

COEVOLUCION DE PLANTAS Y FRUGIVOROS: LA INVERNADA MEDITERRANEA DE ALGUNOS PASERIFORMES

Carlos M. Herrera.
Estación Biológica de Doñana.
Sevilla - 12.

INTRODUCCION

La cuenca del Mar Mediterráneo es la zona principal de invernada de muchas especies de pájaros que tienen su origen en Europa central y septentrional (Bernis 1962, Moreau 1972). En los hábitats forestales y de matorral mediterráneo del sur de la Península Ibérica son representantes característicos de este grupo diversas especies de **Turdus** y **Sturnus**, junto a **Sylvia atricapilla**, **Erithacus rubecula**, **Prunella modularis** y **Phylloscopus collybita**. Estas especies alcanzan importantes densidades de población de Noviembre a Marzo en la mayoría de los hábitats ibéricos meridionales, llegando a menudo a superar en abundancia a la avifauna residente (Herrera 1978a, 1978b, Herrera & Soriguer 1977, Finlayson 1981). Entre este grupo de invernantes, que podríamos denominar "circum-mediterráneos" en contraposición a los transaharianos (Bernis 1962, Moreau 1972), predominan especies que muestran una dieta acentuadamente frugívora durante su estancia invernal en el sur de la Península.

Un marcado frugivorismo invernal ha sido documentado para numerosas especies de pájaros en otras regiones europeas más septentrionales, pero en aquellas latitudes el fenómeno afecta principalmente a especies de tamaño mediano o grande (p. ej. **Turdus**, **Bombycilla**; Hartley 1954, Berthold 1975, Sorensen 1981). La peculiaridad del frugivorismo de los invernantes mediterráneos estriba en el hecho de que los frugívoros más significativos son pequeños pájaros de 12-18 gr. de peso corporal. Estas especies son capaces de sobrevivir todo el invierno a base de una dieta predominantemente frugívora. Teniendo en cuenta que los requerimientos energéticos de las especies de menor tamaño son proporcionalmente más elevados (Calder 1974) y que este efecto se acentúa en invierno, cuando los costes de termoregulación son mayores y el período disponible para obtener alimento es más corto, es interesante pues analizar las circunstancias que permiten la supervivencia invernal de los pequeños pájaros frugívoros. Aunque otros factores deben estar también implicados, voy a resaltar en este trabajo el decisivo significado que tiene el alto valor nutritivo de los frutos producidos en invierno. Quiero destacar también la importancia de la disponibilidad de frutos invernales nutritivos para la evolución de ciertos patrones migratorios y la probable coevolución que ha tenido lugar entre pájaros y plantas en el matorral mediterráneo.

AREA DE ESTUDIO Y METODOS

La mayor parte de los datos que se presentan a continuación fueron recogidos en el periodo Octubre-Marzo de las temporadas 1978-79 y 1979-80 en dos localidades de Andalucía. Una de ellas está situada en el valle inferior del río Guadalquivir, a 150 metros s.n.m., y la otra en la Sierra de Cazorla, a 1.150 m.s.n.m.. En ambos casos la vegetación está constituida por matorral esclerófilo mediterráneo aceptablemente conservado en el que predominan especies de plantas que producen frutos carnosos adaptados para la dispersión por vertebrados (van der Pijl 1972). Descripciones detalladas de la vegetación y otras características de las localidades de estudio pueden encontrarse en Herrera (1981a, 1982) y Jordano & Herrera (1981), donde se usan las denominaciones de "Viso" y "Cazorla, El Cantalar" para designar a los sitios de llanura y montaña respectivamente.

En las dos localidades se capturaron pájaros con redes japonesas a lo largo de todo el invierno. Mediante la administración oral de solución salina (Cl Na al 1% en agua) se obtuvieron muestras fecales de casi todos los pájaros capturados, siguiendo el método descrito por Moody (1970). Dichas muestras fueron posteriormente analizadas al microscopio y los resultados sirvieron para determinar la composición de la dieta, en particular la importancia de los frutos en la misma. Véase Herrera (1981a), Herrera & Jordano (1981) y Jordano & Herrera (1981) para más detalles acerca de los métodos empleados.

Estudios detallados de la dieta de *Turdus merula*, *Erithacus rubecula* y *Sylvia atricapilla* han sido presentados en Herrera (1981a, 1981b) y Jordano & Herrera (1981). Los datos referentes a *Sylvia melanocephala*, la cuarta especie considerada en este trabajo, no han sido todavía objeto de un análisis similar.

El valor nutritivo de la pulpa de los frutos de las distintas especies vegetales presentes en las localidades de estudio se determinó mediante el análisis químico de muestras de pulpa preparadas tras separarla de las semillas. En este trabajo sólo voy a considerar los contenidos en grasa de la pulpa, por tratarse de la substancia de mayor contenido calórico y que por tanto puede tener mayor significación para los frugívoros en invierno. Otros aspectos del valor nutritivo de los frutos han sido tratados en Herrera (1981c, 1982), donde se detallan además algunos métodos usados para evaluar la significación nutritiva de los frutos para los pájaros.

Con objeto de evaluar el significado real de los frutos para la supervivencia de los frugívoros, se determinó la composición proporcional en ácidos grasos de grasa pectoral acumulada por 4 individuos de *S. atricapilla*. Estos fueron colectados en una localidad de la provincia de Córdoba en Enero 1979. En ese sitio y fecha la dieta de esta especie estaba constituida casi exclusivamente por aceitunas. La composición en ácidos grasos del acúmulo lipídico pectoral de las

aves colectadas se determinó mediante extracción de la grasa por disección y disolución inmediata en cloroformo, seguida más tarde en el laboratorio de hidrólisis y cromatografía gaseosa. Los resultados fueron luego comparados con los correspondientes al aceite de oliva.

RESULTADOS

Los frutos en la dieta invernal

En la Tabla 1 se muestra la importancia en volumen de los restos de frutos en muestras fecales de invierno de *T. merula*, *S. atricapilla*, *E. rubecula* y *S. melanocephala*, así como la frecuencia de aparición de restos de frutos en dichas muestras. Se recogen datos procedentes del análisis de un total de 782 muestras para las cuatro especies combinadas.

La frecuencia de aparición de frutos en las muestras oscila entre 94.1% para *S. melanocephala* y 100% para *S. atricapilla*. En el caso de esta última especie hay que destacar el hecho de que en un total de 491 muestras analizadas todas ellas contuviesen restos de frutos, lo que revela la magnitud del frugivorismo invernal de esta especie. La importancia media en volumen de los restos de frutos oscila entre 60.3% (*T. merula*) y 87.2% (*S. atricapilla*). Todos estos datos muestran inequívocamente que las cuatro especies consideradas dependen mayoritariamente de los frutos para su subsistencia durante la época invernal considerada.

A la vista de las consideraciones expuestas en la introducción relativas al balance energético de las aves de pequeño tamaño, cabe esperar que al menos las tres especies de menor tamaño (*Sylvia*, *Erithacus*) consuman sobre todo frutos de alto contenido calórico que les permitan mantener una dieta casi exclusivamente frugívora. Esta predicción se ve verificada por los datos. En mis localidades de estudio, *S. atricapilla*, *S. melanocephala* y *E. rubecula* consumen sobre todo frutos cuyas pulpas tienen un alto contenido en lípidos, como es el caso de *Pistacia lentiscus* (lentisco), *Olea europaea* (acebuche y olivo) y *Viburnum tinus* (durillo) (Herrera 1981b e inédito, Jordano & Herrera 1981). *T. merula*, por el contrario, depende en mucha menor medida de estos frutos más nutritivos (Herrera 1981b). En la Tabla 2 se presenta un resumen de la información disponible. Puede apreciarse (1) el elevado contenido en lípidos de la pulpa de los frutos de las tres especies antes mencionadas, que se acerca a 60% en el caso de los frutos "negros" de lentisco; (2) la elevada importancia de las mismas en la dieta de las tres especies de menor tamaño; (3) su escasa significación en la dieta de *T. merula*. Esta última especie, al igual que las tres restantes, consume frutos de numerosas especies de plantas (Herrera 1981b), pero no revela una preferencia marcada por los más nutritivos.

Los datos presentados hasta aquí indican que para las tres especies menores el consumo de frutos particularmente nutritivos supone una garantía de supervi-

vencia a lo largo del invierno. Para documentar este aspecto en mayor detalle traté de averiguar en qué medida los frutos ricos en grasas eran responsables directamente de la acumulación lipídica moderada que mostraban las especies estudiadas durante las fases más frías del invierno (Diciembre-Enero). Teniendo en cuenta que la composición de ácidos grasos de los depósitos lipídicos de las aves parece estar determinada sobre todo por la dieta (p. ej. West & Meng 1968, Moss & Lough 1968, Yom-Tov & Tietz 1978), un buen método para evaluar la importancia real de los frutos en el engorde invernal de los pequeños pájaros frugívoros es comparar la composición de la grasa acumulada por los pájaros y la contenida en los frutos que les sirven de alimento.

En la Fig. 1 se comparan la composición relativa media en ácidos grasos del aceite de oliva con la correspondiente a grasa pectoral subcutánea acumulada por *S. atricapilla*. Los pájaros fueron colectados en el mes de Enero en una localidad ("Cabra" en Jordano & Herrera 1981) donde su dieta estaba constituida casi exclusivamente por aceituna, el sustituto humanizado de los acebuches que antiguamente ocuparan los hábitats inalterados de la región. La contribución relativa de los cinco ácidos grasos más significativos en el aceite de oliva y en la grasa acumulada por *S. atricapilla* es virtualmente idéntica. Esto revela que si estos pájaros sobreviven las largas y frías noches invernales gracias a la energía derivada de la grasa previamente acumulada, su supervivencia cotidiana depende en última instancia del consumo de frutos con un alto contenido en grasas. Análisis similares al presentado en la Fig. 1 efectuados con otras de las especies de pequeños frugívoros tratadas en este trabajo han revelado la generalidad del patrón que se acaba de describir para *S. atricapilla* (Herrera & Soríguer en prep.).

Variación estacional en el valor nutritivo de los frutos

No todas las especies de plantas que producen frutos en los hábitats mediterráneos del sur de España los maduran en el periodo Octubre-Marzo que se ha venido considerando hasta aquí. Todos los meses del año hay alguna especie que está produciendo frutos. Es interesante saber si los frutos ricos en grasas son una característica propia de las plantas mediterráneas en general o si, por el contrario, la producción de tales frutos está limitada a las especies que fructifican en invierno.

En la Fig. 2 se muestran las distribuciones de frecuencia del contenido en grasa de la pulpa de 42 especies de plantas, separadamente para aquellas que maduran en verano (Junio-Agosto), otoño (Septiembre-October) e invierno (Noviembre-Marzo). Puede apreciarse que los frutos con un elevado contenido calórico son producidos casi exclusivamente por las especies que fructifican en invierno.

Todas las especies que maduran los frutos en verano tienen contenidos grasos en la pulpa inferiores a 5%. Dentro de este grupo se encuentran, entre otras especies, *Rhamnus alaternus*, *Rhamnus lycioides*, *Daphne gnidium*, *Osyris alba* y *Phillyrea angustifolia*. Entre las especies que fructifican en otoño, la mayoría tienen frutos con contenidos grasos en la pulpa inferiores a 5% (entre ellas *Phillyrea latifolia*, *Smilax aspera*, *Crataegus monogyna*), pero unas pocas especies superan esta cifra (p. ej. *Pistacia terebinthus*). Entre las especies que fructifican en invierno sólo unas pocas producen frutos con pulpa de menos de 5% de grasa (p. ej. *Myrtus communis*, *Osyris quadripartita*), mientras que la mayoría superan ampliamente esta cifra (*Pistacia lentiscus*, *Olea europaea*, *Viburnum tinus*, *Juniperus spp.*). Los máximos contenidos en grasa registrados hasta ahora entre las especies del sur de España corresponden todos ellos a las de fructificación invernal: *P. lentiscus* (58.8%), *Laurus nobilis* (54.3%), *Olea europaea* (41.9%), *Hedera helix* (31.9%). En Herrera (1981c, 1982) se presentan datos detallados acerca del valor nutritivo de los frutos de las especies restantes analizadas que no han sido mencionadas aquí.

DISCUSION

En el caso concreto de las especies de plantas y pájaros que nos ocupan, la relación planta-frugívoro constituye un ejemplo de mutualismo. Las cuatro especies de pájaros a que me he referido en este trabajo defecan o regurgitan las semillas contenidas en los frutos que ingieren en condiciones adecuadas para su germinación. La planta obtiene el beneficio de ver dispersadas sus semillas gracias a la actividad del pájaro y éste obtiene una ganancia alimenticia (Snow 1971). Deben existir (o haber existido) por tanto presiones selectivas recíprocas: el pájaro tenderá a favorecer aquellas especies o fenotipos de plantas cuyos frutos le proporcionen un mayor rendimiento nutritivo (ver p. ej. Howe & Vande Kerckhove 1980, Herrera 1981d) y las plantas que usen los servicios de los dispersantes más fiables y eficaces se verán favorecidas en tiempo ecológico y evolutivo. En estas condiciones puede tener lugar un proceso coevolutivo en el que ambas partes del sistema mutualista actúen una sobre otra como agentes selectivos recíprocos de forma que los rasgos fenotípicos de cada parte se ajusten cada vez mejor a los requerimientos de la otra (Janzen 1980). El caso que he esbozado brevemente en este trabajo debe considerarse como un ejemplo del anterior fenómeno (Herrera 1982).

Las especies de plantas que fructifican en invierno son las que poseen los frutos más nutritivos, como resultado de que es entonces cuando sus agentes dispersantes les plantean unas demandas energéticas más elevadas. Si los frutos de invierno no fuesen tan nutritivos, los pájaros frugívoros de pequeña talla se morirían, emigrarían, desplazarían sus dietas o simplemente no hubiesen desarrollado el hábito migratorio que hoy contemplamos, el cual les

lleva cada año a ocupar áreas circum-mediterráneas de invernada en lugar de proseguir viaje hasta el sur del Sahara como hacen la mayoría de las especies migradoras de passeriformes del centro y norte de Europa (Moreau 1972). Para mantener los servicios de los dispersantes durante el invierno las plantas han debido desarrollar unos frutos adecuados para su supervivencia. En verano y otoño, cuando los requerimientos energéticos de los pájaros frugívoros que en esos períodos realizan la dispersión de semillas son más bajos y cuando la disponibilidad de alimentos alternativos es mayor, el contenido calórico de los frutos producidos en esa época es mucho menor (Fig. 2), ya que no ha habido presiones selectivas de los pájaros sobre las plantas en otro sentido.

Además de desarrollar el hábito de la invernada mediterránea, los pájaros frugívoros poseen varias características suplementarias que pueden también considerarse respuestas evolutivas a una disponibilidad abundante de alimento muy nutritivo. *Sylvia atricapilla* posee un ritmo endógeno circanual de preferencias alimenticias que le lleva a preferir los frutos a los insectos durante el invierno (Berthold 1976). Es difícil imaginar la evolución de este rasgo fisiológico en ausencia de frutos nutritivos en el área de invernada. Otra presumible adaptación es la constancia interanual en el lugar de invernada que muestran los individuos de diversas especies de frugívoros en hábitats mediterráneos (Herrera & Rodríguez 1979, Benvenuti & loale 1980, Finlayson 1980). Además, *S. atricapilla* y *E. rubecula* son capaces de procesar los frutos con gran rapidez a través del tubo digestivo, evacuando las semillas en un tiempo muy breve. *S. atricapilla* defeca habitualmente las semillas 15-25 minutos después de ingerir el fruto, y *E. rubecula* llega a veces a regurgitarlas tan sólo 6 minutos después de alimentarse (Herrera, observación personal). Esto les permite procesar un elevado número de frutos en poco tiempo, maximizando la tasa de extracción de energía y minimizando el tiempo de permanencia de las semillas, inútiles para el pájaro, en el tubo digestivo.

¿Qué ventajas tiene para plantas y pájaros el participar en el juego de los frutos invernales muy nutritivos?. Para los pájaros parece evidente: es mejor invernar más cerca del área de cría porque así se disminuyen los riesgos de mortalidad asociados con un viaje migratorio transahariano. Para las plantas, la principal ventaja estriba en el hecho de que el invierno es la época del año cuando el riesgo de daño para sus frutos y semillas por agentes nocivos (invertebrados, patógenos) es menor. Un fruto maduro es una estructura especialmente diseñada para atraer a los agentes dispersantes legítimos (los que no dañan las semillas), pero no debe olvidarse que es un trozo de comida (grasa, proteína, carbohidratos, minerales) colocado de manera ostensible en un medio lleno de organismos hambrientos que pueden aprovechar pulpa y semillas en su propio beneficio sin aportar ninguna ventaja a la planta. Una de las estrategias que la

planta puede emplear para reducir el riesgo de daño a sus frutos por agentes nocivos es fructificar en aquellos periodos del año en los que su abundancia sea menor (Herrera, en prensa).

Quisiera terminar resaltando que este sistema altamente integrado, formado por las plantas mediterráneas y los pájaros frugívoros invernantes, está a punto de extinguirse. Cuando los últimos retazos extensos de matorral conservado (hablo de matorral esclerófilo, no de jarales y otros subproductos de la actividad humana) se hayan extinguido, la interacción que he descrito y que probablemente es el resultado de milenios de coevolución difusa entre plantas y pájaros no será más que un recuerdo. Los hábitats mediterráneos naturales de llanura y tierras bajas, donde presumiblemente evolucionaron la mayoría de las interacciones descritas, han desaparecido ya. Del matorral en montañas aún quedan fragmentos aislados, acosados por el fuego y las repoblaciones. Cuando la interacción planta-frugívoro termine por extinguirse, las especies participantes seguramente seguirán vivas pero el sistema se habrá colapsado de manera quizás irreversible. La domesticación de uno de los elementos esenciales de la flora fructificante en invierno, el acebuche, ha retardado el proceso y favorecido a aquellos frugívoros de mayor talla como estorninos y zorzales que seguramente dependían antaño del acebuche en la misma medida que hoy lo hacen del olivo (Bernis 1960, Tutman 1969). Los pájaros pequeños, originalmente dependientes en los hábitats naturales de frutos de menor tamaño como el lentisco, se han situado en una posición ilegítima y consumen hoy aceituna extensivamente de manera que ya no son dispersantes de semillas. Las zonas ibéricas donde se dan las mayores densidades invernales de *S. atricapilla* son precisamente las comarcas olivareras del valle del Guadalquivir (Langslow 1979, Herrera observación personal). Cuando el matorral natural termine por desaparecer, los olivares quedarán convertidos, aún más de lo que hoy lo son, en un museo de la avifauna frugívora que había coevolucionado con otras plantas sobre la base de la dispersión de semillas. Estas especies de pájaros se verán paradójicamente convertidas en un anacronismo vivo, participando en calidad de parásitos en los vestigios de un mutualismo ya extinto del que fueron partes integrantes decisivas.

AGRADECIMIENTOS

Federico C. Soriguer realizó los cromatogramas de la grasa de *S. atricapilla*. Balbino García y Antonia García, Centro de Edafología y Biología Aplicada, CSIC, Salamanca, efectuaron el resto de los análisis químicos cuyos resultados se mencionan en este trabajo. Juan A. Amat, Manolo Carrión, Javier Herrera, Pedro Jordano, Dora Ramirez y Ramón C. Soriguer me ayudaron continuamente en el campo y el laboratorio, poniendo muchas horas de su tiempo y desplegando

do buenas dosis de paciencia; los trabajos en los que se basa este artículo fueron posibles gracias a su generosa ayuda.

RESUMEN

La cuenca del Mar Mediterráneo constituye el área de invernada de muchos pájaros europeos, muchos de los cuales muestran una dieta marcadamente frugívora durante el período invernal. Aunque en hábitats no tropicales los frutos se han considerado habitualmente como un alimento relativamente poco nutritivo que no puede llegar a formar la base de ninguna dieta, esta generalización no es aplicable al matorral esclerófilo mediterráneo. En estos hábitats las especies que fructifican en verano poseen frutos que son efecto muy poco nutritivos, pero aquellas que lo hacen en otoño y, sobre todo, en invierno y son el alimento mayoritario de los pájaros invernantes (p. ej. *Pistacia lentiscus*, *Olea europaea*, *Viburnum tinus*) poseen una calidad nutritiva suficientemente elevada como para permitir la supervivencia de sus consumidores precisamente en una época especialmente desfavorable en la que sus requerimientos energéticos aumentan apreciablemente y el alimento alternativo escasea. Existe por tanto un ajuste estacional entre la calidad de los frutos y los requerimientos de los pájaros frugívoros. Dado que estos últimos actúan además como agentes dispersantes de las semillas contenidas en los frutos que ingieren y realizan así un servicio a las plantas productoras, el ajuste antes aludido debe haberse llevado a cabo mediante coevolución difusa entre el conjunto de las plantas y su constelación de pájaros dispersantes. El establecimiento de una estrecha relación de interdependencia debe igualmente haber propiciado la evolución de los hábitos migratorios que hoy contemplamos. La extensiva destrucción de los hábitats mediterráneos naturales puede afectar de manera irreparable a un sistema ecológico altamente integrado del que en breve plazo puede tan sólo quedarnos como vago recordatorio la presencia de zorzales y estorninos en los olivares. Estos últimos se han convertido en el último refugio de una avifauna invernante que antaño debió ocupar el matorral esclerófilo natural.

BIBLIOGRAFIA

- Anónimo (1972). Caractéristiques d'identification et de qualité de l'huile d'olive de la production de 1969/1970. IV casier oléicole, registre portugais. **Grasas y Aceites**, 23:363-373.
- _____ (1974). Caractéristiques d'identification et de qualité de l'huile d'olive de la production de 1971/1972. VI casier oléicole, registre portugais. **Grasas y Aceites**, 25:99-103.
- _____ (1975). Caractéristiques d'identification et de qualité de l'huile d'olive de la production de 1972/1973. VII casier oléicole, registre portugais. **Grasas y Aceites**, 26:83-89.

- _____ (1976). Caracteristiques d'identification et de qualité de l'huile d'olive de la production de 1973/1974. VIII casier oléicole, registre portugais. **Grasas y Aceites**, 27:161-167.
- Benvenuti, S. & Ioale, P. (1980). Homing experiments with birds displaced from their wintering grounds. **J. Ornith.**, 121:281-286.
- Bernis, F. (1960). Migración, problema agrícola y captura del estornino pinto (*Sturnus vulgaris*). **Ardeola**, 6:11-109.
- _____ (1962). Sobre migración de nuestros passeriformes transaharianos. **Ardeola**, 8:41-119.
- Berthold, P. (1975). Der Seidenschwanz *Bombycilla garrulus* als frugivorer Ernährungsspezialist. **Experientia**, 32:1445.
- _____ (1976). Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten; Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. **J. Ornith.**, 117:145-209.
- Calder, W.A. (1974). Consequences of body size for avian energetics. pp. 86-144 In R.A. Paynter, editor, **Avian energetics**. Nuttall Orn. Club, Cambridge, Mass.
- Finlayson, J.C. (1980). The recurrence in winter quarters at Gibraltar of some scrub passerines. **Ringing and Migration**, 3:32-34.
- _____ (1981). Seasonal distribution, weights and fat of passerine migrants at Gibraltar. **Ibis**, 123:88-95.
- Hartley, P.H.T. (1954). Wild fruits in the diet of British thrushes. **Brit. Birds**, 47:97-107.
- Herrera, C.M. (1978a). Ecological correlates of residence and non-residence in a Mediterranean passerine bird community. **J. Anim. Ecol.**, 47:871-890.
- _____ (1978b). Evolución estacional de las comunidades de passeriformes en dos encinares de Andalucía occidental. **Ardeola**, 25 (1980):143-180.
- _____ (1981a). Fruit food of robins wintering in southern Spanish mediterranean scrubland. **Bird Study**, 28: 115-122.
- _____ (1981b). Datos sobre la dieta frugívora del mirlo (*Turdus merula*) en dos localidades del sur de España. **Doñana Acta Vert.**, 8: 306-310.
- _____ (1981c). Are tropical fruits more rewarding to dispersers than temperate ones? **Amer. Natur.**, 118: 896-907
- _____ (1981d). Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. **Oikos**, 36:51-58.
- _____ (1982). Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. **Ecology**, 63: 773-785.
- _____ en prensa. Defense of ripe fruits from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. **Amer. Natur.**
- _____ & Soriguer, R.C. (1977). Composición de las comunidades de passeriformes en dos biotopos de Sierra Morena occidental. **Doñana Acta Vert.**, 4:127-138
- _____ & Rodríguez, M. (1979). Year-to-year site constancy among three passerine species wintering at a southern Spanish locality. **Ringing and Migration**, 2:160.

- & Jordano, P. (1981). *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. **Ecol. Monographs**, 51:203-218.
- Howe, H.F. & Vande Kerckhove, G.A. (1980). Nutmeg dispersal by tropical birds. **Science**, 210:925-927.
- Janzen, D.H. (1980). When is it coevolution? **Evolution**, 34:611-612.
- Jordano, P. & Herrera, C.M. (1981). The frugivorous diet of Blackcap populations *Sylvia atricapilla* wintering in southern Spain. **Ibis**, 123: 502-507.
- Langslow, D.R. (1979). Movements of Blackcaps ringed in Britain and Ireland. **Bird Study**, 26:239-252.
- 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, Londres.
- Moss, R. & Lough, A.K. (1968). Fatty acid composition of depot fats in some game birds (Tetraonidae). **Comp. Biochem. Physiol.**, 25:559-562.
- Snow, D.W. (1971). Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. **Ibis**, 113:194-202.
- Sorensen, A.E. (1981). Interactions between birds and fruit in a temperate woodland. **Oecologia**, 50: 242-249.
- Tutman, I. (1969). Beobachtungen an olivenfressenden Vögeln. **Vogelwelt**, 90:1-8.
- Van der Pijl, L. (1972) **Principles of dispersal in higher plants**. 2ª edición. Springer-Verlag, Nueva York.
- West, G.C. & Meng, M.S. (1968). The effect of diet and captivity on the fatty acid composition of redpoll (*Acanthis flammea*) depot fats. **Comp. Biochem. Physiol.** 25:535-540.
- Yom-Tov, Y. & Tietz, A. (1978). The effect of diet, ambient temperature and day length on the fatty acid composition in the depot fat of the European Starling (*Sturnus vulgaris*) and the Rock Partridge (*Alectoris chucar.*). **Comp. Biochem. Physiol.**, 60A: 161-164.

TABLA 1

Importancia de los frutos en la dieta invernal (período Octubre-Marzo) de cuatro especies de pájaros en el sur de España. N = número de muestras fecales analizadas para cada especie.

Especie	N	% con frutos	Volumen medio de frutos (%)
<i>Sylvia atricapilla</i>	491	100	87.2
<i>Sylvia melanocephala</i>	102	94.1	67.7
<i>Erithacus rubecula</i>	153	96.7	63.6
<i>Turdus merula</i>	36	94.4	60.3

TABLA 2

Importancia de los frutos con pulpa de alto contenido en lípidos en la dieta invernal (Octubre a Marzo) de cuatro especies de pájaros en el sur de España. Las cifras representan frecuencias de aparición en muestras fecales (%). Los contenidos en lípidos de la pulpa se expresan como porcentaje de peso seco. Los frutos de lentisco son consumidos por los pájaros tanto rojos como negros, por lo que se presentan los contenidos en lípidos de las dos formas. Todos los datos se refieren a las dos localidades mencionadas en el apartado de Métodos, excepto en el caso de *S. atricapilla* en llanura, donde se incluye una cifra suplementaria correspondiente a *O. europaea* en una tercera localidad. Los guiones señalan que una especie de planta estaba ausente de una localidad y por lo tanto no disponible para los pájaros; los ceros indican que la especie no fue consumida a pesar de estar disponible.

	<i>Pistacia lentiscus</i>	<i>Olea europaea</i>	<i>Viburnum tinus</i>
Contenido graso de la pulpa	Rojo:15.9; Negro:58.8	41.2	21.6
<i>S. atricapilla</i> Llanura	61.3	73.4; 29.8	—
Montaña	30.3	—	12.5
<i>S. melanocephala</i> Llanura	61.2	13.8	—
Montaña	62.5	—	0
<i>E. rubecula</i> Llanura	74.0	7.3	—
Montaña	33.3	—	63.2
<i>T. merula</i> Llanura	17.4	17.4	—
Montaña	0	—	0

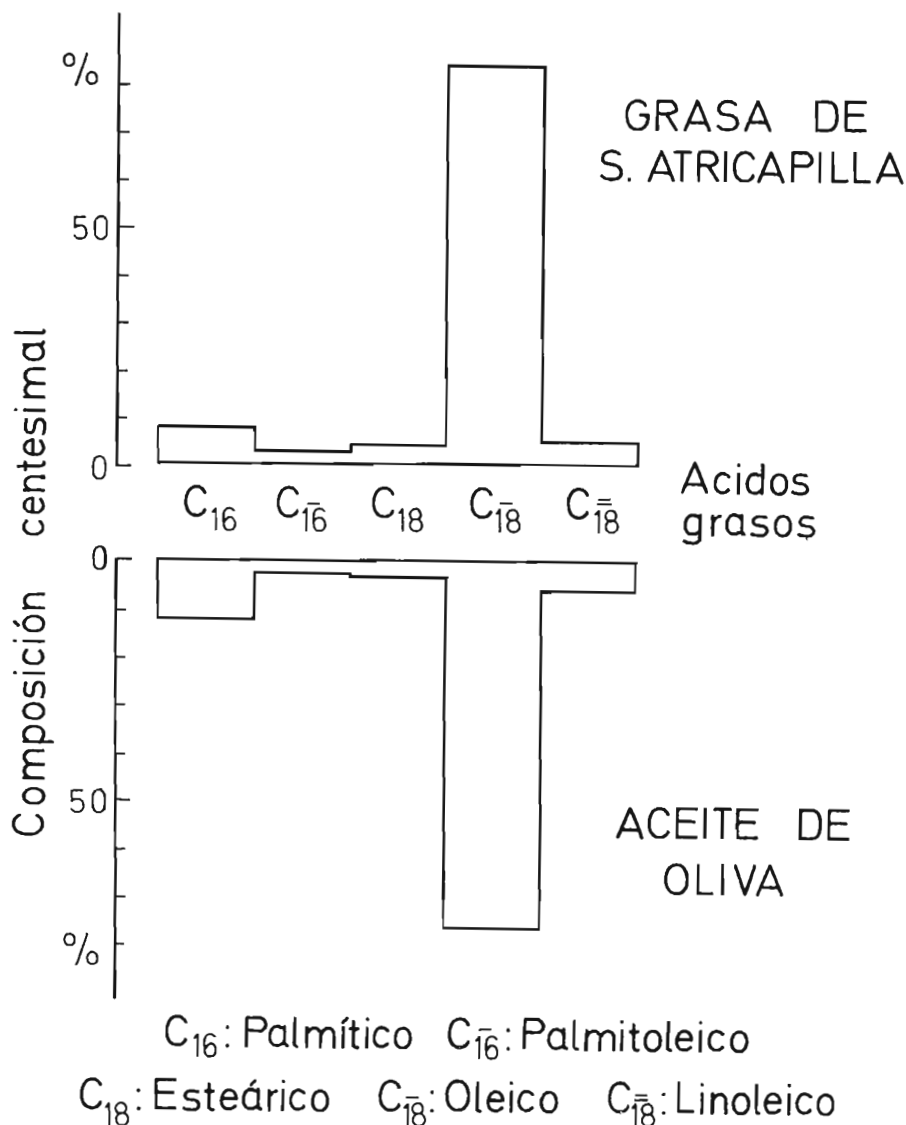


Fig. 1. Importancia relativa de los cinco ácidos grasos más significativos en aceite de oliva y en grasa subcutánea pectoral acumulada por *Sylvia atricapilla* en una población que se alimentaba casi exclusivamente de aceitunas (ver texto). Los valores que se muestran para *S. atricapilla* son el promedio de los resultados de los análisis efectuados sobre grasa de 4 individuos diferentes. Los valores para el aceite de oliva son el promedio de las cifras correspondientes al análisis de muestras muy numerosas presentadas en Anón. (1972, 1974, 1975, 1976).

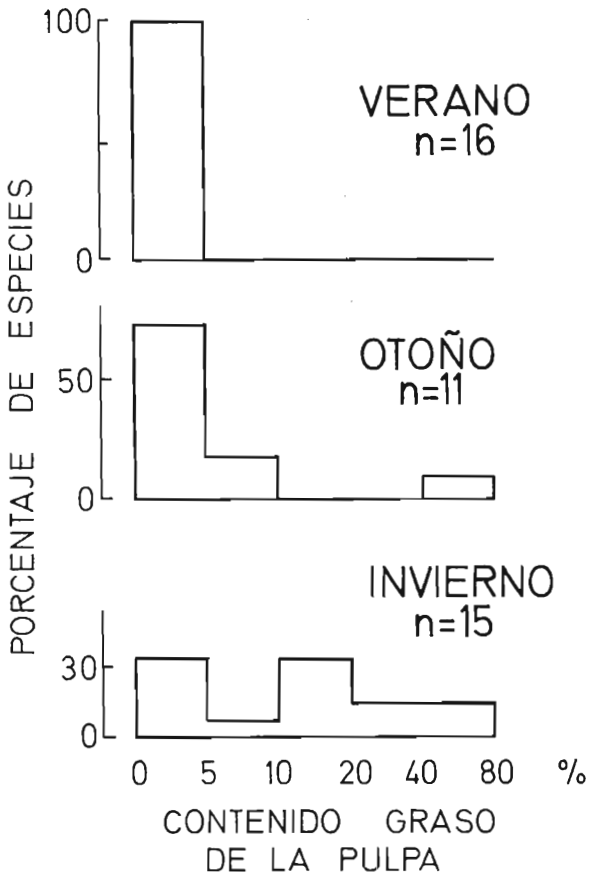


Fig. 2. Contenido graso de la pulpa (expresado como porcentaje del peso seco) de los frutos de 42 especies de plantas en el sur de España. Se han representado separadamente las distribuciones de frecuencias de especies que fructifican en verano (Junio-Agosto), otoño (Septiembre-October) e invierno (Noviembre-Marzo). Las especies se asignaron a las tres categorías fenológicas anteriores según el periodo en el cual se presentaba la máxima disponibilidad de frutos maduros (n = número de especies en cada categoría con información disponible). Ver Herrera (1982) para una lista completa de las especies consideradas.