

Ecología alimenticia del Petirrojo (*Erithacus rubecula*) durante su invernada en encinares del Sur de España

CARLOS M. HERRERA

Introducción

En la mitad meridional de la Península Ibérica el petirrojo (*Erithacus rubecula*) nidifica localmente en muchos puntos, pero es sobre todo un invernante regular que alcanza densidades apreciables durante el período Octubre-Febrero en una gran variedad de biotopos (HERRERA 1977, HERRERA y SORIGUER, 1977). Encinares, matorral mediterráneo y hábitats humanizados (parques, jardines, cultivos de frutales, etc.) recogen una importante porción de petirrojos invernantes. Un hábitat invernal muy característico son los encinares en altitudes medias que recubren aún extensas áreas de Sierra Morena.

A pesar de su ubicuidad y abundancia, la ecología invernal del petirrojo durante su permanencia en el sur de España es absolutamente desconocida. En lo que se refiere a su dieta, la única información disponible para la Península Ibérica es la proporcionada por GIL-LLERGET (1927, 1928, 1945), derivada del análisis de unos estómagos de aves colectadas en España central. MURILLO y SANCHO (1969) estudian la cronología migratoria de la especie en la Reserva Biológica de Doñana basándose en datos de capturas. En el presente trabajo describimos la dieta invernal del petirrojo en encinares de Sierra Morena central y occidental, intentamos dilucidar el importante papel jugado por el consumo de bellota en el engorde premigratorio de la especie y tratamos aspectos de su ecología relacionados con la dieta.

Material y métodos

RESUMEN:

Para la determinación de la dieta nos hemos basado exclusivamente en el análisis de contenidos estomacales procedentes de ejemplares colectados durante el período Oc-

tubre-Febrero de las temporadas 1974-75, 1975-76 y 1976-77 en varias localidades de Sierra Morena situadas en las provincias de Huelva, Sevilla y Córdoba. Todas ellas se sitúan en encinares, si bien las características de éstos en cuanto a densidad de árboles, manejo humano y cobertura varían de unos lugares a otros. Las localidades principales de muestreo, Caravales (Higuera de la Sierra, Huelva) y El Chinche (Villanueva de Córdoba, Córdoba) se hallan descritas en HERRERA (1977) y HERRERA (1978). El total de estómagos analizados fue de 88, repartidos por meses como sigue: Octubre (17), Noviembre (16), Diciembre (16), Enero (17) y Febrero (22). El período de estudio abarca la totalidad de la fase de invernada, comprendida entre los períodos de migración otoñal (Octubre) y primaveral (Marzo) (MURILLO y SANCHO 1969, HERRERA 1977).

Las aves colectadas fueron medidas en sus rasgos biométricos fundamentales, así como pesadas y puntuadas según su estado de acumulación de grasa, visible externamente a través de la piel en la región furcular, de acuerdo con una escala de cinco puntos (0-4) descrita en HERRERA (1974). La mayoría de las aves fueron capturadas en las horas centrales de la mañana o primeras de la tarde, de modo que no hemos considerado necesario ajustar los pesos obtenidos para eliminar los efectos de la disminución ponderal nocturna. Los estómagos eran extraídos inmediatamente y conservados en alcohol-70° hasta su posterior análisis en el laboratorio. En cada estómago se estimó visualmente el porcentaje en volumen representado por la materia vegetal y animal. Los restos de presas animales fueron separados y se estimó el número de ellas pertenecientes a las distintas categorías taxonómicas en función del número de piezas exoesqueléticas más características halladas. La longitud de cada presa fue medida o estimada con exactitud de 0.25 mm. Tras su análisis, cada contenido fue filtrado y desecado en estufa a 100° C hasta peso constante. A continuación, el peso seco total de éste se determinó con precisión de 0.0001 gr, separando después los grolitos y pesándolos aparte.

Es bien conocido que el estudio de la dieta basado en contenidos estomacales puede introducir habitualmente algunos errores en los resultados, ya que éstos tienden a reflejar sólo la composición del alimento ingerido en un corto período de tiempo previo a la captura del ave (KOERSVELD 1951). Además, distintas presas poseen tiempos de desaparición diferentes y algunas más resistentes pueden ser sobrestimadas respecto a las más delicadas (KOERSVELD 1951, CUSTER y PITELKA 1975). Estos efectos parecen ser apreciables sobre todo en el caso de especies granívoras que consumen simultáneamente presas animales, ya que estas últimas tienen un tiempo de permanencia mucho menor que las semillas (CUSTER y PITELKA 1975). No obstante, de los experimentos de estos autores se deduce que distintos grupos de invertebrados terrestres parecen tener aproximadamente el mismo tiempo de permanencia en el estómago. Aunque conviene tener en cuenta estas advertencias, cabe esperar que los efectos diferenciales de la digestión sean similares en distintos meses y que las tendencias de variación observadas en la dieta no deben verse afectadas sustancialmente por las anteriores fuentes de error.

En Caravales (Huelva), localidad de donde proceden la mayoría de los estómagos analizados (42), los datos sobre el petirrojo se obtuvieron durante el transcurso de un estudio más amplio sobre la comunidad de Passeriformes del encinar, muchos de cuyos resultados se presentan en un trabajo anterior (HERRERA 1977). Contamos por ello con información complementaria acerca del comportamiento alimenticio de la especie en el encinar obtenida a partir de un total de 136 horas de observación desde Octubre 1975 hasta Febrero 1976.

Con objeto de establecer algunas comparaciones, fueron analizados otros 22 estómagos procedentes de El Viso del Alcor (Sevilla), localidad situada en pleno valle del Guadalquivir, lejos de Sierra Morena. Los petirrojos fueron colectados en áreas cubiertas por matorral de diversas especies que forma pequeñas extensiones marginales dentro de amplios cultivos de olivar. El método seguido con ellos fue el mismo descrito anteriormente para los procedentes del encinar.

Para el estudio de la evolución invernal del peso y acumulación de grasa hemos empleado además datos obtenidos de 30 petirrojos capturados para anillamiento en las áreas de estudio durante el mismo período al que se refieren los datos de alimentación.

Cuadro 1

Importancia relativa de la materia vegetal en estómagos de Petirrojo invernantes en encinares y su evolución mensual.

Importance values of vegetable matter in the diet of Robins wintering in southern Spain oak woodlands. Sample size (number of stomachs, first row), frequency of occurrence of vegetable matter (second row), mean percentage (in volume) per stomach of vegetable matter (third row), oak acorn endosperm (fourth row) and vegetable matter other than acorn (fifth row). The latter includes berries and seeds.

	OCT.	NOV.	DIC.	ENE.	FEB.
N.º de estómagos	17	16	16	17	22
Porcentaje de estómagos con materia vegetal	64.7	75.0	100.0	64.7	59.1
Porcentaje medio de materia vegetal por estómago (volumen)	16.5	21.6	78.4	47.9	39.1
Porcentaje medio de bellota por estómago (volumen)	14.4	13.4	55.9	47.9	38.4
Porcentaje medio por estómago (volumen) de otra materia vegetal (1)	2.1	8.2	22.5	0	0.7

(1) Incluye frutos de *Arbutus unedo*, *Pistacia lentiscus*, *Rubus* spp. y semillas.

Resultados

1. Composición de la dieta.

Durante su estancia en los encinares de Sierra Morena, el petirrojo consume simultáneamente alimento de origen vegetal y animal (Cuadros 1 y 2). La materia vegetal la constituyen frutos carnosos de distintas especies de arbustos (*Rubus* sp., *Arbutus unedo*, *Pistacia lentiscus*), algunas semillas ocasionales (*Cistus* spp. y Leguminosae) y, sobre todo, bellota. Esta última es con mucho el elemento principal en la fracción vegetal de la dieta. En todos los casos la bellota apareció en los estómagos en forma de pequeños fragmentos de endocarpio de aproximadamente 3-4 mm y nunca encontramos resto alguno de pericarpio.

Entre las presas animales, las hormigas son las presas más abundantes, constituyendo el 74.4% del total de presas. Casi siempre se trataba de obreras (anterior porcentaje), aunque también aparecieron algunos individuos alados (1.6%). Le siguen en importancia los coleópteros (12.2%) principalmente Curculionidae, Carabidae, Staphylinidae y Scarabeidae. Los restantes grupos taxonómicos ofrecen una importancia numérica muy reducida y se sitúan en un plano secundario. Entre ellos se cuentan Dermápteros, Ortópteros (pequeños acrididos), arañas, dípteros (sobre todo Nematocera) y larvas diversas (principalmente de Lepidoptera y Diptera).

La contribución relativa a la dieta de los elementos animales y vegetales experimenta importantes cambios mensuales a lo largo del invierno (Cuadro 1). El consumo de materia vegetal aumenta sustancialmente de Octubre a Diciembre, siendo máximo en este último mes, cuando todos los estómagos analizados contienen restos vegetales y éstos suponen en promedio el 78.4% en volumen del contenido de cada estómago. Después de Diciembre, la importancia de la bellota y los frutos en la dieta del petirrojo decrece de nuevo progresivamente hasta alcanzar otro mínimo en Febrero. La evolución mensual de la importancia de la materia vegetal como fuente alimenticia se desarrolla paralelamente en cuanto a la frecuencia de consumo (% de estómagos que registran su presencia) y la intensidad del mismo (% que representa en volumen dentro de cada estómago) (Cuadro 1). De Octubre a Diciembre aumentan ambas magnitudes y a partir de este último disminuyen también las dos. No obstante, los cambios más importantes parecen registrarse en el porcentaje medio en volumen que representa la materia vegetal por estómago, el cual es por otra parte un indicador de intensidad de consumo más realista que las simples frecuencias de presentación.

La evolución estacional observada en el consumo de materia vegetal está

Cuadro 2

Composición relativa (porcentaje) de la fracción animal de la dieta invernal del Petirrojo. La suma de la columna del extremo derecho difiere de cien por error de redondeo

Relative composition (per cent) of the animal fraction in the diet of Robins wintering in southern Spain oak woodlands. Sum below far right column differs from 100 by rounding error.

	Oct.	Nov.	Dic.	Ene.	Feb.	TOTAL	
						N.º	%
Araneae	—	0.2	0.9	0.4	1.6	9	0.5
Dermaptera	2.8	1.5	2.8	3.9	1.0	43	2.3
Hemiptera	0.2	0.2	1.9	0.9	1.6	13	0.7
Orthoptera	0.2	0.2	—	4.3	1.0	15	0.8
Hymenoptera (no Formicidae)	0.4	0.8	—	0.9	1.0	12	0.6
Formicidae (obreras)	83.7	87.6	69.3	51.9	51.5	1,415	74.4
Formicidae (aladas)	4.6	0.7	—	1.7	—	34	1.6
Coleoptera	4.4	6.6	12.6	33.8	21.0	233	12.2
Lepidoptera	0.5	—	—	—	0.3	4	0.2
Diptera	0.4	1.7	0.5	0.4	1.3	13	0.9
Larvas	2.7	0.2	9.8	0.9	14.1	82	4.3
Otros (1)	0.2	0.3	2.3	0.9	5.6	27	1.4
Total presas	563	591	215	231	305	1,905	99.9

(1) Incluye Isopoda, Mollusca, Myriapoda y no determinados.

determinada básicamente por la evolución seguida por el consumo de bellota, elemento a la vez más frecuente y abundante entre los vegetales. Tanto la frecuencia de presentación como la abundancia en volumen de la bellota siguen una evolución estacional similar a la descrita arriba para el conjunto de la materia vegetal, si bien se aprecian en este caso dos fases bien definidas: Octubre-Noviembre, con consumo bajo, y Diciembre-Febrero, con consumo elevado o moderado.

En la componente animal de la dieta los únicos cambios mensuales importantes se centran en el considerable descenso que experimenta el consumo de hormigas en la segunda mitad del invierno (de 85 a 60%, aproximadamente; Cuadro 2). Simultáneamente tiene lugar un importante aumento en el consumo de coleópteros y larvas, que pasan a suponer, conjuntamente, de 7% en Octubre a 35% en Febrero. El número medio de presas animales por estómago es de alrededor de 35 en Octubre-Noviembre, reduciéndose a la tercera parte en los tres meses siguientes. Este hecho debe ser relacionado con cambios estacionales en el tamaño de las presas capturadas y en la intensidad de consumo de materia vegetal.

La mayoría de los artrópodos ingeridos por el petirrojo se hallan comprendidos entre 4 y 6 mm de longitud (44.2%), tal como puede observarse en la distribución de frecuencias global para el total de presas halladas a lo largo del período de estudio completo (Fig. 1). Sin embargo, esta distribución global está influenciada por las distribuciones particulares de las distintas categorías taxonómicas y la frecuencia relativa de cada una de ellas en la dieta, ya que el tamaño de las presas depende básicamente de su identidad taxonómica (Fig. 1). Entre los grupos capturados más frecuentemente, las presas de menor tamaño son los coleópteros, comprendidos en su mayoría entre 2 y 6 mm. Le siguen dípteros y formícidos, con tamaños más frecuentes entre 4 y 8 mm. Las presas de mayores dimensiones son habitualmente las larvas, la mayoría de las cuales oscilan entre 6 y 10 mm de longitud, aunque muestran una gran variabilidad y se encontraron con cierta frecuencia larvas de más de 10 mm (Fig. 1).

2. *Comportamiento alimenticio.*

El procedimiento habitual seguido por el petirrojo para obtener alimento es cazar al acecho. Posado en un matorral o rama baja, observa el suelo de las inmediaciones buscando pequeños invertebrados. Visto uno, vuela para capturarlo y vuelve nuevamente a un posadero en pocos segundos. Este procedimiento lo denominaremos «acecho». Otro método consiste en caminar y saltar continuamente sobre el suelo buscando presas y tomando aquéllas que va encontrando en la superficie. Llamaremos a este método

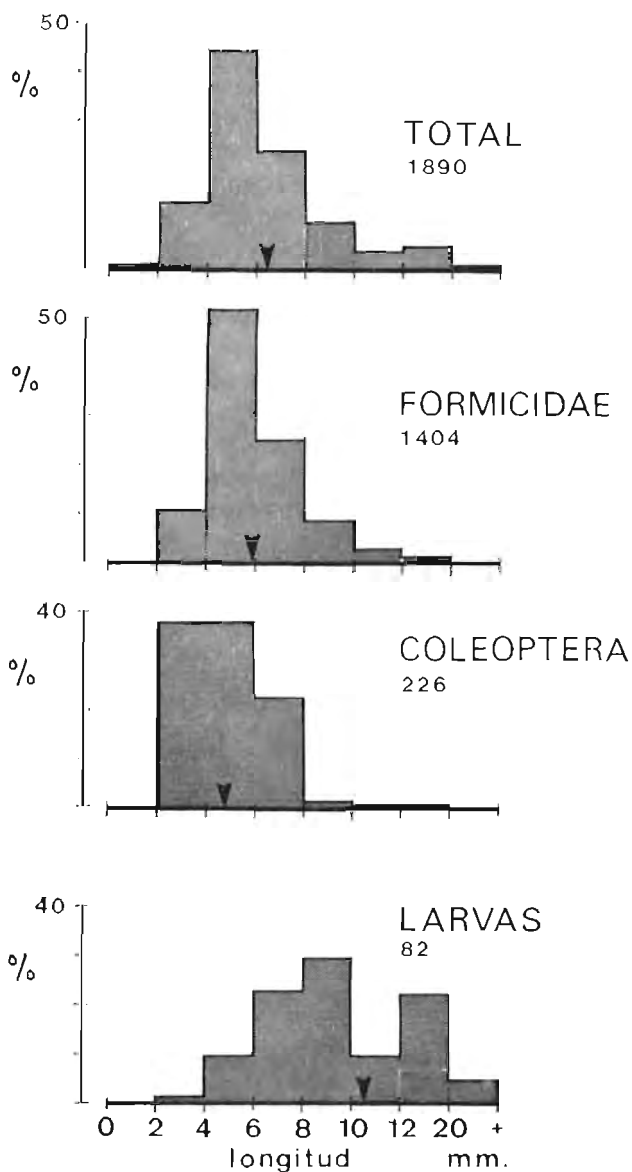


Fig. 1. Distribución de frecuencias de la longitud de los insectos capturados por el peirrojo. Las flechas señalan el valor medio para cada distribución. El tamaño muestral se indica bajo cada denominación.

Frequency distributions of insect prey length found in the diet of Robins wintering in ever-green oak woodlands of southern Spain. Arrows indicate the means of distributions, and sample sizes are given under the heading of each graph.

«caminar». En ocasiones, el repertorio se ve incrementado por otras modalidades: vuelo desde posadero para capturar una presa en el aire, rebullir entre el follaje de los árboles o caminar sobre troncos más o menos horizontales. En la Fig. 2 se muestra la evolución mensual seguida por la importancia relativa de las modalidades anteriores, basándonos en observaciones realizadas en Caravales en el invierno 1975-76. Cada «observación» se refiere al comportamiento registrado en un individuo durante el tiempo en que era observado (tres minutos como máximo). Se recogen un total de 212 observaciones.

Puede apreciarse que durante Octubre, Noviembre y Febrero el petirrojo caza sobre todo al acecho, pero que en Diciembre y Enero emplea con igual frecuencia el procedimiento de caminar. Los restantes comportamientos de caza son siempre raros a lo largo de todo el invierno. Las di-

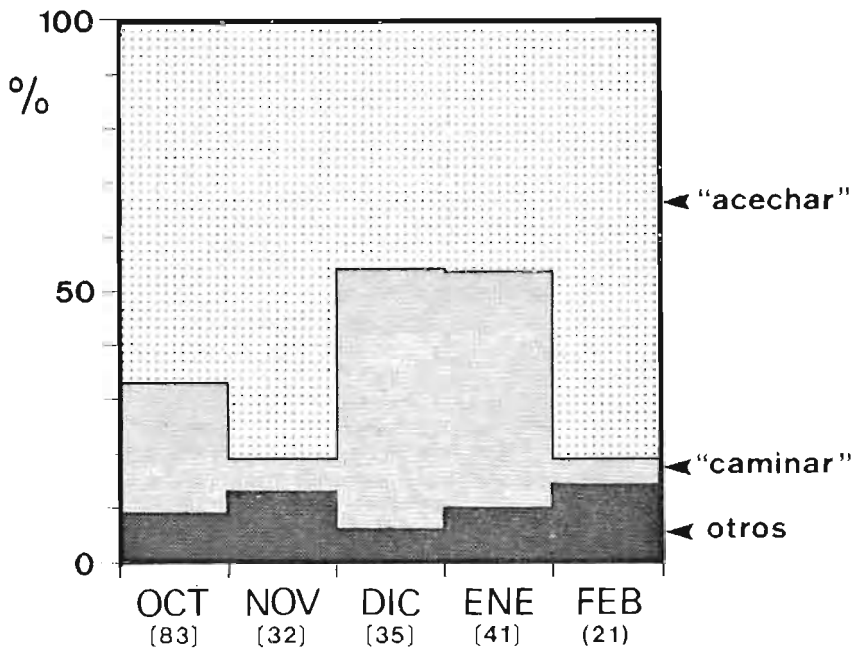


Fig. 2. Importancia relativa de los distintos métodos de caza empleados por el petirrojo durante su invernada en el encinar. Entre paréntesis, número de observaciones en cada mes. Ver texto para método empleado.

Monthly changes in relative importance of the various foraging methods utilized by Robins wintering in oak woodlands, as it results from observations of individual birds. In brackets, number of observations per month. "Acechar", hunting from a perch; "Caminar", hopping about on ground; "Otros", flycatching, hawking and gleaning observations pooled.

ferencias intermensuales recogidas en la Fig. 2 son estadísticamente significativas (Chi-cuadrado=27.22, $df=8$, $p < 0.001$).

Un procedimiento de caza concreto debe estar relacionado con la captura de un tipo particular de presa y nuestros resultados así lo confirman. La caza al acecho está evidentemente relacionada con la captura de invertebrados y los análisis estomacales concuerdan con la frecuencia con que dicho comportamiento fue observado en los distintos meses; las mayores intensidades de caza al acecho se producen precisamente en aquellos meses en los que los artrópodos suponen mayor porcentaje medio en volumen en los estómagos (Octubre, Noviembre y Febrero) (Cuadro 2).

Por el contrario, la actitud de «caminar» presenta un significado menos inmediato en relación con la dieta. En el transcurso de esta actividad, el petirrojo puede simultáneamente capturar artrópodos que encuentre a su paso, tomar residuos de bellota abandonados por otra especie (ver después) o picotear piedrecillas para reponer su dotación de gastrolitos. La importancia relativa de la primera de estas posibilidades es imposible de determinar y la segunda será discutida más adelante. Respecto a la tercera, los datos contenidos en el Cuadro 3 revelan que existe una tendencia estacional bien definida en cuanto al peso de gastrolitos contenidos en el estómago, con marcados máximos en Diciembre y Enero. Teniendo en cuenta que no hemos encontrado diferencias mensuales apreciables en el tamaño individual de las piedrecillas ingeridas y que el tamaño de éstas parece ser una constante propia de cada especie (GRIGERA y ALIOTTA 1976), la tendencia anterior refleja una evolución estacional en la frecuencia de ingestión de

Cuadro 3

Evolución invernal del peso seco de materia alimenticia y gastrolitos contenidos en los estómagos de Petirrojo analizados (media \pm error standard).

Monthly changes in mean dry weight of total content (first row), grit (second row) and food (third row) in gizzards of Robins wintering in oak woodlands (mean \pm standard error). Sample sizes as in Table 1.

	OCT.	NOV.	DIC.	ENE.	FEB.
Peso seco de contenido (total) por estómago	0,105 \pm 0,02	0,139 \pm 0,02	0,246 \pm 0,03	0,256 \pm 0,04	0,141 \pm 0,02
Peso de gastrolitos por estómago	0,021 \pm 0,01	0,049 \pm 0,01	0,106 \pm 0,02	0,123 \pm 0,03	0,040 \pm 0,01
Peso materia alimenticia por estómago (por diferencia)	0,084	0,090	0,140	0,133	0,101

gastrolitos. Comparando estos resultados con los contenidos en la Fig. 2, resulta inmediato postular que el notable aumento sufrido por la actividad de búsqueda dedicada a la modalidad «caminar» en Diciembre y Enero está relacionado con el importante incremento que en esos meses experimenta la ingestión de gastrolitos.

La causa de este consumo generalizado e intenso de piedrecillas debemos buscarlo en la necesidad de disponer de elementos que ayuden a la digestión de la bellota. La correlación entre el porcentaje en volumen de bellota y el peso de gastrolitos en cada estómago es muy elevada y altamente significativa ($r=0.587$, $n=87$, $t=11.2$, $p \ll 0.001$), demostrando numéricamente la hipótesis anterior.

Los resultados expuestos en este apartado muestran que el incremento en la importancia relativa de la actividad «caminar» para el petirrojo durante Diciembre y Enero está relacionado con el aumento en el consumo de bellota que tiene lugar en dichos meses. Aunque no podemos determinar el consumo directo de bellota realizado durante esta actividad, lo que queda fuera de toda duda es que el intensificado consumo de piedrecillas impuesto por unas necesidades digestivas concretas, sólo puede satisfacerse en el suelo. Nuestros resultados tienden a demostrar que, al menos en parte, la alteración de comportamiento no está ligada directamente al mayor consumo de bellota, sino a través de las implicaciones que éste tiene en cuanto a la ineludible necesidad de ingerir piedrecillas.

Cuadro 4

Distribución relativa de los Petirrojos colectados y capturados para anillamiento (porcentaje) entre las distintas categorías de acumulación grasa (0-4).

Relative distribution (per cent) of both collected and mist-netted, wintering Robins among the various categories of visible fat deposition (0-4). Fat categories as described in Herrera (1974). Month's differences are statistically significant (Chi-square=29.2, $df=8$, $p < 0.001$). All birds are from evergreen oak woodlands.

	ACUMULACION GRASA VISIBLE					Total individuos
	0	1	2	3	4	
Octubre	—	34.8	30.4	30.4	4.3	23
Noviembre	7.7	41.0	33.3	15.4	2.6	39
Diciembre	—	12.5	81.3	6.3	—	16
Enero	—	27.8	50.0	22.2	—	18
Febrero	—	13.6	27.3	59.1	—	22

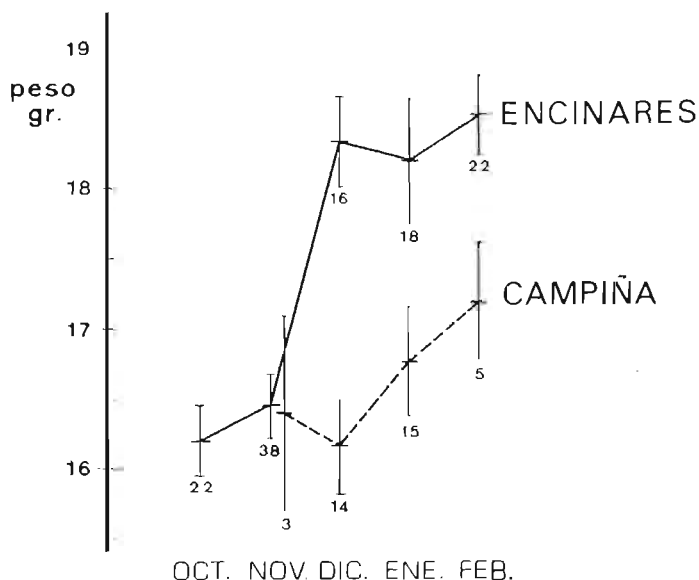


Fig. 3. Evolución mensual del peso corporal del petirrojo a lo largo de su estancia invernal en encinares de Sierra Morena y campiña cultivada del valle del Guadalquivir. Medias (segmento horizontal) \pm un error standard (línea vertical). El tamaño de cada muestra mensual se indica en el lugar correspondiente. Se han considerado no sólo los datos de los ejemplares colectados para el estudio de alimentación, sino también pesos de individuos capturados para anillamiento en las mismas localidades.

Monthly changes in mean body weight of Robins wintering in evergreen oak woodlands ("Encinares") and lowland orchards in the valley of the Guadalquivir river ("Campiña"), about a hundred kilometers apart. Vertical lines extend over \pm one standard error of the mean (horizontal segment). Monthly sample sizes are given in the appropriate place. This graph includes not only data from specimens collected to study the diet, but also a supplementary sample of mist-netted birds at the same localities.

3. Consumo de bellota, acumulación grasa e incremento del peso corporal.

El estado de acumulación grasa visible del petirrojo durante su estancia invernal en el encinar sufre cambios mensuales al ir avanzando el invierno. Estos se reflejan en la distribución de los ejemplares entre las cinco categorías posibles de acumulación (Cuadro 4). La relación observada es estadísticamente significativa (Chi-cuadrado: 29.20, $df=8$, $p < 0.001$), revelando una vinculación efectiva entre la época del invierno de que se trate y el nivel de acumulación grasa de los petirrojos del encinar. Los estados de mayor acumulación se producen con más frecuencia de Diciembre a Febrero, mientras que las aves con escasa deposición son frecuentes, sobre todo, en Octubre y Noviembre.

Cuadro 5

Composición de la dieta de Petirrojos invernantes en zonas cultivadas del valle del Guadalquivir (El Viso, Sevilla).

Diet of Robins wintering in cultivated farmland located on lowlands near Guadalquivir river. Sample sizes (first row, number of gizzards), frequency of occurrence of vegetable matter (second row) and mean percentage per gizzard (volume) of vegetable matter. All vegetable matter ingested by this population are berries and other pulpy fruits.

	Nov.	Dic.	Ene.	TOTAL	
				N.º	%
N.º de estómagos	3	14	5		
Porcentaje con materia vegetal	33.3	100.0	100.0		
Porcentaje medio por estómago (volumen) de materia vegetal	26.7	42.3	26.0		
Araneae	2	—	—	2	0.6
Hemiptera	1	1	2	4	1.3
Hymenoptera (no Formicidae)	—	—	1	1	0.3
Formicidae (obreras)	48	137	33	218	70.1
Formicidae (aladas)	8	—	—	8	2.6
Coleoptera	8	31	8	47	15.1
Lepidoptera	—	1	—	1	0.3
Larvas	3	7	7	17	5.5
Otros (1)	1	6	6	13	4.2
Total	71	183	57	311	100.0

(1) Incluye Mollusca, Myriapoda y Neuroptera.

Un análisis de varianza de clasificación simple (SOKAL y ROHLF 1969) reveló también la existencia de una relación entre el peso de los ejemplares y el mes de que se trate ($F=13.74$, $df=4,111$; $p<0.001$). Durante Octubre y Noviembre el peso medio de los petirrojos se mantiene alrededor de 16.25 gr, mientras que de Diciembre a Febrero experimenta un incremento sustancial, pasando a situarse entre 18.2 y 18.5 gr (Fig. 3). Estas alteraciones en el peso son paralelas al progresivo aumento en los niveles de acumulación grasa (Cuadro 4) y deben ser atribuidas exclusivamente a este último factor. Un análisis de la longitud del ala de los ejemplares estudiados reveló que la población muestreada no experimenta variaciones en su biometría a lo largo del invierno, hecho por otra parte esperado teniendo en cuenta la estabilidad temporal de las poblaciones invernantes de la especie en los encinares estudiados (Herrera, inédito).

La evolución mensual del peso corporal y la acumulación grasa ofrecen un aspecto similar al que observamos al estudiar el consumo de bellota. En ambos procesos se hallan claramente definidas las dos fases Oct.-Nov. y Dic.-Feb. Esto sugiere la posibilidad de una relación causal entre el aumento

en el consumo de bellota y el incremento en peso y grasa. Aunque los pesos corporales no están corregidos para suprimir el efecto del peso total del contenido estomacal y este último varía mensualmente (Cuadro 3), la pequeña magnitud del mismo no puede ser responsable de las variaciones en peso recogidas en la Fig. 3.

Aquellos petirrojos cuyo estómago contenía restos de bellota tienden a poseer una acumulación grasa más elevada que aquellos que no la contenían (Fig. 4). La diferencia entre las distribuciones de ambos grupos de individuos es estadísticamente significativa (Chi-cuadrado=11.83, $df=2$, $p < 0.01$), revelando una situación diferencial en la acumulación grasa en función del consumo de bellota. La fuerte correlación existente entre el peso corporal y el porcentaje de bellota (volumen) contenido en el estómago ($r=0.516$, $n=80$, $t=5.32$, $p < 0.001$) sirve también para demostrar que el intenso consumo de

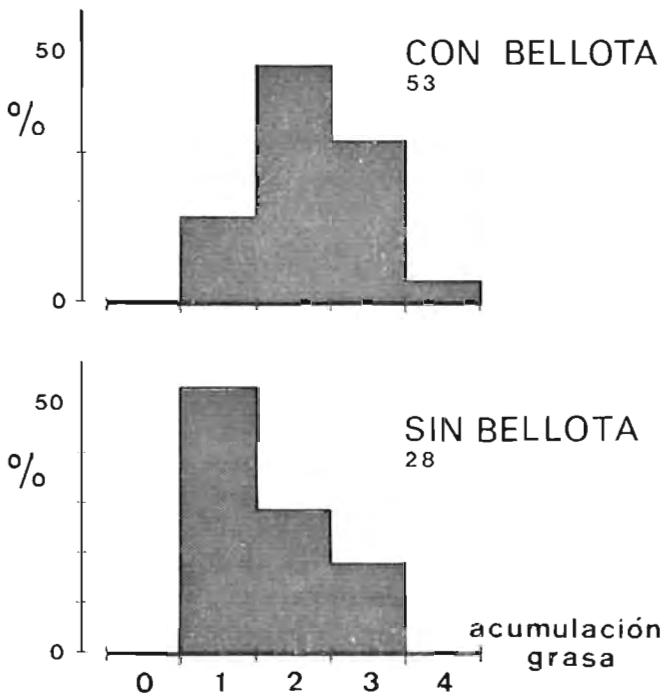


Fig. 4. Distribuciones de frecuencias de los distintos niveles de acumulación grasa visible en individuos cuyos estómagos contenían restos de bellota (arriba) y aquellos que no los presentaban (abajo). El tamaño de cada muestra se presenta bajo cada denominación.

Frequency distributions of fat deposition scores for Robins wintering in oak woodlands whose gizzards contained acorn remains (above), and those which did not (below). The difference between the two groups is statistically significant (Chi-square=11.83, $df=2$, $p < 0.01$). Sample sizes are given under the heading of each graph.

bellota que lleva a cabo el petirrojo durante su permanencia invernal en el encinar es responsable del engorde sustancial que experimentan los individuos en la segunda fase del invierno.

En las tierras bajas del valle del Guadalquivir, el petirrojo ocupa en invierno olivares, naranjales y zonas marginales de matorral. Con objeto de establecer algunas comparaciones con los resultados del encinar, la dieta de la especie en dicho hábitat ha sido estudiada en una pequeña muestra de 22 ejemplares procedentes de El Viso (Sevilla). Los resultados se presentan en el Cuadro 5. Como en el encinar, la dieta consiste en una componente animal y otra vegetal. La fracción animal es prácticamente idéntica en su composición (70% Formicidae, 15% Coleoptera) a la observada en el encinar (Cuadro 2) y la magnitud del consumo de sustancia vegetal es también equivalente. La diferencia estriba sin embargo en que en estos hábitats humanizados la fracción vegetal está integrada exclusivamente por bayas y otros frutos carnosos (sobre todo *Daphne gnidium*, *Myrtus communis*, *Pistacia lentiscus* y *Olea europaea* var. *sativa*), los cuales eran una fracción despreciable en la materia vegetal ingerida por los petirrojos del encinar.

A pesar de esta coincidencia en la composición general de la dieta y que ambas poblaciones (sierra y valle) sean biométricamente homogéneas (como demostró un estudio previo de la longitud alar), el peso de los petirrojos del valle es muy inferior al de los que habitan en encinares (Fig. 3). Las diferencias entre las muestras mensuales son significativas para Diciembre ($t=4.34$, $p<0.001$), Enero ($t=2.60$, $p<0.02$) y Febrero ($t=2.02$, $p=0.05$). Aunque también en el valle se produce un incremento sustancial del peso hacia fines del invierno, éste se desarrolla progresivamente y no alcanza los niveles finales de las aves que habitan el encinar. Lo pequeño de la muestra de El Viso no permite desgraciadamente un análisis estadístico de los datos de acumulación grasa, aunque en favor de una evolución estacional del peso hablan los resultados ofrecidos en la Fig. 3 y tres controles de aves anilladas el 12 Ene 77 y recapturadas el 27 Feb siguiente (mes y medio después). Las tres habían incrementado sus pesos: 16.5 a 17.0, 16.4 a 17.3 y 15.8 a 17.0 gramos. Un último punto que es interesante señalar es que la correlación entre el peso corporal y el porcentaje (volumen) de materia vegetal (frutos) contenida en el estómago de los petirrojos de la campiña no es de la misma naturaleza que la vista en el caso del encinar, ya que es de signo negativo ($r=-0.302$, $n=21$, $0.1<p<0.2$). Aunque no alcance la significación estadística, el signo de esta correlación plantea una interesante diferencia cualitativa entre las dos poblaciones invernantes. Mientras que el consumo de bellota favorece claramente el engorde de los petirrojos del encinar, la ingestión abundante de bayas y otros frutos carnosos parece actuar en sentido opuesto. El

incremento de peso de los que habitan la campiña, que se produce de Diciembre a Febrero, podría en este caso asociarse razonablemente con la disminución en el consumo de frutos que entonces tiene lugar.

Discusión

1. *Composición de la dieta.*

La alimentación invernal del petirrojo en los encinares de Sierra Morena consiste en dos elementos básicos: bellota y hormigas obreras. Puede decirse que la especie se mantiene a base de estos dos tipos de alimento, aunque consuma suplementariamente otros artrópodos y materia vegetal. Los escasos datos procedentes de la campiña (El Viso) nos revelan que la composición general de la dieta es allí similar, a excepción del reemplazamiento de la bellota por bayas y frutos carnosos. Nuestros resultados para el sur de España coinciden con los aportados por GIL-LLEGET (1927, 1928, 1945) para petirrojos invernantes en Candeleda (Avila), donde las fuentes alimenticias más comúnmente utilizadas parecen ser también hormigas y bellota. No obstante, este autor se limita a señalar la presencia de las categorías alimenticias en los estómagos, sin cuantificar la importancia relativa de cada una, por lo que no podemos llevar más allá las comparaciones. Esta evidencia tiende a sugerir una apreciable constancia geográfica en las líneas principales de la dieta invernal de la especie en la Península Ibérica, con independencia del tipo de hábitat o región geográfica ocupados. Ello puede atribuirse razonablemente a unos esquemas relativamente fijos en cuanto al comportamiento de búsqueda de alimento. Sin embargo, esta imagen del petirrojo como especie estereotipada en sus hábitos alimenticios resulta poco conciliable a primera vista con sus evidentes tendencias oportunistas que más adelante discutimos.

En comparación con la dieta en la época de nidificación expuesta por LACK (1948), la alimentación invernal se caracteriza por la gran significación adquirida por la materia vegetal, que en primavera pierde toda su importancia para cederla por completo al consumo generalizado y casi exclusivo de artrópodos. Unos pocos estómagos primaverales procedentes de España central analizados por GIL-LLEGET (1927, 1928, 1945) confirman igualmente este hecho.

El importante papel jugado por las hormigas en la dieta es un aspecto que merece ser considerado en cierto detalle. En general, pocas especies de aves de latitudes templadas consumen hormigas en cantidad importante y aquéllas que lo hacen suelen ser verdaderos especialistas dotados de una morfología apropiada (*Jynx torquilla* y *Picus viridis*, GEROUDET 1973; *Pyrrhoco-*

rax pyrrhocrax, Cowdy 1973). En la época de nidificación, cuando las disponibilidades totales de alimento parecen ser las mayores del ciclo anual (Lack 1968, Perrins 1970), los insectívoros que comen del suelo o vegetación inmediata sólo capturan esporádicamente alguna hormiga (p. ej. *Prunella modularis*, Emmrich 1975; *Luscinia luscinia* y *L. megarhynchos*, Emmrich 1971; *Sylvia communis*, Emmrich 1974; *Erithacus rubecula*, Lack 1948; varios Passeriformes norteamericanos, Porvin *et al.* 1976; varias especies de Passeriformes europeos, Riess 1976). El motivo de este aparente rechazo de las hormigas debe quizás estar vinculado a su sabor desagradable, pero también debe ser relacionado con aspectos económicos, ya que para su tamaño, la hormiga tiene un elevado porcentaje de peso no aprovechable energéticamente, en forma de exoesqueleto quitinoso no asimilable. En cualquier caso, parece fuera de toda duda que cuando los insectívoros terrestres tienen a su disposición otro tipo de presas más ventajosas en cierta abundancia, rechazan las hormigas. El mismo petirrojo es un claro ejemplo, ya que entre 147 presas identificadas por Lack (1948), sólo se encuentran dos hormigas (1.4%).

El petirrojo no es el único insectívoro del encinar que consume elevadas cantidades de hormigas durante el invierno. En un total de 218 presas identificadas en 11 estómagos de *Saxicola torquata* colectados en localidades inmediatas a las consideradas en este estudio, aparecen 90 hormigas obreras (41.3%) y 39 aladas (17.9%), lo que supone un total de 59.2% de la dieta integrado por formicidos. En 365 presas halladas en 18 estómagos de *Phoenicurus ochruros* procedentes de los mismos encinares, aparecen 141 obreras (38.6%) y 102 aladas (27.9%), que significan un porcentaje global de 66.6% de formicidos (Herrera, en prep.). Aunque en estos casos el consumo de individuos alados es mayor por las costumbres de caza de estas dos especies resulta bien patente que el recurso alimenticio constituido por las hormigas es intensamente explotado por los insectívoros no arborícolas que invernan en el encinar, a pesar de tratarse de un tipo de presa que es rechazado habitualmente cuando las disponibilidades de otros insectos son mayores.

Trampeos sistemáticos de insectos activos en la superficie del suelo llevados a cabo regularmente durante 1975-76 en Caravales han revelado que los mínimos anuales de abundancia y biomasa tienen lugar en los meses de Diciembre y Enero respectivamente (Herrera 1977). En esa época los artrópodos disponibles para los insectívoros son en su gran mayoría menores de 2 mm de longitud (60% de las capturas), tratándose sobre todo de Collembola y Díptera Nematocera, dos presas poco aprovechables por insectívoros como el petirrojo. Los trampeos revelaron que, dentro del período invernal, las hormigas eran más abundantes en Octubre y Noviembre, decreciendo

seguidamente. Ello coincide con el uso relativo que hace de ellas el petirrojo (Cuadro 2). En esta situación general, la captura intensa de hormigas por esta especie y otros insectívoros terrestres puede explicarse en los siguientes términos: a) una generalizada escasez de artrópodos disponibles en el suelo, y b) dentro de esta escasez, las hormigas son las presas de mayor tamaño disponibles. Apoyan esta hipótesis el incremento en las capturas de artrópodos no formícidos que se produce a partir de Diciembre en nuestros trampeos (HERRERA 1977) y el paralelo incremento de importancia en la dieta del petirrojo de presas como coleópteros, ortópteros, larvas y «otros», que hasta entonces estuvieron escasamente representados.

2. Oportunismo alimenticio y consumo de bellota.

El carácter oportunista y plástico del petirrojo a la hora de procurarse el alimento es un hecho bien conocido que parece ser una manifestación habitual entre sus normas de conducta.

LACK (1943, 1948), CUGNASSE (1973) y GEROUDET (1974), entre otros, recogen numerosos casos en los que el petirrojo se vale de la actividad de otros organismos (aves y mamíferos, incluido el hombre) para obtener alimento en circunstancias de escasez. No ha de extrañarnos pues que materialice también estas inclinaciones durante su invernada en el encinar.

El aspecto fundamental de la dieta que nos habla del profundo carácter oportunista de esta especie es el consumo de bellota. Por sus características morfológicas y mecánicas, el pico del petirrojo es obviamente incapaz de romper por sí sólo la cubierta de la bellota, por lo que la especie ha de depender de otras que realicen esta tarea y hagan accesible su interior. Aunque es difícil precisar las fuentes de toda la bellota ingerida por el petirrojo y éstas han de variar de unos lugares a otros, nuestras observaciones en Caravales revelan que una fracción importante de la bellota consumida parece derivarse directamente de las actividades alimenticias del trepador azul (*Sitta europaea*) y, en menor medida, del carbonero común (*Parus major*). Durante los meses centrales del invierno, la dieta del Trepador se basa principalmente en el consumo de bellotas, que toma directamente con el pico del árbol. Trasladada hasta una rama interna gruesa y encajada en una rendija apropiada, es golpeada rítmicamente con el pico. Pequeños pedazos de endospermo son consumidos in situ o transportados hasta rendijas situadas en ramas verticales u oblicuas de grosor medio, donde son cuidadosamente escondidas. La actividad de *Sitta* produce un ruido intermitente que se escucha desde distancias considerables.

En el transcurso de estas operaciones, verificamos repetidamente la llegada de un petirrojo a las inmediaciones del árbol donde el trepador desa-

rollaba su actividad; aquél seguía atentamente las idas y venidas de *Sitta*. Los pequeños fragmentos de bellota que caían ocasionalmente al suelo fueron siempre recuperados por el petirrojo, que se lanzaba con rapidez. Sin embargo, no era hasta que se marchaba el trepador cuando el petirrojo se posaba rápidamente en el mismo punto donde poco antes aquél rompía su bellota, para utilizar los restos abandonados de ésta. Este comportamiento comensal fue observado también a veces referido al carbonero común en idénticos términos. El comensalismo debe también incluir la búsqueda activa, observada en ocasiones y consistente en investigar ramas gruesas para hallar eventuales depósitos de bellota de algún trepador o los restos abandonados por éste sobre las ramas.

Otras posibles fuentes de bellota accesible para el petirrojo deben constituirlos los residuos dejados en el suelo durante su masticación por jabalíes (*Sus scrofa*) o cerdos domésticos. En cualquier caso, el número de especies de mamíferos y aves que durante el invierno consumen la bellota en el encinar previa fragmentación es lo suficientemente elevado (Herrera, inédito) como para pensar que deben ser frecuentes en el suelo los residuos abandonados circunstancialmente. El asiduo comensalismo observado respecto al trepador y carbonero refleja una dependencia estricta de otras especies para conseguir un alimento que llega a ser el dominante en su dieta y tiene un papel importante en su engorde premigratorio, lo cual plantea interesantes alternativas de cara al papel marginal que habitualmente se ha otorgado a los comportamientos oportunistas. En el caso del petirrojo, su oportunismo se sale fuera de los límites de la anécdota para entrar a formar parte del núcleo de la actividad alimenticia invernal.

3. Consumo de bellota y engorde premigratorio.

La existencia de un ciclo anual endógeno en el peso corporal del petirrojo, atribuible a variaciones en su estado de acumulación grasa, ha sido demostrado experimentalmente por MERKEL (1963). Cualitativamente, esta evolución circanual es comparable a la que experimentan especies con un régimen migratorio más acentuado (cf. WEISE 1963, HELMS 1968, BERTHOLD *et al.* 1972, entre otros). Los aumentos periódicos de peso se deben principalmente a la deposición grasa que precede a los viajes migratorios como método de acumular energía para los mismos (KING y FARNER 1966, KING 1972). Sin embargo, la acumulación subcutánea de lípidos tiene lugar también entre especies sedentarias (OWEN 1954), durante el período de invernada de otras (KING y FARNER 1966, KING 1972, BIEBACH 1977) o en especies que habitan zonas tropicales escasamente estacionales (FOGDEN 1972, UDVARDY 1975). En todos los casos la acumulación grasa obedece a una respuesta adaptativa que

tiene por objeto hacer frente a situaciones de stress fisiológico. A la vista de esto, no importa mucho si el engorde observado en las poblaciones de peritirrojo se trata de un engorde invernal o más bien premigratorio, aunque por su cronología debe asimilarse más bien a este último. En cualquier caso, debe revestir caracteres adaptativos para la población y ello hace destacable el papel de la bellota como elemento favorecedor del mismo que, consecuentemente, actúa mejorando las posibilidades de supervivencia de los individuos que se nutren de ella a la hora de afrontar situaciones con altas demandas energéticas.

El mecanismo fisiológico por el cual se lleva a cabo la acumulación grasa está controlado por un ritmo endógeno sincronizado mediante la acción del fotoperiodo (BERTHOLD *et al.* 1972, FARNER y LEWIS 1973, LEWIS 1975). En fases de acumulación, el fenómeno observable es hiperfagia asociada con ciertas alteraciones del comportamiento (FRY *et al.* 1970, PEARSON 1971, KING 1972, BERTHOLD 1976, RAHPOLE y WARNER 1976). A pesar de este control, es razonable suponer que la disponibilidad de recursos alimenticios y la calidad de éstos deben jugar algún papel en la determinación de la magnitud de grasa acumulada. Nuestros resultados tienden a confirmar esta suposición, ya que dietas distintas dan lugar a una evolución diferencial en el peso corporal y acumulación grasa. Las aves que consumen bellota alcanzan un peso mayor que aquéllas que ingieren frutos carnosos y este hecho debe atribuirse al distinto valor nutritivo de estos dos elementos vegetales (Cuadro 6) Considerando la composición en peso fresco, la bellota es notablemente más

Cuadro 6

Composición relativa (porcentaje de peso fresco) y valor calórico de frutos carnosos europeos y bellotas del género *Quercus* (especies europeas y americanas). *Relative composition (on a wet weight basis) and caloric value (per gram of dry weight) of the pericarp of an "average" European, pulpy fruit ("frutos") and oak acorns ("bellota") produced by several species of Quercus.*

	Kcal/gr peso seco	%agua	%proteína	%grasas	%hidratos de carbono
Frutos (pericarpios) (1)	4,38±0,35 (12)	79,17±1,90 (20)	1,76±0,36 (13)	1,22±0,60 (5)	7,52±1,03 (10)
Bellota (sólo almendra)					
<i>Quercus ilcx</i> (2)	-	35,0	4,9	3,5	43
<i>Q. alba</i> (3)	4,17	—	—	—	—
<i>Q. macrocarpa</i> (3)	4,34	—	—	—	—
<i>Q. shumardii</i> (3)	5,22	—	—	—	—

(1) Promedio de valores en Berthold (1976) ±error standard. Tamaño de la muestra entre paréntesis.

(2) Revuelta (1953).

(3) Smith y Follmer (1972).

rica que el promedio de los frutos en todos sus componentes (proteína, grasas e hidratos de carbono), como su misma naturaleza de semilla nos podría sugerir *a priori* (cf. LEVIN 1974). Aunque los valores calóricos por unidad de peso seco difieren poco de frutos a bellota, hemos de tener en cuenta que a efectos del alimento ingerido, es la composición en fresco a la que debe prestarse atención. Debido a las importantes diferencias en contenido hídrico relativo, la bellota es mucho más energética por unidad de peso fresco consumido. Por otra parte, su importante contenido protéico, casi tres veces superior al de un fruto promedio, debe evitar probablemente cualquier deficiencia en una dieta que se base casi exclusivamente en su consumo. El carácter dulce de la bellota de los encinares estudiados indica un bajo nivel de taninos, lo cual es otro carácter positivo en cuanto a su composición, ya que estos compuestos fenólicos parecen actuar desfavorablemente en la fisiología de algunas aves (PERRINS 1976) e invertebrados (FEENEY 1966).

La aparente falta de capacidad de los frutos carnosos para impulsar un engorde premigratorio apreciable en la población de petirrojos que inverna en la campiña se opone a la creencia tradicional que mantiene que el consumo de frutos favorece la deposición grasa en muchas especies migradoras (BLONDEL 1969, FRY *et al.* 1970, SNOW 1971, FERNS 1976), aunque concuerda plenamente con los resultados experimentales de BERTHOLD (1976). Este autor demuestra para varias especies de Passeriformes (entre ellas el petirrojo) que una dieta exclusiva de frutos disminuye el peso corporal y lleva a las aves finalmente a la muerte si no se incluye en la ración una cierta cantidad de alimento de origen animal que proporcione un suplemento protéico. Nuestros resultados apuntan en esta misma dirección, sugiriendo también que la importancia energética de los frutos carnosos como materias primas para la deposición grasa parece ser relativamente escasa. BERTHOLD (1976) demuestra que, en condiciones experimentales, el petirrojo nunca prefiere los frutos a las presas animales, ni presenta un ritmo endógeno de preferencias alimenticias (animal *vs.* vegetal) como hacen otras especies (p. ej. *Sylvia borin* y *S. atricapilla*). Este hecho, unido al papel poco trascendente de los frutos en la evolución ponderal del petirrojo, sugiere que la especie probablemente desplaza sus inclinaciones hacia esta materia vegetal subóptima debido a escasez de presas animales. En favor de esta hipótesis habla el carácter netamente omnívoro de la fracción animal de la dieta que hemos discutido más arriba. Esta alternativa no plantea especiales problemas en relación con los mecanismos de dispersión de las plantas que producen los frutos, ya que un mecanismo tan coevolucionado como es la relación planta-frugívoro (SNOW 1971) puede igualmente haberse desarrollado sobre la base de una escasez de insectos simultánea a la producción de los frutos, en el

caso de que los invernantes en general respondan en la elección de su dieta del mismo modo que postulamos para el petirrojo.

En el caso de la población invernante en el encinar, el consumo de bellota es muy rentable energéticamente, aunque tiene dos contrapartidas negativas. Por un lado, la necesidad de dedicar parte de su tiempo a coleccionar piedrecillas en el suelo, impuesta por el mismo carácter de la dieta. Por otro y creemos que mucho más importante, la dependencia estricta de la actividad de otros organismos para obtener la bellota convierte su consumo en una actividad de resultados poco predecibles en el tiempo. Parece razonable proponer la existencia de algún tipo de compromiso en la conducta del petirrojo, a mitad de camino entre los riesgos corridos al depender de un recurso cuya adquisición es impredecible y la evidente rentabilidad energética que le proporciona su ingestión una vez conseguido. El desplazamiento de este punto de equilibrio en un sentido u otro habrá de depender de la abundancia de alimento animal adecuado y de la frecuencia con que se presenten las ocasiones de aprovechar los residuos de bellota abandonados por otras especies. Si la disponibilidad invernal de artrópodos en el suelo es tan baja como parecen demostrar los resultados de HERRERA (1977) y la evidencia indirecta proporcionada por las dietas de *Erithacus*, *Saxicola* y *Phoenicurus* vista arriba, las especies facilitadoras determinan indudablemente no sólo la posibilidad de permanencia del petirrojo en este hábitat, sino también sus posibilidades de éxito en el viaje migratorio primaveral.

El considerar la relación entre petirrojo y especies facilitadoras en cuanto a su concurrencia sobre un alimento común nos lleva a una paradoja similar a las expuestas por DAYTON (1973). A pesar de que la extensa superposición en dieta existente entre petirrojo y, por ejemplo, trepador podría sugerirnos a primera vista la existencia de competencia entre ambas especies por un recurso alimenticio común, el análisis detallado del fenómeno nos demuestra que no sólo no existe ningún efecto negativo de *Sitta* sobre *Erithacus* (el inverso tal vez sí sea cierto), sino que éste es de índole positiva. Como indica DAYTON (1973, p. 669), la aplicación ciega de modelos hipotéticos (p. ej. asimilar solapación a competencia) puede llevarnos a errores interpretativos serios que sólo se evitan mediante la consideración detallada de relaciones interespecíficas de orden superior. Este tipo de relaciones están siendo demostradas cada vez con más frecuencia a medida que los análisis estructurales de comunidades se hacen a nivel más fino (p. ej. WILBUR 1972, NEILL 1974, MCKAYE 1977).

En conclusión, el estudio de la ecología alimenticia de los petirrojos que invernán en los encinares de Sierra Morena central y occidental ha revelado la existencia de todo un conjunto de complejas relaciones entre comporta-

miento de búsqueda, tipo de alimento ingerido, estado fisiológico resultante y existencia de especies facilitadoras. Todos estos aspectos están últimamente relacionados con la cantidad y calidad del alimento disponible y/o accesible, las cuales parecen ser bajas durante el centro del invierno en lo que a presas animales se refiere. La persistencia del petirrojo en el encinar a lo largo de todo el período invernal parece depender a la vez de su gran plasticidad comportamental y de la existencia de especies facilitadoras que le hacen accesible un alimento de reemplazamiento en las épocas centrales del invierno cuando incluso las presas subóptimas que son las hormigas obreras parecen también escasear. Dicho alimento de reemplazamiento tiene un elevado valor energético e impulsa favorablemente la acumulación grasa premigratoria.

Agradecimientos

José L. Alcaide, Paco Barrera y Ramón C. Soriguera me proporcionaron una gran parte de los estómagos analizados, haciendo posible en gran medida este trabajo. "Hassan", un halcón borní, también colaboró a su manera. Dorí ayudó de muchas formas y criticó el manuscrito. Pedro Jordano comprobó con tristeza que hay poca bibliografía sobre la bellota, pero encontró esa poca. Este estudio fue posible gracias a una beca predoctoral del Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

Resumen

Durante su período de invernada en encinares de Sierra Morena (Octubre-Febrero), la dieta del petirrojo (*Erithacus rubecula*) consiste básicamente en bellota y hormigas obreras. El porcentaje de bellota por estómago (volumen) oscila entre 16,5% (Octubre) y 78,4% (Diciembre), mientras que las hormigas constituyen entre 51% (Febrero) y 87% (Noviembre) de todas las presas animales ingeridas. El elevado consumo de hormigas, un tipo de presa generalmente evitado por los pájaros insectívoros, está probablemente relacionado con la escasez invernal de otros artrópodos en el suelo del encinar. La bellota ingerida procede en gran medida del aprovechamiento de los residuos dejados por especies "facilitadoras" de aves que poseen estructuras tróficas capaces de romper la cubierta. *Sitta europaea* y *Parus major* parecen ser las dos especies facilitadoras más importantes.

El estudio cuantitativo del comportamiento alimenticio del petirrojo revela una evolución invernal en la importancia relativa de los dos métodos principales usados, caza "al acecho" y "caminando". El último de ellos es empleado sobre todo en Diciembre y Enero, asociado a un mayor consumo de piedrecillas durante esa época, explicable por la necesidad de contar con gastrolitos que ayuden a digerir la elevada fracción de la dieta que en esos meses constituyen la bellota.

A lo largo del invierno, el peso corporal de los petirrojos aumenta continuamente, debido al progresivo incremento en sus reservas de grasa subcutánea. La ingestión de bellota es directamente responsable del aumento en acumulación grasa, existiendo una elevada correlación entre el peso de los individuos y el porcentaje de bellota contenido

en su estómago. La acumulación grasa de los petirrojos cuyo estómago contenía bellotas es significativamente superior a la mostrada por aquéllos que no habían ingerido esta materia vegetal. En contraste con estos hechos, los petirrojos que invernan en zonas cultivadas y marginales del valle del Guadalquivir y cuya ingestión de materia vegetal se limita a frutos carnosos, no experimentan un engorde tan acusado. En esta población, la presencia de frutos en el estómago no sólo no favorece el aumento de peso, sino que la correlación entre peso y porcentaje de fruto en estómago es de signo negativo. Esta diferencia entre poblaciones es explicable por el valor nutritivo mucho más elevado en la bellota que en los frutos carnosos.

Los resultados obtenidos revelan la existencia de un conjunto de relaciones complejas entre comportamiento de búsqueda, tipo de alimento ingerido, estado fisiológico resultante y actividades de las especies facilitadoras. Todos estos aspectos están últimamente relacionados con la cantidad y calidad del alimento disponible. La persistencia del petirrojo en el encinar a lo largo del invierno parece depender a la vez de su gran plasticidad comportamental y de la existencia de especies facilitadoras que le hacen accesible un alimento de reemplazamiento en las épocas centrales del invierno cuando las presas animales escasean.

Summary

The feeding ecology of Robins, *Erithacus rubecula* wintering in evergreen oak (*Quercus ilex*) woodlands of southern Spain has been studied on the basis of gizzard content analyses. Collected birds were measured, weighed and scored for visible fat deposition. In addition, field observations on foraging behaviour were carried out in the same general area during the study period (October-February). A total of 88 stomachs were analysed, and 136 hours were devoted to field observations of behaviour.

The diet is mainly composed of oak endosperm and ants (workers). Acorn remains made up from 16.5 (October) to 78.4 (December) per cent in volume of total stomach content. Importance values for ants oscillated between 51 (February) and 87 (November) per cent of total number of animal prey eaten. Maximum ingestion of ants takes place during October-November, decreasing afterwards, whereas acorns reached a peak in December and, to a lesser extent, January (Tables 1 and 2). Size of arthropods taken (length) was mostly comprised between 4 and 6 mm (44% of total prey items), although different prey taxa exhibited differing frequency distributions of sizes (Fig. 1). The largest prey ingested were larvae, whose lengths exceeded 10 mm in many instances.

The hunting behaviour most commonly used by Robins was looking for prey from an elevated perch and then flying down to catch it. However, during December and January it was quite frequent to see Robins hopping about on the ground, this behaviour being almost as common as "hunting from perch" during these two months (Fig. 2). Hunting from perches is obviously related to arthropod searching, whereas "Hopping about on the ground" appears to be strongly conditioned by the need of obtaining grit. In December and January grit content in gizzards reached a maximum (Table 3), as it does acorn consumption. Grit weight and acorn percentage per stomach were strongly correlated, thus suggesting that ground foraging is ultimately conditioned by acorn ingestion, through the proximal factor that is the need for obtaining grit. However, the possibility of either insects or acorn remains being taken during ground activity cannot ruled out completely.

Body weight of Robins regularly increases as the winter progresses, and higher levels of fat deposition are commonest in the second half of the study period (Fig. 3, Table 4). As biometric characteristics of the population are homogeneous all along the winter (wing-length analysis), progressive weight gain must be attributed to the parallel fattening of the birds. There is a strong, positive correlation between body weight and acorn per cent in gizzard, and birds with acorn remains in their gizzards were fa-

ter than those which did not, the difference being fully significant (Fig. 4). Accordingly, acorn ingestion appears to be a decisive factor in the fattening of Robins wintering in oak woodland.

Twenty-two gizzards from Robins wintering in the cultivated lowlands of the Guadalquivir valley were analysed to establish some comparisons (Table 5). Their diet is quite similar to that of birds wintering in oak woodland, the only difference being that the vegetable matter ingested consists of berries and other pulpy fruits instead of acorn. These birds showed lower body weights than those inhabiting woodlands (Fig. 3) and they exhibited a negative correlation between body weight and percentage of vegetable matter in stomach. Although the mean body weight of the lowland Robins also increases in the second half of the winter, final levels reached prior to spring migration were lower than those of birds inhabiting woodlands and feeding on acorns (Fig. 3), despite the fact that an analysis of wing-length failed to show any inter-populational difference. It is concluded that the much greater food value of acorns with respect to pulpy fruits (Table 6) is responsible for the observed differences.

The importance of ants in the diet of the Robin is a very special feature, since this kind of animal prey is usually avoided by insectivorous passerines. On the basis of published information on seasonal cycles of abundance of ground arthropod in oak woodland, and from own unpublished results obtained during the study of winter diet of other insectivorous species, it is showed that formicivorous habits of the Robin can be explained by the general scarcity of ground arthropods during winter.

The Robin does not obtain acorns by itself, as it is unable to break down the shell, but through opportunistic habits which it uses to exploit acorn remains left by other species, mainly Nuthatches (*Sitta europaea*) and Great tits (*Parus major*). The behaviour of Robins while engaged in opportunistic activity is described and it is suggested that this species can also take advantage of the acorn remains left by mammalian and avian species other than Nuthatches and Great tits, his main facilitating species.

The apparent lack of ability of pulpy fruits to promote a substantial fattening in birds wintering on the lowlands, the high food value of acorns and its subsequent effects on fat conditions, the dependence on facilitating species to obtain it, the scarcity of ground arthropods, the plasticity of Robin behaviour, all provide a complex picture of the winter feeding ecology of this species. It is proposed that persistence of Robins in oak woodlands is likely to depend both on its plastic behaviour and the existence of facilitating species which provide it with an alternative food (acorn) during central phases of the winter when arthropods are scarcest. The behaviour of the Robin must stand on a compromise between two extreme trends. On one side, the dependence on other species to obtain acorns must make this activity highly unpredictable and, thus, risky. On the other side, once acorn is found, energetic rewards are high. It is proposed that displacement of equilibrium point between these two opposed tendencies must depend on alternative prey availability and frequency of Robin-facilitating species contacts. Results support this hypothesis, as acorns are ingested in greatest quantities when animal prey are scarcest and other bird species actively search for acorns.

Bibliografía

- BERTHOLD, P. (1976): Animalische und vegetabilische Ernährung omnivoren Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. *J. Ornith.* 117: 145-209.
- , E. GWINNER y H. KLEIN (1972): Circunuale Periodik bei Grasmücken. I. Periodik der Körpergewichtes, der Mauser und der Nachtunruhe bei *Sylvia atricapilla* und *S. borin* unter verschiedenen konstanten Bedingungen. *J. Ornith.* 113: 170-190.
- BIEBACH, H. (1977): Das Winterfett der Amsel (*Turdus merula*). *J. Ornith.* 118: 117-133.

- BLONDEL, J. (1969): *Synécologie des Passereaux résidents et migrateurs dans le Midi Méditerranéen Français*. Centre Reg. Docum. Pédagogique, Marsella, 239 pp.
- COWDY, S. (1973): Ants as a major food source of the Chough. *Bird Study* 20: 117-120.
- CUGNASSE, J.-M. (1973): Comportements commensaux chez le Rougegorge et le Moineau domestique. *Alauda* 41: 318-319.
- 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.
- DAYTON, P. K. (1973): Two cases of resource partitioning in an intertidal community: making the right prediction for the wrong reason. *Amer. Natur.* 107: 662-670.
- EMMICH, R. (1971): Zur Nahrung und Ernährungsbiologie des Sprossers (*Luscinia luscinia* L.). *Zool. Abhandl. Stat. Mus. Dresden* 32: 57-67.
- (1974): Das Nahrungsspektrum der Dorngrasmücke (*Sylvia communis* Lath.) in einem Gebüsch-Biotop der Insel Hiddensee. *Zool. Abhandl. Stat. Mus. Dresden* 33: 9-31.
- (1975): Zur Nestlingsnahrung der Keckenbraunelle (*Prunella modularis* L.). *Zool. Abhandl. Stat. Mus. Dresden* 33: 245-249.
- FARNER, D. S. y LEWIS, R. A. (1973): Field and experimental studies of the annual cycles of White-crowned Sparrows. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 19: 35-50.
- FEENEY, P. P. (1970): Oak tannins and caterpillars. *Ecology* 51: 565-581.
- FERNS, P. N. (1975): Feeding behaviour of autumn passage migrants in north east Portugal. *Ringing Migration* 1: 3-11.
- FOGDEN, M. P. L. (1972): The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis* 114: 307-343.
- FRY, C. H., J. S. ASH e I. J. FERGUSON-LEES (1970): Spring weights of some Palaeartic migrants at Lake Chad. *Ibis* 112: 58-82.
- GÉROUDET, P. (1973-74): *Les Passereaux*. Vols. I y II. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.
- GIL-LLETGET, A. (1927): Estudios sobre la alimentación de las aves. I. Examen del contenido estomacal de 58 aves de Candeluda (Ávila). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.* 27: 81-96.
- (1928): Estudios sobre la alimentación de las aves. II. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.* 28: 171-194.
- (1945): Bases para un estudio científico de alimentación en aves y resultado del análisis de 400 estómagos. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.* 42: 9-23.
- GRIGERA, D. E. y G. ALIOTTA (1976): Gastrolitos en tres especies de Fringílidos de la zona de Bariloche, Río Negro. *Physis, Sec. C*, 35: 197-203.
- HELMS, C. W. (1968): Food, fat, and feathers. *Am. Zool.* 8: 151-167.
- HERRERA, C. M. (1974): Paso otoñal de *Sylvia borin* y *S. communis* en la Reserva de Doñana. *Doñana, Act. Vertebrata* 1: 83-119.
- (1977): *Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de Passeriformes en el sur de España*. Tesis Doctoral, Univ. de Sevilla, 514 pp.
- (1978): Niche-shift in the genus *Parus* in southern Spain. *Ibis* 120: 236-240.
- HERRERA, C. M. y R. C. SORIGUER (1977): Composición de las comunidades de Passeriformes en dos biotopos de Sierra Morena occidental. *Doñana Act. Vert.* 4: 127-138.
- KING, J. R. (1972): Adaptive periodic fat storage by birds. *Proceed. XVth Int. Ornith. Congress*: 200-217.
- y D. S. FARNER (1966): The adaptive role of winter fattening in the White-crowned Sparrow with comments on its regulation. *Amer. Natur.* 100: 403-418.
- KOERSVELD, E. VAN (1951): Difficulties in stomach analysis. *Proceed. Xth Int. Ornith. Congress*: 592-594.
- LACK, D. (1943): *The life of the Robin*. Witherby, Londres, 200 pp.
- (1948): Notes on the ecology of the Robin. *Ibis* 90: 252-279.
- (1968): *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, Londres, 409 pp.
- LEVIN, D. A. (1974): The oil content of seeds: an ecological perspective. *Amer. Natur.* 108: 193-206.

- LEWIS, R. A. (1975): Reproductive biology of the White-crowned Sparrow. II. Environmental control of reproductive and associated cycles. *Condor* 77: 111-124.
- MERKEL, F. W. (1963): Long-term effects of constant photoperiods on European Robins and Whitethroats. *Proceed. XIIIth Intern. Ornith. Congress*: 950-959.
- MURILLO, F. y F. SANCHO (1969): Migración de *Sylvia atricapilla* y *Erithacus rubecula* en Doñana según datos de capturas. *Ardeola* 13: 129-137.
- MCKAYE, K. R. (1977): Defence of a predator's young by a herbivorous fish: an unusual strategy. *Amer. Natur.* 111: 301-315.
- NEILL, W. E. (1974): The community matrix and interdependence of the competition coefficients. *Amer. Natur.* 108: 399-408.
- OWEN, D. F. (1954): The winter weights of titmice. *Ibis* 96: 299-309.
- PEARSON, D. J. (1971): Weights of some Palaearctic migrants in southern Uganda. *Ibis* 113: 173-184.
- PERRINS, C. M. (1970): The timing of birds breeding seasons. *Ibis* 112: 242-255.
- (1976): Possible effects of qualitative changes in the insect diet of avian predators. *Ibis* 118: 580-584.
- POTVIN, N., J.-M. BERGERON y C. FERNEL (1976): Régime alimentaire d'oiseaux fréquenterant un agrosystème. *Can. J. Zool.* 14: 1992-2000.
- RAPFOLE, J. H. y D. W. WARNER (1976): Relationships between behavior, physiology and weather in avian transients at a migration stopover site. *Oecologia (Berl.)* 26: 193-212.
- REVUELTA, L. (1953): *Bromatología zootécnica y alimentación animal*. Salvat Editores Madrid.
- RIESS, W. (1976): Analyse und wirtschaftliche Bedeutung der Nahrung nestjunger Heckenvögel im Naturpark Hoher Vogelsberg. *Z. Angew. Zool.* 63: 51-69.
- SMITH, C. C. y D. FOLLMER (1972): Food preferences of squirrels. *Ecology* 53: 82-91.
- SNOW, D. W. (1971): Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113: 194-202.
- SOKAL, R. R. y F. J. ROHLF (1969): *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman, San Francisco, 776 pp.
- UDVARDY, M. D. F. (1975): Fat conditions in members of a tropical avifauna. *Ardeola* 21 (Esp.): 945-954.
- WEISSE, C. M. (1963): Annual physiological cycles in captive birds of differing migratory habits. *Proceed. XIIIth Intern. Ornith. Congress*: 983-993.
- WILBUR, H. M. (1972): Competition, predation, and the structure of the *Ambystoma-Rana sylvatica* community. *Ecology* 53: 3-21.

NOTA. Estando este artículo en imprenta, he podido disponer de los resultados del análisis de una muestra de bellotas procedente de Caravales, mi principal localidad de estudio. Dichos resultados revelan un contenido hídrico de 31.06%, proteína 3.98%, y grasas 10.13%. Aunque en conjunto concuerdan con las cifras presentadas por REVUELTA (1953) y que recogemos en el Cuadro 6, es de destacar el contenido muy superior en grasas (casi tres veces mayor) en la muestra de Caravales. Esto sugiere que contenidos en grasa superiores a los del Cuadro 6 pueden ser frecuentes, destacando aún más la diferencia entre bellota y frutos carnosos y la marcada importancia de aquélla en el engorde premigratorio del Petirrojo. Expreso aquí mi agradecimiento a Ramón C.-Sorriquer por la recogida de la muestra, y, muy especialmente, a Juan Luis C.-Sorriquer por la realización del análisis.

CARLOS M. HERRERA
Estación Biológica de Doñana
Sevilla-12
ESPAÑA (SPAIN)