir de los volúmenes en el caso de la materia vegetal y según las longitudes, para las presas animales: $B_i = \sum L_i^3$ (ver HERRERA 1978a), y separadamente para las fracciones vegetal y animal de la dieta.

Los valores de IG son válidos para comparaciones entre presas animales, en las que es fácil distinguir las unidades-presa y calcular los valores de PN. Esto es inviable en el caso de los frutos, en particular en el de *Rubus* y *Ficus* ya que las aves sólo a veces ingieren el fruto entero (JORDANO 1979). La importancia global de cada tipo de fruto se ha tratado sólo en función de los valores de FA y PB, aunque se calcularon los valores de PN dividiendo el número de presencias del fruto i entre el número total de presencias de frutos.

El hecho de que diferentes tipos de presa tienen tiempos de digestión diferentes (KOERSVELD 1951, CUSTER y PITELKA 1975, 1978) puede introducir algunos errores en la valoración de la importancia de las presas consumidas. En particular, la importancia de la materia vegetal puede estar subestimada en mis muestras, al tener una mayor digestibilidad y menor tiempo de tránsito por el conducto digestivo que las presas animales (JORDANO y HERRERA, 1981). Por tanto las estimaciones referentes a contenido de materia vegetal en la dieta (Cuadro 1) deben considerarse conservativas.

Merece la pena considerar aquí brevemente el *status* fenológico de las especies estudiadas. La gran mayoría son especies en paso o estivales, que invernan al sur del Sahara (MOREAU 1972) y que alcanzan la mayor abundancia en el área de estudio a mediados de septiembre (HERRERA 1974, TORRES y LEÓN 1979). Estas incluyen a *Sylvia borin*, *S. communis*, *Muscicapa striata*, *Ficedula hypoleuca*, *Luscinia megarhynchos* e *Hippolais pallida*. *E. rubecula* y *S. atricapilla* registran en el área de estudio un paso más tardío (máximo a mediados de octubre, JORDANO 1982) y deben considerarse también invernantes (MURILLO y SANCHO 1969, JORDANO y HERRERA 1981). Por último, *Turdus merula*, *Parus caeruleus* y *P. major* son especies residentes que muestran importantes desplazamientos postreproductores durante los meses de estudio y un pico de abundancia sincrónico con las especies en paso (JORDANO 1982), por lo que he creído oportuno discutir aquí su alimentación durante este período.

RESULTADOS

1. Descripción de la dieta

Tanto el consumo de frutos y/o insectos como la importancia de cada tipo de presa, varía ampliamente entre las especies. Es patente en particular

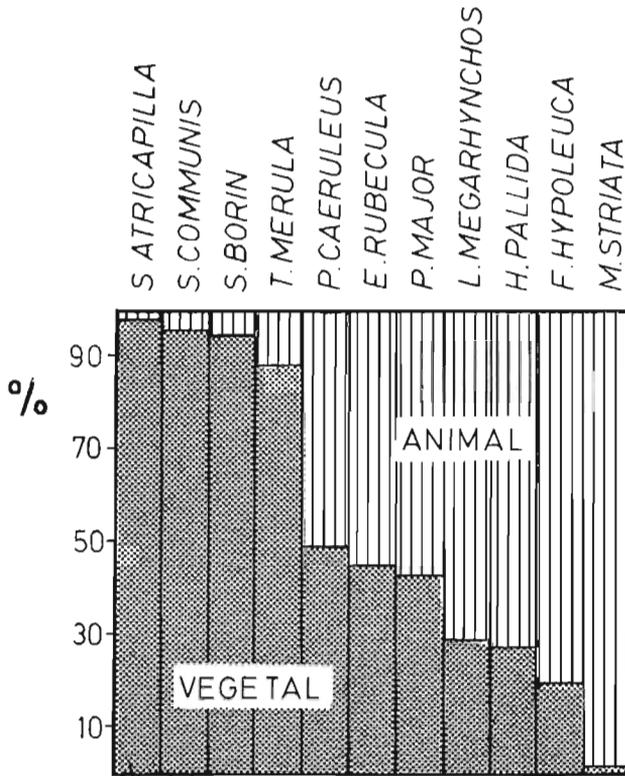


Figura 1. Porcentajes promedio de materia animal (rayado vertical) y materia vegetal (punteado), calculados según volumen (ver Métodos), en la dieta de varias especies de paseriformes estudiadas en Sierra Morena Central (provincia de Córdoba) en agosto-septiembre de 1978.

Mean percent animal (bars) and vegetable (dots) matter content (by volume) in the diets of several passerine birds. Study period: august-september 1978, Central Sierra Morena (Córdoba province, southern Spain).

el marcado gradiente insectivorismo/frugivorismo que ilustran las especies estudiadas (fig. 1). Destaca un grupo de verdaderos frugívoros, formado por las tres *Sylvia* y *T. merula*, con más de un 85% del volumen de la dieta representado por frutos. Un grupo intermedio, en el que frutos e insectos tienen un papel similar en la dieta (entre 40 y 50% del volumen), está formado por los dos *Parus* y por *E. rubecula*, que podrían calificarse de omnívoros. Por último, el grupo de insectívoros (con menos del 30% representado por frutos) está compuesto por *L. megarhynchos*, *H. pallida*, *F. hypoleuca* y *M. striata*.

Cuadro 1

Importancia de la materia vegetal (frutos) en la dieta de varias especies de passeriformes durante los meses de agosto y septiembre, 1978, en Sierra Morena Central. Las cifras indican el porcentaje de muestras de cada especie en cada una de cuatro clases de contenido en materia vegetal.

Vegetable matter content (fruits) in faecal samples from passerine birds in August-September 1978, Central Sierra Morena. Figures are percent samples in four exclusive classes of percent volume made up by fruits remains.

	N	CONTENIDO EN MATERIA VEGETAL				(100)
		<30	30-60	60-90	>90	
<i>Sylvia atricapilla</i>	30	—	—	—	100,0	33,3
<i>Sylvia communis</i>	7	—	—	28,6	71,4	28,6
<i>Sylvia borin</i>	84	—	2,5	13,2	84,3	36,1
<i>Turdus merula</i>	18	—	11,1	22,2	66,7	16,7
<i>Parus caeruleus</i>	8	37,5	12,5	25,0	25,0	25,0
<i>Erethacus rubecula</i>	14	35,7	42,9	14,3	7,1	—
<i>Parus major</i>	7	57,1	—	—	42,9	—
<i>Luscinia megarhynchos</i>	9	66,7	22,2	—	11,1	—
<i>Hippolais pallida</i>	7	71,4	14,3	—	14,3	14,3
<i>Ficedula hypoleuca</i>	17	58,8	35,3	5,9	—	—
<i>Muscicapa striata</i>	6	100,0	—	—	—	—

Todas las especies ingieren frutos, aunque en cantidades muy variables. En el Cuadro 1 se presentan las distribuciones de frecuencia para cada especie a lo largo de este gradiente. De nuevo se observan las tendencias anteriores. Entre los frugívoros, *T. merula* es la especie con un mayor consumo de insectos, con sólo un 16,7% de las muestras conteniendo 100% materia vegetal. En el extremo opuesto se sitúa *S. borin*, con un 36,1% y *S. atricapilla*, en la que la totalidad de las muestras contenía más de 90,0% de materia vegetal. En los dos *Parus* se aprecia una tendencia a la bimodalidad, sugiriendo la existencia de una gran variabilidad interindividual en el consumo de frutos. Esta misma tendencia se observa en *L. megarhynchos* y *H. pallida*, en los que algunas muestras contenían 90,0% de materia vegetal.

La importancia global de cada tipo de presa se ha representado en la fig. 2 por medio de sus tres componentes básicos. Entre los frutos más consumidos destacaron los de *Rubus ulmifolius* y *Ficus carica*. La primera especie apareció en un 65,7% del total de muestras y la segunda en un 31,3%. Globalmente representan el 65,2 y el 31,3% respectivamente, de la materia vegetal consumida por todas las especies. Otros frutos aparecieron siempre en

menos de un 2,0% de las muestras y representando menos del 2,0% de la biomasa, principalmente en las muestras de las 4 especies de frugívoros; se incluyen aquí frutos de *Lonicera implexa*, *Pistacia terebinthus*, *Celtis australis*, *Rosa sp.*, *Daphne gnidium* y *Smilax aspera*, principalmente (Cuadro 2, ver Apéndice).

Entre las presas animales destacan Coleoptera (Carabidae, Chrysomelidae, Curculionidae y Coccinellidae, principalmente) y Formicidae, los primeros tanto en FA (40,1%) como en PB (37,3%) y los segundos en PN (52,2%). En valor de importancia relativa global (IG), los formícidos superan a los coleópteros (30,3 vs. 25,5, respectivamente). El resto de los grupos taxonómicos tiene una importancia mucho menor (IG inferior a 3,9) e incluye a Hymenoptera (excepto Formicidae), Hemiptera (Pentatomidae y Aphidae), Diptera y Arachnida (Araneae, Acari), entre otros. Destacan los himenópteros (Ichneumonidae, Apidae), que son presas comunes de algunas especies (ver Cuadro 2).

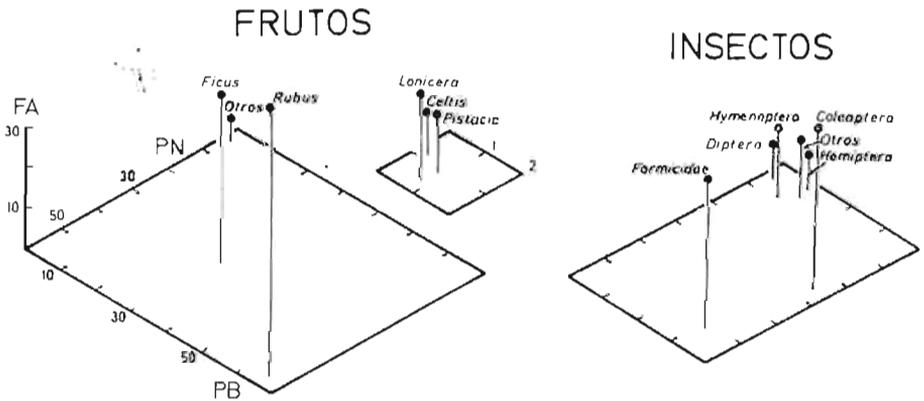


Figura 2. Valores de importancia de diversos tipos de frutos e insectos en la alimentación de las especies estudiadas (ver Cuadro 2), según su frecuencia de aparición (FA), porcentaje de volumen (PB) y porcentaje numérico (PN), según número de presas (insectos) o presencias (frutos).

Importance values for several fruits and insects included in the diet of the species studied (see Cuadro 2). FA, frequency of occurrence; PB, percent biomass (by volume); and PN, percent of total prey items (insects) or total fruit presences (fruits).

2. Relaciones tróficas interespecíficas

Tipos de presa. Creo justificado tratar detalladamente la composición de la dieta, según categorías taxonómicas, para cada una de las especies estudiadas (Cuadro 2).

Frugívoros. La importancia de los distintos frutos varía ampliamente entre los frugívoros; las principales diferencias se dan en el consumo de frutos de *Rubus* y *Ficus*. PB de *Rubus* oscila entre 46% (*S. borin*) y 93% (*S. communis*) y su FA es máxima en *T. merula* (94,4%) y mínima en *S. borin* (64,0%). Por otra parte, *Ficus* tiene cierta importancia sólo en la dieta de *S. borin* (FA y PB entre 50 y 60%) y *S. atricapilla* (FA y PB por encima de 30%).

En relación con las presas animales, sólo *T. merula* es un consumidor regular de hormigas (IG=48,5 vs. IG=39,6 para los coleópteros). *S. atricapilla* y *S. borin* consumen principalmente coleópteros (IG=16,3 y 25,3, respectivamente) e himenópteros (IG=10,7 y 6,5, respectivamente) y, sólo esporádicamente, hormigas (IG inferior a 7,0), mientras que *S. communis* se centra en coleópteros (IG=17,0) y hemípteros (IG=26,2) (Cuadro 2).

Omnívoros. Tanto los frutos de *Rubus* como los de *Ficus* aparecen representados en la dieta de *E. rubecula* y los dos *Parus* (Cuadro 2): PB de *Rubus* es mayor de 50% en las tres especies, mientras que para *Ficus* es inferior al 30% en *E. rubecula* y *P. caeruleus* e igual al 50% en *P. major*. En cuanto a la materia animal, *E. rubecula* consume asiduamente hormigas (IG=89,7) y *P. major* y *P. caeruleus*, coleópteros (IG=56,5 y 91,2, respectivamente).

Insectívoros. La exigua representación de la materia vegetal en la dieta de estas especies está determinada por el consumo esporádico de frutos de *Rubus* (Cuadro 2). Sólo se registró consumo de frutos de *Ficus* en *F. hypoleuca*. El porcentaje de volumen representado por la materia vegetal es siempre menos del 30% (Fig. 1), aunque para algunas especies los valores de PB de *Rubus* excedan el 80%, ya que están calculados sólo sobre la fracción vegetal de la dieta.

Los formícidos son la presa básica de *F. hypoleuca* (IG=160,9) y *L. megarhynchos* (IG=127,0); *H. pallida* toma principalmente coleópteros (IG=53,2) y *M. striata*, himenópteros (IG=53,4).

Tamaño de presa. Las distribuciones de frecuencia de tamaños de presa de las distintas especies se han representado en la fig. 3. Los tamaños de presa medios son muy similares, y su rango de variación es sólo de 3mm (entre 3,59 mm en *H. pallida* y 6,59 mm en *T. merula*). Las especies aparecen muy "empaquetadas" en el intervalo de tamaño de 2-4 mm.

Cuadro 2

Composición de la dieta de algunos passeriformes durante los meses agosto-septiembre 1978 en Sierra Morena Central. FA, frecuencia de aparición (respecto al total de muestras de cada especie, N); PN, porcentaje numérico, respecto al total de presas, n; PB, porcentaje de volumen (biomasa).

Dietary composition of several passerine species in Central Sierra Morena, August-September 1978. FA, frequencies of occurrence (over the total number of samples for each species, N); PN, percent of total prey items (n); PB, percent volume (biomass). Figures for animal and vegetable matter were calculated separately.

	<i>Sylvia borin</i>			<i>Sylvia atricapilla</i>			<i>Sylvia communis</i>			<i>Turdus merula</i>		
	FA	PB	PN	FA	PB	PN	FA	PB	PN	FA	PB	PN
<i>Ficus carica</i>	60,7	50,9	44,0	66,7	38,3	43,2	28,6	7,1	25,0	11,0	0,5	8,7
<i>Rubus ulmifolius</i>	69,0	46,2	50,0	70,0	56,6	47,7	85,7	92,9	75,0	94,4	79,3	73,9
Otros frutos	8,3	2,9	6,8 ^a	10,0	5,1	9,1 ^b	—	—	—	22,2	20,2	17,4 ^c
Coleoptera	32,1	39,9	38,9	23,3	45,6	24,2	42,8	8,1	31,6	50,0	45,4	33,8
Hymenoptera	20,2	13,9	18,2	26,7	12,7	27,3	28,6	11,9	10,5	5,6	0,2	1,3
Formicidae	19,0	13,6	23,0	20,0	11,0	21,2	28,6	5,9	26,3	55,6	33,2	54,0
Hemiptera	7,1	14,3	4,8	10,0	9,0	9,1	42,8	45,5	15,8	11,1	8,0	2,7
Diptera	1,2	0,3	0,8	10,0	18,3	9,1	14,3	28,6	15,8	16,7	3,2	4,1
Neuroptera	1,2	3,3	0,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lepidoptera	1,2	2,3	1,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Orthoptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11,1	10,0	4,1
Arachnida	7,1	7,8	4,8	6,7	2,7	6,1	—	—	—	—	—	—
No identificado	8,3	4,6	7,1	3,3	0,8	0,3	—	—	—	—	—	—
TOTAL MAT. VEGETAL ^d		94,7±11,5		98,3± 1,5			95,8± 4,3			88,1±16,7		
N		84		30			7			18		
n		126		33			19			74		

a: incluye *Lonicera implexa*, *Smilax aspera*, *Daphne gnidium*, *Pistacia terebinthus* y no identificado.

b: incluye *Lonicera implexa*, *Pistacia terebinthus* y *Celtis australis*.

c: incluye *Rosa sp.*, *Celtis australis* y *Arbutus unedo*.

d: media±desv. típica del porcentaje de volumen ocupado por materia vegetal en las muestras individuales, N.

Cuadro 2 (Continuación)

	<i>Parus caeruleus</i>			<i>Erethacus rubecula</i>			<i>Parus major</i>		
	FA	PB	FN	FA	PB	PN	FA	PB	PN
<i>Ficus carica</i>	25,0	26,0	28,6	26,7	28,6	26,7	28,6	50,0	50,0
<i>Rubus ulmifolius</i>	62,5	74,0	71,4	46,7	58,0	46,7	28,6	50,0	50,0
Otros frutos	—	—	—	26,6	13,4	26,6 ^a	—	—	—
Coleoptera	62,5	76,8	69,2	57,1	48,8	29,0	57,1	56,1	42,8
Hymenoptera	12,5	0,8	7,7	—	—	—	14,3	4,7	7,1
Formicidae	—	—	—	78,6	46,3	67,8	—	—	—
Hemiptera	—	—	—	—	—	—	42,8	27,8	21,4
Diptera	—	—	—	—	—	—	14,3	2,3	7,1
Neuroptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lepidoptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Orthoptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Arachnida	25,0	9,4	15,4	—	—	—	—	—	—
No identificado	12,5	12,9	7,7	7,1	4,9	3,2	28,6	9,1	14,3
TOTAL MAT. VEGETAL	49,0±41,2			45,1±36,1			42,8±53,4		
N	8			14			7		
n	13			31			13		

a: incluye *Lonicera implexa* y no identificado.

Cuadro 2 (Conclusión)

	<i>Ficedula hypoleuca</i>			<i>Luscinia megarhynchos</i>			<i>Hippolais pallida</i>			<i>Muscicapa striata</i>		
	FA	PB	FN	FA	PB	PN	FA	PB	PN	FA	PB	PN
<i>Ficus carica</i>	17,6	11,2	21,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rubus ulmifolius</i>	64,7	88,8	78,6	44,4	95,0	80,0	71,4	100,0	100,0	33,3	75,0	66,7
Otros frutos	—	—	—	11,1	3,0	20,0 ^a	—	—	—	16,7	25,0	33,3 ^a
Coleoptera	47,1	10,4	8,3	55,6	40,8	11,4	42,8	74,4	50,0	66,7	10,0	22,7
Hymenoptera	17,6	4,7	3,8	—	—	—	14,3	4,1	6,2	50,0	70,5	36,4
Formicidae	100,0	75,2	85,7	88,9	55,8	87,1	42,8	2,4	37,5	33,3	12,9	18,2
Hemiptera	5,9	1,0	0,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Diptera	5,9	0,3	0,7	—	—	—	—	—	—	16,7	5,0	13,6
Neuroptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lepidoptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Orthoptera	5,9	8,4	0,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Arachnida	—	—	—	11,1	3,4	1,4	—	—	—	—	—	—
No identificado	—	—	—	—	—	—	14,3	19,1	6,2	16,7	1,6	9,1
TOTAL MAT. VEGETAL	19,5±24,5			29,4±37,4			27,7±39,0			1,5± 1,9		
N	17			9			7			6		
n	133			70			16			22		

a: incluye no identificado.

El tamaño medio de presa está correlacionado con el peso corporal ($r_s = 0,773$, $p < 0,01$, $n = 11$) y con el ancho del culmen ($r_s = 0,754$, $p < 0,01$, $n = 11$), al igual que el tamaño medio de presa al considerar sólo los coleópteros ($r_s = 0,673$, $0,618$, $p < 0,05$, $n = 11$, respectivamente). En cambio, el tamaño medio de presa considerando sólo los formícidos únicamente está relacionado con características del culmen (longitud, $r_s = 0,702$, $p < 0,05$; y ancho, $r_s = 0,893$, $p < 0,01$, $n = 8$). En el Cuadro 3 se muestran los tamaños medios para presas de distintas categorías taxonómicas. Una misma especie toma diferentes tamaños de presa para distintos tipos de presa. Promediando entre las 11 especies, las presas de mayor tamaño son los dípteros ($5,5 \pm 1,3$ mm), seguidos de los coleópteros ($5,1 \pm 1,4$ mm), los himenópteros no formícidos ($4,8 \pm 1,3$ mm) y los formícidos ($4,1 \pm 0,7$ mm). Cabe esperar que las especies más generalistas en su alimentación sean las de mayor tamaño, dado que tienen acceso a presas tanto grandes como pequeñas. En el Cuadro 4 se muestran los valores de amplitud de nicho para las 11 especies, calculados según la expresión de Simpson (MACARTHUR 1972):

$B = (\sum p_i^2)^{-1}$, donde B: amplitud de nicho; p_i : frecuencia del tipo de presa i en la dieta. Existe una correlación significativa entre B y el tamaño corporal ($r_s = 0,754$, $p < 0,01$, $n = 11$), que confirma la predicción. Por otra parte, el peso corporal también está relacionado con la desviación típica de los tamaños de presa ($r_s = 0,664$, $p < 0,05$, $n = 11$), lo que sugiere que, permaneciendo otros factores constantes, también una mayor variedad de tamaños de presa es consumida por especies de mayor tamaño corporal.

DISCUSIÓN

Frugivorismo frente a insectivorismo

El consumo de frutos está ampliamente extendido entre las especies migradoras y esto ha sido interpretado tradicionalmente asignando a los frutos un papel central en el proceso de deposición de grasa antes y/o durante la migración (BLONDEL 1969, FRY *et al.* 1970, SNOW 1971, FERNS 1975). Esta idea ha sido rechazada recientemente por BERTHOLD (1976a, b) basándose en resultados, obtenidos con aves en cautividad, que demostraban que la ingestión exclusiva de frutos, cuyo contenido en nutrientes es generalmente deficitario

Cuadro 3

Tamaños de presa medios de diferentes tipos de presas en la dieta de varias especies de passeriformes en el período agosto-septiembre 1978 en Sierra Morena Central. Las cifras indican las longitudes medias (mm) de cada categoría, con la desviación estándar y el tamaño de la muestra entre paréntesis.

Mean prey sizes (mm) of different prey types in the diet of several passerine species, august-september 1978, in Central Sierra Morena. Standard deviations and sample sizes in parentheses.

	Coleoptera	Formicidae	Hymenoptera	Hemiptera	Diptera
<i>Sylvia atricapilla</i>	5,5 (1,4, 8)	3,7 (0,5, 7)	3,3 (1,1, 9)	4,3 (1,5, 3)	5,7 (1,5, 3)
<i>Sylvia communis</i>	3,5 (1,0, 6)	3,4 (1,0, 5)	—	7,74(3,2, 3)	6,0 (3,5, 3)
<i>Sylvia borin</i>	5,5 (2,2, 49)	4,3 (2,0, 29)	4,9 (2,1, 23)	7,3 (4,2, 6)	—
<i>Turdus merula</i>	7,4 (2,5, 25)	5,7 (1,9, 40)	—	—	6,7 (1,5, 3)
<i>Parus caeruleus</i>	3,7 (1,7, 9)	—	—	—	—
<i>Eribacus rubecula</i>	4,8 (1,3, 9)	3,6 (0,9, 21)	—	—	—
<i>Parus major</i>	6,2 (0,9, 6)	—	—	—	—
<i>Luscinia megarhynchos</i>	7,2 (3,4, 8)	4,2 (1,5, 63)	—	—	—
<i>Hippolais pallida</i>	3,6 (1,1, 8)	—	—	—	—
<i>Ficedula hypoleuca</i>	4,5 (1,4, 11)	4,0 (0,9, 114)	4,8 (0,4, 5)	—	—
<i>Muscicapa striata</i>	3,9 (1,1, 5)	4,2 (1,9, 4)	6,4 (1,8, 8)	—	3,7 (1,1, 3)

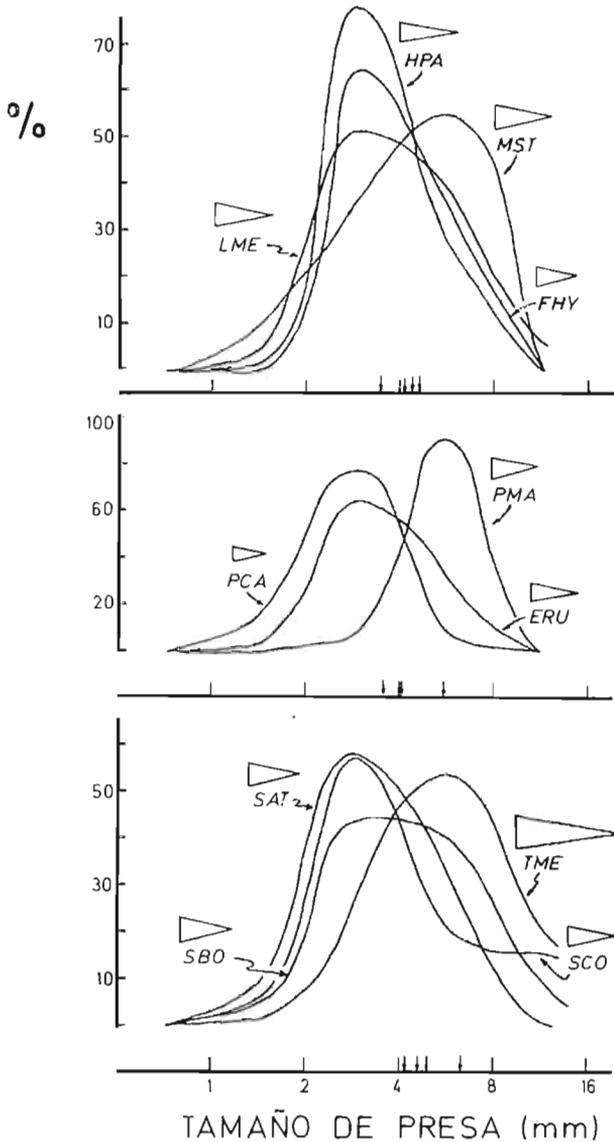


Figura 3. Distribuciones de frecuencia de los tamaños de presa (todos los tipos de presa agrupados), para las especies estudiadas. La abscisa tiene divisiones logarítmicas para obtener curvas cuasi-normales. Las flechas indican las medias para cada distribución y los triángulos representan los contornos de los picos, a escala, para ilustrar las diferencias en longitud y ancho en la base. Las especies se han agrupado según su tipo de alimento (ver texto).

Frequency distributions of prey sizes (all the prey types pooled). Prey sizes have been ordered on a log scale to get quasi-normalized curves. Arrows on the abscise indicate mean prey sizes, and triangles show bill patterns to illustrate differences in length and width at the base. Species are grouped according to food regime (see Cuadro 4).

en algunos compuestos esenciales como proteínas o grasas, resulta en pérdidas de peso irreversibles que se evitan si la dieta incluye cierta cantidad de materia animal.

Efectivamente los frutos que consumen los migrantes de otoño (*Rubus*, *Sambucus*, *Daphne*) y que integran la mayor parte de su dieta (KROLL 1972, FERNS 1975, THOMAS 1979), no contienen más de un 4,0% de grasa (en relación al peso seco de la pulpa) o un 2,5% de proteína, aunque son ricos en carbohidratos (87,6%) y agua (>75%) (SNOW 1971, BERTHOLD 1976a, FERNS 1975). Los insectos en general contienen mucha proteína y grasa (=35% y 14%, respectivamente), aunque tienen menos carbohidratos (4%) y agua (10%) (BERTHOLD 1976a). En valor calórico los insectos no son tan diferentes a los frutos succulentos antes citados (22,0-28,3 kJ/g peso seco *vs.* 17,1-18,4 kJ/g, respectivamente). BERTHOLD (1976b) encontró que supliendo las dietas frugívoras de algunas especies tratadas aquí (*Sylvia*, *T. merula*, *E. rubecula*) con una cantidad de insectos aproximada a un 15% del peso corporal, no se registran pérdidas de peso. Esto sugiere que los frutos constituyen un alimento adecuado para los migrantes cuando es alta su disponibilidad y en tanto que su consumo vaya combinado con la ingestión de cierta cantidad de insectos (BERTHOLD 1976b); su importancia en la dieta será mayor en situaciones de escasez de presas animales.

El período estival (julio-octubre) en la zona mediterránea se caracteriza por una baja disponibilidad de insectos (HERRERA 1976) paralela a unas condiciones extremas de precipitación y temperatura. La maduración de una abundante cosecha de frutos por algunas especies de plantas como *Rubus* o *Ficus* durante este período (JORDANO 1979) crea una situación de alta disponibilidad de alimento alternativo a los insectos, fácilmente accesible para los paseriformes en migración. Los frutos no sólo pueden suplir las demandas energéticas de algunas especies (FERNS 1975, ver más adelante) sino que también son una fuente importante de agua en los secos y cálidos veranos mediterráneos, dado que la deshidratación es un síntoma común que acompaña a los migrantes a la llegada a sitios calurosos (MOREAU 1972, LANGSLOW 1976). Probablemente el consumo esporádico de frutos succulentos por especies típicamente insectívoras (véase BRENSING 1977) está relacionado con estas necesidades hídricas.

Durante la migración otoñal, un individuo "promedio" de *S. borin* necesita una ganancia bruta de 3,0 g de grasa/día (=28,5 Kcal/día), que le permite una ganancia neta de 1,0 g/día (ver Langslow 1976). Con una dieta compuesta sólo por frutos de *Rubus*, tendría que ingerir 38 frutos/día, a ra-

zón de 0,5771 Kcal/fruto (según datos de WHITE 1975 y JORDANO 1980), para suplir la demanda metabólica diaria de 21,25 Kcal/día (KING 1974). Para ganar esos 3 g de grasa habría de invertir 43,1 min/día consumiendo fruto directamente en la planta, osea el 6% del tiempo de actividad diario, dado que, en promedio, *S. borin* consume 2,7 frutos/visita a una planta de *Rubus* durante 1,32 min que dura la visita, en los que ingiere 1,564 Kcal (JORDANO 1982 e inédito). Estas cifras de consumo son teóricamente posibles tanto para *S. borin* como para otros frugívoros como *S. atricapilla*, *S. communis* o incluso *T. merula*. Incluyendo en la dieta otros frutos de mayor contenido en grasa (p. ej. *P. terebinthus*) e insectos, como de hecho hacen, parece evidente que puedan mantener un balance positivo de peso con una alimentación casi enteramente frugívora. Todos estos datos sugieren que los frutos succulentos pueden jugar un papel muy importante en la deposición de grasa en los migrantes trans-saharianos que se detienen en el Sur de España, en hábitats similares al área de estudio, antes de llevar a cabo el paso del desierto.

Los resultados expuestos en este trabajo demuestran que aunque el consumo de frutos está ampliamente extendido entre los migrantes, existen importantes diferencias interespecíficas en el grado de frugivorismo. No obstante, las tendencias al consumo de frutos que muestran las especies estudiadas se mantienen en otras localidades durante el paso otoñal (BRENSING 1977) y pueden intensificarse para algunas especies como *S. atricapilla* y *E. rubecula* durante el período invernal (JORDANO y HERRERA, 1981, y referencias allí citadas).

La capacidad de utilizar los frutos como una fuente de energía debe depender de una alta eficiencia en el consumo y de un tiempo corto de digestión y asimilación, que permita al individuo una alta tasa de visita a la planta. Es de esperar que frugívoros y no-frugívoros muestren ciertas diferencias en sus adaptaciones tróficas que hayan hecho posible la utilización diferencial, de una manera eficiente, de frutos y/o insectos.

Implicaciones del consumo diferencial de frutos e insectos

En el Cuadro 4 se muestra una serie de "atributos" relacionados con la alimentación, para las especies estudiadas. Las dietas frugívoras están asociadas a conductas de búsqueda de presas animales directamente sobre las ramas (*gleaning*); así las especies "rebuscadoras" muestran un mayor porcentaje de

materia vegetal en la dieta que las especies que emplean otros tipos de conducta ("caminar", "acecho", etc.) ($U=5$, $p=0,041$, prueba U de Mann-Whitney). Esto probablemente es debido a que los insectívoros rebuscadores, con su mayor movilidad y rapidez en la captura de presas (ECKHARDT 1979) están mejor "equipados" para una utilización eficiente de los frutos (JORDANO 1979). Las especies que capturan insectos con otras técnicas, bien emplean la anterior al consumir frutos (*T. merula*, *P. major*, *L. megarhynchos*) bien utilizan la misma (*E. rubecula*, *F. hypoleuca*, *M. striata*) con una eficiencia en la ingestión mucho menor (JORDANO 1979).

Cuadro 4

Resumen de las principales adaptaciones tróficas de los passeriformes estudiados durante el período agosto-septiembre, 1978, en Sierra Morena Central.

Summary of the main trophic adaptations showed by migrant passerines studied in central Sierra Morena, august-september 1978. Columns from left to right are: body weight (g), main food type (F. frugivore; O. omnivore; I. insectivore), main insect prey, niche width (prey type, see text), and main foraging behaviour for insects and fruits (CAM, ground feeding; REB, gleaning; VUE, flycatching; ACE, sallying to the air or ground).

	Peso corporal ^a	Alimentación ^b	Tipo de presa ^c animal	B ^d	Comportamiento ^e Insectos Frutos	
<i>Turdus merula</i>	68,4	F	FOR	3,00	CAM	REB
<i>Luscinia megarhynchos</i>	23,4	I	FOR	2,09	CAM	REB
<i>Sylvia borin</i>	20,3	F	COL	4,39	REB	REB
<i>Sylvia communis</i>	19,0	F	HEM	3,19	REB	REB
<i>Sylvia atricapilla</i>	17,3	F	COL	3,59	REB	REB
<i>Parus major</i>	16,4	O	COL	2,48	CAM	REB
<i>Muscicapa striata</i>	15,1	I	HYM	1,90	VUE	VUE
<i>Erithacus rubecula</i>	14,5	O	FOR	2,20	CAM, ACE	ACE
<i>Ficedula hypoleuca</i>	13,8	I	FOR	1,71	VUE	VUE
<i>Hippolais pallida</i>	13,1	I	COL	1,69	REB	REB
<i>Parus caeruleus</i>	9,3	O	COL	1,62	REB	REB

a: valores medios para aves capturadas durante el período de estudio (gramos).

b: F, frugívoro; O, omnívoro; I, insectívoro (ver texto).

c: tipo de presa con mayor valor de IG (ver texto y Cuadro 2).

d: $B = (\sum p^2) - 1$, ver texto.

e: tipo de comportamiento durante la búsqueda y caza de insectos y durante la ingestión de frutos (HERRERA 1978b, JORDANO 1979 e inédito). CAM, búsqueda en el suelo (camínar); REB, "rebuscar" (gleaning) en ramas y follaje; ACE, caza al "acecho" desde un posadero, al suelo o al aire; VUE, caza "al vuelo" desde posadero (un tipo de ACE).

Por otra parte, un mayor consumo de insectos conlleva una disminución en la amplitud de nicho ($r_s = -0,736$, $p < 0,01$, $n = 11$), lo que sugiere, junto con lo anterior, que una mayor dependencia en los insectos está ligada tanto a una mayor especialización en tipos de presa como a la posesión de técnicas de captura y búsqueda eficientes y estereotipadas. Por el contrario, una mayor dependencia en los frutos está relacionada con una dieta animal generalista y con una mayor versatilidad en la conducta de búsqueda de alimento.

El tamaño corporal influye de una manera importante en los tipos y tamaños de presa incluidos en la dieta (SCHOENER 1969), ya que está estrechamente relacionado con las demandas energéticas del predador. Aunque las cuatro especies frugívoras son las de mayor tamaño en mi área de estudio, no existe una relación significativa entre peso corporal y consumo de frutos ($r_s = 0,435$, $p > 0,05$, $n = 11$). En cuanto a las presas animales, aunque especies de diferentes tamaños ingieren insectos de distinta talla, existe en general una gran similitud en los tamaños de presa (fig. 4). Una medida del "empaquetamiento" a lo largo de una dimensión como el tamaño de presa fue sugerida por MACARTHUR (1972) como la razón de la distancia d , entre los valores medios de tamaño de presa, y una medida de la variabilidad específica en la utilización de los diferentes tamaños de presa (p. ej., la desviación típica, w , de las medias anteriores). La razón d/w promedio, calculada sobre los 10 pares de especies adyacentes según tamaños de presa, fue de $0,18 \pm 0,15$, bastante menor de la 1,0 necesaria para una coexistencia estable según la teoría y que los valores obtenidos para comunidades nidificantes (WIENS y ROTENBERRY 1979). Creo que podría imaginarse ahora la dinámica del paso otoñal como una sucesión de agregaciones, locales y temporales, de especies en régimen de baja competencia interespecífica, promovida por un consumo diferencial y oportunista de los recursos del medio (frutos e insectos, principalmente). La eficiencia en la explotación de estos dos tipos de recursos no depende sólo de factores intrínsecos a ellos (abundancia y distribución espacial) sino también de las adaptaciones tróficas específicas de cada especie de ave que los utiliza.

AGRADECIMIENTOS

Estoy especialmente agradecido a Myriam por su ayuda en el campo con los pájaros y las redes. También José A. Torres y Amparo León me acompañaron en numerosas ocasiones. Carlos M. Herrera me ayudó desde el principio con sus consejos y discusiones sobre frutos y pájaros y Ramón C. Soriguer colaboró especialmente, enseñán-

dome cómo hacer las preparaciones de epicarpos. Por último, mi agradecimiento para D. Toribio Torres, que me permitió trabajar en El Bañuelo y me acompañó en muchas ocasiones.

RESUMEN

Se estudia la composición de la dieta de 11 especies de passeriformes durante el período de paso otoñal, Agosto-Septiembre de 1978, en una localidad de Sierra Morena central (provincia de Córdoba).

Las especies estudiadas muestran un gradiente desde una alimentación casi totalmente frugívora, con más de un 90% del volumen de la dieta compuesto por materia vegetal (*S. atricapilla*, *S. communis*, *S. borin* y *T. merula*), hasta una situación de insectivorismo casi completo (*L. megarhynchos*, *H. pallida*, *F. hypoleuca* y *M. striata*), con menos del 30% de materia vegetal (frutos) en la dieta. Para un tercer grupo de especies (*E. rubecula*, *P. major*, *P. caeruleus*) la importancia de la materia animal y vegetal es similar (— 50% del volumen).

Entre los frutos más consumidos destacan los de *Rubus ulmifolius* y *Ficus carica* que, globalmente, representaron el 65,2 y 31,3%, respectivamente, de la materia vegetal consumida, con una frecuencia de aparición de 65,7 y 31,3%, respectivamente, del total de muestras fecales examinadas (n=207). La importancia de los frutos de *Rubus*, referida a biomasa (PB), oscila entre 46% (*S. borin*) y 93% (*S. communis*); los frutos de *Ficus* sólo alcanzan cierta importancia en la dieta de *S. borin* (PB>50%) y de *S. atricapilla* (PB>30%). Frutos de otras especies aparecieron en menos del 2,0% de las muestras y representando menos de un 2,0% de la biomasa, siempre en las especies frugívoras, e incluían *Lonicera implexa*, *Pistacia terebinthus*, *Celtis australis* y *Rosa sp.*, entre otros.

Entre las presas animales destacan los coleópteros y los formícidos, con valores de importancia global (IG) de 25,5 y 30,3, respectivamente. Los formícidos son la presa principal de *T. merula*, *F. hypoleuca*, *L. megarhynchos* y *E. rubecula*, variando su importancia global entre 160,9 (*F. hypoleuca*) y 48,5 (*T. merula*). Los coleópteros son importantes para *S. atricapilla* (16,3) y *S. borin* (25,3), (aunque estas especies toman también otros tipos de presas), *P. major* (5,65), *P. caeruleus* (91,2) y *H. pallida* (53,2). *S. communis* toma principalmente hemípteros (26,2) y *M. striata*, himenópteros (53,4).

El tamaño medio de presa está correlacionado con el peso corporal, aunque una misma especie toma distintos tamaños para diferentes tipos de presa. Los tamaños de presa medios oscilan sólo entre 3,59 mm y 6,59 mm. Por otra parte, las especies de mayor peso corporal toman una mayor variedad de tipos de presa.

Se discuten las adaptaciones tróficas diferenciales que están relacionadas con la utilización de frutos y/o insectos. En las especies estudiadas un mayor consumo de frutos está relacionado con una mayor amplitud de nicho trófico (tipos de presas) y con el empleo de técnicas de búsqueda de alimento versátiles. Así, las especies que buscan el alimento animal "rebuscando" en ramas y hojas, muestran una mayor proporción de

frutos en la dieta que aquellas que lo hacen con técnicas aparentemente más especializadas y eficientes (acechar, caminar, cazar al vuelo), sugiriendo que las primeras están mejor adaptadas a una utilización eficiente de los frutos.

SUMMARY

Diet composition of several passerine species during autumn migration (August-September 1978) was studied in Central Sierra Morena (Córdoba province).

Bird species studied show a gradient in diet composition from an almost exclusive frugivory (*S. atricapilla*, *S. communis*, *S. borin*, *T. merula*) to highly insectivorous diets (*L. megarhynchos*, *H. pallida*, *F. hypoleuca*, *M. striata*) (Fig. 1, Cuadro 1). A third group (*E. rubecula*, *P. major*, *P. caeruleus*) shows similar amounts of animal and vegetable matter in the diet (=50% volume).

The fruits more commonly taken were those of *Rubus ulmifolius* (65,2 and 65,7% for percent biomass, PB, and frequency of occurrence, FA, respectively) and *Ficus carica* (31,3% for both). PB values for *Rubus* fruits varied between 46% (*S. borin*) and 93% (*S. communis*); *Ficus* fruits were important only for *S. borin* (PB>50%) and *S. atricapilla* (PB>30%). Fruits of other plant species appeared with FA and PB values less than 2,0%, always in the frugivorous species, and included *Lonicera implexa*, *Pistacia terebinthus*, *Celtis australis* and *Rosa sp.*, among others (Cuadro 2).

Among the animal prey items, Coleoptera and Formicidae had importance values (IG's, see Methods) of 25,5 and 30,3, respectively. Ants were the main prey of *T. merula*, *F. hypoleuca*, *L. megarhynchos* and *E. rubecula*, with IG values ranging from 160,9 (*F. hypoleuca*) to 48,5 (*T. merula*). *S. atricapilla* and *S. borin* took a variety of animal prey, mainly beetles (IG=163, and 25,3, respectively) (Cuadro 2). *P. major*, *P. caeruleus* and *H. pallida* also took preferently beetles (56,5, 91,2 and 53,2, respectively). *S. communis* included mainly hemipterans (26,2) and *M. striata* hymenoptera (53,4) in their diets.

Mean prey size is correlated with body weight, although the same species took different prey sizes for different prey types (Cuadro 3). Larger species took also a greater variety of prey types (Cuadro 4).

The main trophic adaptations related to differential utilization of fruits and insects are discussed. Among the species studied, a greater dependence on fruits for food is related to a greater 'prey type' niche width and a gleaning foraging behaviour. Species using more stereotyped, and perhaps specialised, foraging behaviours (i. e., ground foraging, sallying, flycatching) were apparently unable to exploit fruits efficiently.

BIBLIOGRAFÍA

BAUMGARTNER, L. L. y A. C. MARTIN (1939): Plant histology as an aid in squirrel food-habit studies. *J. Wildl. Manage.*, 3: 266-268.

- BERTHOLD, P. (1976a): Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. *J. Orn.*, 117: 145-209.
- (1976b): The control and significance of animal and vegetable nutrition in omnivorous songbirds. *Ardea*, 64: 140-154.
- BIBBY, C. J., R. E. GREEN, G. R. M. PEPLER y P. A. PEPLER (1976): Sedge warbler migration and reed aphids. *Brit. Birds*, 69: 384-399.
- BLONDEL, J. (1969): Sédentarité et migration des oiseaux dans une garrigue méditerranéenne. *La Terre et la Vie*, 1969: 269-314.
- BRENSING, D. (1977): Nahrungsökologische Untersuchungen an Zugvögeln in einem südwestdeutschen Durchzugsgebiet während des Wegzuges. *Vogelwarte*, 29: 44-56.
- CODY, M. L. (1968): On the methods of resource division in grassland bird communities. *Am. Nat.*, 102: 107-147.
- (1974): *Competition and the structure of bird communities*. Princeton Univ. Press, Princeton, 318 p.
- CUSTER, T. W. y F. A. PITELKA (1975): Correction factors for digestion rates for prey taken by Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*). *Condor* 77: 210-212.
- y — (1978): Seasonal trends in summer diet of the Lapland Longspur near Barrow, Alaska *Condor* 80: 295-301.
- ECKHARDT, R. C. (1979): The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains. *Ecol. Monogr.*, 49: 129-149.
- FERNS, P. N. (1975): Feeding behaviour of autumn passage migrants in north east Portugal. *Ringing and Migration*, 1: 3-11.
- FRY, C. H., J. S. ASH y I. J. FERGUSON-LIBES (1970): Spring weights of some Palearctic migrants at Lake Chad. *Ibis*, 112: 58-82.
- HERRERA, C. M. (1974): El paso otoñal de *Sylvia borin* y *Sylvia communis* en la Reserva de Doñana. *Doñana-Acta Vert.*, 1: 83-119.
- (1976): *Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes en el Sur de España*. Tesis Doctoral, Univ. Sevilla, 514 pp.
- (1977): Ecología alimenticia del petirrojo (*Erithacus rubecula*) durante su invernada en encinares del Sur de España. *Doñana Acta-Vert.*, 4: 35-39.
- (1978a): Datos sobre la dieta invernal del colirrojo tizón (*Phoenicurus ochruros*) en encinares de Andalucía occidental. *Doñana-Acta Vert.*, 5: 61-71.
- (1978b): Ecological correlates of residence and non-residence in a mediterranean passerine bird community. *J. Anim. Ecol.*, 47: 871-890.
- (1981): Fruit food of Robins wintering in southern spanish mediterranean scrubland. *Bird Study*, 28: 115-122.
- y P. JORDANO (1981): *Prunus mahaleb* and birds: the high efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monogr.*, 51: 203-218.
- HESPENHEIDE, H. A. (1971): Food preference and the extent of overlap in some insectivorous birds, with special reference to the Tyrannidae. *Ibis*, 113: 59-72.
- (1975a): Selective predation by two swifts and a swallow in Central America. *Ibis*, 117: 82-89.

- (1975b): Prey characteristics and predator niche width. En: Cody, M. L. y J. M. Diamond (ed.): *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge, pp. 158-180.
- HUTCHINSON, G. E. (1958): Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22: 415-427.
- JORDANO, P. (1979): *Estrategias reproductivas de las zarzas (Rubus ulmifolius, Rosaceae): coevolución con los pájaros dispersantes de las semillas*. Tesina Lic., Univ. Córdoba, 105 pp.
- (1982): Migrant birds are the main seed dispersers of blackberries in southern Spain. *Oikos* 38: 183-193.
- y C. M. HERRERA (1981): The frugivorous diet of Blackcap populations wintering in southern Spain. *Ibis*, 123: 502-507.
- KING, J. R. (1974): Seasonal allocation of time and energy resources in birds. En: R. A. Paynter (ed.) *Avian energetics*. Nuttall Ornithol. Club, Cambridge, Mass., pp. 4-70.
- KOERSVELD, E. VAN (1951): Difficulties in stomach analysis. *Proceed., Xth Int. Orn. Congress*, 592-594.
- KROLL, H. (1972): Zur Nahrungsökologie der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*) beim Herbstzug 1969 auf Helgoland. *Vogelwarte*, 16: 280-285.
- LANGSLOW, D. R. (1976): Weights of Blackcaps on migration. *Ringing and Migration*, 1: 78-91.
- LAURSEN, K. (1978): Interspecific relationships between some insectivorous passerine species, illustrated by their diet during spring migration. *Ornis Scand.*, 9: 178-192.
- MACARTHUR, R. T. (1972): *Geographical ecology*. Harper & Row, New York, 269 pp.
- MCEACHRAN, J. D., D. F. BOESCH y J. A. MUSICK (1976): Food division within two sympatric species-pairs of skates (Pisces: Rajidae). *Mar. Biol.*, 35: 301-317.
- MCKEY, D. (1975): The ecology of coevolved seed dispersal systems. En: L. E. Gilbert y P. H. Raven (ed.), *Coevolution of animals and plants*. Austin, Texas, pp. 159-191.
- MOODY, D. T. (1970): A method for obtaining food samples from insectivorous birds. *Auk*, 87: 579.
- MOREAU, R. E. (1972): *The Palaearctic-African bird migration systems*. Academic Press, New York.
- MURILLO, F. y F. SANCHO (1969): Migración de *Sylvia atricapilla* y *Eriothacus rubecula* en Doñana según datos de capturas. *Ardeola*, 13: 129-137.
- ROOT, R. B. (1967): The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37: 317-350.
- SCHOENER, T. W. (1969): Models of optimal size for solitary predators. *Am. Nat.*, 103: 277-313.
- SNOW, D. W. (1971): Evolutionary consequences of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113: 194-202.
- THOMAS, D. K. (1979): Figs as a food source for migrating Garden Warblers in southern Portugal. *Bird Study*, 26: 187-191.

- TORRES, J. A. y A. LEÓN (1979): Paso otoñal de Passeriformes por una localidad de Sierra Morena Central (Sur de España). *Doñana-Acta Vert.*, 6: 55-65.
- WHITE, S. C. (1975): Ecological aspects of growth and nutrition in tropical fruit-eating birds. Ph. D. Diss., Univ. Pennsylvania.
- WIENS, J. A. y J. T. ROTENBERRY (1979): Diet niche relationships among North American grassland and shrubsteppe birds. *Oecologia (Berl.)*, 42: 253-292.

(Recibido 14 jul. 80)

PEDRO JORDANO

Unidad de Ecología y Erológica

Estación Biológica de Doñana

C/ Paraguay, 1

SEVILLA-12 (España)

APÉNDICE

Resumen de la aparición de diferentes especies de plantas en la dieta de las 11 especies de aves estudiadas en el área de trabajo. Las cifras (N) son frecuencias de aparición como semillas y/o pulpa (FA) y como semillas (FAS) en un total de 459 muestras analizadas. Se incluyen en este apéndice datos de los meses octubre y noviembre, no analizados en el texto, además de los correspondientes a agosto y septiembre. Los porcentajes PS están calculados sobre el total de 4.110 semillas aparecidas en las muestras y los valores de N indican el número de semillas identificadas de cada especie de planta.

ESPECIE	FA		FAS		FS	
	N	%	N	%	N	%
<i>Rubus ulmifolius</i>	279	60,8	229	49,9	2.646	64,4
<i>Ficus carica</i>	183	39,9	157	34,2	1.345	32,7
<i>Celtis australis</i>	74	16,1	35	7,6	45	1,1
<i>Arbutus unedo</i>	22	4,8	0	0,0	0	0,0
<i>Lonicera implexa</i>	8	1,7	6	1,3	11	0,3
<i>Pistacia terebinthus</i>	5	1,1	6	1,3	15	0,4
<i>Tamus communis</i>	2	0,4	1	0,2	2	0,05
<i>Asparagus acutifolius</i>	6	1,3	4	0,9	17	0,4
<i>Osyris alba</i>	2	0,4	2	0,4	2	0,05
<i>Daphne gnidium</i>	3	0,6	2	0,4	4	0,1
<i>Smilax aspera</i>	2	0,4	2	0,4	2	0,05
<i>Rosa</i> sp.	4	0,9	4	0,9	7	0,2
<i>Pistacia lentiscus</i>	2	0,4	1	0,2	1	0,05
<i>Myrtus communis</i>	2	0,4	2	0,4	2	0,05
<i>Rubia peregrina</i>	1	0,2	0	0,0	0	0,0
<i>Viburnum tinus</i>	12	2,6	2	0,4	3	0,1
Bellota (<i>Quercus</i> sp.)	30	6,5	0	0,0	0	0,0
No identificado*	11	2,4	2	0,4	8	0,2

*: semillas de Gramineae y Leguminosae.