

Prov. 4. 14/91

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ANIMAL Y ECOLOGIA



RELACIONES TROFICAS ENTRE LOS PASSERIFORMES
INSECTIVOROS EN DOS ZONAS SEMIARIDAS DEL SURESTE
PENINSULAR

JOSE ANTONIO HODAR CORREA

TESIS DOCTORAL
1993

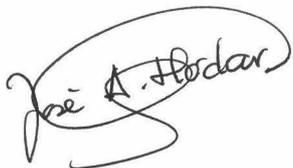
T
15
16

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ANIMAL Y ECOLOGIA

RELACIONES TROFICAS ENTRE LOS PASSERIFORMES
INSECTIVOROS EN DOS ZONAS SEMIARIDAS DEL SURESTE
PENINSULAR

MEMORIA PRESENTADA POR EL LICENCIADO D. JOSE ANTONIO HODAR
CORREA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

Fdo. José Antonio Hódar Correa

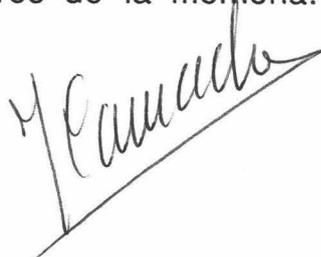


Director del Departamento:



Fdo.: Dr. D. Felipe Pascual Torres

Directores de la memoria:



Fdo.: Dr. D. Ismael Camacho Muñoz y Dr. D. Regino Zamora Rodríguez

| | |
|--------------|---------------|
| BIBLIOTECA | UNIVERSITARIA |
| GRANADA | |
| Nº Documento | 49665878 |
| Nº Copia | 2/216460 |

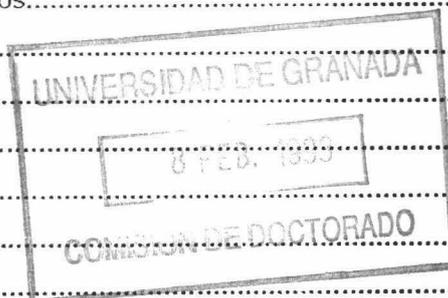
"El primer <<no>> se lo dijo a Abulafia, y al que tratase de violar su secreto. <<¿Tienes la palabra clave?>> era la pregunta. Y la respuesta, la clave del saber, era <<no>>. Hay algo cierto, y es el hecho de que no sólo no existe la palabra mágica sino que ni siquiera la sabemos. Pero quien sepa reconocerlo podrá saber algo, al menos lo he podido saber yo."

Umberto Eco: "El péndulo de Foucault".

INDICE

| | |
|--|----|
| INTRODUCCION GENERAL..... | 4 |
| Cap. 1: AREA DE ESTUDIO, SITUACION, DESCRIPCION, VEGETACION Y CLIMATOLOGIA..... | 9 |
| Situación y geología..... | 9 |
| Climatología..... | 10 |
| Vegetación..... | 10 |
| Descripción de las parcelas de estudio..... | 11 |
| Climatología durante el período de estudio..... | 14 |
| Cap. 2: DISPONIBILIDAD DE ARTROPODOS. EVOLUCION ESTACIONAL DE LA DISPONIBILIDAD..... | 19 |
| INTRODUCCION..... | 19 |
| MATERIAL Y METODOS..... | 20 |
| Elección del método de muestreo..... | 20 |
| Diseño del muestreo..... | 21 |
| Análisis de las muestras..... | 23 |
| RESULTADOS..... | 25 |
| Composición taxonómica..... | 26 |
| Evolución cuantitativa..... | 30 |
| Evolución del tamaño de los ejemplares..... | 31 |
| DISCUSION..... | 34 |
| Cap. 3: RELACIONES TROFICAS ENTRE LOS PASSERIFORMES INSECTIVOROS DE LAS RAMBLAS. ANALISIS DE LA DIETA..... | 38 |
| INTRODUCCION..... | 38 |
| MATERIAL Y METODOS..... | 38 |
| Recogida de las muestras..... | 38 |
| Tratamiento de los datos..... | 39 |
| Análisis estadístico de los datos..... | 41 |
| RESULTADOS..... | 45 |
| Descripción de la dieta de las especies analizadas..... | 45 |
| DISCUSION..... | 61 |
| Cap. 4. RELACIONES TROFICAS ENTRE LOS PASSERIFORMES INSECTIVOROS DE LAS RAMBLAS. ANALISIS A NIVEL DE COMUNIDAD..... | 63 |
| INTRODUCCION..... | 63 |
| MATERIAL Y METODOS..... | 63 |
| Censos de aves..... | 63 |
| Análisis multivariante de la alimentación..... | 64 |
| Limitaciones de los datos. Aves sin muestras..... | 65 |

| | |
|--|-----|
| RESULTADOS..... | 68 |
| Composición específica y densidades de Passeriformes..... | 68 |
| Evolución cualitativa..... | 68 |
| Evolución cuantitativa..... | 71 |
| Evolución estacional de los grupos tróficos..... | 73 |
| Aproximación al consumo bioenergético..... | 74 |
| Relación entre disponibilidad y consumo..... | 75 |
| Diferencias entre zonas..... | 76 |
| Resultados del análisis multivariante..... | 77 |
| Solapamiento en la dieta..... | 80 |
| DISCUSION..... | 82 |
| Cap. 5. ECOMORFOLOGIA DE LOS PASSERIFORMES DE LAS RAMBLAS..... | 90 |
| INTRODUCCION..... | 90 |
| MATERIAL Y METODOS..... | 91 |
| Recogida de datos biométricos..... | 91 |
| Recogida de datos de forrajeo..... | 91 |
| Interacciones agresivas..... | 94 |
| Análisis de los datos..... | 94 |
| RESULTADOS..... | 96 |
| Análisis morfológico..... | 96 |
| Análisis del forrajeo..... | 100 |
| Relación entre ecomorfología y alimentación..... | 104 |
| Interacciones agresivas: relación con el grado de solapamiento..... | 108 |
| DISCUSION..... | 110 |
| Cap. 6. ANALISIS INDIVIDUAL DE ECOMORFOLOGIA Y DIETA DEL COLIRROJO, <i>Phoenicurus ochruros</i> | 114 |
| INTRODUCCION..... | 114 |
| MATERIAL Y METODOS..... | 114 |
| RESULTADOS..... | 116 |
| DISCUSION..... | 119 |
| Cap.7. LA CONDUCTA DE SEGUIMIENTO ENTRE LOS PASSERIFORMES DE LAS RAMBLAS..... | 122 |
| INTRODUCCION..... | 122 |
| MATERIAL Y METODOS..... | 123 |
| Estudio observacional..... | 123 |
| Estudio experimental..... | 125 |
| RESULTADOS..... | 127 |
| Resumen del estudio observacional..... | 127 |



| | |
|---|-----|
| Dimensión espacial y temporal del fenómeno..... | 128 |
| Resultados de las experiencias..... | 130 |
| Dimensión taxonómica: quiénes siguen..... | 130 |
| DISCUSION..... | 131 |
| Cap. 8. RELACIONES TROFICAS DE LOS PASSERIFORMES CON OTROS | |
| TAXONES: <i>Lacerta lepida</i> y <i>Latrodecus tredecimguttatus</i> | 135 |
| INTRODUCCION..... | 135 |
| MATERIAL Y METODOS..... | 136 |
| Obtención de las muestras..... | 136 |
| Tratamiento y análisis estadístico de los datos..... | 137 |
| RESULTADOS..... | 140 |
| Aproximación a los consumos reales de cada especie..... | 142 |
| DISCUSION..... | 143 |
| DISCUSION GENERAL..... | 146 |
| Historia biogeográfica de las Hoyas..... | 146 |
| Variación temporal en la disponibilidad de recursos..... | 147 |
| Factores ambientales versus factores ecológicos..... | 148 |
| Estrategias de las aves frente a los factores ambientales: migración y dieta..... | 149 |
| BIBLIOGRAFIA..... | 153 |
| APENDICES Y TABLAS..... | 168 |

INTRODUCCION GENERAL

La complejidad y heterogeneidad de los sistemas ecológicos naturales ha hecho que desde siempre sus estudiosos utilizaran como opción básica para investigar sobre ellos la simplificación a una porción más manejable, generalmente con un criterio taxonómico, que permitiera trabajar sobre sistemas más simples con un número de elementos limitado. Esta opción es la más usual porque la formación de un biólogo se restringe normalmente desde el punto de vista taxonómico (microbiólogo, zoólogo, botánico) y se especializa según las mismas directrices (liquenólogo, crisomelidólogo, mastozoólogo): cuando inicia su estudio en una zona concreta se centra en el grupo taxonómico que conoce y generalmente obvia los que le rodean. En sí, el enfoque no es absolutamente negativo. Si la "subcomunidad" estudiada tiene unos criterios objetivos que señalan sus límites y se asume que tales límites recortan la dimensión de las conclusiones que puedan extraerse, pueden obtenerse resultados interesantes y perfectamente útiles; la única condición es que no haya ambigüedad sobre lo que se está estudiando y que se justifique como material adecuado para responder a alguna cuestión particular.

La ornitología no ha sido ajena a esta línea, y son legión los artículos y libros que dan visiones más o menos afortunadas de la ecología desde una perspectiva ornitológica, tratando de traspasar los patrones observados en una taxocenosis al estudio general de las comunidades. El atractivo que representan las aves para el género humano no pasa desapercibido para el científico, de modo que un buen número de ellos ha basado su producción científica en estudios sobre este grupo. Como consecuencia, la información de que se dispone sobre las comunidades de aves es enorme, puede probablemente sobrepasar a la de cualquier otro taxón de su nivel, lo que ha contribuido poderosamente a las bases, teorías y conceptos de la ecología de comunidades como conjunto (Wiens 1983, Karr 1983). En este sentido destaca la aportación de David Lack y posteriormente de Robert MacArthur y sus discípulos, cuyo enfoque marcó profundamente la visión de los científicos sobre cómo debían investigarse las comunidades biológicas. Aunque con posterioridad se ha llegado a decir que el llamado "paradigma macarthiano" ha sido una pérdida de tiempo, es evidente que su aportación ha sido positiva en muchos sentidos (Wiens 1989b).

El paradigma macarthiano vino a desnivelar el contencioso existente entre las dos opiniones sobre la estructuración de las comunidades biológicas que hasta entonces cohabitaban, la que defendía la visión autoecológica, considerándolas como conjuntos más o menos accidentales de especies con las características adecuadas para ocupar el mismo

entorno y usar recursos similares (Grinnell 1917, Curtis 1959), y la antagonista que suponía una firme estructuración entre sus componentes merced a una adecuada partición de los recursos para disminuir la competencia interespecífica (Gause 1934, Hutchinson 1957, MacArthur 1972). Hasta Wiens (1977) no se manifestó de forma clara lo que durante muchos años (Andrewartha y Birch 1954, Connell 1975, Strong et al 1979) se había sugerido de forma casi tímida: que la competencia, siendo una importante fuerza en la estructuración de las comunidades, no era en absoluto el pilar central de esta estructura. El libro de Strong et al (1984) muestra todavía la divergencia de opiniones entre los defensores de la visión competitiva y la autoecológica, y Wiens (1989a Cap. 1) ofrece una lúcida discusión de la evolución histórica de estos acontecimientos. De hecho Wiens fué un discípulo más de la visión competitiva de las comunidades (Wiens 1969), pero la paulatina disconformidad entre lo observado en la naturaleza y lo que la teoría predecía le hizo cambiar las tornas.

Como consecuencia, desde finales de los setenta la investigación sobre la ecología de las comunidades, y en particular sobre las comunidades de aves, ha seguido unos derroteros mucho más pluralistas. Por un lado se han ido rebatiendo los presupuestos de los que partía el paradigma macarthiano: los medios no son homogéneos, y la heterogeneidad es un factor más que debe tenerse en cuenta en la investigación (den Boer 1981, Pickett y White 1985); las comunidades no siempre están saturadas y en equilibrio (Wiens 1974, Connell 1975, 1978, Karr 1976, Rice et al 1983); la interacción competitiva no sólo no es la única capaz de estructurar a las comunidades (Rotenberry 1980, Wiens 1983, 1984, Strong et al 1984, Holmes et al 1986), sino que ni siquiera es la más importante (Erlinge et al 1984, Herrera 1984, Jordano 1984); y los factores ambientales pueden tener una importancia superior a las interacciones biológicas (Smith 1982, Dunning y Brown 1982, Faaborg et al 1984).

Por otro lado, la necesidad de un mayor rigor a la hora de comprobar la variedad de hipótesis que se manejan exige nuevos enfoques en el diseño y conducción de los trabajos a realizar. De este modo, continúan los estudios observacionales, pero se pone especial cuidado en la adecuación de la escala espacial (vg Wiens et al 1987) y temporal (vg Armesto 1990) a las pretensiones del estudio. La metodología de toma de muestras se depura y se generaliza el uso de la estadística (Hurlbert 1984, James y MacCulloch 1985, Martin y Bateson 1988, Wiens 1989a Cap. 3); y en especial se desarrolla el estudio experimental en condiciones naturales (Schoener 1983, James y MacCulloch 1985).

Presentación y objetivos de esta memoria.

El estudio aquí presentado pretende analizar las relaciones tróficas entre los Passeriformes insectívoros que conviven en dos zonas semiáridas del sureste de la Península Ibérica, más concretamente en las depresiones interiores de Baza y Guadix. Puede parecer desafortunado, después de lo que antecede, presentar un estudio que recorta su campo de estudio con un nivel taxonómico, como es el de Orden. Hay varias razones para ello; para estudiar fenómenos como partición o limitación de recursos, densidades de población y organización en gremios, que son los caracteres que pueden definir las relaciones tróficas, el nivel de estudio más adecuado es el de la población local (Wiens 1989b), y esto resulta muy complicado en No Passeriformes, ya que sus poblaciones son mucho menores y dispersas en mayores espacios, lo que dificulta su control y estudio. Por otra parte, mientras los estudios sobre No Passeriformes de medios estepáricos han proliferado en los últimos años, los Passeriformes parecen llevar desventaja en este sentido (pero véanse trabajos de Garza y Suárez 1990, Tellería et al 1990, Yanes et al 1991, Manrique et al 1992). Es notorio que, en el I Congreso Internacional de Aves Esteparias celebrado en León en 1987, 14 de las 42 comunicaciones presentadas se dedicaran en exclusividad a la Avutarda, y que otras 27 se centraran en aves no Passeriformes. En cuanto a la elección de los insectívoros, la primera razón es que, a diferencia de otras zonas esteparias de la península como las parameras de Castilla y el Ebro (Suárez, Tellería et al) o incluso de los cultivos cerealistas de las propias Hoyas, en los que los componentes mayoritarios entre los Passeriformes son granívoros o aves de régimen mixto insectívoro-granívoro, en las zonas menos afectadas por el hombre cual son las ramblas los dominantes son los insectívoros estrictos (Zamora et al 1987). La segunda, de índole más práctico, es que la alimentación de los insectívoros puede ser cuantificada con más facilidad que la de los granívoros sin recurrir a técnicas que impliquen la muerte de los animales (Ford et al 1982, Zann y Straw 1984). Por último, la comunidad de artrópodos en que se sustentan nos ofrecía la posibilidad de buscar relaciones tróficas más allá incluso del nivel de clase, algo también viable con los granívoros (Brown et al 1986) pero más dificultoso por la menor densidad de éstos en las ramblas.

El estudio de hábitats estructuralmente simples como las praderas y las estepas arbustivas no es una convención o capricho. Wiens trabajaba sobre comunidades de aves de praderas y estepas arbustivas, unos medios en los que Cody (1966) había desarrollado admirablemente las teorías de su mentor MacArthur y sobre cuyos datos quiso sin éxito basar su réplica (Cody 1981). En hábitats simples las "dimensiones" de los nichos (sensu Hutchinson 1957) debían ser por fuerza menos, y por tanto las interacciones entre los

organismos presentes en la comunidad, que además son escasos, debían ser más fácilmente evaluables (Louw y Seely 1982). En realidad ocurre lo contrario: los hábitats estructuralmente simples son generalmente causa de condiciones climáticas extremas, sea temperatura, insolación o precipitaciones, y en estas condiciones el principal determinante de la presencia o ausencia de un animal o planta en ellos es su propia capacidad adaptativa, su autoecología. Por otra parte, los hábitats simples tienen otras escalas de variación (Wiens 1985) que permiten una diversidad biológica insospechada, lo que también desmiente la idea de pobreza en organismos (Polis 1991a, b); en realidad, estudios efectuados sobre este tipo de hábitats han demostrado una complejidad que supera ampliamente la atribuida a ecosistemas considerados mucho más diversos (Polis 1991a).

En la Península Ibérica, estos hábitats estepáricos o semidesérticos resultan característicos sobre todo por dos razones. En primer lugar, el ámbito europeo en que nos situamos carece de ellos salvo en reductos puntuales (La Crau en Francia y Apulia en Italia, Goriup 1988), mientras aquí ocupan apreciables extensiones (Reyes Prosper 1915, Valverde 1958, De Juana et al 1990, Tellería et al 1990). En segundo, las estepas ibéricas son consecuencia muy directa de la deforestación y los usos agrícolas y ganaderos efectuados por el hombre a lo largo de siglos; sólo unas pocas zonas de saladar y algunos rincones del sureste pueden considerarse hábitats estepáricos per se. Ambas características añaden una tercera: las comunidades biológicas establecidas sobre ellas deben presentar importantes particularidades, ya que no pueden tomar elementos típicos del hábitat de otras zonas similares de Europa, donde casi no existen, y tampoco puede hacerlo de Africa, separada por el mar Mediterráneo desde hace unos 5 millones de años.

Estas características hacían ya interesante la labor investigadora en estos hábitats, pero a ellos se unieron en los últimos años otras dos importantes causas. Una era el reconocimiento del proceso de desertización a que estaba sometido el sureste peninsular, y que originó todo un proyecto de estudio en estas regiones semiáridas, conocido como LUCDEME. El otro, la llamada de atención por parte de organismos competentes, la SEO en el caso concreto de la fauna ornítica, sobre el inminente peligro de extinción a que estaban sometidas algunas de las especies más conocidas de las estepas ibéricas, como la Avutarda o el Aguilucho Cenizo, o el desconocimiento sobre su biología, y aún su estatus, de otras como la Alondra de Dupont. En esta línea de interés por la avifauna de las zonas áridas podemos inscribir los objetivos de nuestro estudio, concretables en los siguientes puntos:

1. Describir las características más relevantes del hábitat y la climatología de las ramblas de las Hoyas estudiadas, prestando especial atención a sus variaciones estacionales e interanuales, reflejadas en la evolución de la población de artrópodos.

2. Describir la composición de la avifauna presente en las ramblas y sus variaciones estacionales e interanuales.

3. Analizar la dieta de las principales especies insectívoras, relacionándola con la disponibilidad de alimento por un lado, y con las características morfológicas y de forrajeo por otro.

4. Examinar las relaciones sociales, en especial la formación de bandos, entre las especies estudiadas a la luz de sus relaciones tróficas.

5. Analizar la posición de los Passeriformes insectívoros dentro de la comunidad biótica de las Ramblas desde el punto de vista trófico.

6. Evaluar las adaptaciones que determinan a los passeriformes la capacidad para su estancia en las Ramblas y el aprovechamiento de sus recursos.

Capítulo 1. AREA DE ESTUDIO: SITUACION, DESCRIPCION, VEGETACION Y CLIMATOLOGIA.

Situación y geología.

La Depresión de Guadix-Baza se encuentra en la porción sudoriental de la Península Ibérica, en el nordeste de la provincia de Granada (Fig. 1.1). En conjunto ocupa unos 3000 Km² (Anadón et al. 1987). Constituye una de las cuencas intramontañosas más características de las Cordilleras Béticas (Vera 1970); está limitada al noroeste por las zonas externas de las Béticas (Cazorla, Segura y Castril), calizas mesozoicas, y al sureste por relieves de las zonas internas (S. Nevada, Baza y Filabres), principalmente metamórficas paleozoicas. Dentro de la depresión aparecen afloramientos aislados de las zonas externas (Jabalcón, Mencil). La cuenca se originó como parte de otra más amplia durante el Mioceno medio, con depósitos marinos y continentales; más tarde la cuenca se individualizó como depresión intramontañosa y se colmató con materiales lacustres y fluviales (Anadón et al. 1987, Guerra-Merchán 1990). El progresivo levantamiento de la cuenca desde el Cuaternario provocó la construcción y el posterior encajonamiento de la red fluvial, dando lugar a relieves de cárcavas y "bad lands" (Vera 1970), especialmente característicos en las Ramblas de Guadix. Los materiales detríticos muestran una composición y secuencia muy variable: son esencialmente margosos, lutíticos y calizos, y con frecuencia incluyen yesos (Soria et al. 1987). Las sierras que rodean la depresión rondan los 2000 m. de altitud salvo Sierra Nevada, que supera ampliamente los 3000; las Hoyas se mantienen entre 700 y 1000 m.



Fig. 1.1. Mapa de situación de la zona de estudio.

Climatología.

La Depresión puede situarse, climatológicamente hablando, en un mediterráneo continental extremado (Castillo-Requena, 1989): la altitud, la posición interior y la envuelta de cadenas montañosas condicionan en gran medida las temperaturas, en especial las mínimas. Durante el invierno son comunes el frío intenso y fuertes oscilaciones térmicas, acompañadas de heladas y escarchas que no remiten hasta bien entrado el día; esta situación sólo se interrumpe con la entrada periódica de frentes oeste y suroeste cargados de nubes que atemperan el clima. En verano, sin embargo, el frío sigue siendo protagonista durante la noche, ocasionando mínimas que contrastan fuertemente con los valores elevados o incluso tórridos del mediodía; de hecho, las heladas nocturnas no son infrecuentes aún bien entrada la primavera o apenas iniciado el otoño. En el aspecto pluviométrico, son factores esenciales la posición oriental y el efecto Fohen que provocan las montañas vecinas: los frentes que aportan lluvia son pocos, y lo hacen en escasa cantidad. Tanto en Guadix, con 55 días de lluvia al año, como en Baza, con unos 70, el 45-50% de los días de lluvia no llegan a aportar 10 mm/m², y el 75-80% los 20. Guadix recoge al año unos 310 mm/m²/año; Baza alcanza los 385, pero su Hoya es algo más seca (Huéscar, vg., recoge 360). La precipitación se concentra en invierno-primavera para Guadix y otoño-primavera para Baza. El verano es muy seco, con apenas un 10% de la precipitación anual (Castillo-Requena 1989). Las condiciones son, en consecuencia, bastante limitantes para el desarrollo de la vegetación, ya que no dispone de agua en los meses cálidos y no es capaz de mantenerse activa a causa del frío cuando la hay (Nahal 1981).

Vegetación.

La vegetación está fuertemente condicionada por la dura climatología y por los sustratos que componen las Hoyas. En general se inscribe en la serie mesomediterránea semiárida de la coscoja (Rhamno lycioidi- Quercetum cocciferae sygmetum), lo que no es obstáculo para que, en muchas partes de las Hoyas, especialmente en Guadix, aparezcan importantes encinares adeshados. El retamar de Retama sphaerocarpa, junto con el espartal y el tomillar, son las formaciones vegetales más características; de forma puntual y sobre sustratos yesíferos aparecen comunidades fruticasas de Ononis tridentata, Gypsophila struthium y Helianthemum squamatum (F. Valle com. pers.). En cuanto a las formaciones antrópicas, están dominadas por la estepa cerealista y las leñosas de secano (almendral sobre todo).

Salvando, pues, las cercanías de los ríos y los cultivos de regadío, podemos diferenciar tres paisajes esenciales en las Hoyas: el llano cerealista, el encinar adhesionado y el espartal-retamar de las ramblas. Debido a la fuerte influencia humana a que han sido sometidos los dos primeros, sólo el tercero puede considerarse como un reflejo aproximado de lo que debió ser antaño la vegetación original, y aún esto sólo en ciertas zonas, ya que buena parte de los espartales y retamares que hoy día se observan son el resultado de una colonización vegetal tras abandono de cultivos, como de hecho ocurre en las dos parcelas escogidas.

Descripción de las parcelas de estudio.

En la Hoya de Baza la parcela se escogió en una rambla con sustrato de margas yesíferas. Se tomó el tramo bajo del Barranco del Espartal (30SWG 2654 a 2854, 750 msm, TM Baza) apenas 1 km antes de verter al río Gállego. Su anchura oscila entre 75-200 m; las laderas son bastante empinadas, especialmente la norte; en el centro de la rambla aparecen rellanos, antiguos cultivos abandonados. El cauce de avenida corta estos rellanos, oscila entre 10-20 m de ancho y es la zona de vegetación más espesa. La salinidad del suelo incrementa grandemente el número de especies vegetales. En lo sucesivo nos referiremos a esta parcela como Baza.

En la Hoya de Guadix la parcela se eligió en el tramo bajo de la Rambla del Grao (30SVG8635 a 8835, 900 msm, TM Guadix). En esta parte del curso, a unos 3 km del río Fardes, la rambla presenta un lecho llano y muy ancho (200-300 m) limitado por abruptas laderas y cortados arcillosos de hasta 40 m de pared. El lecho tiene un cauce de 10-40 m de ancho por el que discurren las avenidas, el resto está constituido por rellanos arcillosos (cultivos abandonados) cubiertos por retama, salsola y artemisa. Hay dos pequeñas manchas de pinar de repoblación. En lo sucesivo nos referiremos a esta parcela como Grao.

Para la caracterización de la estructura del hábitat de las parcelas se usó el método propuesto por Wiens y Rotenberry (1981): a lo largo del recorrido longitudinal de las parcelas (2.2 km en ambos casos) se colocaba, a intervalos de 100 m y perpendicularmente al sentido de la marcha, una cinta métrica de 50 m a cada lado del itinerario. En cada transecto se tomaron 10 puntos de muestreo (cada 10 m de cinta) con ayuda de una vara de 1 cm de grosor y 2 m de altura, subdividida a intervalos de 10 cm. Una descripción más detallada de la técnica de muestreo y del posterior cálculo de diversas características del hábitat puede encontrarse en Wiens y Rotenberry (1981) y Zamora (1988).

Las variables obtenidas para ambas parcelas son:

- porcentaje de cobertura de suelo desnudo,
- porcentaje de cobertura de hojarasca,
- porcentaje de cobertura de herbáceas,
- porcentaje de cobertura de arbustos secos,
- porcentaje de cobertura del total de arbustos vivos,
- porcentaje de cobertura de Salsola, Artemisia, Ononis, Gypsophila y otros en Baza, y de Salsola, Artemisia, Retama, Stipa y otros en Grao, y
- diversidad del perfil vertical de la vegetación.

Ambas parcelas se muestran bastante homogéneas recorridas en sentido longitudinal; en cambio, presentan importantes contrastes en su perfil transversal, debido sobre todo a las diferencias de orientación y pendiente. Las dos ramblas tienen dirección este-oeste, por lo que las escarpadas laderas sufren muy diferentes grados de insolación, muy alto en la que mira al sur, bajo en la que mira al norte. Este efecto está más pronunciado en Baza, en tanto en Grao es menos patente por la menor relación entre la altura de sus laderas y la anchura de su lecho. La vegetación refleja estas diferencias, por lo que tratamos de hacerlas patentes en el momento del muestreo de la estructura del hábitat. Para ello, diferenciamos cinco "sectores" en Baza y cuatro en Grao, a los cuales íbamos asignando los puntos de muestra. En Baza, además, estimamos visualmente el número de contactos que faltaban desde el último punto de la cinta hasta la loma más próxima, lo que nos permitió después calcular la cobertura real que cada sector ocupa entre los límites visuales de la rambla. En Grao no se hizo esta aproximación porque la mayor parte del trabajo posterior (censos de aves, secuencias de actividad, etc...) se llevó a cabo sobre todo desde la zona llana central, ante las dificultades que ofrecían laderas y cortados, de forma que los resultados obtenidos subestiman en gran manera la cobertura del sector ladera. Los sectores diferenciados fueron:

Baza: S3I: ladera sur

S2I: rellano sur

S1: cauce de la rambla

S2D: rellano norte

S3D: ladera norte

Grao: LAD: ladera

REL: rellano con salsolas

RET: rellano con retamas

LEC: cauce de la rambla

Las diferencias en la vegetación de los distintos sectores en ambas parcelas y entre las parcelas son patentes en la Tab. 1.1. Lo que más resalta es la cobertura de la vegetación leñosa, bastante mayor en Baza que en Grao, así como su mayor diversidad específica. Una

| | BAZA | | | | | GRAO | | | | | |
|------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | S3I | S2I | S1 | S2D | S3D | PR | LAD | REL | RET | LEC | PR |
| Suelo | 50.0 | 43.2 | 12.3 | 50.0 | 66.7 | 46.3 | 53.3 | 39.6 | 41.1 | 65.1 | 45.7 |
| Hojarasca | 14.3 | 20.3 | 44.6 | 10.0 | 5.6 | 18.0 | 6.7 | 20.8 | 21.4 | 16.3 | 19.2 |
| Herbáceas | 28.6 | 18.9 | 29.2 | 23.3 | 0.0 | 20.0 | 33.3 | 31.1 | 19.6 | 11.6 | 24.6 |
| Arb, seco | 2.4 | 1.4 | 1.5 | 3.3 | 0.0 | 1.6 | 3.8 | 0.0 | 1.8 | 4.7 | 3.2 |
| Arb, vivo | 54.8 | 40.5 | 58.5 | 26.7 | 16.7 | 41.4 | 13.3 | 17.9 | 19.6 | 11.6 | 16.9 |
| Salsola | 0.0 | 12.2 | 16.9 | 6.7 | 5.6 | 7.1 | 0.0 | 6.6 | 8.9 | 0.0 | 5.5 |
| Artemisia | 7.1 | 5.4 | 20.0 | 3.3 | 0.0 | 6.8 | 6.7 | 7.5 | 7.1 | 2.3 | 6.4 |
| Ononis | 14.3 | 1.4 | 1.5 | 0.0 | 0.0 | 5.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| Gypsophila | 14.3 | 2.7 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 5.1 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| Retama sp. | 2.4 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.8 | 0.0 | 2.8 | 7.1 | 9.3 | 5.0 |
| Stipa | 2.4 | 1.4 | 0.0 | 3.3 | 0.0 | 1.4 | 6.7 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.4 |
| Otros | 11.9 | 16.2 | 18.5 | 10.0 | 11.1 | 13.5 | 6.7 | 0.9 | 1.8 | 0.0 | 1.3 |
| 0-010 cm | 20.4 | 33.9 | 33.1 | 76.7 | 14.3 | 29.6 | 10.0 | 25.0 | 18.2 | 21.4 | 21.6 |
| 010-020 | 16.2 | 17.7 | 23.0 | 20.9 | 14.3 | 17.6 | 45.0 | 26.9 | 15.9 | 9.5 | 21.9 |
| 020-030 | 15.5 | 17.3 | 15.6 | 25.6 | 28.6 | 19.7 | 20.0 | 10.2 | 4.5 | 11.9 | 9.7 |
| 030-040 | 12.7 | 12.6 | 9.3 | 2.3 | 33.3 | 15.5 | 20.0 | 10.2 | 8.0 | 7.1 | 9.7 |
| 040-050 | 7.0 | 11.4 | 7.8 | 7.0 | 9.5 | 8.6 | 5.0 | 8.3 | 5.7 | 9.5 | 7.7 |
| 050-060 | 9.9 | 4.3 | 3.3 | 7.0 | 0.0 | 5.3 | 0.0 | 2.8 | 14.8 | 0.0 | 5.2 |
| 060-070 | 3.5 | 1.2 | 2.2 | 0.0 | 0.0 | 1.7 | 0.0 | 0.9 | 8.0 | 4.8 | 3.4 |
| 070-080 | 5.6 | 0.8 | 1.5 | 0.0 | 0.0 | 2.2 | 0.0 | 0.9 | 5.7 | 4.8 | 2.8 |
| 080-090 | 2.1 | 0.8 | 1.5 | 0.0 | 0.0 | 1.1 | 0.0 | 3.7 | 5.7 | 0.0 | 3.3 |
| 090-100 | 2.1 | 0.0 | 0.4 | 0.0 | 0.0 | 0.7 | 0.0 | 2.8 | 1.1 | 0.0 | 1.1 |
| 100-150 | 0.7 | 0.0 | 0.7 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.0 | 9.3 | 10.2 | 16.7 | 10.4 |
| 150-200 | 2.1 | 0.0 | 1.5 | 0.0 | 0.0 | 0.9 | 0.0 | 0.9 | 2.3 | 21.4 | 5.1 |
| n | 42 | 74 | 65 | 30 | 18 | 230 | 15 | 106 | 56 | 43 | 215 |
| n' | 139 | 99 | 67 | 43 | 93 | 441 | — | — | — | — | — |
| c | 142 | 254 | 269 | 60 | 21 | 746 | 20 | 108 | 88 | 42 | 258 |
| Hv | 2.14 | 1.75 | 1.86 | 1.34 | 1.50 | 1.94 | 1.38 | 2.04 | 2.29 | 2.14 | 3.10 |

Tabla 1.1: Porcentajes de cobertura de las variables consideradas para la descripción de la estructura del hábitat (n= número de puntos de muestreo por sector; n'= número de puntos estimados para el total de la rambla) y porcentaje de contactos con la vegetación en cada intervalo de altura (c= total de contactos; Hv= diversidad vertical (H' de Shannon) de la vegetación).

prospección sumaria en ambas zonas refleja un inventario de más de 110 especies de espermatófitos en Baza, frente a unas escasas 30 en el Grao. Sin duda la naturaleza salina del suelo en Baza tiene mucho que decir en esto, y el buen número de especies halófilas así lo indica. Es también destacable que, mientras en Baza la zona de arroyada es la que cuenta con una vegetación más espesa, al ser la que dispone de más agua, en Grao es la más desnuda, ya que el efecto del agua no es el de riego sino el de arrastre. Esto se debe a la diferencia de magnitud de las cuencas de recepción: la Rambla del Grao dobla ampliamente la longitud del Barranco del Espartal, y algunas de sus tributarias tienen el tamaño de éste.

En conjunto, Grao muestra un mayor desarrollo vertical de la vegetación, promovido por la presencia de Retama sphaerocarpa, un arbusto que alcanza con suficiencia los 4 m de altura y que es mucho más frecuente que en Baza, ya que está especialmente bien adaptado al arrastre de las ramblas. Pero la visión de los porcentajes es bastante engañosa, ya que en realidad por encima de 0.5 m de altura el número absoluto de contactos (para un número de puntos bastante parecido) es muy similar (91 en Baza por 81 en Guadix); sin embargo, la gran densidad de los matorrales de pequeño porte en Baza desplazan los máximos porcentuales hacia los intervalos más bajos.

Otro dato que merece especial mención es la gran superficie de suelo que permanece completamente desnudo, alrededor del 46% en ambos casos como media, y hasta un 66.7% en alguno de los sectores.

Climatología durante el período de estudio.

Para conocer con mayor detalle el desarrollo de las condiciones climatológicas a lo largo del período de estudio, recabamos información en las dos estaciones meteorológicas más próximas a las zonas de estudio, sitas en la Cámara Agraria de Baza (a 7.5 km del Barranco del Espartal) y en el Instituto Técnico Padre Poveda de Guadix (a 10 km de la Rambla del Grao). A pesar de las frecuentes lagunas e insuficiencias en ambas series, consideramos que son la mejor aproximación disponible a las condiciones locales de las parcelas.

Como primera aproximación hemos elaborado un climograma con las medias de las temperaturas y precipitaciones registradas en los tres años de estudio (Fig. 1.2). El gráfico muestra el típico diseño mediterráneo, con una acusada sequía durante el verano y precipitaciones concentradas en primavera y otoño.

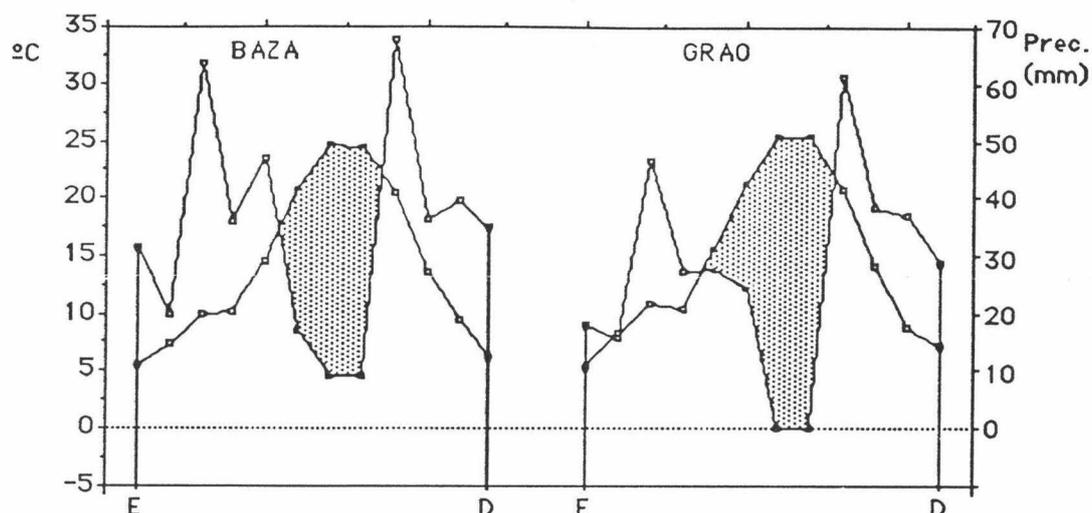


Fig. 1.2. Climograma elaborado para Baza y Guadix con los datos de los años 1989-1991.

Sin embargo, una gráfica elaborada con los valores medios habla muy poco de las variaciones que el clima ofrece de un año a otro, perdiéndose la perspectiva de las condiciones concretas de cada momento. Para evitar esto, la Fig. 1.3 muestra las evoluciones seguidas mes a mes por las precipitaciones y temperaturas en las dos estaciones meteorológicas. La tendencia de las temperaturas en el período 89-91 es virtualmente idéntica en ambas zonas ($r= 0.987$, $n= 36$, $p<0.001$ para M y m); sólo las temperaturas mínimas invernales, algo más crudas en Baza, muestran alguna diferencia apreciable. Las precipitaciones están más contrastadas; en especial los registros totales son mayores en Baza, pero la tendencia va igualmente pareja ($r= 0.805$, $n= 36$, $p<0.001$).

Dos hechos sobresalen al cotejar ambas gráficas. El primero, que la tendencia en las precipitaciones a lo largo de los tres años es claramente descendente (650-305-281 mm/m²/año para el trienio en Baza, y 469-244-263 en Guadix); el año 89 destaca con una precipitación muy por encima de lo normal, mientras 90 y 91 se mantienen un poco por debajo de la media. El segundo, que aparte de la habitual sequía durante el verano, aparecen tres períodos puntuales en los que las precipitaciones caen por debajo de las temperaturas medias: febrero y noviembre del 90 y abril del 91. Dicho de otro modo: mientras las temperaturas se mueven en unos márgenes más o menos predecibles, las precipitaciones siguen una distribución bastante más irregular. Un buen ejemplo lo encontramos, rebuscando entre los registros de años precedentes, en el período diciembre 82-octubre 83, que registró tan sólo 57 mm/m² en once meses, y fue a acabar con 124 mm/m² en noviembre del 83, para un total anual acumulado de 181 mm/m² (datos de la estación de Guadix). A esto hay que superponer la variación interanual. La Fig. 1.4

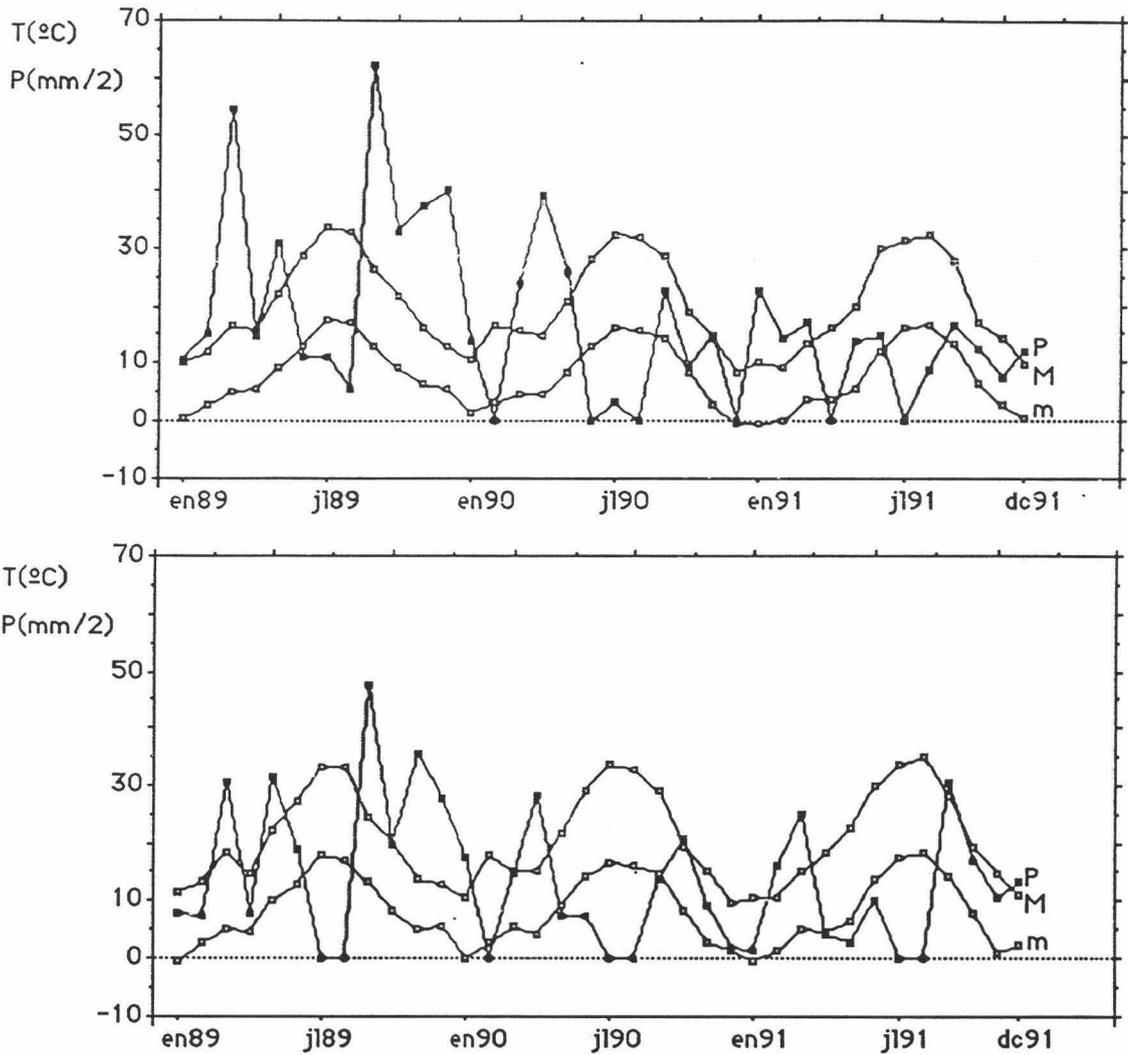


Fig. 1.3. Precipitaciones (mm/2, P) y medias mensuales de las temperaturas máximas y mínimas ($^{\circ}\text{C}$, M y m respectivamente) en las estaciones meteorológicas de Baza (arriba) y Guadix (abajo) durante el período de estudio.

muestra los registros de precipitación de la estación de Guadix en los últimos 60 años. Los intervalos en que se mueven las cifras (142.3-721.9), sin llegar a las proporciones alcanzadas en otras zonas áridas (hasta un orden de magnitud, Zak y Freckman 1991 y referencias allí citadas), manifiestan la diferencia que puede suponer en estas zonas, para un estudio de tipo biológico, coincidir con un año seco o con un año lluvioso.

Una vez obtenidos estos datos, lo habitual es la aplicación de algún tipo de índice climático que permita catalogar la zona de estudio bajo un epígrafe. El cociente pluviométrico de Emberger (Nahal 1981) da unos resultados de $Q=39.3$ para Baza y $Q=35.3$ para Guadix, lo que unido a las medias mínimas del mes más frío (0.7 y 1.5 $^{\circ}\text{C}$, respectivamente) cataloga a ambas zonas como mediterráneo semiárido fresco. Pero esto,

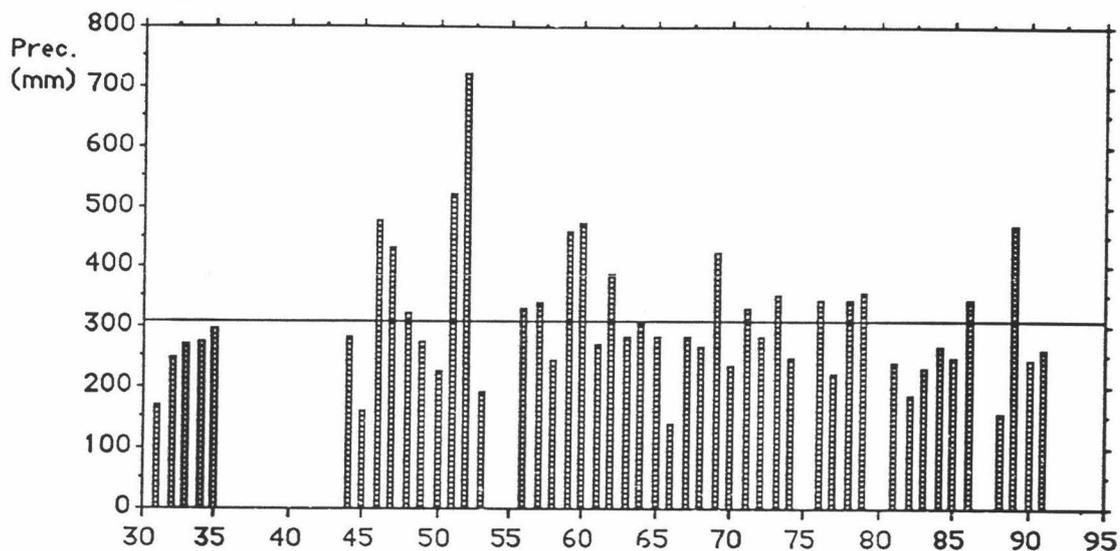


Fig. 1.4. Precipitaciones anuales registradas en la estación de Guadix entre los años 1931 y 1991. Se indica la media para los 48 años de los que se disponen datos.

en realidad, resulta muy poco indicativo desde el punto de vista biológico. El propio Nahal (1981, pág 82) considera como principales factores limitantes de la vida vegetal en el clima mediterráneo la intensidad de la sequía estival y la crudeza del invierno, y estos factores no son ajenos a buena parte de la Península Ibérica. La tendencia a catalogar al clima mediterráneo con invierno "suave y húmedo" y verano "seco y caluroso", no deja de ser una simplificación sin mucho sentido que soslaya los efectos de la altitud y la continentalidad, dos variables de enorme importancia en el sureste peninsular. En Sierra Nevada, la altitud hace que la temperatura, concretamente el frío invernal, sea el factor directriz en la estacionalidad de la comunidad biótica (Zamora 1987), mientras en zonas bajas como el matorral perimarismefío (Jordano 1984) o los encinares de Sierra Morena (Herrera 1980) es la sequía estival. Si las Hoyas se hallan a mitad de camino entre las sierras de Cazorla y Nevada y el desierto almeriense de Tabernas, por fuerza sus características han de ser un compendio de ambas: el frío invernal de las sierras y la sequía estival y la irregularidad en las precipitaciones de Tabernas.

Wallwork (1982) define los desiertos como "aquellas regiones de la superficie terrestre donde la evapotranspiración anual excede a la precipitación". Elías y Ruiz (1977) ofrecen para Guadix una ETP media anual de 778 mm/m², lo que dobla ampliamente los registros habituales de precipitación; aún más: tomada mes a mes, la ETP supera a la precipitación siete de los doce meses del año, de abril a octubre, precisamente los de crecimiento vegetativo de la mayor parte de la vegetación. Polis (1991b) añade a esta condición la impredecibilidad de las lluvias, tanto en ocurrencia como en cantidad, factor que ya hemos analizado. La visión que el ciudadano medio tiene del desierto (el árido

erg sahariano carente de vida atravesado por la caravana de camellos) dista mucho de la idea biológica: un medio con recursos escasos y localizados pero diversos en el tiempo y en el espacio que sustenta una comunidad biótica como consecuencia muy diversificada (ver citas en Polis); pero lo menos importante en este caso puede ser lo adecuado o no de calificar a las Hoyas como desierto, estepa o matorral semiárido si el hecho es que, climáticamente hablando, puede entrar en cualquiera de los tres epítetos o en otros similares: todo depende de qué criterio usemos para trazar las fronteras. En los siguientes capítulos de esta memoria trataremos de ver si la comunidad biológica que vive en las Hoyas, y especialmente los Passeriformes, encaja con esta descripción.

Capitulo 2: DISPONIBILIDAD DE ARTROPODOS. EVOLUCION ESTACIONAL DE LA DISPONIBILIDAD.

INTRODUCCION.

La distribución y abundancia de alimento y su obtención, la predación y cómo evitarla, y la necesidad de aparearse son los tres factores que en mayor medida condicionan cómo se desenvuelven los seres vivos en la naturaleza (Krebs y Davies 1987). El primer paso para examinar las relaciones entre un grupo de especies que supuestamente interaccionan debe ser la identificación y medida de tales parámetros. Por tanto, en un estudio como el presente en que se pretende analizar las relaciones tróficas de un grupo de aves, la necesidad de una medida cuando menos indicativa de la disponibilidad que el alimento presenta en la zona de estudio es perfectamente lógica. La información que la disponibilidad de alimento por sí sola proporciona ha contribuido a entender muchas características de la biología de numerosas especies y sus consecuencias en poblaciones y comunidades, si bien no pocas veces tal entendimiento, precisamente por falta de una buena información de la disponibilidad, supuesta, dogmatizada, o mal medida, resultaba bastante irreal (Hutto 1990).

De hecho, un muestreo de los artrópodos presentes en un momento dado en una zona concreta puede ofrecer gran cantidad de información y no sólo referida a su papel como presas. Polis (1991b) presenta de forma muy convincente las posibilidades de interacciones biológicas sin salir del nivel que tradicionalmente los ornitólogos han considerado como "comida para sus pájaros", y de las consecuencias que esto supone para los niveles tróficos superiores. Es obvio que esto puede deberse simplemente a los limitados conocimientos que un ornitólogo posee sobre entomología (Cooper y Whitmore 1990), pero no es justificable que tal desconocimiento sea la excusa en la que escudarse a la hora de diseñar y llevar a término un estudio de disponibilidad. Un buen conocimiento de la biología de los artrópodos presentes en la zona a estudiar es fundamental para alcanzar ese deseable buen entendimiento de la relación entre las aves y sus presas, empezando, por ejemplo, por la diferencia entre artrópodos presentes y artrópodos disponibles (Wolda 1990).

En el presente estudio la intención última es la de disponer, efectivamente, de un indicador sobre la cantidad de alimento de que disponen las aves insectívoras de las ramblas, pero en la medida de nuestros conocimientos sobre la entomología, trataremos de

ampliar esta visión de subsidiariedad que estos datos suelen ofrecer en la literatura ornitológica.

MATERIAL Y METODOS.

La toma de muestras para la estima de la disponibilidad de artrópodos se efectuó combinando dos de los métodos más usuales de muestreo de este tipo de animales. La elección de al menos dos métodos parecía obligada ante la necesidad de muestrear en microhábitats particulares bastante diferentes, como son la vegetación arbustiva de las ramblas y el suelo desnudo de éstas. Aunque métodos como el censo directo son aplicables en ambos casos y permiten una extrapolación a densidades si se conoce la superficie de muestreo (Cooper y Whitmore, 1990), su eficacia es bastante discutible, en especial al aplicarse al matorral.

Elección del método de muestreo.

Para capturar artrópodos de suelo utilizamos trampas de caída no cebadas; en nuestro caso usamos vasitos de plástico blanco, de 90 mm de altura y 65 mm de diámetro situados a ras de suelo y llenos entre 1/2 y 2/3, según la evaporación prevista, con una disolución al 1% de hidrato de cloral, durante un período de 48 horas. Para el muestreo en la vegetación se usó una variante del método de vareo, ampliamente usado para vegetación de mayor desarrollo vertical (F.J. Pérez-López, com. pers.), consistente en disponer una bandeja de plástico blanco de 185 mm de ancho y 275 mm de largo bajo el arbusto a muestrear, y varear éste durante un período de 20 segundos. Una vez en la bandeja, la muestra se vaciaba, con ayuda de un embudo, en una bolsita de celofán, se etiquetaba convenientemente y se introducía en un frasco amplio en el que se mantenía un dispersor de acetato de etilo, que mataba rápidamente y sin deterioro a los artrópodos. En lo sucesivo nos referiremos a estos tipos de muestras como botes y matas, respectivamente.

La elección de estos métodos se hizo pensando sobre todo en la representatividad, tanto cualitativa como cuantitativa, que sus muestras pudieran ofrecer. Desde el principio cualquier tipo de trampa cebada fue descartada, ante el desconocimiento de los sesgos que dichos atractivos pudieran suponer; asimismo se rechazaron los métodos de muestreo directo debido al "filtro" que supone la percepción particular del colector frente a la disponibilidad real. Nos quedamos, pues, ante la opción única de una trampa de intercepción pasiva, por lo que la elección recayó en la trampa de caída. El color blanco del bote, aparte de ser el más frecuentemente disponible, era a priori el que menos efecto atractivo debía ejercer, especialmente en Baza, donde el suelo es muy claro por la

abundancia de sales; no obstante, en el transcurso del muestreo, tuvimos ocasión de comprobar cierta atracción hacia himenópteros y coleópteros florícolas. El líquido conservante no tiene, que sepamos, ningún atractivo para grupo alguno de artrópodos; el uso de una disolución salina permitía además aprovechar sus efectos anticongelantes y antievaporantes cuando las condiciones de muestreo eran extremas. Todo lo más, durante el verano el agua en sí podría haber actuado como atractivo para algunos Tenebriónidos que detectaran la humedad en el bote. Pese a depender en gran medida de la actividad de los artrópodos para su buen funcionamiento, estas trampas son con toda probabilidad las menos selectivas y menos sesgadas que existen para este tipo de muestreo; su uso está además muy extendido en estudios similares (Brooke 1979, Herrera 1980, Guitián 1984, Jordano 1984, Obeso 1986, Zamora 1987).

Para la vegetación, en cambio, la única posibilidad de muestreo pasivo era el uso de láminas adhesivas. Esto era poco practicable en matorrales tan densos como los que componen la vegetación de las parcelas, y sobre todo, era previsiblemente poco efectivo ante heladas nocturnas, frecuentes en invierno, y temperaturas muy elevadas, comunes en verano, factores ambos que podían disminuir la efectividad del adhesivo (Cooper y Whitmore, 1990). Ante estas premisas, un muestreo activo pero no selectivo nos pareció la solución más acertada. El sesgo más importante lo constituían los insectos voladores, que podían escapar nada más caer en la bandeja. Esto se soslayó con la acción combinada de dos personas, una golpeando el arbusto y otra controlando la bandeja presta a capturar, o al menos a registrar, las deserciones. En cuanto al tiempo de vareo, se trató de uniformizar con un tiempo que, sin causar deterioro al vegetal, hiciera caer todos los animales fijados a él. En plantas como el esparto, dada su especial constitución, esto era literalmente imposible; incluso tras un minuto de vareo seguían apareciendo, pero en las otras especies la aproximación resultó aceptable.

Diseño del muestreo.

Una vez elegidos los métodos, era necesario establecer la logística de la actuación en tres aspectos: frecuencia, situación y tamaño de muestra.

En cuanto a la frecuencia, efectuamos un muestreo cada quince días durante un ciclo anual completo (noviembre de 1990 a octubre de 1991). Las razones fueron obvias: una mayor frecuencia de muestreo (semanal, por ejemplo) era difícilmente sostenible sin un fuerte deterioro en las poblaciones de los sujetos pasivos (efecto de vaciado, salvo que se redujera el tamaño de muestra, lo que no era aconsejable como veremos después) y poco soportable por parte de los sujetos activos del muestreo; una frecuencia menor, en

cambio, reduciría la resolución con la que iban a ser apreciables las evoluciones estacionales y las respuestas a factores climáticos próximos (heladas, lluvia) en unos medios que era de presumir tendrían muy acusadas estas pautas.

En cuanto a la situación, era necesario establecer la localización exacta donde las trampas se iban a colocar y las especies de arbustos (ya que era impracticable con todas) que iban a ser objeto de muestreo. Respecto a las trampas de caída, intentamos reproducir la distribución de los sectores reconocibles en las ramblas, salvo en el lecho por donde discurren las avenidas en el Grao, por su manifiesta inestabilidad y la apreciable falta de vida. En cada uno de los sectores debía situarse un número fijo de trampas con una situación fija para evitar posibles efectos de cambio de microhábitat. Varios autores han abordado el problema de determinar qué número de trampas es necesario para obtener una representación aceptable de la fauna existente (Adis 1967, Ahearn 1971, Thomas y Sleeper 1977, Southwood 1978); los resultados recomiendan entre 24 y 36 trampas por biotopo y mes. Tomando por exceso, decidimos seis botes por sector y quincena, que después readaptamos con el fin de homogeneizar a 36 botes por parcela y quincena. El resultado fue:

BAZA: tres parejas de botes (6) por quincena en S3I
tres parejas de botes (6) por quincena en S2I
seis parejas de botes (12) por quincena en S1
tres parejas de botes (6) por quincena en S2D
tres parejas de botes (6) por quincena en S3D (total 36 botes)
GRAO: una hilera de 12 botes por quincena en LAD
una hilera de 12 botes por quincena en REL
una hilera de 12 botes por quincena en RET (total 36 botes).

Tanto en las parejas como en las hileras, la distancia entre dos botes contiguos oscilaba alrededor de los 2 m.

En lo que se refiere a los arbustos, usamos los resultados del muestreo de hábitat (Cap. 1) para seleccionar las cuatro especies más importantes en cada parcela. Como número de pies a muestrear por quincena, tomamos diez. A estas 40 muestras añadimos 10 incluyendo otras especies vegetales importantes pero menos frecuentes. El resultado fue:

BAZA: 10 pies por quincena de Salsola vermiculata
10 pies por quincena de Artemisia herba-alta y A. barrelieri

10 pies por quincena de Ononis tridentata

10 pies por quincena de Gypsophila struthium

10 pies por quincena (2 de cada) de Helianthemum almeriense, H. squamatum, Lepidium subulatum, Stipa tenacissima y Lygeum spartium (total 50 pies).

GRAO: 10 pies por quincena de Salsola oppositifolia

10 pies por quincena de Artemisia barrelieri

10 pies por quincena de Retama sphaerocarpa

10 pies por quincena de Stipa tenacissima

10 pies por quincena (5 de cada) de Helianthemum almeriense y Thymus mastichina (total 50 pies).

Análisis de las muestras.

La totalidad de las muestras obtenidas fueron conservadas y etiquetadas convenientemente, y trasladadas a las dependencias del Departamento de Biología Animal y Ecología de la Universidad de Granada, donde fueron posteriormente examinadas por los propios recolectores (J.A. Hódar y F.S. Piñero). Los ejemplares capturados fueron identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible, categorizados en OTUs (Operational Taxonomic Units, sensu Sneath y Sokal, 1973), y medidos (longitud total sin contar apéndices) con una resolución de 0.1 mm, todo ello con la ayuda de lupas binoculares dotadas de micrómetro, o con calibre. Las OTUs empleadas en esta categorización pueden verse en la Tab. 2.1: su elección siguió sobre todo criterios taxonómicos, pero también morfológicos y ecológicos. Así, por ejemplo, el Orden Heteroptera fue subdividido en dos OTUs, H y L, en función de la anchura del cuerpo: H reunía a Scuterellidae, Pentatomidae, Cydnidae y en general animales de cuerpo ancho y masivo, en tanto L agrupaba a las chinches de cuerpo alargado, como Lygaeidae, Reduviidae y Miridae. Esto sería de gran utilidad posteriormente, a la hora de efectuar estimas biométricas, ya que las similitudes morfológicas dentro de cada OTU reducían considerablemente los sesgos de las ecuaciones predictoras al disminuir la heterogeneidad de la muestra.

Además del análisis taxonómico y biométrico, nos pareció interesante determinar la biomasa que constituían los diferentes grupos presentes en las muestras, tanto por la posibilidad de cotejar este tipo de datos con los dos anteriores como por la importancia que, desde el punto de vista energético, supone para el estudio de la dieta de los pájaros. Para la obtención de estos datos podían seguirse dos estrategias: la pesada directa o la estima a partir de las longitudes. Habida cuenta del volumen de muestras en que nos movíamos, nos inclinamos por la segunda. El procedimiento fue seleccionar, para cada

| | |
|-------------------------|------------------------------------|
| 01-Scorpionida | 26-LepidopteraRopalocera |
| 02-Soliphuga | 27-LepidopteraHeterocerolocera |
| 03-Araneae | 28-Neuroptera |
| 04-Opilioniida | 29-Coleopteralarvas campodeiformes |
| 05-Acarina | 30-Coleopteralarvas scarabeiformes |
| 06-Isopoda | 31-Coleopteralarvas elateriformes |
| 07-Diplopoda | 32-ColeopteraCarabidae |
| 08-Chilopoda | 33-ColeopteraTenebrionidae |
| 09-Collembola | 34-ColeopteraScarabeidae |
| 10-Thysanura | 35-ColeopteraChrysomelidae |
| 11-OrthopteraEnsifera | 36-ColeopteraCurculionidae |
| 12-OrthopteraCaelifera | 37-ColeopteraAphodiidae |
| 13-Baltoidea | 38-ColeopteraCetoniidae |
| 14-Mantodea | 39-ColeopteraDynastidae |
| 15-Dermoptera | 40-ColeopteraHisteridae |
| 16-Embioptera | 41-ColeopteraBuprestidae |
| 17-Psocoptera | 42-ColeopteraCerambycidae |
| 18-Thysanoptera | 43-ColeopteraMeloidae |
| 19-Homoptera no Aphidae | 44-ColeopteraStaphylinidae |
| 20-Homoptera Aphidae | 45-Coleoptera otros |
| 21-Heteroptera H | 46-Hymenoptera no Formicidae |
| 22-Heteroptera L | 47-Hymenoptera Formicidae obreras |
| 23-Diptera Nematocera | 48-Hymenoptera Formicidae alados |
| 24-Diptera Brachycera | 49- Presas no identificadas |
| 25-Lepidoptera larvas | |

Tab. 2.1. Lista de las OTUs consideradas para la identificación de los artrópodos capturados.

OTU, un número suficiente de ejemplares (entre 6 y 20) de distintas especies con un gradiente adecuado en sus longitudes. Tras una biometría completa, que incluía no sólo longitud, sino también otras partes características del animal (anchura de la cabeza, prosoma, quelíceros...) los ejemplares eran sometidos a deshidratación hasta peso constante (generalmente 24 h) en una estufa a 60 °C, y pesados en una balanza electrónica con una precisión de 0.01 mg (véase Rogers et al 1977 y Díaz y Díaz 1990 para un protocolo similar). Una vez obtenidos los pesos, se relacionaron con las medidas lineales mediante modelos de regresión simple, y lo mismo se hizo entre la longitud y las otras medidas lineales. Con las ecuaciones alométricas que estimaban el peso seco a partir de los datos de longitudes se calcularon los valores totales de biomasa para cada OTU y cada tipo de muestra, y posteriormente, promediando por la superficie de cada sector o la cobertura de cada especie vegetal, los valores medios para vegetación y suelo en cada parcela. Los cálculos se efectuaron con el programa BIOMASAS.BAS (J.A. Hódar, inédito).

Las pérdidas de muestras por manipulación o por paso de ganado en las zonas de muestreo fueron reducidas (entre 0.2% para las matas en Grao y 2.3% para los botes en Baza), y se suplieron extrapolando con las muestras de su mismo tipo, sector y quincena.

Tanto el número de individuos como la biomasa se expresan como media (de individuos o miligramos de peso seco) por mes y por unidad de muestreo. No se han reconvertido estas unidades a superficie, pese a no ser especialmente difícil, sobre todo en el caso de la vegetación. Aunque las estimas absolutas son siempre preferibles, ante la poca fiabilidad que en este sentido representan las trampas de caída se ha preferido mantener todo el análisis con dos medidas relativas diferentes.

Los Apéndices 2 a 9 muestran la composición taxonómica, detallada mes a mes por individuos y por biomasa, para los distintos tipos de muestra en ambas parcelas. Para su análisis en profundidad hemos reducido las 49 OTUs reconocidas a trece grupos, de diversa entidad taxonómica. En general hemos tomado aquellos que, al menos en una de las dos parcelas, suponían más del 1% de frecuencia media anual en número de individuos. Los grupos son los mismos para matas y botes, salvo LEPL, exclusivo de matas, y TENB, exclusivo de botes. Los grupos usados y su composición a partir de las OTUs son:

Araneae (ARAN): Orden Araneae

Litter (LITT): Ordenes Acarina, Collembola y Psocoptera

Orthoptera (ORTH): Orden Orthoptera (SbO. Ensifera y Caelifera)

Homoptera (HOMP): Orden Homoptera (No Aphidae y Aphidae)

Heteroptera (HETP): Orden Heteroptera (H y L)

Diptera (DIPT): Orden Diptera (SbO. Nematocera y Brachycera)

Lepidoptera larvas (LEPL): fases larvarias del Orden Lepidoptera

Tenebrionidae (TENB): Familia Tenebrionidae (Coleoptera)

Curculionidae (CURC): Familia Curculionidae (Coleoptera)

Coleoptera otros (COLO): Orden Coleoptera (incluidas larvas) salvo los anteriores

Hymenoptera no Formicidae (HYNF): Orden Hymenoptera, excluida la F. Formicidae

Formicidae (FORM): Familia Formicidae (Hymenoptera)

Otros (OTRS): las OTUs no incluidas en algún grupo anterior.

RESULTADOS

El muestreo ha supuesto la captura de 30.807 ejemplares, artrópodos en su inmensa mayoría (Tab. 2.1). Sólo ocasionalmente ha aparecido algún molusco gasterópodo, y a

| | NOY | DIC | ENE | FEB | MAR | ABR | MAY | JUN | JUL | AGO | SEP | OCT | TOTAL |
|--------|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|------|------|-----|-------|
| B.mat. | 592 | 350 | 411 | 268 | 196 | 505 | 648 | 467 | 234 | 234 | 155 | 223 | 4283 |
| G.mat. | 566 | 513 | 362 | 390 | 335 | 315 | 688 | 604 | 392 | 296 | 345 | 290 | 5096 |
| B.bot. | 318 | 353 | 203 | 717 | 287 | 430 | 808 | 1232 | 974 | 1663 | 387 | 388 | 7760 |
| G.bot. | 548 | 181 | 175 | 454 | 395 | 1143 | 2525 | 2369 | 1824 | 1850 | 1244 | 960 | 13704 |

Tab. 2.1. Registros absolutos de capturas de artrópodos (en número de individuos) en las dos parcelas para ambos tipos de muestreo.

veces pequeños lacértidos y micromamíferos, que no han sido contabilizados para nuestros propósitos.

Composición taxonómica.

Las Figs. 2.1 y 2.2 expresan la composición taxonómica de las capturas realizadas en ambas zonas y para los dos tipos de muestreo.

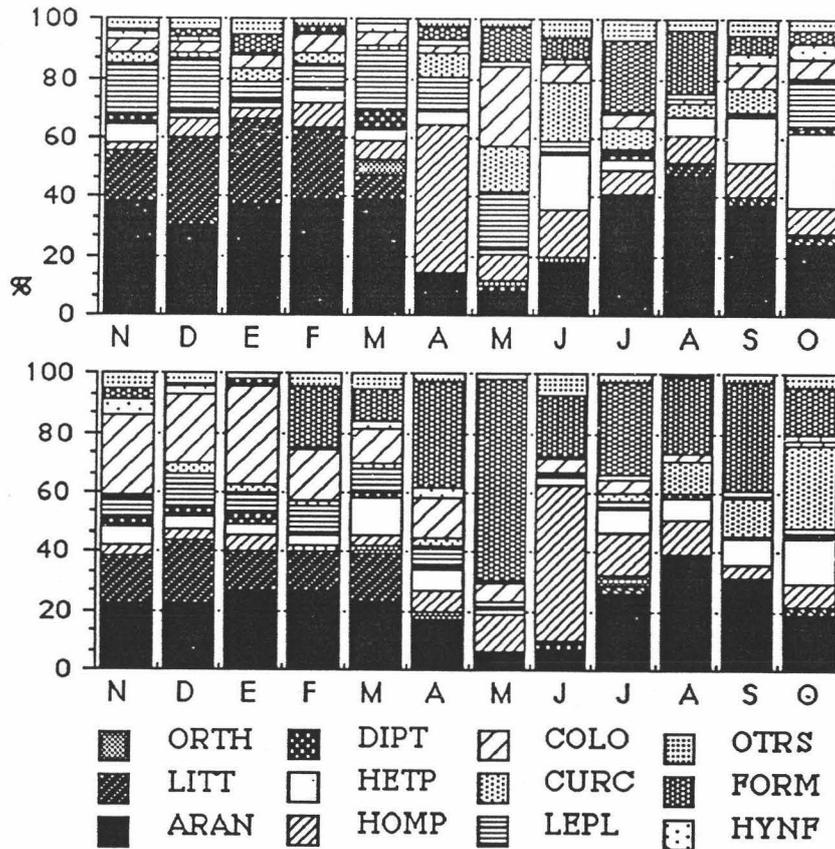


Fig. 2.1. Variación temporal cuantitativa de los artrópodos capturados en las matas. La importancia relativa de cada grupo se expresa como porcentaje del total de individuos por mes.

Para las matas, las variaciones en los grupos corren más o menos parejas; la principal diferencia es la importancia de Araneae, mucho más abundantes en Baza, y Formicidae, mucho más en Grao. Es visible un fuerte incremento en los Homoptera en primavera, pero en Baza corresponde a una emergencia temprana de inmaduros nada más empezar a florecer Ononis tridentata y reverdecer Salsola vermiculata, y en Grao, más tardía, a una de Aphidae coincidente con la floración y fructificación de Retama sphaerocarpa; a esta misma circunstancia corresponden los altos valores de las hormigas, que acuden buscando los jugos azucarados de los áfidos o el néctar de las flores. Es también

destacable, durante el invierno, el papel que *Stipa tenacissima* juega como refugio invernal de muchos coleópteros (sobre todo Coccinellidae y Ptinidae) en el Grao, y la importancia numérica que en esta misma época alcanzan Collembola y Psocoptera (=LITT), especialmente sobre *Helianthemum almeriense*.

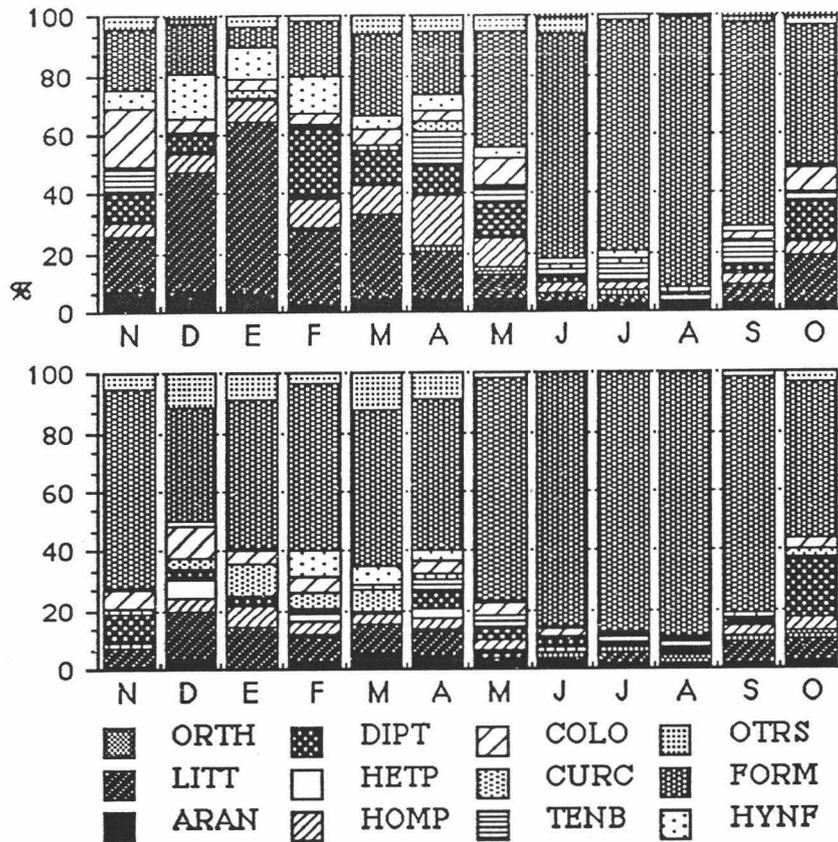


Fig. 2.2. Variación temporal cuantitativa de los artrópodos capturados en los botes. La importancia relativa de cada grupo se expresa como porcentaje del total de individuos por mes.

En los botes, todo pasa por la importancia de Formicidae, que colapsa las dos figuras. Únicamente en Baza y durante el invierno son capaces los Collembola de superarlas en número. El dominio se hace especialmente patente en verano, donde llegan a constituir más del 80% de las capturas.

La diversidad (α de las series logarítmicas, Magurran 1988), muestra un gráfico algo caótico para las matas, y más inteligible en los botes. Esto se debe sin duda a la particular fenología de actividad fisiológica que las plantas presentan en Baza, y al refugio que *Stipa tenacissima* ofrece en el Grao. En Baza hay alguna planta en flor casi en cualquier momento del año salvo a principio del invierno: las *Artemisia* lo hacen en diciembre y enero, en marzo comienza *Helianthemum almeriense*; abril, mayo y junio

presentan a *Ononis tridentata*, *Lepidium subulatum*, *Stipa tenacissima*, otros *Helianthemum* y la mayor parte de las anuales; julio y agosto a casi todas las Quenopodiáceas que, aunque no son entomófilas, muestran su aspecto más apetecible para los fitófagos; y durante septiembre y octubre florece y fructifica *Gypsophila struthium*. El seguimiento que los artrópodos hacen de esta fenología hace que siempre haya una especie vegetal sosteniendo una máxima productividad y un máximo de grupos viviendo a sus expensas. En Grao este prolongado relevo de las floraciones no se da, causando un vacío entre julio y octubre muy patente en la bajada de diversidad; el invierno mantiene valores altos por la gran cantidad de grupos diferentes que usan el esparto para invernar; en esta época los espartos pueden suponer el 40-45% de las capturas de cada muestreo.

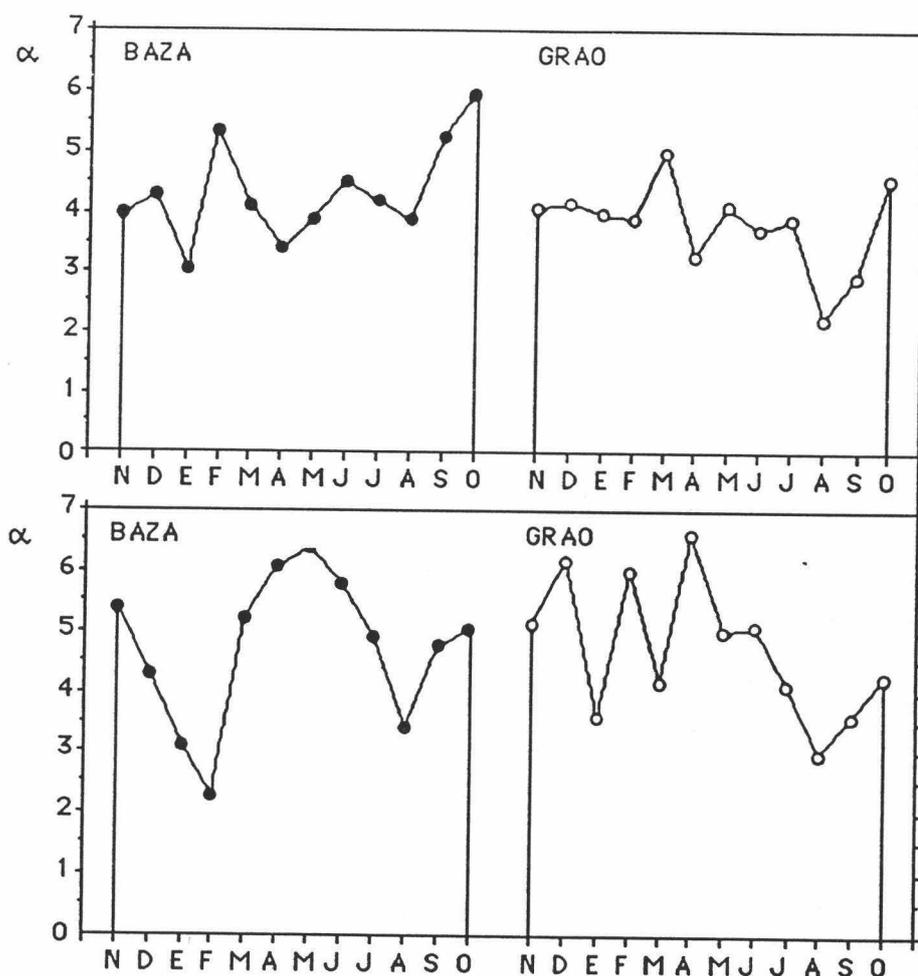


Fig. 2.3. Evolución de la diversidad de grupos de artrópodos en ambas parcelas para matas (arriba) y botes (abajo).

Para los botes, Baza presenta con claridad el descenso en diversidad que supone la crudeza del invierno, alcanzando un mínimo absoluto en febrero; a partir de ahí la actividad primaveral sube hasta su máximo valor en mayo. Entonces comienza a notarse la

falta de agua, que reduce los tipos de artrópodos presentes a aquellos capaces de soportar el calor y la sequía, como los Orthoptera, o los que la evitan haciéndose nocturnos como Tenebrionidae. Tras otro mínimo en agosto, las lluvias otoñales reinician el ciclo. En Grao el patrón es similar, pero hay dos picos en pleno invierno que pueden explicarse como surgencias ocasionales de grupos en diapausa ante ocasionales períodos de buen tiempo; de nuevo el esparto tiene una gran importancia como refugio desde el que difunden estas esporádicas capturas.

No hay similitudes significativas en la evolución de las diversidades entre ambas parcelas para matas ($r_s = 0.170$, n.s.) ni para botes ($r_s = 0.318$, n.s.) y tampoco, dentro de cada parcela, para la comparación entre matas y botes (Baza: $r_s = 0.212$, n.s.; Grao: $r_s = -0.168$, n.s.; $n=12$ en todos los casos).

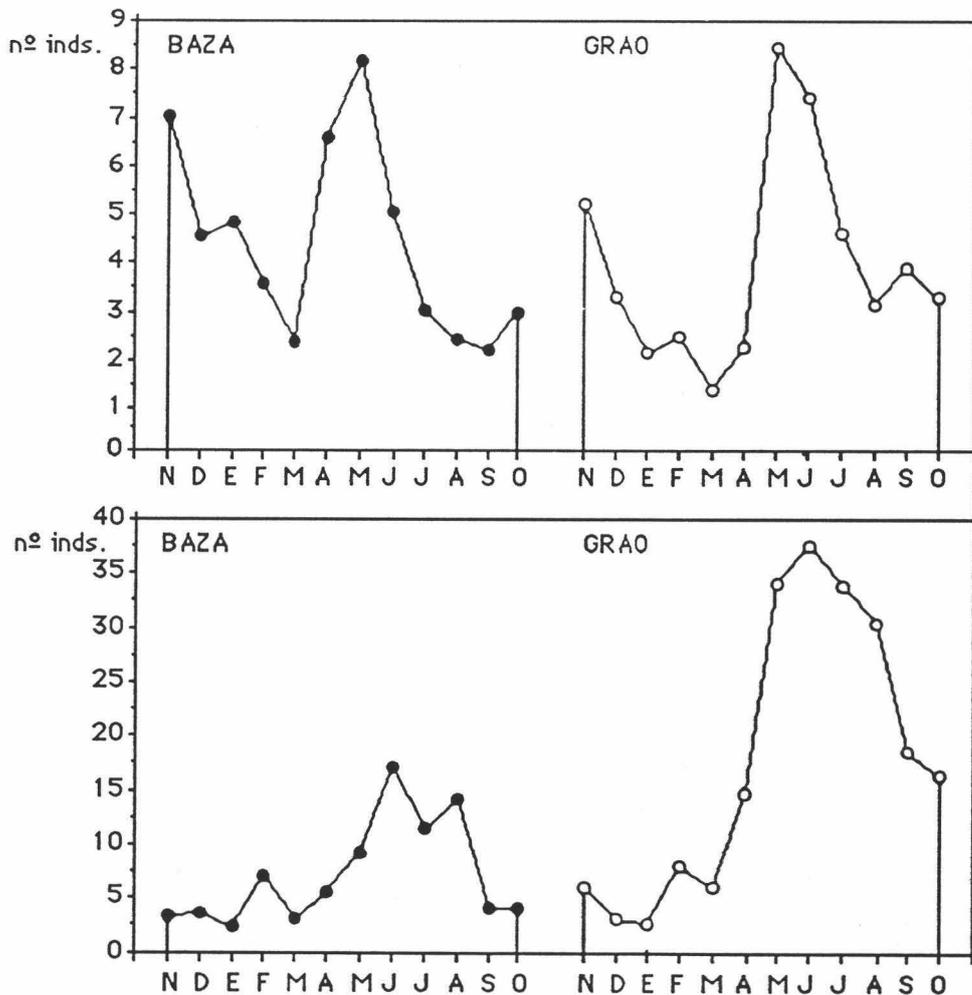


Fig. 2.4. Evolución estacional del número de capturas (media individuos/unidad de muestreo) en ambas parcelas para matas (arriba) y botes (abajo).

Evolución cuantitativa.

La fig. 2.4 muestra la evolución mensual del número de capturas, para ambas zonas y con los dos métodos, durante el período de estudio. La secuencia estacional no muestra similitudes significativas en la tendencia para las matas entre ambas parcelas ($r_s = 0.392$, n.s.), pero sí para los botes ($r_s = 0.888$, $p < 0.01$); lo mismo ocurre con el volumen de capturas (matas: $T = 31$, n.s.; botes: $T = 2$, $p < 0.01$). Si comparamos además las tendencias entre botes y matas dentro de cada parcela, las tendencias no son similares en Baza ($r_s = 0.063$, n.s.) pero sí en Grao ($r_s = 0.699$, $p < 0.05$, $n = 12$ en todos los casos). Es resaltable la disposición respectiva del mínimo anual, en pleno invierno, y el máximo entre primavera y verano, un poco más tardío en los botes. Del mismo modo merece especial mención la diferencia entre ambos extremos. En las matas el máximo representa un número de individuos por bandeja seis veces mayor que el mínimo, en tanto en los botes supera ampliamente un orden de magnitud en el Grao y queda cerca en Baza.

Estas diferencias, sin embargo, se aprecian en toda su extensión si en lugar de individuos hablamos de biomasa. Para las matas la gráfica (Fig. 2.5) es sólo un poco más contrastada, y permite también observar la diferencia en la situación del pico de biomasa entre ambas zonas, algo más tardío para el Grao, debido sobre todo a la influencia de los ortópteros, un grupo de mayor importancia relativa y muy ligado a los meses de más calor; no obstante, no hay correlación significativa en las tendencias de ambas zonas ($r_s = 0.392$, n.s.) ni en la magnitud de sus capturas ($T = 16$, $n = 12$ en ambos casos, n.s.). Se aprecia también la diferencia en los mínimos relativos; Baza tiene valores más altos merced a las larvas de Heterogynis andalusiaca, un lepidóptero que desarrolla sus fases larvarias sobre la artemisa en pleno invierno, durante la floración de la planta. Pero los verdaderos contrastes se dan en los botes, donde el máximo representa entre 30 (Grao) y 60 (Baza) veces la cuantía del mínimo. Dos grupos son los principales responsables de la magnitud de estos cambios: Tenebrionidae y Formicidae. Ambos son sobre todo estivales, y presentan surgencias masivas en condiciones favorables. El poco peso por individuo de los Formícidos es compensado con el gran número que llegan a presentar (hasta 1229 individuos/48 h. en un solo bote), lo que no impide a los Tenebriónidos ser superiores en biomasa a ellos y a cualquier otro grupo: por sí solos representan el 57.39% en Baza y el 35.38% en Grao de la biomasa total media caída por bote durante el período de estudio. Este dominio puede apreciarse fácilmente en la Fig. 2.6. En realidad, la cuantía total de captura de Tenebriónidos por bote es muy similar en ambas zonas (302.6 mg/bote/año en Baza frente a 288.9 mg en Grao), pero la captura total por bote es en Baza inferior al Grao (527.3 mg. vs. 816.5 mg.). Se aprecia además la mayor importancia relativa de Ortópteros y Formícidos en Grao.

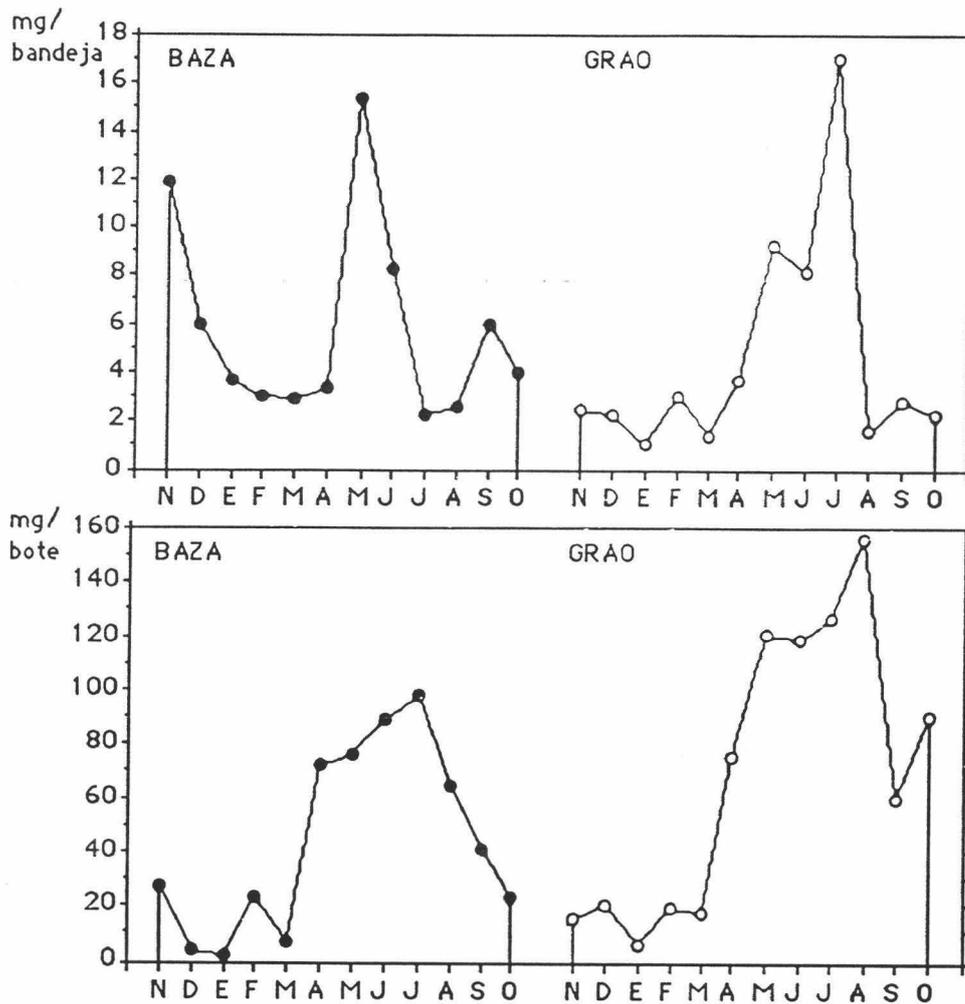


Fig. 2.5. Evolución estacional de la biomasa (media mg./unidad de muestreo) en ambas parcelas para matas (arriba) y botes (abajo).

La aparente similitud de las gráficas de biomasa por bote se manifiesta en correlaciones significativas en la tendencia seguida por las dos parcelas ($r_s = 0.762$, $p < 0.01$), así como en la magnitud de sus valores ($T = 8$, $n = 12$ en ambos casos, $p < 0.01$).

Evolución del tamaño de los ejemplares.

Para el análisis en la variación de tamaño de los artrópodos capturados, hemos agrupado las medidas en seis clases de tamaño. La primera impresión tras observar los cuatro gráficos (Figs. 2.7 y 2.8) es que las matas acogen una fauna de bastante menor tamaño que el suelo pero, a la vez, bastante más estable a lo largo del tiempo. El menor tamaño se debe a la particular estructura de los matorrales, que dificultan en gran medida los movimientos de animales demasiado grandes. La mayor estabilidad es consecuencia, por un lado, de la permanencia de fases imaginales durante la invernada, tratando de pasar la

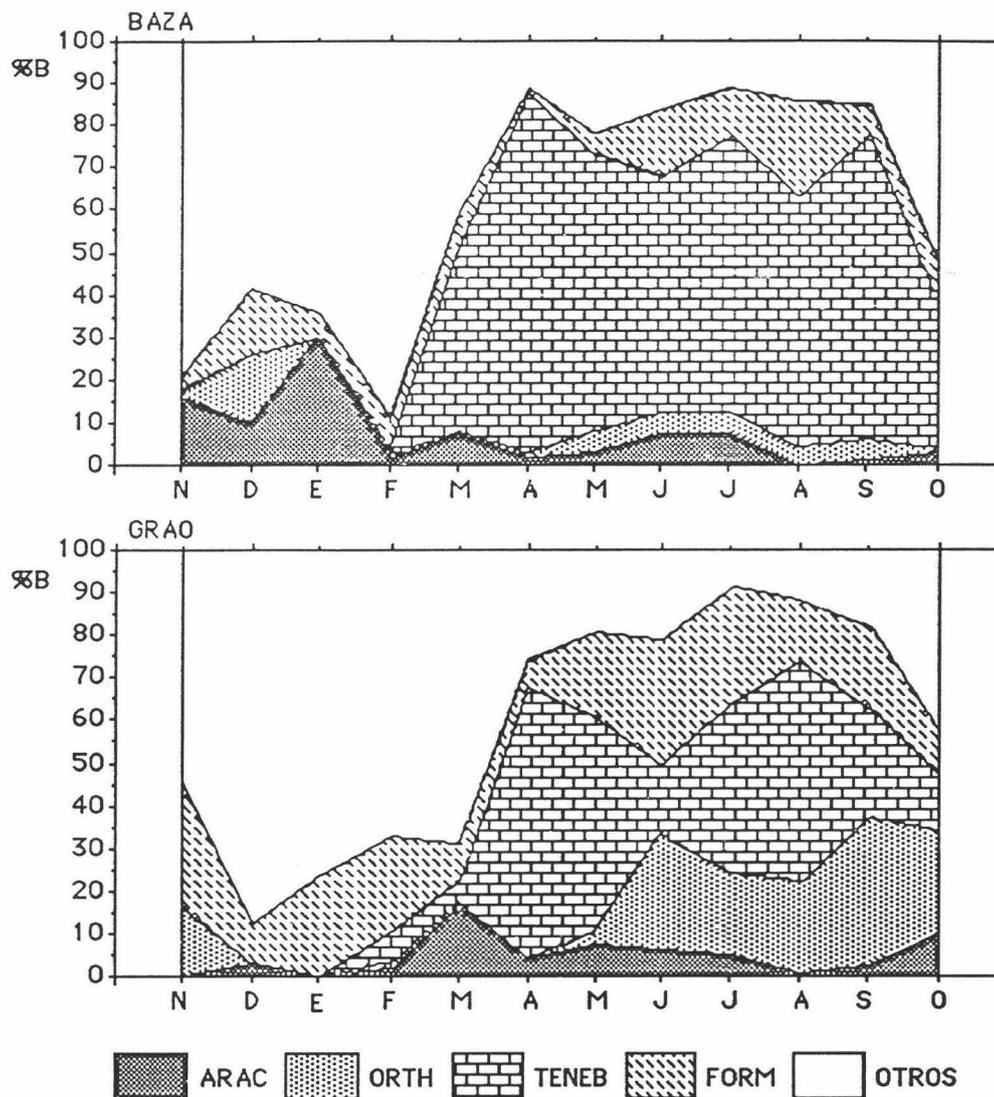


Fig. 2.6. Porcentaje de biomasa representado por los cuatro grupos con mayor biomasa respecto al total para las capturas realizadas con botes.

época fría arropados por la hojarasca, lo que mantiene el número de tamaños intermedios, y por otro de la alternancia que sostienen en primavera y verano las fases inmaduras y en invierno los grupos de microartrópodos más ligados a la humedad, fundamentalmente Collembola y Psocoptera, que mantienen los tamaños pequeños.

En los botes, en cambio, mientras Grao tiene una gráfica bastante estable, Baza presenta variaciones muy acusadas. La clase 0-2 es la clara dominante durante el invierno, y la 4-6 en verano; ambos picos pueden achacarse casi con exclusividad a Collembola y Formicidae respectivamente. En el Grao, por su parte, los Collembola tienen una incidencia muy reducida, ya que el frío es más intenso, la cantidad de hojarasca es más reducida y el suelo, arcilloso en lugar de salino, se seca con mayor rapidez que en Baza

apenas el sol calienta unos días; en verano el pico de la clase 4-6 no es tan notorio porque, mientras en Baza los géneros de hormigas más abundantes son Aphaenogaster, Camponotus y (sobre todo) Messor, en Grao un gran número de capturas son de Crematogaster, de menor tamaño.

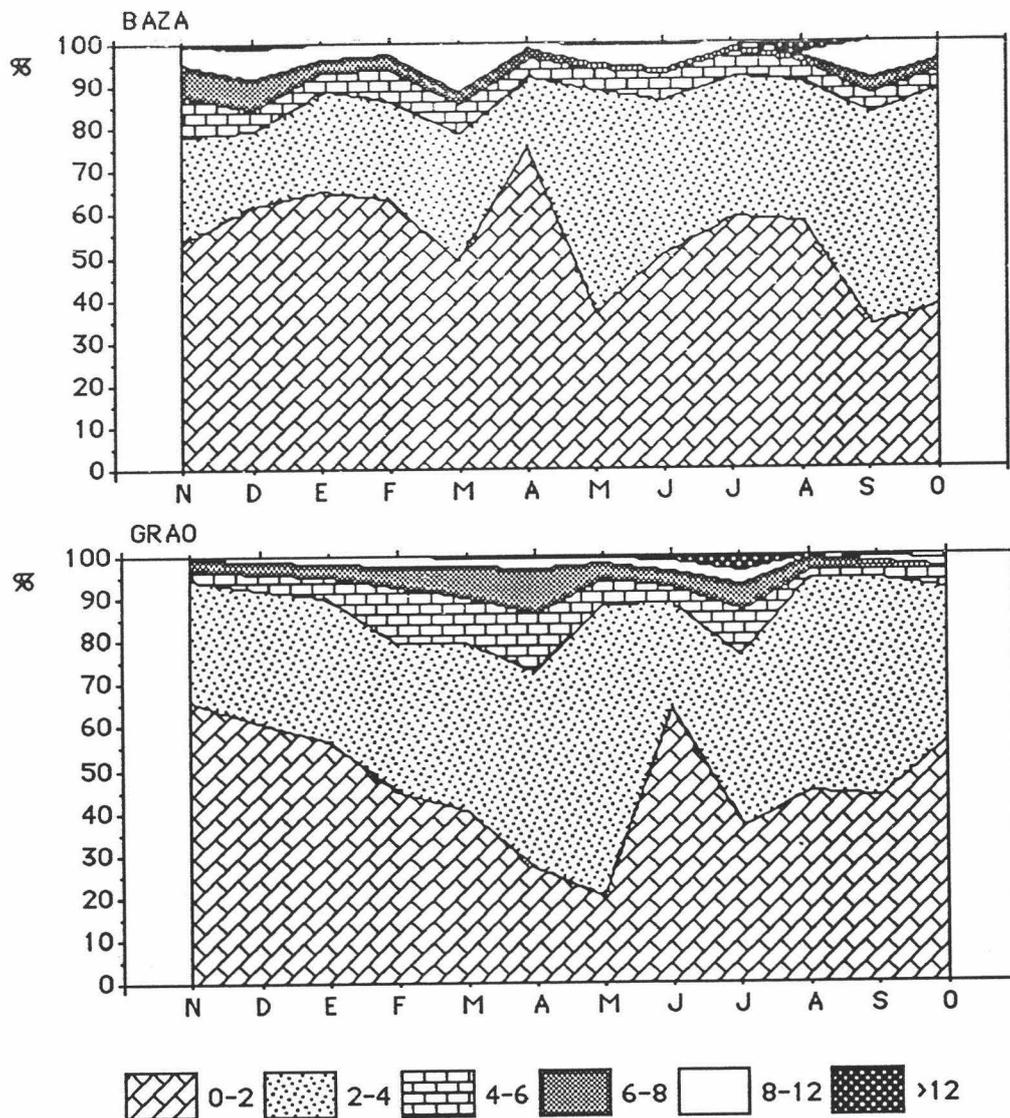


Fig. 2.7. Evolución mensual de las clases de tamaño de los artrópodos capturados en la matas. Medidas en mm.

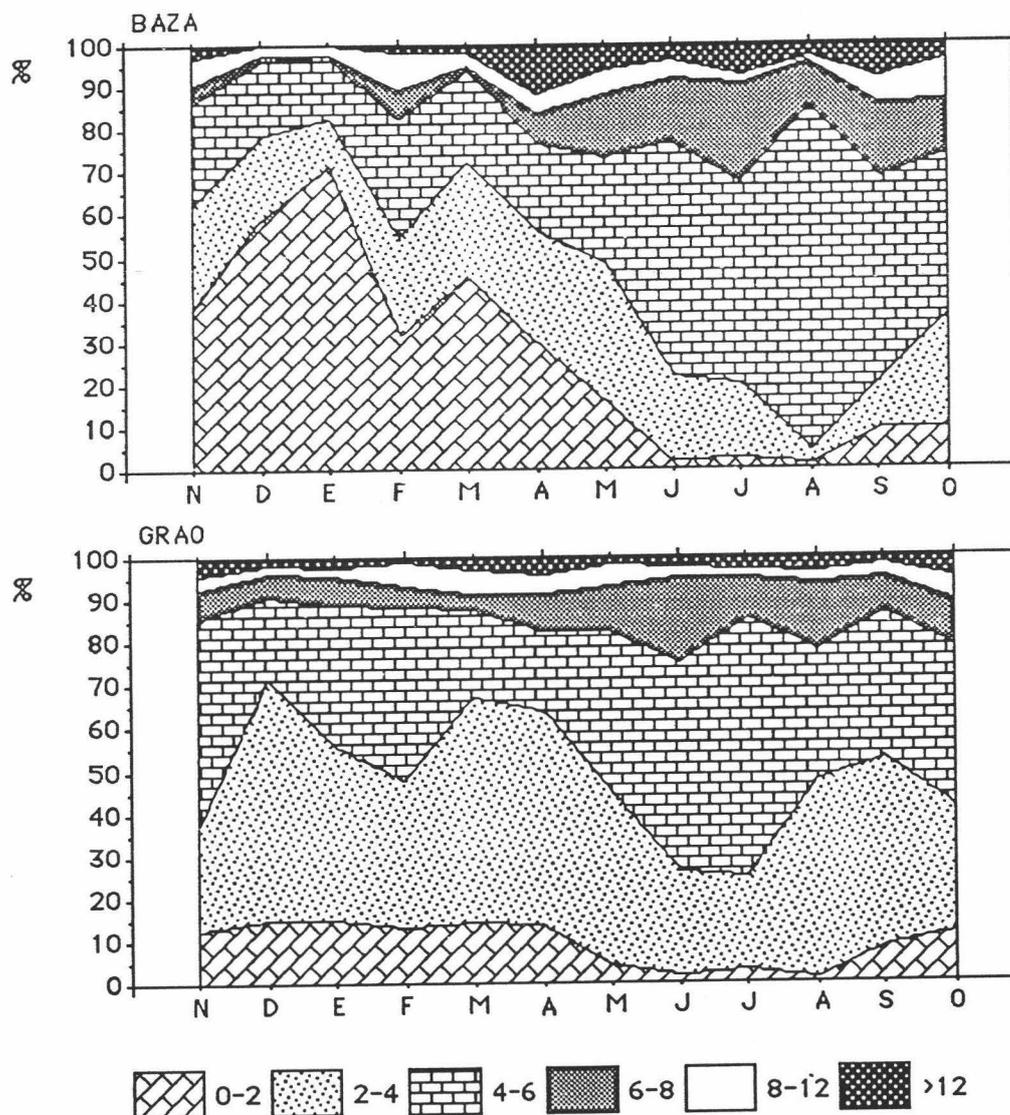


Fig. 2.8. Evolución mensual de las clases de tamaño de los artrópodos capturados en los botes. Medidas en mm.

DISCUSION.

Sopesando los datos de frecuencia numérica y biomasa, podemos considerar a Araneae, Orthoptera, Tenebrionidae y Formicidae los grupos de mayor interés a la hora de analizar la composición taxonómica de los artrópodos de las Hoyas. Un poco por detrás quedarían Curculionidae, Collembola y, sobre todo en las matas, Lepidoptera (larvas) y Psocoptera. Los cinco primeros son grupos bien adaptados a las condiciones de aridez (Wallwork 1982, Crawford 1991). Collembola y Psocoptera evitan la sequía apareciendo sólo en invierno, en tanto las orugas de Lepidoptera no destacarían especialmente de no ser por *Heterogynis andalusiaca* y su particular fenología invernal.

Una primera impresión sobre los cinco grupos más importantes puede ser poco definitoria sobre las características de las parcelas. Son, efectivamente, grupos bien adaptados a ambientes secos, pero también son comunes en zonas no especialmente áridas. Además, pueden echarse en falta grupos muy propios de ellas, como Scorpionida (con sólo una especie, Buthus occitanus), Soliphuga (sólo Glubia dorsalis) o Isoptera (ausentes), pero conviene recordar que en la Península Ibérica hay sólo tres especies de Scorpionida (una endémica del Pirineo, Ribera 1988), una de Soliphuga (Jones 1985) y dos de Isoptera (Pascual 1988); este grupo, además, está muy limitado por las bajas temperaturas, tan comunes en el invierno de las Hoyas. Los Araneae presentes (Nemesia sp., Lycosa sp., Argiope lobata, Latrodectus tredecimguttatus) son comunes en todo tipo de zonas áridas y desérticas. Los Orthoptera (Sphingonotus arenarius, S. azurescens, Derychoris cartagonovi) también señalan este carácter árido; en Baza hay incluso una especie exclusiva de saladares, Mioscirtus wagneri maghrebi (Sánchez-Casado et al, en prep.). Los Curculionidae tienen ocasionalmente gran relevancia dentro de comunidades de este tipo (Crawford 1991); los Formicidae presentan sólo 10 especies, pero especialmente las Messor son especies granívoras bien adaptadas a desiertos (Heatwole y Muir 1989) o la edáfica Leptanilla (A. Tinaut, com. pers.). Pero sin duda, del grupo que mejor información disponemos es de los Tenebrionidae, una familia de coleópteros que por su grado de esclerotización, sus especiales innovaciones anatómicas y fisiológicas (Edney 1971, Cloudsley-Thompson 1975, Naidu y Hatting 1988, Heatwole y Harrington 1989) y su alimentación detritívora (Calkins y Kirk 1973, Allsopp 1980, Mordkovich y Afanas'ev 1980, Thomas 1983) ha conseguido una espectacular diversificación en todos los ambientes desérticos del mundo (Crawford 1991). En las Hoyas hay 35 especies; de ellas 13 son endémicas del sureste peninsular, y 12 ibéricas e ibero-magrebínicas (Sánchez-Piñero et al, en prensa). Los coleópteros coprófagos (Aphodiidae y Scarabaeoidea) que se encuentran en las Hoyas ligados al ganado ovino muestran también un importante contingente de elementos relacionados con la aridez, como Aphodius longispina, A. tersus, A. leucopterus o Scarabeus puncticollis (F. Sánchez-Piñero, com. pers.).

La fenología de este conjunto de grupos tiene en las Hoyas un patrón bastante particular y propio. En zonas mediterráneas típicas, como encinar (Herrera 1980) o matorral esclerófilo (Jordano 1984) el pico de abundancia de artrópodos se da invariablemente a media primavera (mayo), cayendo de modo considerable durante el verano hasta niveles próximos a los invernales, mientras en bosques de media montaña de pinar mixto (Obeso 1986) o robledal (González-Moliné 1987) se retrasa hasta bien entrado el verano; en latitudes más septentrionales la máxima productividad llega ya en septiembre (Bibby 1979). En el enebro de Sierra Nevada (Zamora 1987) el pico se

produce en junio-julio, apenas posterior al de las Hoyas. Nuestros datos ofrecen para las matas el pico en mayo y para los botes (que son los comparables con los otros estudios) en junio. Sin embargo, es muy destacable una diferencia de todos los estudios respecto al nuestro: mientras los perfiles ofrecidos por la bibliografía muestran siempre un pico muy abrupto (salvo quizá Jordano 1984), el obtenido para Baza y, sobre todo, Grao presentan un máximo mucho más continuo y sostenido los cuatro meses de verano. Esto contrasta con la impresión que se obtiene con la visita continuada de las ramblas en este período: el verano parece un momento de disponibilidad tan baja como el invierno, pero los botes registran capturas invariablemente abundantes, sin duda porque permanecen puestos 48 horas, es decir, dos días y dos noches. Nuestras observaciones nocturnas (principalmente trampas de luz combinadas con paseos más o menos aleatorios) han sido limitadas, pero nos proporcionan indicios de una gran actividad por parte de Arachnida, Tenebrionidae, Curculionidae y Formicidae. Muchas especies, como Pimelia integra o Messor barbarus pasan de una actividad totalmente diurna en mayo y junio a otra netamente nocturna en julio y agosto. Otras son nocturnas durante todo su período de aparición, como Elongasida rectipennis o Morica hybrida. En todo esto nos referimos a la fauna ligada al suelo; no sabemos nada sobre los ritmos circadianos de actividad en las matas, que probablemente también deben existir.

Las consecuencias que esto puede tener para las aves, y en particular para los Passeriformes, son múltiples. El bajo número de presas en el suelo durante el invierno debe ser un inconveniente para los insectívoros que cazan allí; los grupos presentes son, además, no muy adecuados. En primavera el ascenso en número de artrópodos es gradual hasta el mes de junio, lo que coincide con la cría de las aves, pero a partir de julio, con el paso a actividad nocturna, la disponibilidad efectiva es muy reducida en el suelo (no así en las matas) en un momento en que los pollos volatones se están independizando y los adultos mudando o tomando reservas para la migración. Las variaciones de tamaño de los artrópodos no son grandes ni en matas ni en botes, y no deben representar en sí una limitación comparada con la que debe ser la escasez en número o la falta de los grupos-presa adecuados. Pensemos que durante primavera y verano más de tres cuartos de la biomasa disponible en forma de artrópodo en Baza y Grao lo hace como tenebriónido (un grupo muy esclerotizado y con frecuencia dotado de líquidos repulsores, además nocturno casi todo el verano), hormiga (abundante pero pequeña y provista de ácido fórmico como repulsivo, y también parcialmente nocturnas) o saltamontes (difíciles de capturar por su movilidad), lo que obliga a las aves a sobrevivir usando unos recursos tróficos que por sus características pueden merecer el calificativo de subóptimos. La falta de calidad de los recursos tróficos unida a la variabilidad estacional en la disponibilidad deben ser, a buen

seguro, un importante filtro a la hora de condicionar las especies de pájaros presentes en las Hoyas, en especial los residentes.

Capítulo 3. RELACIONES TROFICAS ENTRE LOS PASSERIFORMES INSECTIVOROS DE LAS RAMBLAS: ANALISIS DE LA DIETA.

INTRODUCCION

El alimento es, con seguridad, el recurso empleado por los seres vivos que mejor encaja con la definición de tal: es usado (y consumido) por el organismo en cuestión y es, al menos potencialmente, limitante para la eficacia biológica individual o la dinámica de la población (Wiens 1984, 1989a). Al amparo de este aval, multitud de estudios han pretendido analizar conceptos de nicho o gremio centrandose su atención en este tipo de recurso (Herrera e Hiraldo 1976, Wiens y Rotenberry 1979, Rotenberry 1980, Toft et al 1980, Wooller y Calver 1981, Sherry 1984, por citar ejemplos relacionados con aves). Sin embargo, a la obviedad en el concepto del recurso se oponen dificultades que limitan el alcance de estos trabajos: es necesaria una buena cuantificación tanto de la disponibilidad del recurso como de la composición de la dieta del organismo estudiado. Ya hemos analizado (Cap. 2) las limitaciones de las metodologías actualmente empleadas en las estimas de disponibilidad. En cuanto al estudio de la dieta, en el caso de las aves hay una gran variedad de métodos, todos con buen número de inconvenientes y ninguno de exactitud garantizada; además, sus sesgos son diferentes, y resultados obtenidos por métodos diferentes no deben ser comparados sino con precaución (Rosenberg y Cooper 1990).

Las dificultades en la captura de muchas de las aves que componen la avifauna de las zonas áridas y la baja densidad de sus efectivos ha ocasionado que, en general, la alimentación que estas especies presentan sea bastante desconocida salvo casos concretos de No Passeriformes con interés cinegético, como la Ganga Común, la Avutarda o la Perdiz. Nosotros hemos dedicado buena parte del período de estudio a recopilar datos de este tipo sobre las especies de Passeriformes insectívoros más comunes en las ramblas, con el fin de evaluar con más exactitud su posición en el seno de la comunidad en la que se incluyen.

MATERIAL Y METODOS.

Recogida de las muestras.

El estudio de la dieta de los Passeriformes se ha basado en el examen de excrementos y egagrópilas (Davies 1976, 1977; Green 1978, 1984; Tatner 1983, Ralph et al 1985, Moreby 1988) recogidas a lo largo del período de muestreo. Las razones de escoger este tipo de aproximación al conocimiento de la dieta son varias: es, con seguridad, el menos

nocivo para las aves, permite reiterar las muestras sobre un mismo individuo (lo que será de especial importancia más adelante) y, al menos para pájaros insectívoros, ofrece un conocimiento bastante detallado de las presas capturadas por el ave (Wiens 1989a, Rosenberg y Cooper 1990). Puede ser el único recurso para aves de difícil captura a las que, obviamente, las técnicas de lavado estomacal (Moody 1970, Brensing 1977, Dahlgren 1982, Ford et al 1982, Jenni et al 1990), uso de eméticos (Prys-Jones et al 1974, Radke y Frydendall 1974, Herrera 1975, Schluter 1988, Díaz 1989) o cualquier otro método que requiere la manipulación del ave son inaplicables, y es siempre preferible al análisis de contenidos estomacales, que ofrece una mayor precisión pero exige la muerte del animal (Ford et al 1982, Zann y Straw 1984). Por contra, obliga a un conocimiento muy exhaustivo de los posibles taxones-presa del ave, y en especial para los vegetales ofrece grandes dificultades a la hora de obtener datos numéricos fiables. Además, salvo casos concretos, algunos tipos de análisis que requieren la identificación del individuo del que proceden las muestras (diversidad en la dieta o parcheo de "morfoespecies" por individuo, Sherry 1984, Rosenberg y Cooper 1990) son inviables, ya que cada excremento o egagrópila no ofrece tantas presas como un análisis estomacal.

Las muestras se tomaron en posaderos diurnos (de caza o de canto) para la mayor parte de las especies, previa constatación del mayoritario, cuando no exclusivo, uso de dicho posadero por una especie determinada; para Lanius excubitor, Oenanthe hispanica y O. leucura esta fue la casi única fuente de muestras, que también fue importante para Saxicola torquata, Phoenicurus ochruros y, en época de celo, Galerida theklae. Otro método de obtención de muestras fue las visitas a dormideros, destacando en este aspecto Galerida theklae y Phoenicurus ochruros. Para el resto de las especies la única posibilidad de obtener muestras fue la captura de las aves mediante redes japonesas, táctica muy poco efectiva en medios abiertos y con poca densidad de aves como los que nos ocupan.

Tratamiento de los datos.

Las muestras eran conservadas en bolsas de celofán hasta su examen en laboratorio bajo lupa binocular. Este se llevaba a cabo en seco para las egagrópilas, y previo humedecimiento con agua para los excrementos. Todos los elementos reconocibles en el excremento eran determinados (dentro de las mismas OTUs usadas para determinar las muestras de disponibilidad), contados y, en su caso, medidos. Esto no fue ningún problema para las presas animales, pero fue imposible en la mayor parte de los casos para la fracción vegetal en aquellas aves que combinan insectos y semillas o frutos en su dieta. En estas ocasiones, tuvimos que limitarnos a identificar (si era posible) el tipo de semilla consumido y el volumen (con una precisión del 5%) que representaba en el excremento.

También se cuantificó la fracción mineral, pero dada su reducida presencia (sólo apareció escasamente en Galerida theklae) no ha sido considerada aquí.

Cuando la presa no estaba completa pero era reconocible (lo que ocurrió la mayor parte de las veces) se procuró siempre buscar una parte característica de la OTU a la que pertenecía y tomar sus medidas. Esto permitió con posterioridad estimar el tamaño y la biomasa de la presa a partir de las ecuaciones de regresión preparadas con los mismos datos usados para estimar las biomásas de las muestras de disponibilidad. Si esta estima no era posible, por faltar piezas características, se aproximaba a ojo el tamaño de la presa mediante una colección de referencia elaborada con ejemplares capturados en las zonas de estudio. En las escasas ocasiones en que también esto fue inviable, se asignó a la presa un tamaño y peso medio obtenido a partir de los ejemplares de la misma OTU identificados para esa especie de ave y para esa estación del año. La biomasa de la fracción vegetal fue estimada considerándola proporcional al volumen que representaban en los excrementos respecto al volumen y biomasa calculados para la fracción animal. No se ha aplicado ninguna corrección que pudiera compensar las diferencias de detectabilidad de los distintos tipos de presas debido a sus diferentes grados de digestibilidad (Custer y Pitelka 1975, Jackson y Ryan 1986, Jenni et al 1990), ya que no hay estudios de este tipo realizados sobre las especies consideradas aquí, y aplicar una misma corrección a un espectro tan heterogéneo de especies podía ser causante de sesgos impredecibles. Además, los diferentes tiempos de paso de las distintas presas no causan ningún sesgo si las muestras son colectadas al azar, como es nuestro caso (Jenni et al 1990). Tan sólo podría haber sesgos si la dieta es diferente en función de la hora del día, una circunstancia algo improbable pero que no podemos descartar.

Las variaciones estacionales en la dieta se ha estudiado considerando tres períodos cronológicos: invierno (INV, noviembre a febrero), primavera (PRM, marzo a junio) y verano-otoño (V-O, julio a octubre). El análisis mes a mes de la dieta, aparte de complejo cuando se trata de compendiar varias especies, resultaba inviable para la mayor parte de las especies por la falta en la regularidad de las muestras. La consideración de tres períodos de tal amplitud hace poco viables análisis tales como selección de la dieta en relación con la disponibilidad; el estudio mes a mes, que sería el mínimo aconsejable, sólo sería factible con las especies para las que se obtuvo mayor número de muestras. En cuanto a la elección de tres estaciones en lugar de las cuatro tradicionalmente usadas (vg. Guitián 1985, Soler 1991), hemos considerado que se ajustaba mejor a la fenología de las aves; no es, por otra parte, una idea nueva (vg. Morrison 1980, Shkedy y Safriel 1992). El invierno viene bien marcado por la incidencia de las temperaturas y, sobre todo, de las heladas; noviembre a febrero son los meses de máxima invernada de Phoenicurus

ochruros y *Sylvia undata*, los dos invernantes de mayor densidad. La primavera coincide con la época de reproducción; para final de marzo emparejan las primeras *Sylvia conspicillata*, y *Lanius excubitor* y *Oenanthe leucura* pueden estar incubando a primeros de abril; sólo dos migrantes tardíos como *Lanius senator* y *Oenanthe hispanica* pueden encontrarse aún con pollos en el nido o volantones en julio. El verano-otoño incluye los meses de más calor y sequía, y concluye con el inicio del frío. Coincide con la actividad nocturna de muchos artrópodos y la maduración de los frutos de *Capparis spinosa*, y en lo que se refiere a las aves es una época de continuo intercambio, debido a la incidencia del paso otoñal, mucho más fuerte que el prereproductor, y al intercambio entre estivales e invernantes, más espaciado que el primaveral, concentrado en marzo.

Análisis estadístico de los datos.

Los resultados se expresan como porcentajes de frecuencia de aparición, frecuencia numérica y biomasa por especie y estación. Hemos empleado para ello 20 categorías de presa, dos de ellas vegetales. Para la fracción vegetal no se expresa frecuencia numérica ni tamaños; la falta de estos datos obliga a centrar el análisis estadístico en las presas animales. Además hemos calculado la amplitud de nicho según el índice de Simpson (1949) y la diversidad (H' de Shannon, Magurran 1988) para tamaño de presa, frecuencia numérica y biomasa, y la media y desviación típica de la longitud de las presas animales medibles para cada especie y estación.

En el análisis espacial y/o temporal de la fracción animal de la dieta de cada especie se han usado el test de la G para comparar las frecuencias numéricas, y el análisis de la varianza (ANOVA) para las longitudes y biomásas (previa transformación logarítmica). Con el fin de homogeneizar los resultados, el ANOVA se ha aplicado incluso cuando las muestras a comparar eran dos y, por tanto, el test correcto sería el t de diferencia de medias, ya que las conclusiones obtenidas por ambos procedimientos son equiparables (Zar 1984). Asimismo, se ha aplicado cuando el bajo número de casos recomendaba el uso de los tests Kruskal-Wallis o Mann-Whitney, pero entonces se ha efectuado siempre el no paramétrico para evaluar la fiabilidad del ANOVA (Zar 1984, Schluter 1986). En ningún caso los resultados han sido contradictorios.

Una forma de saber si el número de muestras para una especie y estación es el adecuado es construir una curva de diversidad acumulada (Hurtubia 1973, Magurran 1988). La Fig. 3.1 muestra algunas de las curvas construidas.

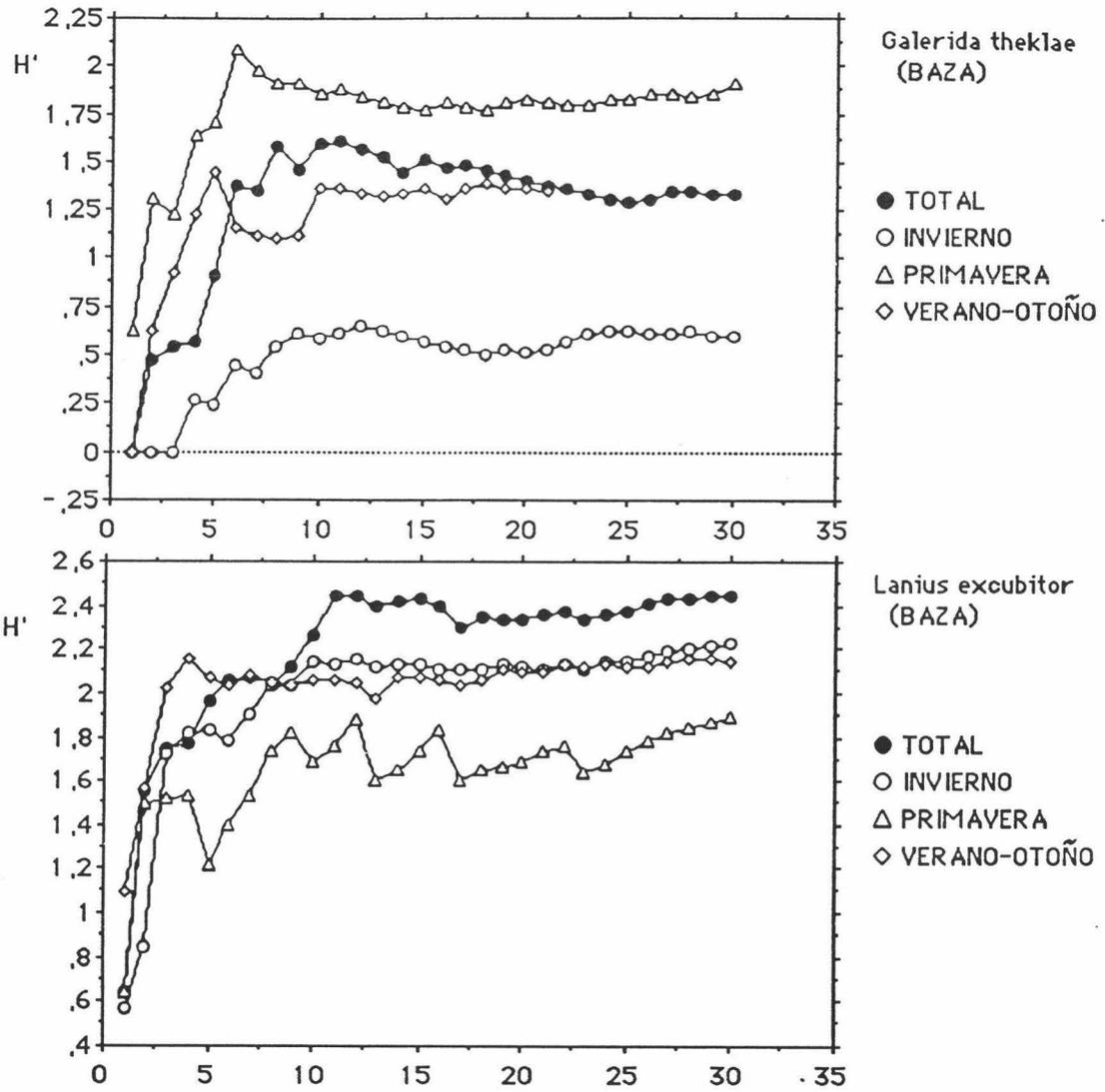


Fig. 3.1. Curvas de diversidad acumulada para algunas de las especies de aves estudiadas. Se representa diversidad (H' de Shannon) frente a número de muestras en abcisas. Sólo se representan los valores de las 30 primeras muestras para las especies con al menos 10 muestras en todo el período de estudio.

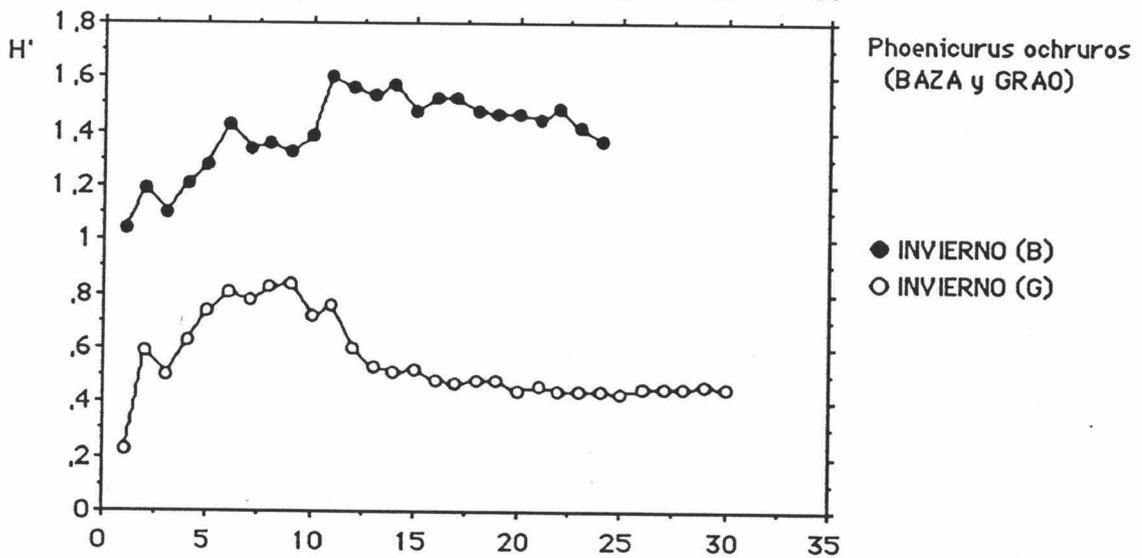
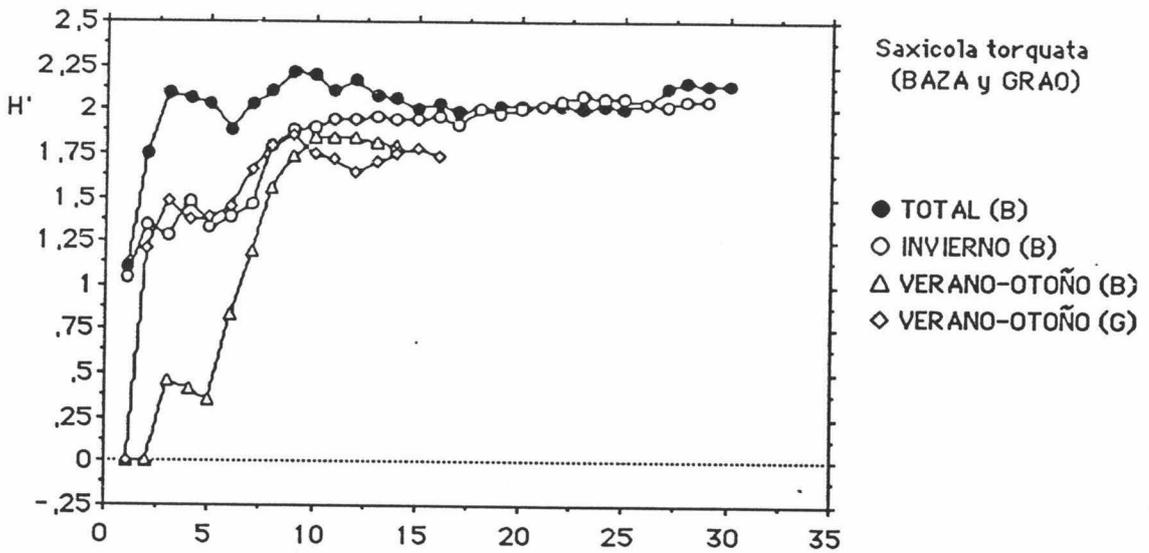
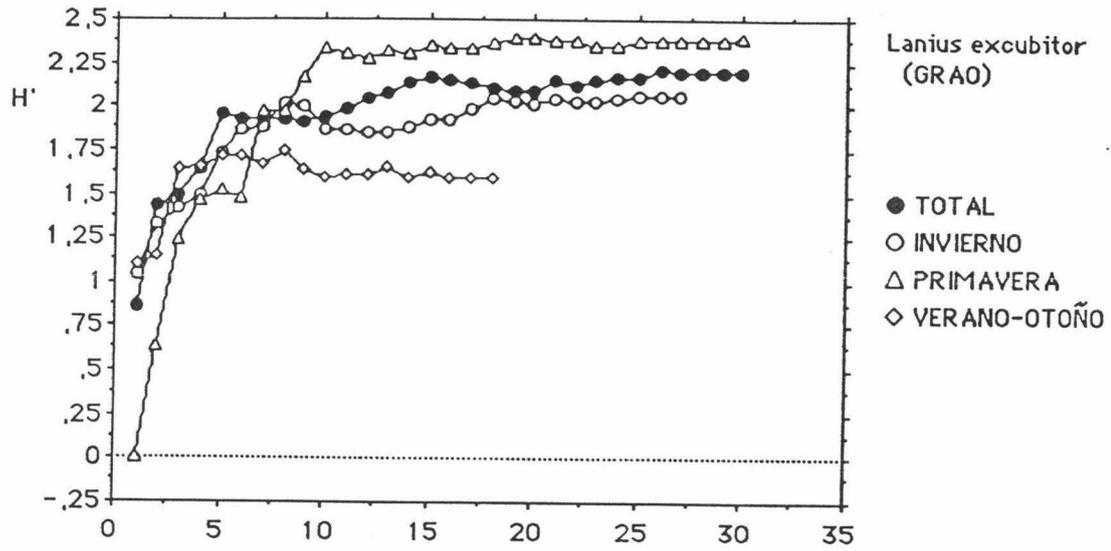


Fig. 3.1. Continuación.

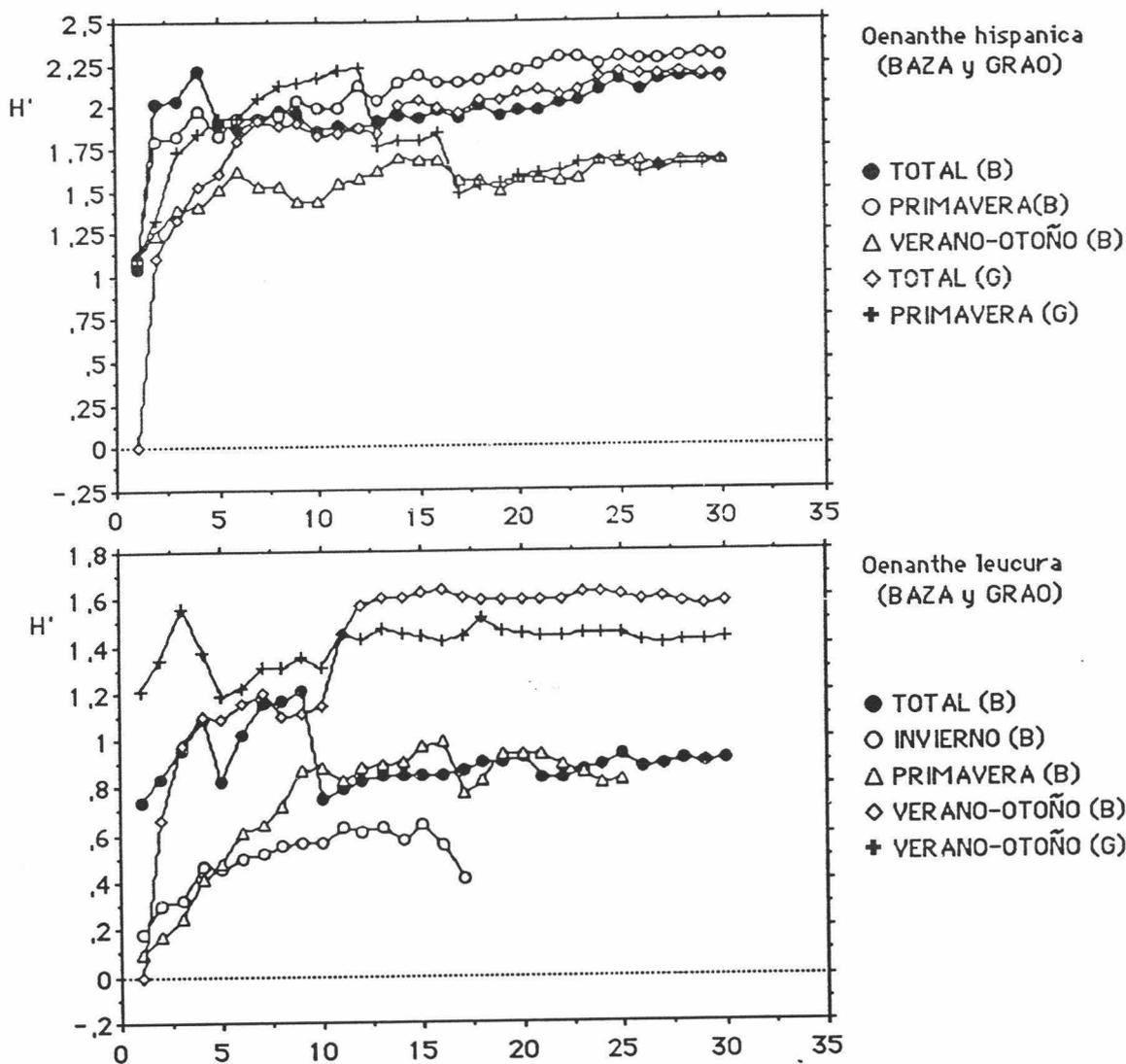


Fig. 3.1. Continuación.

En la elaboración de estas gráficas hemos usado el índice de Shannon en lugar del de Brillouin, más correcto para este tipo de análisis (Pielou, 1975), pero de más difícil manejo por usar factoriales, y que en todo caso ofrece resultados muy parejos al de Shannon (Magurran, 1988). En todas las gráficas la estabilización se da entre 10 y 15 muestras, por lo que el volumen de datos recogido resulta insuficiente para Lanius senator, Sylvia melanocephala, S. conspicillata y Phylloscopus collybita, de forma que cualquier conclusión que las atañe debe ser tomada con precaución. Para el resto de las especies el número de muestras es suficientemente indicativo de la composición y diversidad de su dieta.

RESULTADOS.

Descripción de la dieta de las especies analizadas.

Las 1011 muestras analizadas han ofrecido un total de 6414 presas animales, casi en su totalidad artrópodos. Como ya indicamos en Métodos, no ha sido posible contabilizar la fracción vegetal más que como biomasa. Sólo Galerida theklae mantiene durante todo el período de estudio una dieta mixta de semillas e insectos, aunque en proporciones relativas muy variables. Otras tres especies buscan en el vegetal una fuente alternativa de energía a final del verano: Oenanthe leucura, Sylvia melanocephala y S. conspicillata, concretamente en el fruto del alcaparrón. Lanius excubitor consume vertebrados con frecuencia, pero durante todo el año la mayor parte de sus presas, numéricamente hablando, son artrópodos. El resto de las especies pueden considerarse estrictamente insectívoros. A continuación exponemos los resultados, brevemente comentados, para cada especie.

Galerida theklae: De las especies analizadas, es la que muestra un mayor grado de herbivoría (Tab. 3.1), incluso durante la época de cría, en la que ceban a sus pollos exclusivamente con presas animales (al menos en la fase nidícola, obs. pers.); de esta época data la captura de una lagartija, hecho desconocido para la especie (Gil-Lletget 1927, 1944; Abs 1963). Consume muchas presas ligadas a la vegetación de bajo porte, como Homoptera o Lepidoptera larvas, aunque el grupo más predado en primavera (34.2%) es Coleoptera, de varias familias (Gil-Lletget 1927, 1944, Abs 1963). Tras la cría centra su predación en Formicidae e incrementa paulatinamente el consumo de semillas, que pasan a ser en invierno la casi totalidad de su dieta. Ocasionalmente son distinguibles en los excrementos semillas de Heliotropium europaeum, Medicago sp. y Gypsophila struthium, aunque las más frecuentes eran cariofiláceas (quizá Spergularia sp.) de tamaño muy pequeño. Puede capturar presas grandes y muy esclerotizadas, como Pimelia integra; también registramos una captura de Buthus occitanus. No hemos encontrado consumo de Gastropoda, recientemente bien documentado en la cercana Almería (Yanes et al 1991). La falta de piedras apropiadas como yunques (en especial en Baza) y la escasez de Gastropoda en ambas zonas debe ser el motivo de esta ausencia.

Al comparar la dieta por estaciones, en esta especie es necesario tener en cuenta que en el análisis queda excluida la fracción vegetal, de gran importancia sobre todo en invierno, y que el número de presas con biometría estimada es muy bajo. Esto se manifiesta en que el aparente contraste que reflejan las tablas no se ve avalado por los

tests (Tab. 3.2), que sólo ofrecen diferencias significativas cuando se implica la época de cría, en la cual la dieta es considerablemente más diversa.

| | INVIERNO | | | PRIMAVERA | | | VERANO-OTOÑO | | |
|------------------|---------------|-------|-------|----------------|-------|-------|----------------|-------|-------|
| | %P | %F | %B | %P | %F | %B | %P | %F | %B |
| ARAC | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 4.76 | 2.13 | 0.87 |
| ARAN | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 26.67 | 9.52 | 13.55 | 4.76 | 2.13 | 4.61 |
| ISOP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 4.76 | 2.13 | 1.28 |
| MYRP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 3.33 | 1.59 | 1.97 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ORTH | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 16.67 | 1.59 | 2.66 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| HOMP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 23.33 | 9.52 | 0.11 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| HETP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 3.33 | 1.59 | 0.44 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| LEPL | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 33.33 | 17.46 | 2.56 | 4.76 | 2.13 | 0.47 |
| CARB | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 6.67 | 1.59 | 0.01 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| TENB | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 14.29 | 8.51 | 14.34 |
| SCAR | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 20.00 | 7.94 | 2.85 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CURC | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 3.33 | 1.59 | 0.52 | 4.76 | 2.13 | 1.05 |
| COL | 10.00 | 16.67 | 1.31 | 36.67 | 22.22 | 0.76 | 42.86 | 23.40 | 0.30 |
| HYNF | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 4.76 | 2.13 | 1.02 |
| FORM | 35.00 | 72.22 | 2.56 | 20.00 | 15.87 | 0.20 | 38.10 | 53.19 | 1.11 |
| INID | 5.00 | 11.11 | 0.88 | 20.00 | 6.35 | 0.35 | 4.76 | 2.13 | 0.18 |
| REPT | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 6.67 | 3.17 | 12.87 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| AVMM | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CAPP | 0.00 | ----- | 0.00 | 0.00 | ----- | 0.00 | 0.00 | ----- | 0.00 |
| VEGT | 100.00 | ----- | 95.25 | 76.67 | ----- | 61.17 | 87.51 | ----- | 74.76 |
| N ^o m | | 40 | | | 30 | | | 21 | |
| N ^o p | | 18 | | | 63 | | | 47 | |
| | TamP | Frec | Biom | TamP | Frec | Biom | TamP | Frec | Biom |
| AN | 2.00 | 1.78 | 1.10 | 4.33 | 7.35 | 2.43 | 2.56 | 2.87 | 1.72 |
| H' | 0.69 | 0.78 | 0.24 | 1.53 | 2.19 | 1.33 | 1.21 | 1.46 | 0.93 |
| TamP | 4.75±1.77 (2) | | | 7.93±3.39 (13) | | | 7.95±5.14 (26) | | |

Tab. 3.1. Composición de la dieta de *Galerida theklae* en Baza durante el período de estudio. N^om= número de muestras, N^op= número de presas animales, AN= amplitud de nicho de Simpson (para tamaño de presa, frecuencia y biomasa, en este orden), H'= diversidad de Shannon (para tamaño de presa, frecuencia y biomasa, en este orden), TamP= tamaño de presa (media± desviación típica, entre paréntesis número de presas medidas).

| DENTRO DE ZONA | Estadístico | Grados libertad | Probabilidad | |
|-------------------|-------------|-----------------|--------------|--------------|
| BAZA (TOTAL) | TAXONES | G= 32.31 | 4 | <0.001 |
| | TAMAÑOS | F= 0.53 | 2, 38 | <0.60 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 0.97 | 2, 38 | <0.40 (n.s.) |
| BAZA (INV vs PRM) | TAXONES | G= 22.49 | 2 | <0.001 |
| | TAMAÑOS | F= 1.86 | 1, 13 | <0.20 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 2.71 | 1, 13 | <0.13 (n.s.) |
| BAZA (PRM vs V-O) | TAXONES | G= 24.42 | 5 | <0.001 |
| | TAMAÑOS | F= 0.29 | 1, 37 | <0.60 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 0.83 | 1, 37 | <0.37 (n.s.) |
| BAZA (V-O vs INV) | TAXONES | G= 0.83 | 2 | <0.75 (n.s.) |
| | TAMAÑOS | F= 0.51 | 1, 26 | <0.49 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 0.68 | 1, 26 | <0.68 (n.s.) |

Tab. 3.2. Comparaciones entre estaciones para los distintos aspectos analizados en la dieta de *G. theklae*.

L. excubitor: Es el único passeriforme que, tanto en Baza como en Grao, consume habitualmente otros tipos de vertebrados, los cuales llegan a suponer durante la época de cría el 85% de la biomasa consumida. El grueso de las capturas lo constituyen las lagartijas, Acanthodactylus erythrurus, Psammodromus algirus y P. hispanicus; y más ocasionalmente aparecen Apodemus sylvaticus, Carduelis chloris, Serinus serinus y Sylvia melanocephala. Esto supone que, salvo quizá Galerida y Oenanthe leucura, todos los demás Passeriformes presentes en la zona son presas potenciales suyas, hecho que corroboran sus merodeos a las redes japonesas y una observación de captura de Saxicola torquata. Entre los insectos, Orthoptera y Coleoptera (Tenebrionidae y Scarabeidae) son los grupos más capturados (Tab. 3.3 y 3.4). Es interesante comprobar el aprovechamiento que hace de emergencias masivas de algunos insectos, como Messor aladas en otoño e invierno y de algunos Scarabeidae como Rhyzotrogus toletanus o Elaphocera autumnalis, que aparecen entonces en gran número en las egagrópilas.

| | INVIERNO | | | PRIMAVERA | | | VERANO-OTOÑO | | |
|------|-------------------|-------|-------|-------------------|-------|-------|-------------------|-------|-------|
| | %P | %F | %B | %P | %F | %B | %P | %F | %B |
| ARAC | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 5.88 | 0.86 | 0.34 | 5.26 | 1.42 | 0.42 |
| ARAN | 15.00 | 2.50 | 1.44 | 6.86 | 0.99 | 1.44 | 14.04 | 3.19 | 3.89 |
| ISOP | 10.00 | 1.43 | 0.66 | 19.61 | 3.07 | 0.78 | 1.75 | 0.35 | 0.08 |
| MYRP | 37.50 | 6.08 | 5.80 | 7.84 | 1.23 | 2.35 | 5.26 | 1.06 | 0.11 |
| ORTH | 52.50 | 18.93 | 26.03 | 22.55 | 4.05 | 6.60 | 49.12 | 21.63 | 26.08 |
| HOMP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| HETP | 2.50 | 0.36 | 0.08 | 2.94 | 0.49 | 0.11 | 5.26 | 1.77 | 0.43 |
| LEPL | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 10.78 | 1.47 | 0.33 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CARB | 20.00 | 3.93 | 3.43 | 17.65 | 3.69 | 2.39 | 19.30 | 6.38 | 4.59 |
| TENB | 40.00 | 10.36 | 5.79 | 34.31 | 6.76 | 6.30 | 57.89 | 23.05 | 17.10 |
| SCAR | 10.00 | 1.07 | 0.58 | 52.94 | 40.54 | 12.79 | 5.26 | 2.56 | 0.54 |
| CURC | 42.50 | 22.14 | 4.75 | 34.31 | 9.34 | 2.18 | 15.79 | 4.26 | 1.44 |
| COLO | 20.00 | 2.50 | 0.49 | 16.67 | 2.58 | 2.27 | 33.33 | 14.54 | 6.43 |
| HYNF | 32.50 | 8.57 | 1.47 | 29.41 | 9.09 | 2.46 | 7.02 | 1.77 | 0.24 |
| FORM | 32.50 | 13.57 | 0.28 | 17.65 | 9.21 | 0.15 | 24.56 | 11.70 | 0.49 |
| INID | 27.50 | 6.07 | 0.73 | 4.90 | 1.60 | 0.22 | 8.77 | 1.77 | 0.19 |
| REPT | 5.00 | 1.43 | 6.53 | 29.41 | 4.42 | 24.65 | 17.54 | 3.90 | 15.59 |
| AVMM | 7.50 | 1.07 | 41.94 | 3.92 | 0.61 | 34.66 | 1.75 | 0.35 | 22.39 |
| CAPP | 0.00 | — | 0.00 | 0.00 | — | 0.00 | 0.00 | — | 0.00 |
| VEGT | 0.00 | — | 0.00 | 0.00 | — | 0.00 | 0.00 | — | 0.00 |
| Nº m | | 40 | | | 102 | | | 57 | |
| Nº p | | 280 | | | 814 | | | 282 | |
| | TamP | Frec | Biom | TamP | Frec | Biom | TamP | Frec | Biom |
| AN | 4.55 | 7.58 | 3.86 | 2.84 | 4.95 | 4.78 | 4.50 | 6.90 | 5.56 |
| H' | 1.75 | 2.26 | 1.75 | 1.46 | 2.12 | 1.93 | 1.70 | 2.21 | 1.92 |
| TamP | 17.54±11.50 (248) | | | 15.01±10.17 (681) | | | 20.72±10.75 (252) | | |

Tab. 3.3. Composición de la dieta de Lanius excubitor en Baza durante el período de estudio. Símbolos como en Tab. 3.1.

| | INVIERNO | | | PRIMAVERA | | | VERANO-OTOÑO | | |
|------|-------------------|-------|-------|-------------------|-------|-------|------------------|-------|-------|
| | %P | %F | %B | %P | %F | %B | %P | %F | %B |
| ARAC | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 13.58 | 10.61 | 1.56 | 16.67 | 4.00 | 2.42 |
| ARAN | 7.69 | 1.48 | 2.73 | 7.41 | 1.30 | 0.72 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ISOP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| MYRP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 1.23 | 0.22 | 0.16 | 5.56 | 1.00 | 0.09 |
| ORTH | 34.62 | 14.81 | 14.89 | 9.75 | 4.98 | 4.66 | 72.22 | 36.00 | 25.56 |
| HOMP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| HETP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 12.35 | 2.16 | 0.23 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| LEPL | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 3.70 | 0.87 | 0.08 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CARB | 7.69 | 2.22 | 3.41 | 13.58 | 2.60 | 0.63 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| TENB | 50.00 | 22.22 | 12.92 | 51.85 | 22.08 | 3.96 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| SCAR | 3.85 | 0.74 | 0.20 | 13.58 | 2.81 | 0.47 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CURC | 23.08 | 13.33 | 3.86 | 16.05 | 4.76 | 0.60 | 38.89 | 8.00 | 1.97 |
| COLO | 19.23 | 5.93 | 1.73 | 24.69 | 9.09 | 0.85 | 11.11 | 6.00 | 0.58 |
| HYNF | 23.08 | 4.44 | 0.45 | 22.22 | 7.58 | 0.56 | 11.11 | 4.00 | 0.41 |
| FORM | 30.77 | 21.48 | 1.13 | 17.28 | 5.63 | 0.05 | 50.00 | 28.00 | 0.50 |
| INID | 19.23 | 3.70 | 0.44 | 8.64 | 1.73 | 0.06 | 11.11 | 0.00 | 0.00 |
| REPT | 19.23 | 8.89 | 11.37 | 70.37 | 21.65 | 34.56 | 55.56 | 13.00 | 68.47 |
| AVMM | 3.85 | 0.74 | 46.88 | 1.11 | 1.95 | 50.83 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CAPP | 0.00 | ----- | 0.00 | 0.00 | ----- | 0.00 | 0.00 | ----- | 0.00 |
| VEGT | 0.00 | ----- | 0.00 | 0.00 | ----- | 0.00 | 0.00 | ----- | 0.00 |
| Nº m | | 27 | | | 81 | | | 18 | |
| Nº p | | 135 | | | 462 | | | 100 | |
| | TamP | Frec | Biom | TamP | Frec | Biom | TamP | Frec | Biom |
| AN | 4.41 | 6.62 | 3.64 | 4.50 | 7.58 | 2.62 | 6.54 | 4.52 | 1.87 |
| H' | 1.64 | 2.08 | 1.67 | 1.77 | 2.31 | 1.28 | 1.91 | 1.40 | 0.86 |
| TamP | 19.23±10.58 (122) | | | 22.48±17.19 (407) | | | 22.20±14.77 (89) | | |

Tab. 3.4. Composición de la dieta de Lanius excubitor en Grao durante el período de estudio. Símbolos como en Tab. 3.1.

La dieta de L. excubitor para ambas ramblas refleja acusadas diferencias entre zonas (Tab. 3.5), algo diluídas en verano-otoño probablemente por el más bajo tamaño de muestra. El análisis de dos vías muestra mayores diferencias para tamaño que para biomasa, pero la combinación de las variaciones espaciales y temporales ocasiona una significación en las diferencias igualmente alta. En el análisis dentro de zonas, Grao muestra menor variación temporal que Baza, debido a la falta de emergencias masivas y puntuales como el ya citado Rhyzotrogus toletanus, y el consumo más continuo de Lacertidae, que en Baza se centra casi exclusivamente en el período de ceba de los pollos. Durante el invierno en ocasiones encontramos huesos de aceituna aislados en los posaderos de Lanius, que inicialmente atribuimos a Turdus philomelos, ya que a veces usa estos posaderos despejados para descansar, conducta común a otros Túrpidos (Zamora 1990). Sin embargo, Lanius excubitor puede consumir frutos en épocas de falta de alimento (Parrot 1980, Heatwole y Muir 1982), por lo que esta falta de fracción vegetal podría deberse a una deficiencia de muestreo. Sin embargo, no han aparecido vegetales en las egagrópilas.

| ENTRE ZONAS | | Estadístico | Grados libertad | Probabilidad |
|--|---------|-------------|-----------------|--------------|
| TOTAL | TAXONES | G= 417.57 | 15 | <0.001 |
| | TAMAÑOS | F= 51.97 | 1, 1797 | <0.0001 |
| | BIOMASA | F= 11.49 | 1, 1791 | <0.0007 |
| EST(INV) | TAXONES | G= 46.11 | 11 | <0.001 |
| | TAMAÑOS | F= 5.74 | 1, 367 | <0.017 |
| | BIOMASA | F= 4.22 | 1, 367 | <0.04 |
| (PRM) | TAXONES | G= 473.14 | 15 | <0.001 |
| | TAMAÑOS | F= 80.34 | 1, 1086 | <0.0001 |
| | BIOMASA | F= 40.09 | 1, 1086 | <0.0001 |
| (V-O) | TAXONES | G= 93.00 | 6 | <0.001 |
| | TAMAÑOS | F= 0.279 | 1, 339 | <0.80 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 5.45 | 1, 335 | <0.0203 |
| ANOVA de dos vías para ZONA y ESTACION | | | | |
| TAMAÑO | ZON | F= 17.97 | 1, 1793 | <0.0001 |
| | EST | F= 9.47 | 2, 1793 | <0.0001 |
| | ZONxEST | F= 11.25 | 2, 1793 | <0.0001 |
| BIOMASA | ZON | F= 1.27 | 1, 272 | <0.50 (n.s.) |
| | EST | F= 1.49 | 2, 1787 | <0.40 (n.s.) |
| | ZONxEST | F= 9.48 | 2, 1787 | <0.0001 |
| DENTRO DE ZONAS | | Estadístico | Grados libertad | Probabilidad |
| BAZA | TAXONES | G= 624.31 | 28 | <0.001 |
| (TOTAL) | TAMAÑOS | F= 43.73 | 2, 1178 | <0.0001 |
| | BIOMASA | F= 12.28 | 2, 1172 | <0.0001 |
| BAZA | TAXONES | G= 280.51 | 14 | <0.001 |
| (INV vs PRM) | TAMAÑOS | F= 11.54 | 1, 927 | <0.0007 |
| | BIOMASA | F= 1.79 | 1, 924 | <0.19 (n.s.) |
| BAZA | TAXONES | G= 347.21 | 15 | <0.001 |
| (PRM vs V-O) | TAMAÑOS | F= 94.36 | 1, 931 | <0.0001 |
| | BIOMASA | F= 20.66 | 1, 926 | <0.0001 |
| BAZA | TAXONES | G= 119.16 | 14 | <0.001 |
| (V-O vs INV) | TAMAÑOS | F= 19.98 | 1, 498 | <0.0001 |
| | BIOMASA | F= 15.86 | 1, 494 | <0.0001 |
| GRAO | TAXONES | G= 207.48 | 10 | <0.001 |
| (TOTAL) | TAMAÑOS | F= 0.21 | 2, 615 | <0.75 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 2.83 | 2, 615 | <0.06 (n.s.) |
| GRAO | TAXONES | G= 77.13 | 11 | <0.0001 |
| (INV vs PRM) | TAMAÑOS | F= 0.43 | 1, 527 | <0.93 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 1.26 | 1, 528 | <0.27 (n.s.) |
| GRAO | TAXONES | G= 183.71 | 6 | <0.001 |
| (PRM vs V-O) | TAMAÑOS | F= 0.01 | 1, 494 | <0.93 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 4.82 | 1, 494 | <0.03 |
| GRAO | TAXONES | G= 46.38 | 5 | <0.001 |
| (V-O vs INV) | TAMAÑOS | F= 0.19 | 1, 208 | <0.66 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 1.33 | 1, 208 | <0.25 (n.s.) |

Tab. 3.5. Comparaciones entre estaciones y entre zonas para los distintos aspectos analizados en la dieta de Lanius excubitor.

Lanius senator: Muy pocos datos hemos obtenido sobre L. senator, debido sobre todo a la poca querencia de éste por sus posaderos, que normalmente son arbustos de Retama o Tamarix en Baza y pinos en el Grao, frente a la marcada preferencia de L. excubitor por las tablillas de coto. Las seis egagrópias recogidas (Tab. 3.6) nos muestran una dieta basada en Orthoptera, aunque lo corto de la muestra nos obliga a examinar estos resultados con cautela. Gil-Lletget (1944), sobre un análisis de 29 estómagos, en su mayor parte procedentes de Avila, encuentra a Coleoptera en mayor número que

| VERANO-OTOÑO | | | |
|--------------|-----------------|-------|-------|
| | %P | %F | %B |
| ARAC | 16.17 | 2.94 | 1.88 |
| ARAN | 16.67 | 2.94 | 4.80 |
| ISOP | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| MYRP | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ORTH | 100.00 | 44.12 | 74.62 |
| HOMP | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| HETP | 50.00 | 8.82 | 5.24 |
| LEPL | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CARB | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| TENB | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| SCAR | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CURC | 66.67 | 14.71 | 8.25 |
| COLO | 16.67 | 2.94 | 0.81 |
| HYNF | 50.00 | 14.71 | 3.94 |
| FORM | 33.33 | 8.82 | 0.47 |
| INID | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| REPT | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| AVMM | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CAPP | 0.00 | ---- | 0.00 |
| VEGT | 0.00 | ---- | 0.00 |
| Nº m | | 6 | |
| Nº p | | 34 | |
| | TamP | Frec | Biom |
| AN | 4.05 | 3.91 | 1.75 |
| H' | 1.48 | 1.66 | 0.99 |
| TamP | 18.04±8.00 (31) | | |

Tab. 3.6. Composición de la dieta de Lanius senator en Grao durante el período de estudio. Símbolos como en Tab. 3.1.

Orthoptera, y sólo un lacértido. Ullrich (1971) ofrece datos para Alemania que igualmente basan la dieta de L. senator en Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera y Orthoptera; los vertebrados son capturados sobre todo en períodos de mal tiempo.

Sylvia melanocephala: La alimentación de esta curruca ha sido analizada en varios trabajos haciendo referencia a su papel como dispersor de semillas (Jordano 1982, 1985, Debussche e Isenmann 1983, Herrera 1984) o a la predación sobre determinados artrópodos-plaga del olivar y los beneficios que ofrece a la agricultura (Tejero et al 1983). Nuestros datos, aunque escasos (Tab. 3.7), van en la línea de los ofrecidos por la bibliografía: Araneae, Orthoptera, Homoptera, Heteroptera, Lepidoptera larvas, Coleoptera y Formicidae constituyen la práctica totalidad de la dieta animal. La fracción vegetal, aunque escasa, se compone de aceituna en invierno y alcaparrón en verano-otoño.

La escasez de datos ocasiona falta de significación en los tests empleados; únicamente la visión conjunta del periodo de muestreo se muestra significativamente heterogénea (Tab. 3.8).

| | INVIERNO | | | PRIMAVERA | | | VERANO-OTOÑO | | |
|------|---------------|-------|-------|---------------|-------|-------|----------------|-------|-------|
| | %P | %F | %B | %P | %F | %B | %P | %F | %B |
| ARAC | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ARAN | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 50.00 | 12.50 | 23.20 | 11.11 | 5.00 | 1.64 |
| ISOP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| MYRP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ORTH | 25.00 | 11.11 | 39.51 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 22.22 | 10.00 | 29.90 |
| HOMP | 50.00 | 11.11 | 1.15 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| HETP | 50.00 | 22.22 | 20.88 | 50.00 | 12.50 | 35.99 | 66.67 | 30.00 | 37.82 |
| LEPL | 25.00 | 11.11 | 0.61 | 100.00 | 25.00 | 7.38 | 22.22 | 10.00 | 0.40 |
| CARB | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| TENB | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| SCAR | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CURC | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 22.22 | 10.00 | 2.28 |
| COLO | 25.00 | 11.11 | 2.22 | 100.00 | 25.00 | 27.13 | 22.22 | 15.00 | 2.87 |
| HYNF | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| FORM | 50.00 | 22.22 | 1.29 | 100.00 | 25.00 | 6.13 | 22.22 | 15.00 | 0.78 |
| INID | 25.00 | 11.11 | 5.54 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 11.11 | 5.00 | 2.10 |
| REPT | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| AVMM | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CAPP | 0.00 | ----- | 0.00 | 0.00 | ----- | 0.00 | 22.22 | ----- | 21.38 |
| VEGT | 25.00 | ----- | 28.81 | 0.00 | ----- | 0.00 | 11.11 | ----- | 00.84 |
| Nº m | | 4 | | | 2 | | | 9 | |
| Nº p | | 9 | | | 8 | | | 20 | |
| | TamP | Frec | Biom | TamP | Frec | Biom | TamP | Frec | Biom |
| AN | 1.00 | 6.25 | 3.48 | 1.80 | 4.57 | 3.76 | 3.27 | 5.88 | 3.57 |
| H' | ----- | 1.89 | 1.44 | 0.64 | 1.56 | 1.43 | 1.35 | 1.92 | 1.50 |
| TamP | 6.00±0.00 (1) | | | 5.00±1.00 (3) | | | 6.43±4.39 (12) | | |

Tab. 3.7. Composición de la dieta de *Sylvia melanocephala* en Baza durante el período de estudio. Símbolos como en Tab. 3.1.

| DENTRO DE ZONAS | | Estadístico | Grados libertad | Probabilidad |
|-----------------|---------|-------------|-----------------|--------------|
| BAZA | TAXONES | G= 115.30 | 8 | <0.001 |
| (TOTAL) | TAMAÑOS | F= 0.09 | 2, 13 | <0.95 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 0.04 | 2, 12 | <0.70 (n.s.) |
| BAZA | TAXONES | G= 2.01 | 4 | <0.50 (n.s.) |
| (INV vs PRM) | TAMAÑOS | F= 0.70 | 1, 2 | <0.50 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 0.98 | 1, 2 | <0.43 (n.s.) |
| BAZA | TAXONES | G= 3.01 | 4 | <0.50 (n.s.) |
| (PRM vs V-O) | TAMAÑOS | F= 0.13 | 1, 13 | <0.73 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 0.59 | 1, 12 | <0.46 (n.s.) |
| BAZA | TAXONES | G= 0.42 | 5 | <0.99 (n.s.) |
| (V-O vs INV) | TAMAÑOS | F= 0.02 | 1, 11 | <0.88 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 0.17 | 1, 10 | <0.70 (n.s.) |

Tab. 3.8. Comparaciones entre estaciones para los distintos aspectos analizados en la dieta de *Sylvia melanocephala*.

Sylvia conspicillata: De esta especie, sólo Gil-Lletget (1944) aporta los datos de dos estómagos analizados, con Lepidoptera larvas, Orthoptera y Aphidae; Jordano (1982) la cita como esporádica consumidora de zarzamora (*Rubus* sp.). Nuestros resultados (Tab. 3.9) ofrecen una dieta eminentemente insectívora durante la reproducción, similar a la

recogida por Gil-Lletget (1944), predominando los insectos ligados a la vegetación como Homoptera, Lepidoptera larvas y Formicidae (Tetramorium hispanicum). Tras la cría la dieta se basa en el fruto de alcaparrón; aunque las muestras son pocas, las observaciones de forrajeo de esta época confirman esta dependencia.

| | PRIMAVERA | | | VERANO-OTOÑO | | |
|------|----------------|-------|-------|---------------|-------|-------|
| | %P | %F | %B | %P | %F | %B |
| ARAC | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ARAN | 75.00 | 18.18 | 17.21 | 25.00 | 12.50 | 19.88 |
| ISOP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| MYR | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ORTH | 37.50 | 6.82 | 59.02 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| HOMP | 37.50 | 6.82 | 1.92 | 75.00 | 62.50 | 8.12 |
| HETP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| LEPL | 25.00 | 4.55 | 17.40 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CARB | 25.00 | 4.55 | 0.30 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| TENB | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| SCAR | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CURC | 25.00 | 4.55 | 0.67 | 25.00 | 12.50 | 0.67 |
| COLO | 25.00 | 4.55 | 0.82 | 25.00 | 12.50 | 1.18 |
| HYNF | 25.00 | 13.64 | 0.73 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| FORM | 62.50 | 36.36 | 1.92 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| INID | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| REPT | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| AVMM | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CAPP | 0.00 | ----- | 0.00 | 75.00 | ----- | 70.15 |
| VEGT | 0.00 | ----- | 0.00 | 0.00 | ----- | 0.00 |
| Nº m | 8 | | | 4 | | |
| Nº p | 44 | | | 8 | | |
| | TamP | Frec | Biom | TamP | Frec | Biom |
| AN | 1.39 | 4.98 | 2.44 | 2.33 | 2.28 | 0.97 |
| H' | 0.45 | 1.88 | 1.20 | 0.96 | 1.07 | 1.11 |
| TamP | 2.86±0.48 (18) | | | 3.73±2.76 (7) | | |



Tab. 3.9. Composición de la dieta de S. conspicillata en Baza durante el período de estudio. Símbolos como en Tab. 3.1.

Hay un fuerte contraste entre los taxones consumidos en los períodos considerados y en sus biomásas; en cambio, en los tamaños de presa no observan diferencias significativas (Tab. 3.10).

| DENTRO DE ZONAS | | Estadístico | Grados libertad | Probabilidad |
|----------------------|---------|-------------|-----------------|--------------|
| BAZA (PRM vs V-O) | TAXONES | G= 17.18 | 3 | <0.001 |
| | TAMAÑOS | F= 1.39 | 1, 23 | <0.25 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 16.48 | 1, 21 | <0.0006 |

Tab. 3.10. Comparaciones entre estaciones para los distintos aspectos analizados en la dieta de Sylvia conspicillata.

Sylvia undata: Esta especie dispone asimismo de escasos datos para la Península. Gil-Lletget (1944) ofrece Lepidoptera larvas, Diptera, Coleoptera y Heteroptera; Bibby (1979) da una dieta totalmente insectívora para esta especie en Inglaterra, representada por estos mismos grupos. En Francia, Debussche e Isenmann (1983) sólo se refieren a su consumo ocasional de frutos. En Baza (Tab. 3.11) la base de su alimentación invernal son las larvas de Heterogynis andalusiaca (Lepidoptera) que se desarrollan en las Artemisia, y Heteroptera, es decir, grupos ligados a la vegetación al igual que en S. conspicillata.

| INVIERNO | | | |
|----------|----------------|-------|-------|
| | %P | %F | %B |
| ARAC | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ARAN | 54.84 | 16.80 | 13.47 |
| ISOP | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| MYR | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ORTH | 3.23 | 0.80 | 5.87 |
| HOMP | 51.61 | 17.60 | 3.70 |
| HETP | 19.35 | 5.60 | 31.49 |
| LEPL | 58.06 | 28.80 | 29.96 |
| CARB | 16.13 | 3.20 | 0.13 |
| TENB | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| SCAR | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CURC | 9.68 | 2.40 | 1.37 |
| COLO | 48.39 | 13.60 | 6.38 |
| HYNF | 9.68 | 3.20 | 0.94 |
| FORM | 9.68 | 2.40 | 0.44 |
| INID | 19.35 | 5.60 | 5.76 |
| REPT | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| AVMM | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CAPP | 0.00 | — | 0.00 |
| VEGT | 0.00 | — | 0.00 |
| Nº m | | 34 | |
| Nº p | | 125 | |
| | TamP | Frec | Biom |
| AN | 4.39 | 5.88 | 4.55 |
| H' | 1.68 | 1.99 | 1.79 |
| TamP | 5.84±3.82 (55) | | |

Tab. 3.11. Composición de la dieta de S. undata en Baza durante el período de estudio. Símbolos como en Tab. 3.1.

Phylloscopus collybita

En la alimentación de esta especie en Baza (Tab. 3.12) destaca la gran proporción de un Curculionidae propio de los Tamarix que consume; es de hecho, en esta planta donde pasa más tiempo comiendo (Cap. 5); en Grao debe ocurrir lo mismo con Lepidapion cretaceum, un Curculionidae muy similar específico de las retamas, aunque no disponemos de muestras de esta zona. Gil-Lletget (1944) encuentra Formicidae alados y pequeños Coleoptera (Bembidion sp.) junto a Curculionidae. Muy ocasionalmente consume

frutos (Herrera 1984). Lo más destacable puede ser el reducido tamaño de presa, debido igualmente a estos Curculionidae.

| | INVIERNO | | |
|------|----------------|-------|-------|
| | %P | %F | %B |
| ARAC | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ARAN | 60.00 | 4.41 | 48.55 |
| ISOP | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| MYRP | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ORTH | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| HOMP | 20.00 | 1.37 | 1.08 |
| HETP | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| LEPL | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CARB | 40.00 | 1.37 | 0.28 |
| TENB | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| SCAR | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CURC | 100.00 | 83.56 | 27.26 |
| COLO | 0.00 | 1.37 | 0.77 |
| HYNF | 60.00 | 8.22 | 22.06 |
| FORM | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| INID | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| REPT | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| AVMM | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CAPP | 0.00 | ---- | 0.00 |
| VEGT | 0.00 | ---- | 0.00 |
| Nº m | | 5 | |
| Nº p | | 73 | |
| | TamP | Frec | Biom |
| AN | 1.35 | 1.41 | 2.79 |
| H' | 0.63 | 0.66 | 1.14 |
| TamP | 2.43±2.46 (70) | | |

Tab. 3.12. Composición de la dieta de Phylloscopus collybita en Baza durante el período de estudio. Símbolos como en Tab. 3.1.

Saxicola torquata: Su dieta aparece claramente dominada por Formicidae, para las dos zonas y durante toda su permanencia en ellas (Tab. 3.13), aunque en otras zonas de Andalucía se han encontrado consumos de Formicidae más elevados (Herrera 1983, Martínez-Cabello et al 1991). Sin embargo, el mayor aporte de biomasa lo ofrecen Araneae, Myriapoda, Orthoptera y Lepidoptera larvas en invierno, y Orthoptera a final de otoño; en esta época en Grao consume con frecuencia Elaphocera autumnalis (Scarabeidae). Los restos vegetales y el consumo de Tenebrionidae han sido muy infrecuentes en comparación con los datos documentados por Martínez-Cabello et al (1991) para el sureste peninsular, pero este estudio se basa en análisis de estómagos proporcionados por "recovers", que normalmente recogen aves capturadas tanto en hábitats naturales como en zonas de cultivos; en estos cultivos aparecen pequeños Tenebrionidae invernales como Gonocephalum sp. ligados a los usos agrícolas (F. Sánchez-Piñero, com. pers.), que faltan en nuestras parcelas al igual que los frutos carnosos (Cap. 1), lo que puede explicar tal discrepancia en los datos.

| | INVIERNO (B) | | | VERANO-OTOÑO (B) | | | VERANO-OTOÑO (G) | | |
|------|----------------|-------|-------|------------------|-------|-------|------------------|-------|-------|
| | %P | %F | %B | %P | %F | %B | %P | %F | %B |
| ARAC | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 7.14 | 3.23 | 18.96 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ARAN | 17.86 | 6.34 | 14.16 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 6.25 | 2.33 | 3.36 |
| ISOP | 10.71 | 0.70 | 4.54 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| MYRP | 7.14 | 1.41 | 14.29 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 6.25 | 2.33 | 11.16 |
| ORTH | 10.71 | 2.11 | 15.57 | 7.14 | 3.23 | 36.22 | 18.75 | 9.30 | 47.91 |
| HOMP | 7.14 | 0.70 | 0.13 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| HETP | 7.14 | 2.11 | 6.80 | 14.29 | 3.23 | 1.16 | 6.25 | 2.33 | 4.29 |
| LEPL | 25.00 | 5.63 | 12.55 | 21.43 | 6.45 | 13.37 | 6.25 | 2.33 | 2.29 |
| CARB | 7.14 | 6.34 | 0.71 | 14.29 | 6.45 | 1.37 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| TENB | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 7.14 | 3.23 | 1.59 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| SCAR | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 43.75 | 16.28 | 20.36 |
| CURC | 33.14 | 16.90 | 5.35 | 7.14 | 6.45 | 7.41 | 25.00 | 9.30 | 2.46 |
| COLO | 50.00 | 12.68 | 9.27 | 28.57 | 9.68 | 6.01 | 25.00 | 2.33 | 3.21 |
| HYNF | 17.86 | 3.52 | 1.40 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| FORM | 82.14 | 39.44 | 9.62 | 92.86 | 51.61 | 9.79 | 62.50 | 48.84 | 4.03 |
| INID | 7.14 | 2.11 | 1.89 | 14.29 | 6.45 | 4.13 | 12.50 | 4.65 | 0.98 |
| REPT | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| AVMM | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CAPP | 0.00 | ----- | 0.00 | 0.00 | ----- | 0.00 | 0.00 | ----- | 0.00 |
| VEGT | 7.14 | ----- | 3.73 | 0.00 | ----- | 0.00 | 0.00 | ----- | 0.00 |
| Nº m | | 30 | | | 13 | | | 16 | |
| Nº p | | 142 | | | 31 | | | 46 | |
| | TamP | Frec | Biom | TamP | Frec | Biom | TamP | Frec | Biom |
| AN | 3.50 | 4.67 | 9.09 | 2.85 | 3.37 | 4.85 | 3.68 | 3.48 | 3.45 |
| H' | 1.50 | 1.93 | 2.33 | 1.23 | 1.72 | 1.85 | 1.56 | 1.67 | 1.63 |
| TamP | 5.32±3.63 (97) | | | 8.03±5.41 (21) | | | 9.05±7.05 (35) | | |

Tab. 3.13. Composición de la dieta de *Saxicola torquata* en Baza y Grao durante el período de estudio. Símbolos como en Tab. 3.1.

La comparación entre zonas sólo ha sido factible con datos de otoño (Tab. 3.14), ya que durante el invierno no ha sido posible obtener muestras en Grao. En lo referente a la composición taxonómica la dieta se muestra bastante homogénea, sin diferencias entre zonas y estaciones. Los tamaños sí resultan ampliamente afectados con el cambio de estación, consumiéndose durante el invierno presas significativamente más pequeñas y de menor aporte de biomasa.

| ENTRE ZONAS | | Estadístico | Grados libertad | Probabilidad |
|-------------------|---------|-------------|-----------------|--------------|
| EST (V-O) | TAXONES | G= 4.21 | 6 | <0.75 (n.s.) |
| | TAMAÑOS | F= 0.15 | 1, 54 | <0.70 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 1.09 | 1, 54 | <0.30 (n.s.) |
| DENTRO DE ZONAS | | Estadístico | Grados libertad | Probabilidad |
| BAZA (V-O vs INV) | TAXONES | G= 3.65 | 7 | <0.90 (n.s.) |
| | TAMAÑOS | F= 11.88 | 1, 116 | <0.0008 |
| | BIOMASA | F= 6.32 | 1, 114 | <0.014 |

Tab. 3.14. Comparaciones entre estaciones y entre zonas para los distintos aspectos analizados en la dieta de *Saxicola torquata*.

Phoenicurus ochrurus: Esta especie presenta un importante contraste en la dieta encontrada en las dos parcelas (Tab. 3.15). Baza tiene, a pesar de su más bajo número de muestras y de presas, una diversidad bastante más alta y un tamaño de presa apreciablemente mayor que Grao, pero estas diferencias se deben con exclusividad al desproporcionado consumo que P. ochrurus hace en Grao de un curculiónido muy frecuente en esta zona, Trachyploeus sp., que constituye por sí solos más del 80% del total de las capturas. Su pequeño tamaño (3.7 ± 0.4 mm, $n=30$) y su alto grado de esclerotización obligan a un consumo desmesurado, desplazando a los Formicidae, la presa invernal más común en otras zonas de Andalucía (Herrera 1978, 1983; Soler et al 1983) y en la misma Baza, a un segundo plano.

Los elementos vegetales aparecen sólo de forma muy escasa en Grao, algo lógico dada la falta de frutos carnosos en ambas zonas. De cualquier modo, la poca apetencia de esta especie por los vegetales ya ha sido comentada (Herrera 1978), y desde luego no le afecta en las ramblas: en el Grao la densidad invernal alcanza 6.1 individuos/10 Ha, a pesar de

| | INVIERNO (Baza) | | | INVIERNO (Grao) | | |
|------|-----------------|-------|-------|-----------------|-------|-------|
| | %P | %F | %B | %P | %F | %B |
| ARAC | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ARAN | 12.00 | 2.96 | 2.46 | 1.72 | 0.10 | 0.15 |
| ISOP | 4.00 | 0.74 | 5.57 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| MYRP | 4.00 | 0.74 | 17.53 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ORTH | 8.00 | 1.48 | 23.46 | 12.07 | 0.70 | 24.29 |
| HOMP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| HETP | 12.00 | 5.19 | 2.58 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| LEPL | 8.00 | 1.48 | 4.97 | 1.72 | 0.10 | 0.59 |
| CARB | 12.00 | 2.96 | 0.17 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| TENB | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| SCAR | 2.00 | 0.74 | 6.39 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CURC | 48.00 | 17.04 | 8.15 | 86.21 | 83.70 | 53.24 |
| COLO | 40.00 | 6.67 | 14.14 | 13.79 | 0.80 | 2.99 |
| HYNF | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 1.72 | 0.10 | 0.10 |
| FORM | 100.00 | 59.26 | 13.82 | 72.41 | 13.32 | 11.46 |
| INID | 8.00 | 0.74 | 0.77 | 20.69 | 1.19 | 5.78 |
| REPT | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| AVMM | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CAPP | 0.00 | ----- | 0.00 | 0.00 | ----- | 0.00 |
| VEGT | 0.00 | ----- | 0.00 | 1.72 | ----- | 1.39 |
| Nº m | | 25 | | | 58 | |
| Nº p | | 135 | | | 1006 | |
| | TamP | Frec | Biom | TamP | Frec | Biom |
| AN | 2.36 | 2.56 | 7.04 | 1.34 | 1.39 | 2.78 |
| H' | 1.03 | 1.42 | 2.12 | 0.62 | 0.56 | 1.30 |
| TamP | 4.90±2.99 (107) | | | 3.78±2.35 (976) | | |

Tab. 3.15. Composición de la dieta de Phoenicurus ochrurus en Baza y Grao durante el período de estudio. Símbolos como en Tab. 3.1.

obligarle a una dieta basada en elementos considerados tradicionalmente subóptimos por su tamaño, su grado de esclerotización y, en el caso de los Formicidae, por la producción de ácido fórmico (Herrera 1978, 1983; Redford y Dorea 1984; pero véase Soler et al 1990 para una opinión diferente). El desmesurado consumo de Curculionidae en Grao dispara las diferencias entre zonas a significaciones muy altas, tanto en taxonomía como en tamaños y biomاسas (Tab. 3.16).

| ENTRE ZONAS | | Estadístico | Grados libertad | Probabilidad |
|-------------|---------|-------------|-----------------|--------------|
| TOTAL | (INV) | G= 253.97 | 6 | <0.001 |
| | TAXONES | F= 51.98 | 1, 1081 | <0.0001 |
| | TAMAÑOS | F= 64.34 | 1, 1081 | <0.0001 |
| | BIOMASA | | | |

Tab. 3.16. Comparaciones entre estaciones para los distintos aspectos analizados en la dieta de Phoenicurus ochruros.

Oenanthe hispanica: La única información disponible sobre la alimentación de esta especie en la península es la ofrecida por Gil-Lletget (1945), que analiza cuatro estómagos, y Suárez (1987), que estudia la dieta de los pollos, por lo que no hay estudios comparables en zonas próximas. La dieta se basa en Formicidae, Orthoptera y Coleoptera, y durante el verano y otoño consume fruto de Capparis, aunque en baja proporción. En general resulta similar a la ofrecida por Lostok (1983) en Transcaucasia y Cornwallis (en Cramp 1988) en Irak.

La dieta encontrada para los adultos (Tab. 3.17) contrasta en gran medida con la ofrecida por Suárez (1987) para los pollos, que son alimentados preferentemente con larvas variadas, mariposas, coleópteros y hemípteros. Los Formicidae, la base numérica de la dieta, apenas son aportados a las crías. Esto puede achacarse a las diferentes zonas de estudio, pero es más probable que se deba a la ceba por parte de los padres con presas menos quitinizadas y más nutritivas (Royama 1976, Peris 1980). No hay datos de captura de vertebrados hasta los presentes, aunque esto se debe sin duda a la falta de estudios. Además de los Lacertidae identificados en los excrementos, hemos registrado un ataque por parte de un macho de Collalba Rubia a un Blanus cinereus de 170 mm de longitud, aunque esto puede ser una estrategia de defensa del nido (situado a escasa distancia y con huevos o pollos jóvenes), similar a la registrada frente a posibles predadores para otras Oenanthe (Cramp 1988), más que predación. Durante la cría sólo los taxones consumidos resultan diferentes entre zonas, pero no tamaño ni biomasa (Tab. 3.18). Tras la cría, los Formicidae presentan en Baza un importante incremento en frecuencia, lo que disminuye el tamaño medio de presa, mientras en Grao los Orthoptera ocasionan un efecto opuesto. La escasez de datos del Grao en verano-otoño obliga a

| | PRIMAVERA | | | VERANO-OTOÑO | | |
|------|-----------------|-------|-------|-----------------|-------|-------|
| | %P | %F | %B | %P | %F | %B |
| ARAC | 3.03 | 0.41 | 0.30 | 5.26 | 1.37 | 1.00 |
| ARAN | 13.64 | 3.66 | 9.61 | 9.21 | 1.92 | 10.06 |
| ISOP | 7.58 | 2.44 | 0.92 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| MYRP | 6.06 | 1.63 | 6.16 | 1.32 | 0.27 | 1.38 |
| ORTH | 22.73 | 8.13 | 18.12 | 46.05 | 10.68 | 58.15 |
| HOMP | 6.06 | 2.03 | 0.10 | 1.31 | 0.27 | 0.01 |
| HETP | 22.73 | 6.50 | 9.42 | 17.11 | 3.84 | 4.40 |
| LEPL | 4.55 | 1.63 | 1.10 | 14.47 | 3.01 | 2.04 |
| CARB | 4.55 | 1.63 | 0.02 | 1.31 | 0.55 | 0.07 |
| TENB | 10.61 | 2.85 | 8.69 | 15.79 | 4.38 | 14.04 |
| SCAR | 10.61 | 4.88 | 8.89 | 1.31 | 0.55 | 0.32 |
| CURC | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 13.16 | 2.74 | 0.72 |
| COLO | 48.48 | 15.45 | 18.48 | 43.42 | 9.86 | 6.44 |
| HYNF | 22.76 | 7.32 | 6.94 | 18.42 | 3.84 | 1.55 |
| FORM | 48.48 | 34.55 | 2.79 | 75.00 | 56.44 | 2.62 |
| INID | 12.12 | 6.50 | 1.44 | 2.63 | 0.27 | 0.06 |
| REPT | 1.52 | 0.41 | 6.70 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| AVMM | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CAPP | 0.00 | ----- | 0.00 | 6.58 | ----- | 1.18 |
| VEGT | 1.51 | ----- | 0.30 | 0.00 | ----- | 0.00 |
| Nº m | | 66 | | | 76 | |
| Nº p | | 247 | | | 365 | |
| | TamP | Frec | Biom | TamP | Frec | Biom |
| AN | 4.57 | 5.88 | 8.70 | 3.83 | 2.88 | 3.02 |
| H' | 1.70 | 2.19 | 2.33 | 1.59 | 1.62 | 1.61 |
| TamP | 8.48±4.43 (113) | | | 6.65±5.46 (252) | | |

| | PRIMAVERA | | | VERANO-OTOÑO | | |
|------|-----------------|-------|-------|-----------------|-------|-------|
| | %P | %F | %B | %P | %F | %B |
| ARAC | 18.75 | 5.36 | 9.46 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ARAN | 16.67 | 5.36 | 17.93 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ISOP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| MYRP | 6.25 | 1.34 | 9.19 | 14.29 | 6.67 | 17.38 |
| ORTH | 64.58 | 15.18 | 25.15 | 95.71 | 53.33 | 69.29 |
| HOMP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| HETP | 14.58 | 3.12 | 2.51 | 28.57 | 13.33 | 8.79 |
| LEPL | 10.42 | 3.57 | 7.04 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CARB | 2.08 | 0.45 | 0.08 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| TENB | 12.50 | 4.02 | 13.25 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| SCAR | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CURC | 8.33 | 2.23 | 0.25 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| COLO | 54.17 | 10.71 | 6.37 | 42.86 | 20.00 | 4.37 |
| HYNF | 8.33 | 1.79 | 2.27 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| FORM | 33.33 | 45.09 | 4.03 | 14.29 | 6.67 | 0.17 |
| INID | 6.25 | 1.34 | 0.46 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| REPT | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| AVMM | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CAPP | 0.00 | ----- | 0.00 | 0.00 | ----- | 0.00 |
| VEGT | 0.00 | ----- | 2.08 | 0.00 | ----- | 0.00 |
| Nº m | | 48 | | | 8 | |
| Nº p | | 223 | | | 15 | |
| | TamP | Frec | Biom | TamP | Frec | Biom |
| AN | 3.75 | 4.02 | 6.99 | 4.17 | 2.85 | 1.92 |
| H' | 1.56 | 1.86 | 2.16 | 1.51 | 1.29 | 0.92 |
| TamP | 8.49±5.18 (181) | | | 17.15±7.49 (10) | | |

Tab. 3.17. Composición de la dieta de Oenanthe hispanica en Baza (arriba) y Grao (abajo) durante el período de estudio. Símbolos como en Tab. 3.2.

considerar con precaución estas diferencias entre zonas, sobre todo ante la falta de diferencias ya reseñada en la cría.

| ENTRE ZONAS | | Estadístico | Grados libertad | Probabilidad |
|--|---------|-------------|-----------------|--------------|
| TOTAL | TAXONES | G= 47.74 | 12 | <0.001 |
| | TAMAÑOS | F= 24.69 | 1, 554 | <0.0001 |
| | BIOMASA | F= 22.23 | 1, 554 | <0.0001 |
| EST(PRM) | TAXONES | G= 59.45 | 11 | <0.001 |
| | TAMAÑOS | F= 0.11 | 1, 292 | <0.75 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 0.39 | 1, 292 | <0.53 (n.s.) |
| (V-O) | TAXONES | G= 34.83 | 5 | <0.001 |
| | TAMAÑOS | F= 30.30 | 1, 260 | <0.0001 |
| | BIOMASA | F= 27.61 | 1, 260 | <0.0001 |
| ANOVA de dos vías para ZONA y ESTACION | | | | |
| TAMAÑO | ZON | F=30.87 | 1, 552 | <0.0001 |
| | EST | F= 4.75 | 1, 552 | <0.03 |
| | ZONxEST | F=33.19 | 1, 552 | <0.0001 |
| BIOMASA | ZON | F= 25.62 | 1, 552 | <0.0001 |
| | EST | F= 3.08 | 1, 552 | <0.08 (n.s.) |
| | ZONxEST | F= 29.89 | 1, 552 | <0.0001 |
| DENTRO DE ZONAS | | Estadístico | Grados libertad | Probabilidad |
| BAZA (PRM vs V-O) | TAXONES | G= 63.41 | 13 | <0.001 |
| | TAMAÑOS | F= 27.44 | 1, 363 | <0.0001 |
| | BIOMASA | F= 28.33 | 1, 362 | <0.0001 |
| GRAO (PMM vs V-O) | TAXONES | G= 21.44 | 4 | <0.001 |
| | TAMAÑOS | F= 20.85 | 1, 189 | <0.0001 |
| | BIOMASA | F= 118.79 | 1, 189 | <0.0001 |

Tab. 3.18. Comparaciones entre estaciones y entre zonas para los distintos aspectos analizados en la dieta de Oenanthe hispanica.

Oenanthe leucura: Muestra una dieta basada numéricamente en el consumo de Formicidae (Tabs. 3.19), de modo aún más acusado que O. hispanica. Sólo el incremento en diversidad durante la cría y el fuerte consumo de Orthoptera y fruto de Capparis en verano-otoño rompen un poco este dominio. Esto coincide en líneas generales con los datos aportados por Richardson (1965) para Almería y Soler et al (1983) para Guadix; no obstante, ambos trabajos comprenden casi exclusivamente muestras invernales. Prodon (1985) cita además algunos tipos de frutos carnosos, pero no ofrece datos concretos; es de señalar que ni siquiera menciona a los Formicidae como presas. Captura ocasionalmente lagartijas; Soler et al (1983) citan estas presas entre las aportadas a los pollos en nido.

En Grao hemos obtenido datos para esta especie sólo en el período de verano-otoño, ya que en esta época entran a la rambla algunos individuos para nutrirse del fruto del alcaparrón. No es el único vegetal que consume, pero sí es el más importante desde todos los puntos de vista. En al menos otras dos zonas de la Hoya de Guadix hemos encontrado restos de frutos de Capparis en excrementos de Collalba negra en esta época.

| | INVIERNO | | | PRIMAVERA | | | VERANO-OTOÑO | | |
|------|-----------------|-------|-------|-----------------|-------|-------|-----------------|-------|-------|
| | %P | %F | %B | %P | %F | %B | %P | %F | %B |
| ARAC | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ARAN | 11.76 | 0.47 | 2.42 | 4.00 | 0.18 | 1.16 | 3.60 | 0.70 | 1.47 |
| ISOP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 24.00 | 1.10 | 5.52 | 5.41 | 1.05 | 1.60 |
| MYRP | 29.41 | 1.16 | 16.75 | 16.00 | 0.73 | 11.58 | 8.11 | 1.57 | 7.57 |
| ORTH | 58.82 | 3.02 | 54.50 | 16.00 | 0.73 | 11.48 | 36.94 | 7.85 | 32.99 |
| HOMP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.90 | 0.17 | 0.01 |
| HETP | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 16.00 | 0.73 | 0.97 | 5.41 | 1.05 | 1.54 |
| LEPL | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 16.00 | 0.73 | 1.64 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CARB | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 12.00 | 0.55 | 2.40 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| TENB | 5.88 | 0.23 | 2.77 | 40.00 | 1.47 | 19.01 | 8.11 | 1.92 | 7.73 |
| SCAR | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 8.00 | 0.37 | 2.74 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CURC | 17.65 | 0.93 | 0.59 | 20.00 | 1.10 | 2.37 | 11.71 | 2.97 | 1.37 |
| COLO | 41.18 | 1.63 | 3.12 | 40.00 | 2.39 | 1.44 | 21.62 | 5.41 | 1.46 |
| HYNF | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 16.00 | 0.73 | 0.24 | 6.31 | 1.57 | 0.54 |
| FORM | 94.12 | 92.09 | 18.49 | 84.00 | 88.62 | 20.06 | 71.17 | 74.17 | 4.98 |
| INID | 17.65 | 0.47 | 1.35 | 4.00 | 0.18 | 0.49 | 2.70 | 1.40 | 1.00 |
| REPT | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 8.00 | 0.37 | 18.90 | 0.90 | 0.17 | 2.74 |
| AVMM | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CAPP | 0.00 | ----- | 0.00 | 0.00 | ----- | 0.00 | 45.05 | ----- | 33.94 |
| VEGT | 0.00 | ----- | 0.00 | 32.00 | ----- | 0.05 | 14.41 | ----- | 1.06 |
| Nº m | | 17 | | | 25 | | | 112 | |
| Nº p | | 430 | | | 545 | | | 573 | |
| | TamP | Frec | Biom | TamP | Frec | Biom | TamP | Frec | Biom |
| AN | 2.17 | 1.18 | 2.76 | 2.85 | 1.27 | 6.94 | 2.75 | 1.78 | 4.17 |
| H' | 0.90 | 0.41 | 1.33 | 1.21 | 0.63 | 2.15 | 1.46 | 1.10 | 1.81 |
| TamP | 6.29±2.97 (393) | | | 6.01±1.69 (493) | | | 6.87±4.32 (431) | | |

VERANO-OTOÑO (Grao)

| | %P | %F | %B |
|------|----------------|-------|-------|
| ARAC | 3.33 | 0.75 | 0.17 |
| ARAN | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ISOP | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| MYRP | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| ORTH | 70.00 | 20.30 | 59.31 |
| HOMP | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| HETP | 6.67 | 1.50 | 1.23 |
| LEPL | 3.33 | 0.75 | 0.28 |
| CARB | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| TENB | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| SCAR | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CURC | 3.33 | 0.75 | 0.03 |
| COLO | 13.33 | 5.26 | 0.79 |
| HYNF | 13.33 | 3.01 | 1.34 |
| FORM | 73.33 | 65.40 | 2.55 |
| INID | 3.33 | 2.26 | 0.81 |
| REPT | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| AVMM | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| CAPP | 70.00 | ----- | 31.79 |
| VEGT | 16.67 | ----- | 1.70 |
| Nº m | | 30 | |
| Nº p | | 133 | |
| | TamP | Frec | Biom |
| AN | 1.88 | 2.11 | 2.20 |
| H' | 1.55 | 1.12 | 1.06 |
| TamP | 9.90±8.67 (95) | | |

Tab. 3.19. Composición de la dieta de Oenanthe leucura en Baza (arriba) y en Grao (abajo) durante el período de estudio. Símbolos como en Tab. 3.1.

Al igual que con O. hispanica en verano-otoño, en el Grao hay un consumo más alto de Orthoptera y más bajo de Formicidae que en Baza; esto se aprecia igualmente en el tamaño de presa, bastante mayor en Grao. En Baza, la influencia de los Orthoptera también se ve reflejada en el mayor tamaño de presa durante verano-otoño, cuando este tipo de presa es más frecuente. Incluso durante la época de cría, en la que es habitual la búsqueda de presas más grandes para cebar a los pollos, el desmesurado consumo de Formicidae ocasiona bajos tamaños de presa, similares a los invernales (sin diferencias significativas, Tab. 3.20).

| ENTRE ZONAS | | Estadístico | Grados libertad | Probabilidad |
|-------------------|---------|-------------|-----------------|--------------|
| EST (V-O) | TAXONES | G= 23.05 | 7 | <0.005 |
| | TAMAÑOS | F= 20.39 | 1, 524 | <0.0001 |
| | BIOMASA | F= 14.30 | 1, 517 | <0.0002 |
| DENTRO DE ZONAS | | Estadístico | Grados libertad | Probabilidad |
| BAZA (TOTAL) | TAXONES | G= 461.01 | 14 | <0.001 |
| | TAMAÑOS | F= 5.08 | 2, 1314 | <0.0065 |
| | BIOMASA | F= 10.33 | 2, 1309 | <0.0001 |
| BAZA (INV vs PRM) | TAXONES | G= 33.33 | 7 | <0.001 |
| | TAMAÑOS | F= 2.79 | 1, 884 | <0.10 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 1.38 | 1, 884 | <0.24 (n.s.) |
| BAZA (PRM vs V-O) | TAXONES | G= 66.74 | 12 | <0.001 |
| | TAMAÑOS | F= 9.14 | 1, 922 | <0.003 |
| | BIOMASA | F= 16.83 | 1, 917 | <0.0001 |
| BAZA (V-O vs INV) | TAXONES | G= 77.58 | 7 | <0.0001 |
| | TAMAÑOS | F= 2.29 | 1, 822 | <0.13 (n.s.) |
| | BIOMASA | F= 8.83 | 1, 817 | <0.003 |

Tab. 3.20. Comparaciones entre estaciones y entre zonas para los distintos aspectos analizados en la dieta de Oenanthe leucura.

DISCUSION

Una especial referencia merecen dos tipos de alimento empleados con asiduidad por los passeriformes en las ramblas. El primero son las hormigas. Tradicionalmente se ha considerado a las hormigas, y en especial a las obreras, como un alimento de emergencia en épocas de escasez (Herrera 1978, 1984). Nuestros datos corroboran esta opinión para especies como S. torquata y P. ochruros, reputados mirmecófagos durante la invernada (Herrera 1978, 1984, Martínez-Cabello et al 1992); sin embargo, O. leucura consume hormigas en gran cantidad durante todo el año, y otro tanto hace O. hispanica en su período de residencia. Dada la importante presencia que Formicidae presenta en las zonas áridas (Wallwork 1982) no es de extrañar que algunas especies centren su predación en este tipo de presas, algo que ya ha sido sugerido para otros grupos como reptiles (Perez-Mellado ver cita), y menos aún que dentro de las aves esto ocurra precisamente en el género Oenanthe, muy adaptado a zonas áridas. Soler et al (1991) también han discutido esta visión de los Formicidae sólo como alimento alternativo, encontrando consumos elevados en Corvus monedula en Guadix, y apuntando incluso una cierta selección hacia el

género Messor, de conducta conspicua y baja producción de ácido fórmico. El otro recurso es el fruto del alcaparrón Capparis spinosa. Esta planta, de origen tropical (Heywood), muy propia de los parajes secos del sureste peninsular (García-Rollán 1985), ha sido ignorada en la corriente de trabajos efectuados en los últimos años sobre vegetales productores de frutos carnosos en la cuenca mediterránea (Herrera 1984, Jordano 1984, Barnea et al 1990, 1991), ya que se sale de las típicas formaciones de arbustos nobles que componen el matorral mediterráneo. Su fructificación se produce entre julio y septiembre, y su fruto, ovalado, grande (19.3=10.2 g., n= 39, alrededor del 20.7% pulpa), que se abre una vez maduro, representa para S. conspicillata, S. melanocephala y O. leucura un importante aporte de energía en un momento de baja disponibilidad de artrópodos. La productividad que el alcaparrón puede mantener a pesar de la recogida de sus frutos para encurtidos es asombrosa en un ambiente aparentemente tan pobre: 137.1 frutos abiertos/Ha en agosto y 326.8 en septiembre de 1991. No sólo las aves: varias especies de hormigas, el lagarto Lacerta lepida e incluso el zorro Vulpes vulpes consumen con asiduidad fruto de alcaparrón durante esta época. Sin duda la dispersión de sus semillas por tan variado grupo de consumidores merece un estudio más detallado.

Capítulo 4. RELACIONES TROFICAS ENTRE LOS PASSERIFORMES INSECTIVOROS DE LAS RAMBLAS: ANALISIS A NIVEL DE COMUNIDAD.

INTRODUCCION.

La falta de un completo conocimiento de la alimentación de las especies sobre las que se trabaja, sea por las variaciones espaciales y/o temporales en la dieta, por no ser aplicables los métodos adecuados de toma de muestras o por la imposibilidad de obtener éstas en número suficiente, hace que los intentos por abarcar unidades más amplias (vg. gremios, comunidades) se vean fuertemente limitados (Gutián 1985) o lleguen a conclusiones poco acordes con la realidad (Polis 1991a). En este sentido, el estudio de las relaciones tróficas de las aves que componen un hábitat ofrece todas las dificultades para llegar a buen término, tanto en la toma de datos como en su análisis e interpretación (Ellis et al 1976, Krebs et al 1983, Rosenberg y Cooper 1990). Sin embargo, la alimentación es de crucial importancia en muchos aspectos de la ecología y conducta de un organismo (Wiens y Rotenberry, 1979), y esto debe obligar a un mayor esfuerzo por su conocimiento antes que a una marginación amparada en la cuantía de las trabas a salvar.

Con todo esto en mente, hemos tratado de reunir la información obtenida acerca de los regímenes alimenticios de las especies de Passeriformes insectívoros que concurren en las ramblas de Baza y Guadix, con el fin de examinar las similitudes, diferencias, variaciones y relaciones con los grupos presa, de las dietas que estas aves mantienen a lo largo de un ciclo anual.

MATERIAL Y METODOS.

Censos de aves.

Para determinar la composición específica de la avifauna y evaluar de este modo la importancia relativa de las especies estudiadas entre el total, se realizaron en ambas parcelas censos periódicos, empleando el método del transecto lineal con anchura de banda variable (Verner 1985) anotando las distancias perpendiculares a los contactos en intervalos de 10 m. No se realizó transformación alguna de los contactos. Para cada especie de ave se determinó una banda fija por estación (marzo-junio, julio-octubre y noviembre-febrero) siguiendo el protocolo propuesto por Reynolds et al (1980), añadiendo la condición de que al menos dos tercios del total de contactos por estación quedaran dentro de la banda.

Los censos se realizaron siempre en las cuatro primeras horas del día, comenzando en verano nada más salir el sol y en invierno entre media y una hora más tarde, con el fin de coincidir con el momento de máxima actividad de las aves. Se evitaron lluvia y viento superior a 4 m/s. El número de censos por parcela y mes osciló entre uno y cuatro, casi siempre dos. El recorrido se efectuaba manteniendo una velocidad constante de unos 2 km/h. La longitud de los transectos fue 2075 m. en Baza y 2150 en Grao.

El período de estudio abarca 25 meses (octubre 1989 a octubre 1991); los resultados se expresan, para cada mes, como número de aves por 10 Ha. Aunque se ofrecen los resultados para todas las aves registradas, señalando las contactadas fuera de banda o fuera de censo, la discusión se restringe a la especies de Passeriformes.

Problemática del género Galerida. La identificación y distinción de Galerida cristata y G. theklae en el campo es siempre problemática (Peterson et al 1973, Heinzl et al 1981), especialmente en invierno cuando no cantan, pero incluso durante la primavera son capaces de imitar a otras aves y entre sí, lo que hace dudar de la efectividad de tales reconocimientos (Cassinello, 1989). Por otra parte, se sabe que ambas especies hibridan en cautividad produciendo huevos fértiles (Abs 1963) y algunas observaciones sugieren que también lo hacen en libertad (Niethammer 1954, 1955). Las capturas ocasionales con redes y la biometría de las puestas halladas, junto con observaciones detalladas de los adultos, sugieren que en Baza la especie mayoritaria, y probablemente única, es G. theklae. En Grao sólo disponemos de las observaciones de adultos, y aunque en el rellano central de la rambla G. cristata parece la única presente, algunos ejemplares más ligados a las laderas podrían ser G. theklae. Basándonos en estos datos, hablaremos a partir de ahora de G. theklae para Baza y G. cristata para Grao como si fueran reconocimientos totalmente verificados, a sabiendas de que al menos en Grao no lo son.

Análisis multivariante de la alimentación.

En el análisis espacial y/o temporal de la fracción animal de la dieta de cada especie se han usado el test de la G para comparar las frecuencias numéricas, y el análisis de la varianza (ANOVA) para las longitudes y biomásas (previa transformación logarítmica). Con el fin de homogeneizar los resultados, el ANOVA se ha aplicado incluso cuando las muestras a comparar eran dos y, por tanto, el test correcto sería el t de diferencia de medias, ya que las conclusiones obtenidas por ambos procedimientos son equiparables (Zar 1984). Asimismo, se ha aplicado cuando el bajo número de casos recomendaba el uso de los tests Kruskal-Wallis o Mann-Whitney, pero entonces se ha efectuado siempre el no

paramétrico para evaluar la fiabilidad de los resultados del ANOVA (Zar 1984, Schluter 1986). En ningún caso los resultados han sido contradictorios.

En la bibliografía pueden encontrarse aproximaciones a la dieta de las aves usando frecuencia de aparición, frecuencia numérica (quizá lo más frecuente, Sherry 1984 entre otros muchos), biomasa (Wiens y Rotenberry 1979, Rotenberry 1980) o índices que combinan los tres anteriores (IG, Soler et al varios); generalmente se atiende también al tamaño de presa (aunque hay notables excepciones, Sherry 1984). De igual modo, cuando se analiza la dieta de conjuntos de especies (gremios o comunidades) puede hacerse usando índices de solapamiento (Wiens y Rotenberry 1979, Rotenberry 1980) o análisis multivariantes (Sherry 1984, Soler 1991), ambos métodos con importantes ventajas e inconvenientes (Wiens 1989). En nuestro caso usaremos una estrategia mixta. Para analizar la dieta en conjunto, agrupando los datos de las once especies y las tres estaciones, empleamos el análisis multivariante. Expresando la dieta de cada especie en cada estación como porcentaje de frecuencia numérica o de biomasa para cada uno de los taxones-presa identificados se obtuvieron dos matrices a las que, previa transformación logarítmica, fue posible aplicar el análisis de componentes principales (Digby y Kempton 1987). Esto reduce el número inicial de variables y simplifica el estudio de las relaciones entre las especies analizadas (Sherry 1984), aunque se pierde parte de la información. Para resumir la información obtenida en el PCA de forma fácilmente inteligible, hemos usado las posiciones relativas de los casos en los ejes en un análisis cluster de distancias euclidianas, DE (Ludwig y Reynolds 1988) según el protocolo UPGMA. Para examinar las relaciones tróficas entre los pares de especies presentes en cada una de las diferentes estaciones, usaremos el índice de solapamiento de Schoener (1968, $O = 1 - (|P_{ij} - P_{ik}|/2)$ siendo P_{ij} y P_{ik} la proporción en la que las especies j y k hacen uso del recurso i), aplicándolo para biomasa, frecuencia y tamaño de presa.

Limitaciones de los datos de alimentación. Aves sin muestras.

De las especies presentes en las ramblas, un buen número han quedado sin datos sobre su alimentación. No hemos analizado Fringillidae, Passeridae y Emberizidae debido a su dieta eminentemente granívora; por otro lado, salvo Emberiza calandra (presente como reproductor sólo un año), E. cia, Petronia petronia y Acanthis cannabina, el resto de las especies de estas familias presentan una fenología bastante irruptora, irregular, aunque el tamaño de sus bandos les otorga altas densidades. En cuanto a los insectívoros no estudiados, Hirundo rustica y Ptyonoprogne rupestris son predadores de insectos aéreos y no residen de modo permanente en la rambla. Hippolais polyglotta, Phoenicurus phoenicurus y Luscinia megarhynchos sólo se dan en los pasos migratorios, y su

permanencia apenas pasa del mes salvo para el zarcero. Erithacus rubecula y Sturnus unicolor son puramente accidentales, aunque este último puede aparecer en el Grao en bandos de varias decenas de individuos. Motacilla alba se circunscribe a seguir al ganado ovino que padece en ambas zonas, y Turdus philomelos acude para emplear los tarajes como dormitorio.

Las cinco especies restantes son casos particulares. Galerida cristata es más difícilmente localizable y capturable que G. theklae, y cualquier resultado sobre su dieta basado en limpiezas de dormitorios tendría más dudas de identificación que los de Baza (ver arriba); en todo caso, las dietas de ambas especies son bastante similares (Abs 1963). Calandrella rufescens y Lullula arborea aparecen en Baza y Grao, respectivamente, siempre en la periferia de las ramblas, Calandrella ligada a los espartales y tomillares llanos y Lullula a los pinares de repoblación poco espesos; sus densidades se mantienen bajas todo el año, y su ecología trófica no debe diferir mucho de la de Galerida (Sishkin 1980, Heatwole y Muir 1982, Cramp 1988). Parus major aparece todo el año, pero aunque llega a criar en huecos de los taludes arcillosos, en la época de cría se mantiene más cercano a las choperas del río Gállego en Baza y al pinar en Grao; su relativamente baja densidad y su habilidad para esquivar las redes motiva la falta de muestras. Anthus pratensis es un visitante invernal asiduo, y al menos ocasionalmente alcanza altas densidades (en Grao hay observaciones de bandos de 60 individuos), pero igualmente evita las redes japonesas. Además, aunque es muy insectívora durante la época de cría (Walton 1979, Henle 1983) la dieta invernal está basada en semillas (Lebeurier y Rapine 1935).

Las muestras en algunas especies han sido recogidas a partir de poblaciones con bajo número de individuos. Esto es obligado dada la baja densidad que las mayor parte de las especies presentan en las zonas de trabajo. En el caso de Lanius excubitor, por ejemplo, las egagrópilas provienen casi totalmente de dos parejas en Baza y tres en Grao; ignoramos en qué proporción contribuye cada individuo al conjunto final. Los sesgos de este tipo son tradicionalmente ignorados en estudios de dieta, corriendo el riesgo de generalizar para la especie rasgos que son particularidades de los individuos (Ellis et al 1976, Herrera 1978, Wiens y Rotenberry 1979).

Las especies estudiadas constituyen el 66.02% de la densidad media anual de Passeriformes en Baza y el 57.04% en Grao. Teniendo en cuenta que una buena parte de las no estudiadas son granívoras, podemos considerar que el análisis refleja con suficiencia a las aves de dieta insectívora. No obstante, además de las deficiencias ya comentadas del método para la detección e identificación de los vegetales y la falta de

correctores de digestibilidad, un problema difícil de solventar es el escaso número de muestras para alguna de ellas. Se han examinado un total de 1011 muestras, pertenecientes a 11 especies; el reparto de las muestras por especies, estaciones y zonas puede verse en la Tab. 4.1.

| Especies | BAZA | | | GRAO | | | TOT |
|-------------------------------|------|-----|-----|------|-----|-----|------|
| | INV | PRM | V-O | INV | PRM | V-O | |
| <i>Galerida theklae</i> | 40 | 30 | 21 | | | | 91 |
| <i>Lanius excubitor</i> | 40 | 102 | 57 | 27 | 81 | 18 | 324 |
| <i>Lanius senator</i> | | | | | | 6 | 6 |
| <i>Sylvia melanocephala</i> | 4 | 2 | 9 | | | | 15 |
| <i>Sylvia conspicillata</i> | | 8 | 4 | | | | 12 |
| <i>Sylvia undata</i> | 34 | | | | | | 34 |
| <i>Phylloscopus collybita</i> | 5 | | | | | | 5 |
| <i>Saxicola torquata</i> | 30 | | 13 | | | 16 | 59 |
| <i>Phoenicurus ochruros</i> | 25 | | | 58 | | | 89 |
| <i>Oenanthe hispanica</i> | | 66 | 76 | | 48 | 8 | 198 |
| <i>Oenanthe leucura</i> | 17 | 25 | 112 | | | 30 | 184 |
| TOTAL | 193 | 233 | 292 | 84 | 129 | 178 | 1011 |

Tab. 4.1. Distribución por especies y estaciones de las muestras de alimentación recogidas en las dos parcelas de estudio. INV: invierno, PRM: primavera, V-O: verano-otoño.

Es obvio que el cuadro presenta, en muchas ocasiones, menos muestras de las que serían deseables. Aves de difícil captura, como *Sylvia conspicillata*, o de posaderos poco fijos como *Lanius senator* se encuentran muy mal representados frente a otras que, por su particular apego a posaderos o dormideros, presentan una fácil recogida de muestras. Por otro lado, la combinación de dos tipos de muestra (excrementos y egagrópilas) que pueden reflejar de muy distinto modo la dieta real de la especie a que representan, limita las posibilidades de análisis ya desde el principio frente a estudios como los de Wiens y Rotenberry (1979), Rotenberry (1980) o Sherry (1984), que trabajan sólo con análisis estomacal, o Soler (1991), que usa egagrópilas. Parte de estas carencias podrían suplirse usando datos de alimentación de otras zonas, pero muchas de las aves presentes en las zonas de estudio carecen casi absolutamente de bibliografía al respecto (*Sylvia conspicillata*, por ejemplo), y para las que existe es de biotopos muy diferentes a los nuestros. Por ello, nos hemos basado exclusivamente en los datos obtenidos en ambas parcelas, y la mayor parte del análisis se centra en los datos de Baza, más completos.

RESULTADOS.

Composición específica y densidades de Passeriformes.

Las tablas 4.2 y 4.3 detallan las densidades medias obtenidas por especie y mes en ambas parcelas. En Baza se registraron 35 especies diferentes durante el período de estudio, en tanto en Grao fueron 37. Exclusivas de Baza fueron Calandrella rufescens, Galerida theklae y Passer domesticus; del Grao Lullula arborea, Galerida cristata, Monticola solitarius, Passer montanus, Sturnus unicolor y Corvus corone. Llama la atención la sustitución que de una parcela a otra efectúan las especies de los géneros Galerida y Passer. La aparición de L. arborea en Grao viene condicionada por la proximidad de repoblaciones dispersas de Pinus halepensis. Por lo demás, la composición específica en ambas parcelas resulta muy similar, con 32 especies comunes, y sólo la mucho más notoria presencia de córvidos en Grao, ligados a los cortados arcillosos en los que anidan y duermen, rompe esta fuerte semejanza.

Aplicando la clasificación de Voous (1960) a las especies halladas en ambas parcelas apreciamos un dominio de elementos paleárticos en Grao, mientras en Baza destacan otros más sureños y térmicos. Esta diferencia se acentúa si separamos las temporadas de invernada y reproducción: la primera muestra escasas diferencias entre zonas, en tanto la segunda presenta un claro contraste entre el núcleo paleártico-mediterráneo del Grao y el mediterráneo-turquestano de Baza. Asimismo, si consideramos sólo a las especies residentes, la relación entre los elementos holártico-paleártico-europeos y mediterráneo-turquestano-xéricos es de 3/7 en Baza y 7/3 en Grao.

Evolución cualitativa. Tanto en Baza como en Grao la composición específica de la avifauna varía ampliamente a lo largo del período de estudio. Diez especies pueden considerarse residentes en ambas zonas; esto supone el 28.6% en Baza y el 27.0% en Guadix sobre el total de especies, aunque el promedio para los 25 meses es del 51.4% y 45.2%, respectivamente. Sólo cinco especies residentes son comunes a ambas zonas (un 33.3% sobre las quince totales) mientras las temporales son 20 (62.5% sobre 32). Durante la invernada la importancia relativa de los residentes es más baja, debido a la fuerte afuencia de especies invernantes; en cambio, sólo Lanius senator, Sylvia conspicillata y Oenanthe hispanica acuden como reproductores asiduos a las ramblas, otorgando valores altos a la proporción de residentes durante primavera y verano (Fig. 4.1).

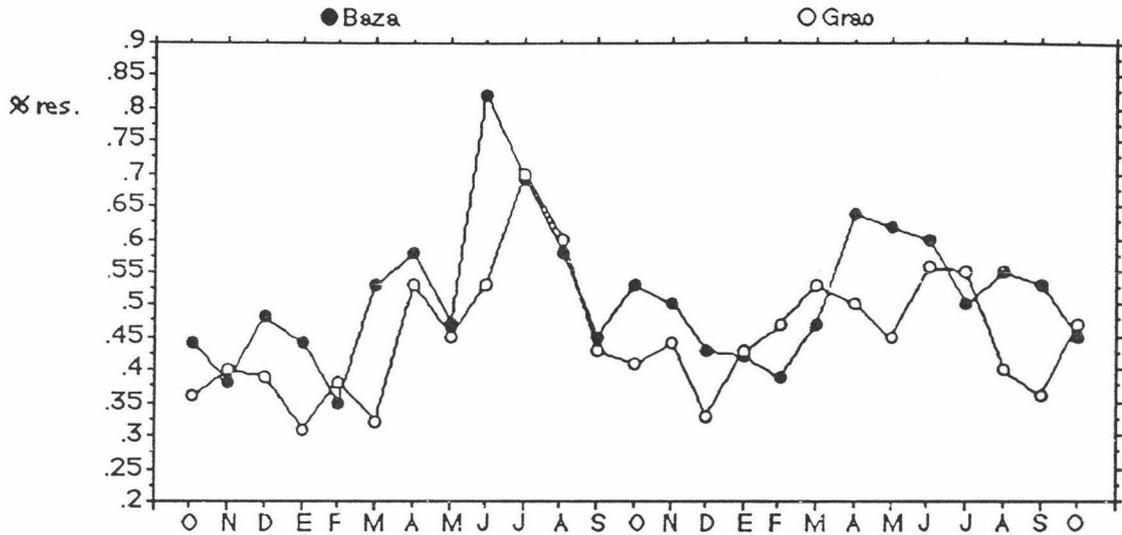


Fig. 4.1: Porcentaje mensual de especies residentes sobre el total durante el período de estudio en Baza y Grao.

Los reemplazos de fauna invernante por reproductora y viceversa se dan en febrero-marzo y septiembre-octubre, siendo más marcado este último. Esto puede apreciarse usando el porcentaje de disimilaridad entre cada dos meses consecutivos como indicador del reemplazamiento específico (Fig. 4.2). El promedio de reemplazamiento para el período de estudio es de 29.1% en Baza y 36.7% en Grao, valores sumamente elevados. Por lo demás, las únicas variaciones importantes son las desapariciones como reproductores de *Emberiza calandra* en Baza y quizá *S. conspicillata* en Grao en la segunda temporada.

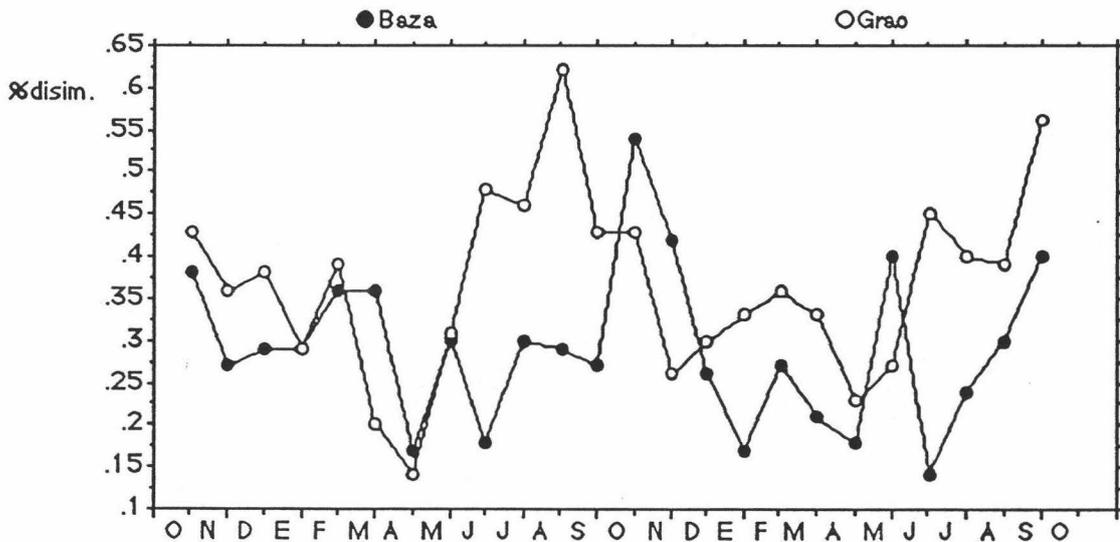


Fig. 4.2: Porcentaje de disimilaridad (1-índice de Czechanowsky) entre las especies presentes cada mes y su consecutivo en Baza y Grao.

La diversidad (Fig. 4.3), tanto en Baza como en Grao, presenta sus valores máximos en la época de reproducción y en otoño. Ambos son períodos en que la densidad es relativamente baja respecto al número de especies que aparecen, tanto por las que en esos momentos están asentadas en las ramblas como por el efecto de los pájaros en paso. La tendencia mensual seguida en ambas zonas muestra diferencias sólo marginalmente significativas ($r_s = 0.359$, $n = 25$, $p < 0.07$).

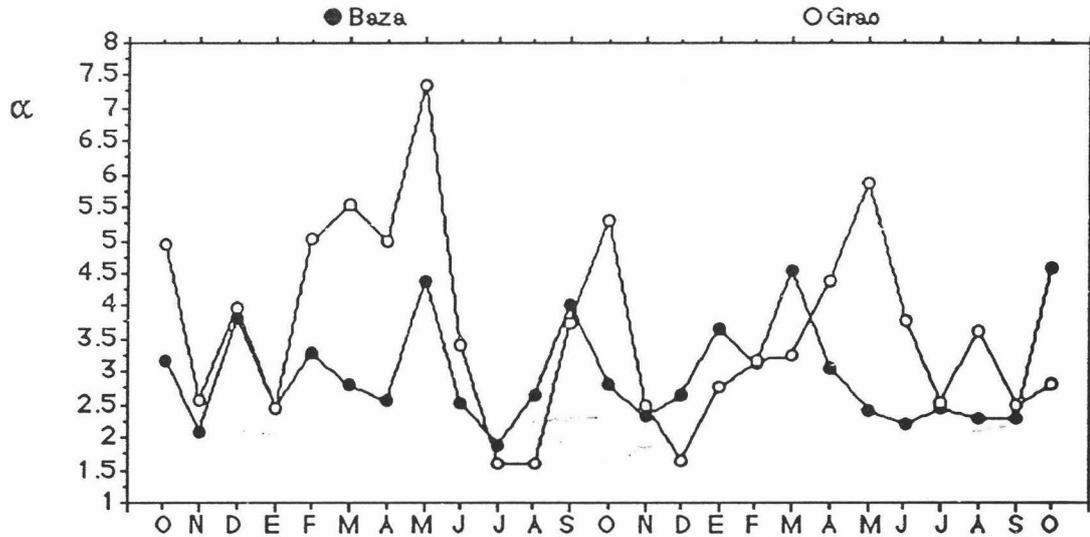


Fig. 4.3: Evolución mensual de la diversidad (α) en Baza y Grao durante el período de estudio.

En cuanto a la dominancia (Fig. 4.4), presenta unos valores medios de 0.36 y 0.34 en Baza y Grao, respectivamente, bajando de 0.20 sólo un mes en Baza y dos en Grao. Obviamente, su tendencia es inversa a la de la diversidad (Baza: $r_s = -0.548$, Grao: $r_s = -0.611$, $n = 25$, $p < 0.01$ en ambos casos). Las especies dominantes en Baza son, siempre, Galerida theklae en verano y Sylvia undata en invierno. En Grao se la reparten Galerida cristata y Sylvia undata con el mismo patrón, pero algún mes invernal son desplazados por granívoros como Serinus serinus.

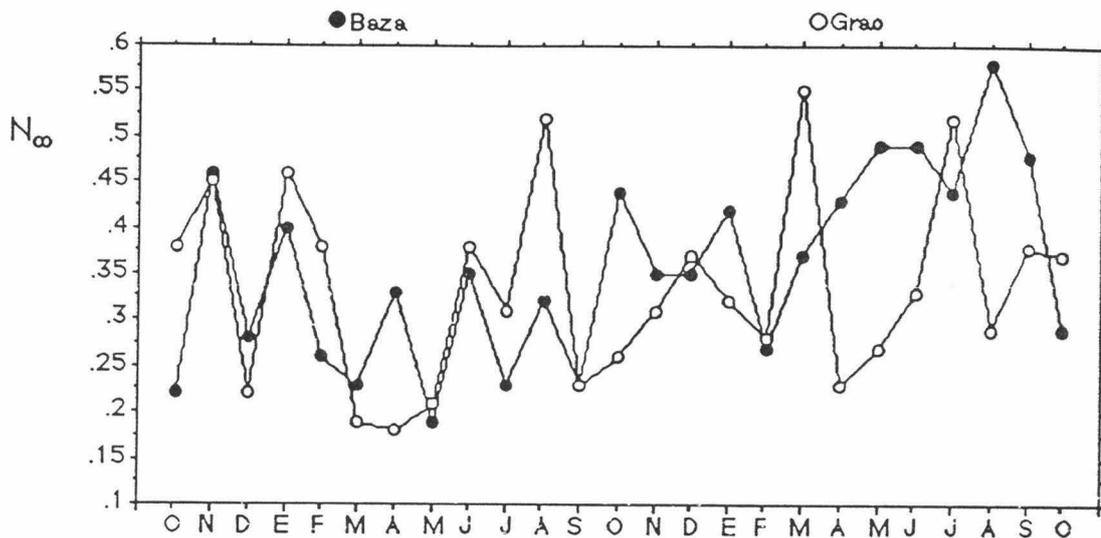


Fig. 4.4: Evolución mensual de la dominancia (N de Berger-Parker) en Baza y Grao durante el período de estudio.

Evolución cuantitativa. Las densidades oscilan entre 8.72 y 54.54 pájaros/10 Ha en Baza y 3.46 y 39.48 en Grao. La tendencia seguida en ambas zonas es similar ($r_s = 0.393$, $n = 25$, $p = 0.052$), pero las densidades resultan significativamente más altas en Baza ($T = 30$, $n = 25$, $p < 0.001$, test de Wilcoxon). Sin embargo, para las dos secuencias anuales dentro de cada zona, las evoluciones de las densidades muestran diferencias significativas (Baza: $r_s = 0.692$, $p < 0.02$; Grao: $r_s = 0.594$, $p < 0.05$, $n = 12$ en ambos; no se consideró octubre 1991) pero no se apreciaron diferencias entre las densidades (Baza: $T = 33$, n.s., Grao: $T = 29$, n.s., $n = 12$ en ambos). En líneas generales, las densidades de reproductores son similares a las encontradas por Tellería et al (1988), y quedan por debajo de las ofrecidas por Suárez (1980); en cambio, las densidades invernales superan ampliamente los datos de Tellería et al (1988). Las localidades estudiadas quedan en este sentido englobadas en el contexto general de la mayor parte de localidades de la cuenca mediterránea, receptoras de invernantes de latitudes superiores o montañas próximas.

La evolución de las densidades en ambas zonas puede apreciarse en la Fig. 4.5. Lo primero que resalta de ellas es la importancia de la invernada, que llega a cuadruplicar a la reproducción. El invierno 89-90, bastante suave, permitió una invernada con mortalidad relativamente baja y una buena reproducción en la siguiente primavera. Por contra, el invierno 90-91 fue más crudo, lo que provocó una fuerte mortandad. Es perfectamente visible en Baza la llegada de un importante contingente invernal en octubre y noviembre del 90, que se reduce bruscamente a la mitad en diciembre. En cambio, en la primavera del 91, la densidad casi duplica a la del 90, como consecuencia de la buena cría en ésta.

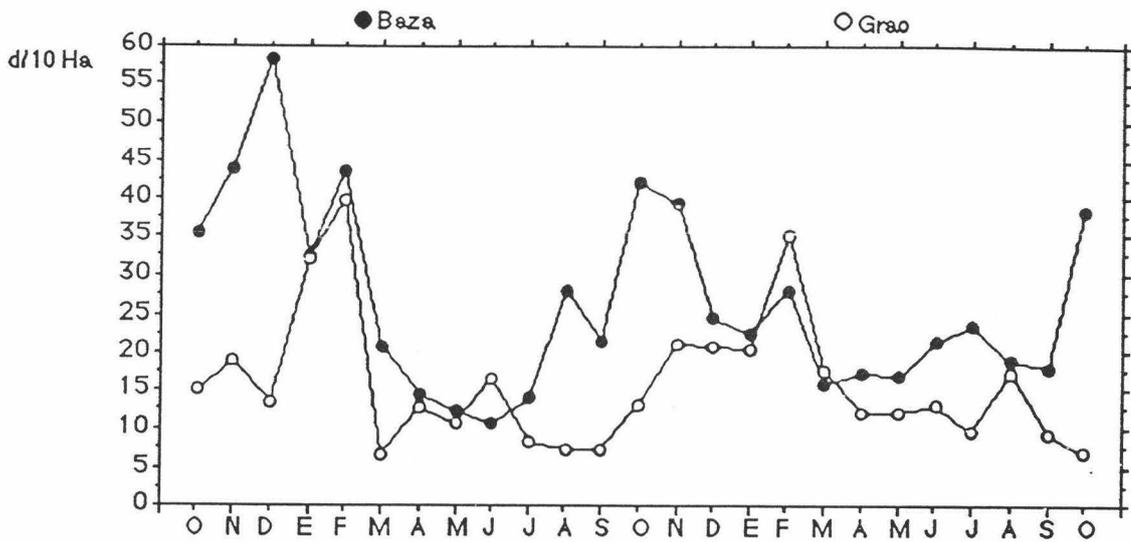


Fig. 4.5: Evolución mensual de la densidad total en Baza y Grao durante el período de estudio.

Se ha repetido para las densidades el análisis ya efectuado con las especies, calculando qué porcentaje mensual corresponde a las aves residentes y a las temporales. Los resultados acentúan los del anterior análisis: mientras las residentes son mayoría durante la época de cría, la invernada muestra un dominio claro (de hasta un orden de magnitud) de las temporales (fig. 4.6). Además, tanto en Baza como en Grao la densidad de

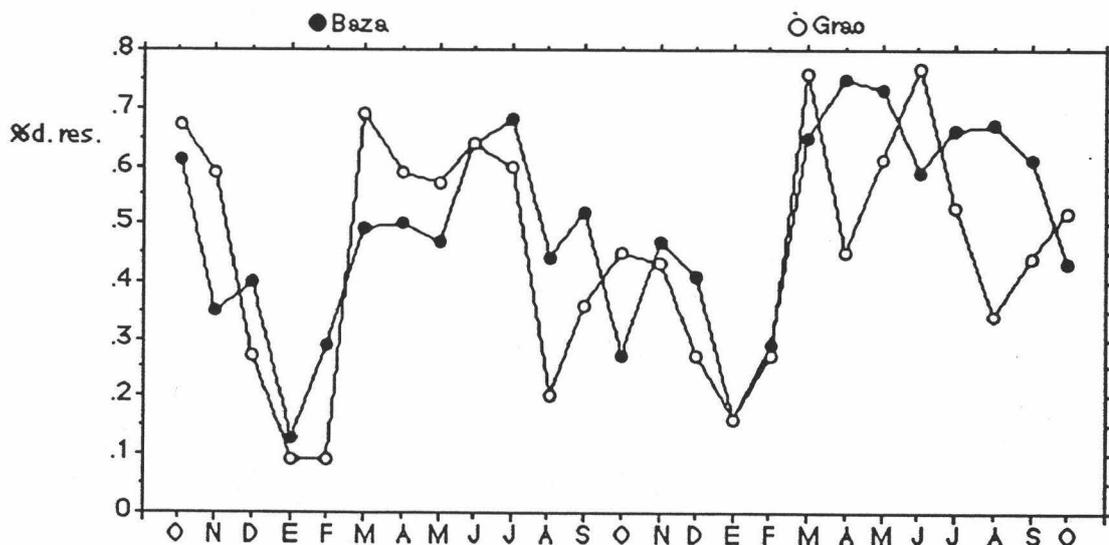


Fig. 4.6: Evolución mensual del porcentaje de densidad de las especies residentes en Baza y Grao durante el período de estudio.

residentes se mantiene prácticamente uniforme (Baza: $X_{sq}= 46.90$, $df= 24$, $p< 0.04$; Grao: $X_{sq}= 36.92$, $df= 24$, $p< 0.05$), por lo que los cambios estacionales en densidad deben atribuirse en exclusividad al trasiego de especies temporales y no a variaciones en densidad de las residentes.

Evolución estacional de los grupos tróficos. Un análisis habitual es la asignación de las especies a una categoría trófica, y la consecuente determinación de la fracción de densidad que corresponde a cada categoría. Se han usado para ello cuatro categorías tróficas: insectívoros, granívoros, polífagos (aves con dieta mixta de insectos y semillas) y omnívoros. La asignación a un tipo u otro de dieta se ha hecho casi exclusivamente sobre la base de datos propios recogidos en las localidades de estudio. De este análisis se han

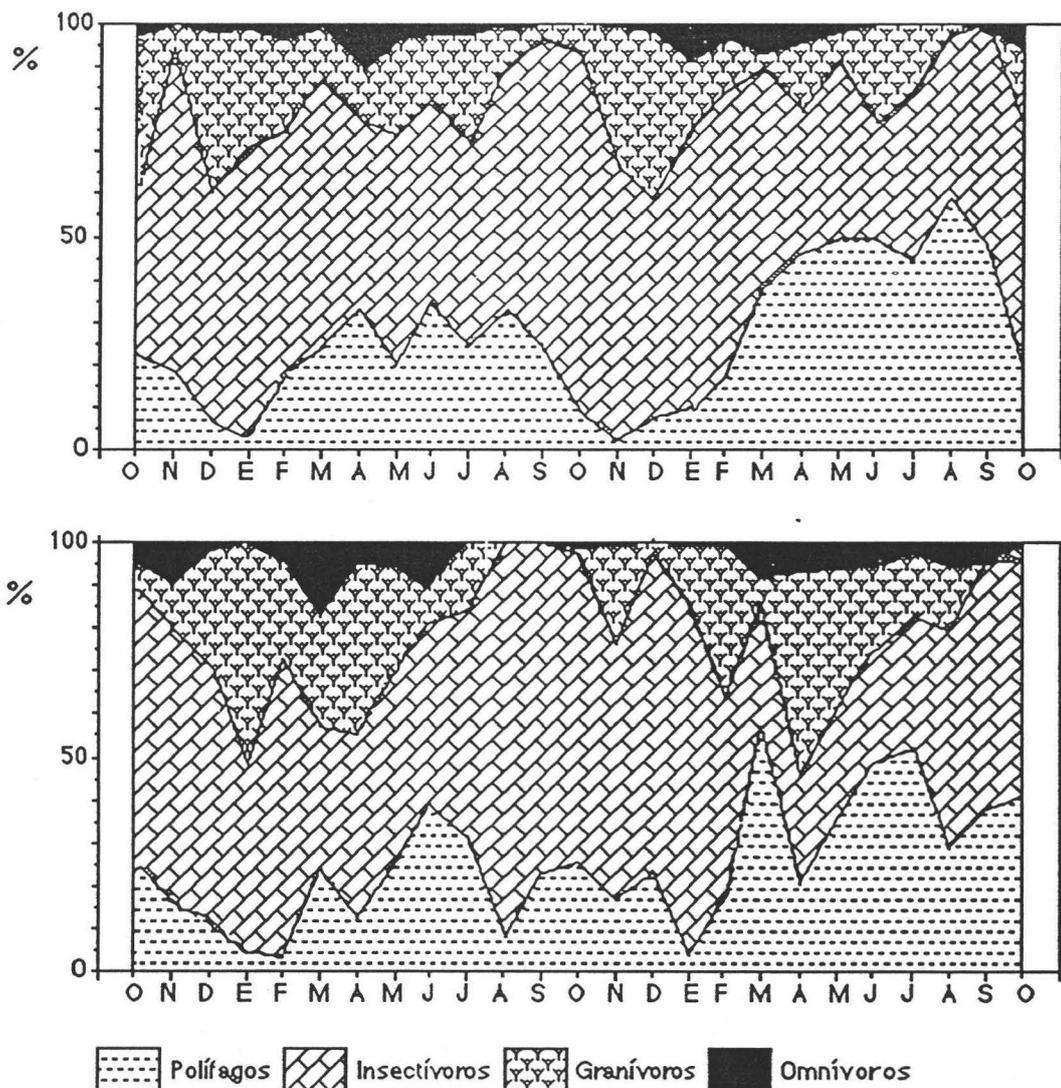


Fig. 4.7. Importancia relativa (porcentaje respecto a la densidad mensual total) de las categorías tróficas consideradas en el texto. Arriba Baza, abajo Grao.

excluido los Corvidae, ya que en general no usan las ramblas como lugar de alimentación (Soler 1991, obs. pers.). Este análisis permite comprobar la representatividad de los datos ofrecidos (referidos sobre todo a insectívoros) frente al contingente total de passeriformes. Tanto en Baza como en Grao hay un dominio claro de los insectívoros durante todo el año, más o menos competido con los granívoros durante el invierno y con los polífagos en primavera y verano (fig. 4.7).

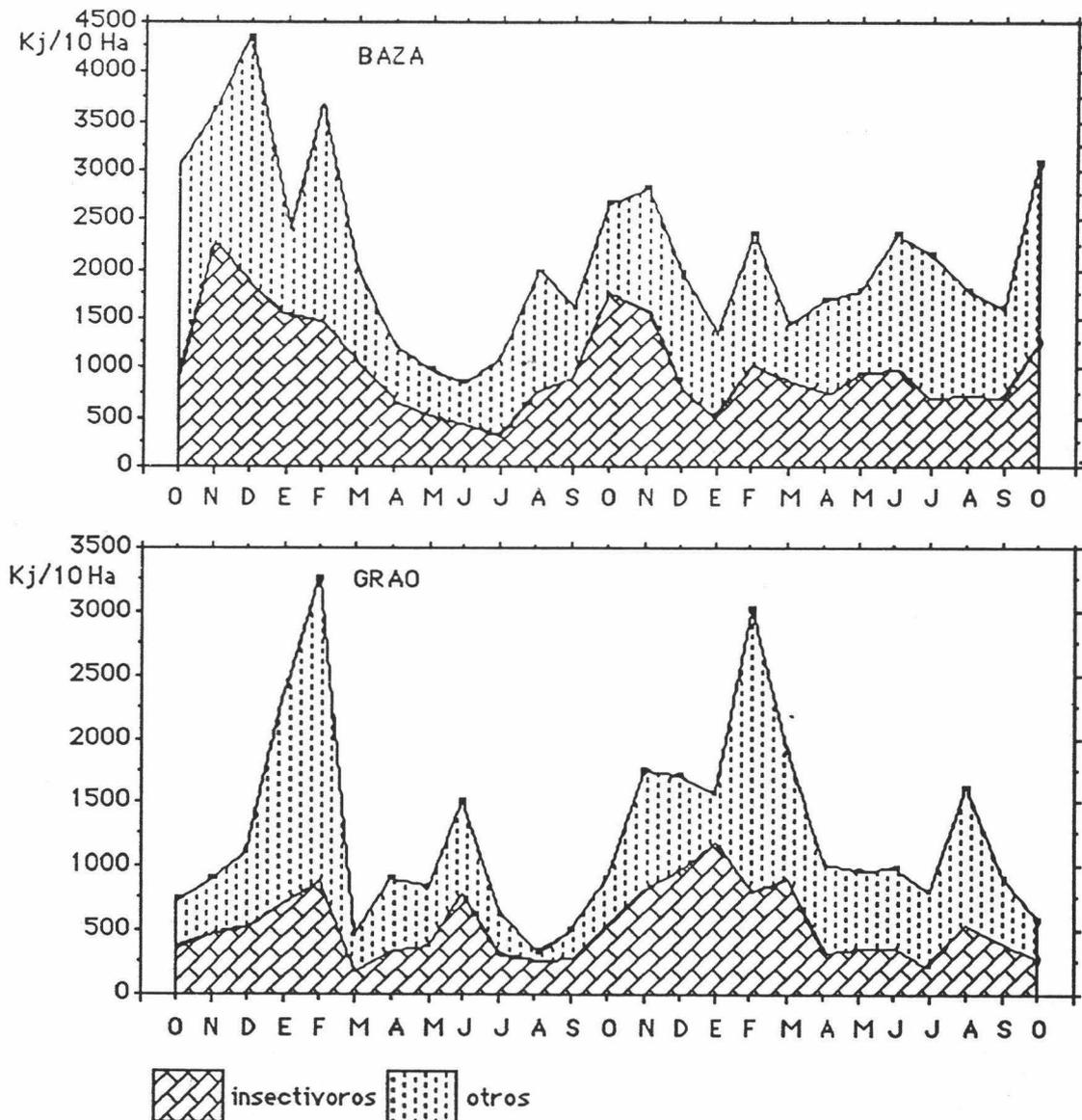


Fig. 4.8. Consumo energético diario en las dos parcelas durante el período de estudio.

Aproximación al consumo bioenergético.

Usando las ecuaciones de Kendeigh et al (1977) hemos efectuado una estima del consumo energético que suponen los Passeriformes en las Ramblas. Como era de esperar, la gráfica (Fig. 4.8) ofrece un registro muy similar al de las densidades: la máxima

demanda energética tiene lugar durante el invierno y la más baja durante el verano. Baza se mantiene casi siempre por encima del Grao. La distinción entre el consumo debido a insectívoros y al resto de categorías tróficas muestra que sólo puntualmente, durante las irrupciones invernales de los granívoros a las ramblas, suponen los insectívoros menos de la mitad del consumo total de los Passeriformes.

Relación entre disponibilidad y consumo. Resulta chocante que las máximas densidades de insectívoros tengan lugar en invierno, durante el mínimo anual en la disponibilidad de artrópodos. La Tab. 4.2 muestra las correlaciones obtenidas entre las abundancias de artrópodos y aves en las dos parcelas para el período comprendido entre noviembre de 1990 y octubre de 1991, en el que se tomaron muestras de disponibilidad de artrópodos (Cap. 2). Es apreciable un buen número de correlaciones inversas, significativas o casi, tanto para las densidades de aves insectívoras como para los totales.

| | BAZA | | GRAO | |
|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | ins/10 Ha | tot/10 Ha | ins/10 Ha | tot/10 Ha |
| inds/matas | -0.140 ns | +0.133 ns | -0.545 ms | -0.462 ms |
| biom/matas | +0.098 ns | +0.168 ns | -0.692 * | -0.469 ms |
| inds/botes | -0.566 ms | -0.133 ns | -0.804 ** | -0.706 * |
| biom/botes | -0.608 * | -0.245 ns | -0.678 * | -0.657 * |

Tabla 4.2. Correlaciones (r de Spearman) entre la densidad de passeriformes (sólo insectívoros y total) y la disponibilidad de artrópodos. El análisis se ha hecho con datos del período noviembre 1990-octubre 1991. (n=12 en todos los casos; ns= no significativo, ms= 0.05<p<0.10, *= p<0.05, **= p<0.01).

Un examen detallado de la influencia de la disponibilidad de presas en la dieta de las aves requeriría un análisis mes a mes, al menos, para comprobar de forma más fiable si hay o no covariación entre ambos parámetros. No obstante, puede hacerse una aproximación correlacionando la importancia de los diversos taxones-presa en la dieta y en las muestras de disponibilidad (Greig-Smith y Quicke 1983). Este procedimiento permite observar un buen número de asociaciones significativas o casi (Tab. 4.3), sea en frecuencia o en biomasa. La fiabilidad de este procedimiento se ve avalada por la posibilidad de usar disponibilidad en vegetación y en suelo: las Sylvia y Phylloscopus, forrajeadores en vegetación, muestran más correlación en su dieta con la disponibilidad en matas que en suelo (11 a 1), y a la inversa ocurre con el resto de las especies, forrajeadores en suelo (2 a 8). Además, la especie con dieta menos relacionada con la disponibilidad es L. excubitor, cosa lógica dado el fuerte consumo de grupos, como

Vertebrata, cuya disponibilidad no ha sido evaluada, y su escasa predación sobre artrópodos de pequeño tamaño, que son la mayoría.

| Especie | INVIERNO | | PRIMAVERA | | VERANO-OTOÑO | |
|----------------------|-----------------|------------------|----------------|-----------------|----------------|------------------|
| | Botes | Matas | Botes | Matas | Botes | Matas |
| Galerida theklae | 0.66** 0.45m | 0.51* 0.42 | 0.27 0.01 | 0.68** 0.34 | 0.52* 0.63* | 0.34 0.12 |
| Lanius excubitor | 0.24 0.27 | -0.11 -0.17 | 0.14 0.05 | -0.33 -0.48m | 0.30 0.55* | 0.03 0.33 |
| Sylvia melanoc. | 0.40 0.05 | 0.54* 0.42 | 0.27 0.19 | 0.66** 0.57* | 0.10 0.21 | 0.68** 0.83** |
| Sylvia conspicillata | ----- ----- | ----- ----- | 0.44m 0.27 | 0.68** 0.43m | 0.31 0.21 | 0.59* 0.60* |
| Sylvia undata | 0.50m 0.07 | 0.90** 0.81** | ----- ----- | ----- ----- | ----- ----- | ----- ----- |
| Phylloscopus coll. | 0.56* 0.45m | 0.46m 0.53* | ----- ----- | ----- ----- | ----- ----- | ----- ----- |
| Saxicola torquata | 0.59* 0.26 | 0.57* 0.50m | ----- ----- | ----- ----- | 0.16 0.22 | 0.35 0.34 |
| Phoenicurus och. | 0.27 -0.06 | 0.39 0.15 | ----- ----- | ----- ----- | ----- ----- | ----- ----- |
| Oenanthe hispan. | ----- ----- | ----- ----- | 0.53* 0.32 | 0.17 0.06 | 0.20 0.44m | 0.37 0.48m |
| Oenanthe leucura | 0.33 0.19 | 0.24 0.13 | 0.15 0.05 | -0.06 -0.41 | 0.39 0.55* | 0.24 0.24 |

Tab. 4.3. Correlaciones (r de Spearman) entre la abundancia de los diversos taxones-presa en las muestras de disponibilidad y su importancia en la dieta de las aves estudiadas, sólo en la parcela de Baza. No se han incluido los datos de vertebrados y fracción vegetal, tampoco las frecuencias y biomásas de Collembola y Acarina en los datos de disponibilidad; en todos n=14. Para cada especie la línea superior refleja los valores de frecuencia numérica y la inferior los de biomasa. (m= 0.05<p<0.1, *= p<0.05, **= p<0.01).

Diferencias entre zonas. Durante la descripción de la dieta de cada una de las especies, hemos comprobado las importantes diferencias existentes entre las dos zonas de estudio. Las zonas trabajadas se hallan apenas a 45 km. en línea recta una de otra; sin embargo, presentan dos hábitats bastante diferentes (Cap. 1), disponibilidades de artrópodos no siempre coincidentes (Cap. 2) y avifaunas similares pero con importantes diferencias de densidad de las especies presentes. Hemos observado cómo la taxonomía, los tamaños y las biomásas de las presas consumidas por una especie concreta en la misma estación pueden ser notablemente diferentes entre zonas. La Tab. 4.3 muestra estas diferencias de forma más simplificada, mediante un índice de solapamiento: en un tercio de los casos (8/24) el solapamiento no pasa de 0.50, lo que manifiesta importantes diferencias debidas exclusivamente a la zona de estudio. Esto obliga, como ya apuntábamos en Métodos, a restringir el análisis multivariante a los datos de Baza, ya que son mucho más completos; la única inclusión será la de Lanius senator, para el cual fue imposible obtener datos más que en el Grao.

| Especie | Estac. | Frec | Biom | Tam |
|--------------------|--------|------|------|------|
| Lanius excubitor | INV | 0.69 | 0.80 | 0.78 |
| | PRM | 0.47 | 0.73 | 0.77 |
| | V-O | 0.49 | 0.44 | 0.67 |
| Saxicola torquata | V-O | 0.70 | 0.50 | 0.65 |
| Phoenic. ochruros | INV | 0.58 | 0.48 | 0.58 |
| Oenanthe hispanica | PRM | 0.70 | 0.59 | 0.80 |
| | V-O | 0.37 | 0.65 | 0.31 |
| Oenanthe leucura | V-O | 0.83 | 0.72 | 0.51 |

Tab. 4.3. Similaridad en la dieta (índice de Schoener) para algunas especies de Passeriformes entre las dos zonas estudiadas.

Resultados del análisis multivariante. En la matriz de frecuencias (Apéndice **), el PCA extrajo cinco ejes que resumen el 73.20% de la varianza de las 18 variables iniciales (Tab. 4.4).

| Ejes | Autovalor | Proporción | VAR. | Factor 1 | Factor 2 | Factor 3 | Factor 4 | Factor 5 |
|------|-----------|------------|------|----------|----------|----------|----------|----------|
| 1 | 4.984 | 0.277 | ARC | 0.050 | -0.029 | 0.134 | 0.157 | 0.941* |
| 2 | 2.782 | 0.155 | ARN | -0.112 | 0.120 | -0.511* | -0.108 | -0.173 |
| 3 | 2.491 | 0.138 | ISP | 0.637* | -0.092 | 0.440 | -0.222 | 0.087 |
| 4 | 1.710 | 0.095 | MYR | 0.747* | -0.275 | 0.311 | 0.120 | -0.378 |
| 5 | 1.209 | 0.067 | ORT | 0.246 | -0.225 | 0.133 | 0.832* | 0.194 |
| 6 | 0.956 | 0.053 | HOM | -0.097 | 0.229 | -0.758* | -0.124 | -0.273 |
| 7 | 0.867 | 0.048 | HET | -0.275 | 0.473 | -0.011 | 0.716* | 0.021 |
| 8 | 0.696 | 0.039 | LEP | -0.186 | 0.756* | -0.125 | 0.189 | -0.137 |
| 9 | 0.618 | 0.034 | CAR | 0.489 | -0.050 | 0.008 | 0.090 | 0.043 |
| | | | TEN | 0.683* | -0.087 | 0.277 | -0.006 | 0.533* |
| | | | SCR | 0.827* | 0.110 | -0.064 | -0.032 | 0.086 |
| | | | CUR | 0.054 | -0.679* | -0.304 | 0.088 | 0.068 |
| | | | COL | -0.074 | 0.874* | -0.119 | -0.086 | 0.155 |
| | | | HYN | 0.250 | -0.531* | -0.003 | 0.149 | 0.229 |
| | | | FOR | -0.056 | 0.247 | 0.908* | 0.020 | -0.046 |
| | | | INI | 0.360 | 0.570* | 0.015 | 0.317 | -0.133 |
| | | | REP | 0.897* | 0.039 | -0.141 | 0.028 | 0.091 |
| | | | AVM | 0.809* | -0.319 | -0.008 | 0.189 | -0.003 |

Tab. 4.4. Autovalores y proporción de varianza explicada por los ejes obtenidos en el análisis multivariante, y factores de carga rotados en los cinco primeros componentes para las 18 variables morfológicas (OTUs) consideradas.

Los ejes 1 y 3 resultan francamente interpretables con cierto conocimiento de la biología de los grupos de artrópodos implicados y del uso que las aves hacen de ellos. El eje 1 asocia positivamente a Isopoda, Myriapoda, Tenebrionidae, Scarabeidae y Vertebrados

(REP y AVM). Son grupos asociados al suelo (sólo algunos Scarabeidae como Rhyzotrogus deben ser capturados al vuelo), de tamaño grande, no muy frecuentes en la dieta y de posibilidad de captura limitada por parte de las aves estudiadas, ya que pueden presentar hábitos crepusculares o nocturnos (Isopoda, Tenebrionidae, Scarabeidae), son ponzoñosos o pueden secretar repelentes (Diplopoda, algunos Tenebrionidae) o, simplemente, son demasiado grandes y rápidos (Vertebrata). Sólo Lanius excubitor hace uso intensivo de ellos, mientras Oenanthe hispanica, Galerida theklae (sólo en verano), P. ochruros y S. torquata los consumen de forma bastante ocasional. El eje 3 lleva en el lado negativo a Araneae y Homoptera, y en el positivo a Formicidae, pudiendo equipararse a presas de matorral las primeras y presas de suelo la última; el eje 2, por su parte, responde a esta misma explicación aunque sólo en principio: Lepidoptera larvas están muy ligadas a la vegetación, pero Curculionidae o Hymenoptera no Formicidae pueden estarlo o no. El eje 4 separa a los consumidores de Orthoptera y Heteroptera; el 5, que depende de Tenebrionidae, divide con bastante nitidez las muestras estivales de forrajeadores en suelo (exceptuando a O. leucura) del resto. Podemos considerar los ejes 1 y 5 asociados con capacidad de captura y manejo de presas grandes en suelo, y el eje 3 con forrajeo en vegetación frente a forrajeo en suelo, resultando los ejes 2 y 4 menos claros.

La matriz de biomazas (Apéndice **) reduce 20 variables a 8 ejes, lo que es un número más difícilmente manejable. Sin embargo, ambas clasificaciones muestran bastantes similitudes, como indica el que la clasificación que ofrece cada uno de los ejes de un análisis muestra correlaciones significativas con la de al menos uno de los ejes de la otra (Tab. 4.5).

| Ejes | Autovalor | Proporción |
|------|-----------|------------|
| 1 | 4.315 | 0.216 |
| 2 | 3.310 | 0.166 |
| 3 | 2.201 | 0.110 |
| 4 | 1.988 | 0.099 |
| 5 | 1.569 | 0.078 |
| 6 | 1.413 | 0.071 |
| 7 | 1.081 | 0.054 |
| 8 | 1.025 | 0.051 |
| 9 | 0.701 | 0.035 |
| 10 | 0.657 | 0.033 |

F1-B1 $r=0.876, p<0.01$
 F2-B3 $r=-0.672, p<0.01$
 F2-B6 $r=0.403, p<0.05$
 F3-B2 $r=-0.424, p<0.05$
 F3-B7 $r=0.711, p<0.01$
 F4-B5 $r=0.419, p<0.05$
 F4-B8 $r=0.628, p<0.01$
 F5-B4 $r=0.569, p<0.01$

Tab 4.5. Autovalores y proporción de varianza explicada por los ejes obtenidos en el análisis multivariante, y correlaciones entre los ejes obtenidos en el PCA de frecuencias y los ocho con autovalor >1 en el de biomazas.

Dado que el número de nuevas variables producidas por los PCA sigue siendo alto, se recurrió al análisis cluster con el fin de resumir la información ofrecida y hacerla más inteligible. Las Figs. 4.9 y 4.10 muestran los dos dendrogramas obtenidos. El de frecuencia presenta un agrupamiento más gradual pero más rápido (DE final de 3.69 frente a 4.76); llama la atención la dispersión que sufren las tres estaciones de *G. theklae*, lo que contrasta con la facilidad con que enlazan las muestras de la misma especie o género aunque de diferente estación, como *O. leucura*, las *Sylvia* o *L. excubitor*. Este efecto se acrecienta en el dendrograma de biomazas, en el que el par *S. torquata*-*P. ochruros* es el único que une dos especies no congénéricas a una DE menor de 2; de hecho esta pareja es la primera que se une en los dos dendrogramas.

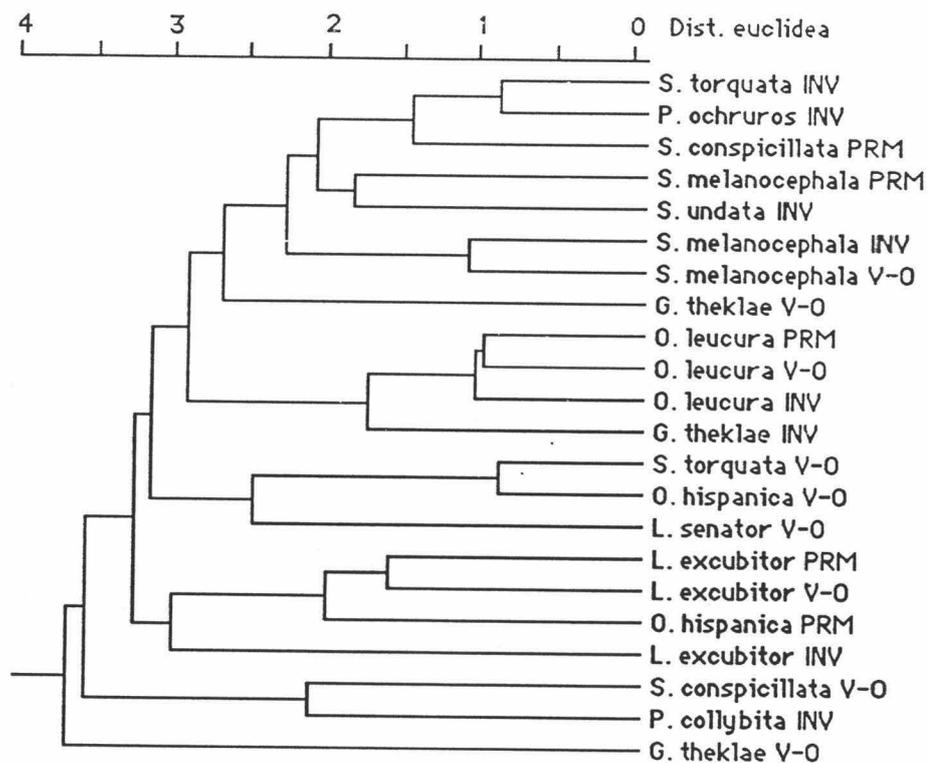


Fig. 4.9

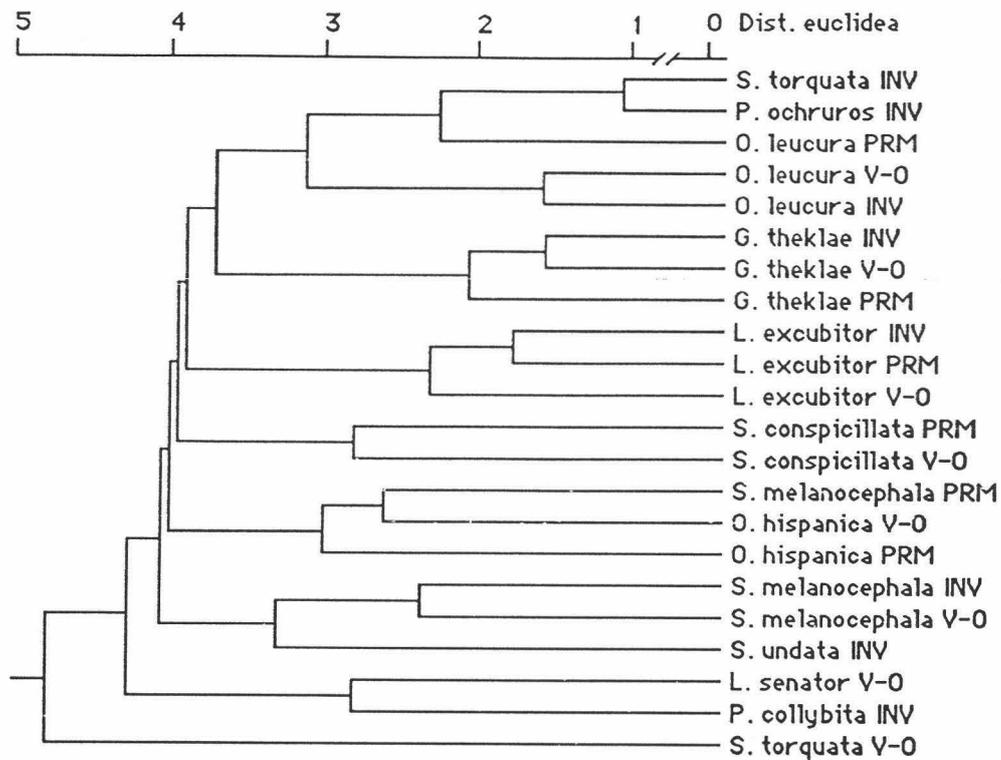


Fig. 4.10. Cluster.

El resultante de examinar los dendrogramas cotejándolos con la exposición de resultados especie por especie puede ser que, en efecto, aunque las diferencias intraespecíficas entre estaciones son grandes, en la mayor parte de los casos significativas, las diferencias interespecíficas son superiores a las estacionales, especialmente si usamos biomasa. Esto supone que, para un momento dado, las especies coincidentes explotan recursos diferentes, y por lo tanto, no debe haber solapamientos demasiado apreciables entre ellas.

Solapamiento en la dieta. La Tab. 4.6 resume los solapamientos encontrados en la dieta para cada estación y para los diversos pares de especies posibles a lo largo del ciclo anual; únicamente *L. senator* carece de datos en una de las estaciones en que está presente. Los valores de solapamiento medio por estación rondan entre 0.24 y 0.41, no demasiado altos; sin embargo, requieren ciertas puntualizaciones. Por un lado, sólo los solapamientos en biomasa usan la materia vegetal encontrada, muy importante para las dos *Sylvia* estivales, *O. leucura* y sobre todo para *G. theklae*; de hecho, los solapamientos siempre son menores en biomasa que en frecuencia o tamaño de presa. Por el otro, aunque el grupo de aves considerado pueden reunirse bajo el epíteto de insectívoros (salvo *G. theklae*, en la que priman alimentos de origen vegetal), sus modos de obtención de alimento son bastante

| Par | INVIERNO | | | PRIMAVERA | | | VERANO-OTOÑO | | |
|--------|----------|-------|-------|-----------|--------|--------|--------------|-------|-------|
| | Frec | Biom | Tam | Frec | Biom | Tam | Frec | Biom | Tam |
| GT- LE | 0.22 | 0.02 | 0.06 | 0.34 | 0.24 | 0.35 | 0.44 | 0.21 | 0.31 |
| GT- LS | ----- | ----- | ----- | -----* | -----* | -----* | 0.20 | 0.08 | 0.31 |
| GT- SM | 0.45 | 0.32 | 0.50 | 0.68 | 0.18 | 0.23 | 0.39 | 0.05 | 0.58 |
| GT- SC | ----- | ----- | ----- | 0.46 | 0.20 | 0.23 | 0.17 | 0.06 | 0.15 |
| GT- SU | 0.22 | 0.03 | 0.44 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| GT- PC | 0.02 | 0.01 | 0.07 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| GT- ST | 0.54 | 0.09 | 0.73 | ----- | ----- | ----- | 0.73 | 0.06 | 0.66 |
| GT- PO | 0.66 | 0.05 | 0.92 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| GT- OH | ----- | ----- | ----- | 0.57 | 0.27 | 0.66 | 0.77 | 0.23 | 0.55 |
| GT- OL | 0.74 | 0.05 | 0.48 | 0.24 | 0.25 | 0.49 | 0.67 | 0.15 | 0.27 |
| LE- LS | ----- | ----- | ----- | -----* | -----* | -----* | 0.46 | 0.34 | 0.63 |
| LE- SM | 0.34 | 0.28 | 0.05 | 0.15 | 0.04 | 0.03 | 0.47 | 0.33 | 0.26 |
| LE- SC | ----- | ----- | ----- | 0.36 | 0.11 | 0.00 | 0.20 | 0.06 | 0.02 |
| LE- SU | 0.23 | 0.11 | 0.28 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| LE- PC | 0.36 | 0.09 | 0.09 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| LE- ST | 0.50 | 0.32 | 0.17 | ----- | ----- | ----- | 0.43 | 0.38 | 0.23 |
| LE- PO | 0.43 | 0.39 | 0.11 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| LE- OH | ----- | ----- | ----- | 0.42 | 0.39 | 0.44 | 0.48 | 0.53 | 0.20 |
| LE- OL | 0.22 | 0.38 | 0.11 | 0.20 | 0.46 | 0.14 | 0.36 | 0.42 | 0.30 |
| LS- SM | ----- | ----- | ----- | -----* | -----* | -----* | 0.44 | 0.40 | 0.25 |
| LS- SC | ----- | ----- | ----- | -----* | -----* | -----* | 0.18 | 0.06 | 0.13 |
| LS- ST | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0.28 | 0.48 | 0.32 |
| LS- OH | ----- | ----- | ----- | -----* | -----* | -----* | 0.36 | 0.68 | 0.26 |
| LS- OL | ----- | ----- | ----- | -----* | -----* | -----* | 0.26 | 0.39 | 0.38 |
| SM- SC | ----- | ----- | ----- | 0.47 | 0.27 | 0.33 | 0.28 | 0.25 | 0.33 |
| SM- SU | 0.48 | 0.37 | 0.06 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| SM- PC | 0.03 | 0.02 | 0.03 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| SM- ST | 0.46 | 0.32 | 0.35 | ----- | ----- | ----- | 0.49 | 0.40 | 0.55 |
| SM- PO | 0.38 | 0.31 | 0.42 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| SM- OH | ----- | ----- | ----- | 0.52 | 0.41 | 0.29 | 0.47 | 0.42 | 0.77 |
| SM- OL | 0.27 | 0.44 | 0.50 | 0.29 | 0.12 | 0.50 | 0.34 | 0.60 | 0.37 |
| SC- ST | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0.16 | 0.02 | 0.14 |
| SC- OH | ----- | ----- | ----- | 0.62 | 0.32 | 0.04 | 0.15 | 0.13 | 0.40 |
| SC- OL | ----- | ----- | ----- | 0.43 | 0.18 | 0.10 | 0.09 | 0.37 | 0.21 |
| SU-PC | 0.14 | 0.18 | 0.25 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| SU-ST | 0.42 | 0.51 | 0.69 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| SU-PO | 0.26 | 0.25 | 0.51 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| SU-OL | 0.07 | 0.14 | 0.23 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| PC- ST | 0.28 | 0.22 | 0.19 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| PC- PO | 0.23 | 0.11 | 0.13 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| PC- OL | 0.03 | 0.04 | 0.08 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| ST- PO | 0.33 | 0.70 | 0.82 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| ST- OH | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | 0.79 | 0.52 | 0.70 |
| ST- OL | 0.46 | 0.47 | 0.49 | ----- | ----- | ----- | 0.68 | 0.45 | 0.56 |
| PO- OL | 0.65 | 0.61 | 0.46 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| OH-OL | ----- | ----- | ----- | 0.45 | 0.45 | 0.69 | 0.78 | 0.52 | 0.51 |
| Media | 0.34 | 0.24 | 0.33 | 0.41 | 0.26 | 0.30 | 0.41 | 0.31 | 0.37 |
| SD | 0.19 | 0.19 | 0.26 | 0.15 | 0.13 | 0.22 | 0.21 | 0.19 | 0.19 |
| n | 28 | 28 | 28 | 15 | 15 | 15 | 28 | 28 | 28 |

Tab. 4.6. Solapamiento entre los diversos pares de especies presentes en Baza durante el período de estudio. Se distinguen tres estaciones y los tres parámetros (frecuencia, biomasa y tamaños) considerados en el análisis de la dieta. Las barras ----- indican la ausencia de una o las dos especies en esa estación; el asterisco ----* señala que aunque las especies coinciden faltan datos para una de ellas (*Lanius senator*). Los símbolos son: GT= *Galerida theklae*, LE= *Lanius excubitor*, LS= *Lanius senator*, SM= *Sylvia melanocephala*, SC= *Sylvia conspicillata*, SU= *Sylvia undata*, PC= *Phylloscopus collybita*, ST= *Saxicola torquata*, PO= *Phoenicurus ochrurus*, OH= *Oenanthe hispanica*, OL= *Oenanthe leucura*.

heterogéneos, y cabe esperar solapamientos bajos al incluir especies que pertenecen a gremios muy diferentes.

Basta separar a las tres *Sylvia* y *Phylloscopus* del análisis (Tab. 4.7) para que el solapamiento medio en las tres estaciones y para los tres parámetros aumente un 11% de media (valores entre 0.31 y 0.51); la biomasa sigue dando los solapamientos más bajos. De igual modo, si repetimos la extracción de medias de solapamientos tomando aisladamente la familia Sylviidae o Turdidae aparecen resultados más acordes con lo esperado: los solapamientos incrementan en gran medida, incluso teniendo en cuenta la distorsión que *P. collybita* ocasiona entre los Sylviidae por su particular dieta; de hecho, no deja de ser un ave eminentemente forestal que sólo llega a la rambla aprovechando los tarajes y las retamas.

| Par | INVIERNO | | | PRIMAVERA | | | VERANO-OTOÑO | | | |
|------|----------|------|------|-----------|-------|-------|--------------|-------|-------|-------|
| | Frec | Biom | Tam | Frec | Biom | Tam | Frec | Biom | Tam | |
| MedC | | 0.48 | 0.31 | 0.44 | 0.37 | 0.34 | 0.46 | 0.51 | 0.36 | 0.41 |
| SDC | | 0.18 | 0.25 | 0.32 | 0.14 | 0.10 | 0.20 | 0.21 | 0.18 | 0.17 |
| n | 10 | 10 | 10 | 6 | 6 | 6 | 15 | 15 | 15 | |
| MedS | | 0.21 | 0.19 | 0.11 | 0.47 | 0.27 | 0.33 | 0.27 | 0.25 | 0.33 |
| SDS | | 0.23 | 0.18 | 0.12 | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- | ----- |
| n | 3 | 3 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| MedT | | 0.48 | 0.59 | 0.59 | 0.45 | 0.45 | 0.69 | 0.75 | 0.49 | 0.60 |
| SDT | | 0.16 | 0.11 | 0.20 | ----- | ----- | ----- | 0.06 | 0.04 | 0.10 |
| n | 3 | 3 | 3 | 1 | 1 | 1 | 3 | 3 | 3 | |

Tab. 4.7. Solapamientos medios entre pares de especies considerando diferentes subgrupos del total en Baza durante el período de estudio. Se distinguen las tres estaciones y los tres parámetros (frecuencia, biomasa y tamaños) considerados en el análisis de la dieta. MedC y SDC indican la media y desviación típica excluyendo a la familia Sylviidae del total; MedS y SDS para Sylviidae, MedT y SDT para Turdidae; n es el número de pares.

DISCUSION.

Los resultados obtenidos presentan, para los insectívoros de las ramblas, una repartición muy acusada de los recursos alimenticios: las muestras de una especie, aunque de distintas estaciones, se agrupan entre sí antes que con las de otras especies y los solapamientos interespecíficos son en general bajos en el conjunto de la muestra. Todo ello contrasta con los estudios de relaciones tróficas entre aves efectuados en hábitats similares en Norteamérica (Wiens y Rotenberry 1979, Rotenberry 1980). Obviamente, la similitud del hábitat no es garantía de obtener las mismas conclusiones, y son numerosos los trabajos que reportan diferencias intercontinentales en la estructuración de las comunidades desde diversos puntos de vista (Morton 1979, 1985, Blondel et al 1984, Ford 1985, Inouye y Pyke 1988) frente a la idea de convergencia en función del

hábitat (Schluter 1986). Para empezar, hay que plantearse si nuestro trabajo es directamente comparable con los realizados en estepas y subdesiertos de Norteamérica por Wiens y Rotenberry, que son los más parecidos en principio; ya a lo largo del capítulo hemos ido desglosando importantes diferencias de método.

En primer lugar, Wiens y Rotenberry escogen las especies objeto de estudio por su importancia en densidad dentro de la avifauna local, lo que coincide con bastante exactitud con el gremio de forrajeadores en suelo; quedan fuera de estudio especies como Lanius ludovicianus. Por contra, nuestro estudio recoge especies con alimentación insectívora, sin atender en principio a su pertenencia a un gremio determinado o a su densidad relativa dentro de la avifauna; en este sentido la importancia numérica de las aves estudiadas por Wiens y Rotenberry (85-95% de la densidad total) es bastante mayor que la nuestra (55-65%). Ambos procedimientos son igualmente justificables, pero está claro que en el estudio de Wiens y Rotenberry hay una posibilidad mucho más neta de aparición de solapamientos altos ya que las especies estudiadas constituyen un grupo mucho más homogéneo que el nuestro en su conducta alimenticia; baste recordar el efecto que produce en los solapamientos medios la retirada del gremio de rebuscadores. En segundo lugar, el análisis de la dieta sigue caminos diferentes. Wiens y Rotenberry efectúan análisis estomacal y expresan la dieta como porcentaje de peso seco (=biomasa). Esto concede una fiabilidad a las estimas mucho más alta que las obtenidas por nosotros con los excrementos, que están sujetos a muchos más sesgos, en especial en lo que se refiere a los vegetales. Por otra parte, hay que preguntarse si realmente el porcentaje de biomasa es el parámetro más correcto para analizar los solapamientos, o cuando menos hasta qué punto son representativos por sí solos sin contar con los datos de frecuencia y/o tamaño (Rosenberg y Cooper 1990). Wiens y Rotenberry pueden además expresar sus resultados en función del individuo del cual han obtenido la muestra, algo casi siempre impracticable con egagrópilas y excrementos, y que nos obliga a establecer comparaciones sólo entre especies y no entre individuos.

Pero sin duda hay muchas razones independientes de las metodológicas para que las diferencias sean manifiestas entre ambos estudios. Una es la taxonomía: la avifauna estudiada por Wiens y Rotenberry comprende Icteridae, Emberizidae y un Alaudidae, todos ellos grupos de dieta más o menos mixta granívora e insectívora; la nuestra incluye Alaudidae, Laniidae, Sylviidae y Turdidae; sólo los primeros con capacidad para la granivoría y el resto con mayor o menor tendencia frugívora, pero fundamentalmente insectívoros. De hecho, G. theklae presenta en su dieta las mismas variaciones estacionales que las especies estudiadas por Rotenberry (1980), un patrón común, por otra parte, a todas las especies de Alaudidae (Green 1978, Cramp 1988). La comparación

correcta con los estudios de Wiens y Rotenberry no es la de los pájaros de las ramblas, sino la de las estepas cerealistas o los páramos castellanos, éstos sí dominados por Alaudidae. La otra diferencia es la posición geográfica en las rutas de migración: la parte norte del Great Basin estadounidense tiene especies reproductoras y alguna (*E. alpestris*, Finzel 1964, Wiens y Rotenberry 1978) residente, pero no invernantes; por contra, Baza y Guadix tienen en sus ramblas una avifauna predominantemente invernante. Podría arguirse que esto es un contrasentido; lo lógico sería pensar que los invernantes que vienen a las ramblas fueran granívoros (de hecho los hay aunque más esporádicos) ya que no hay frutos carnosos y los insectos son escasos. ¿Por qué entonces insectívoros mayoritariamente?

Las Hoyas son, climatológicamente hablando, una zona bastante atípica dentro del diverso entorno mediterráneo (Rivas-Martínez 1981), en el que las temperaturas invernales no suelen ser un límite al desarrollo vegetal y sí lo son, en cambio, las precipitaciones (Di Castri 1981, Nahal 1981, Mooney 1981). Las Hoyas, efectivamente, presentan escasas lluvias, pero además las rigurosas temperaturas invernales (Cap. 1) reducen el aprovechamiento que de ellas puede hacer la vegetación. En algunas zonas, como la propia parcela de Baza, este efecto se intensifica por el carácter salino del suelo. Las consecuencias son, por un lado, que la vegetación no está en condiciones de producir las grandes cosechas de frutos que se registran en zonas cercanas (vg. Sierra de Cazorla, Herrera 1982b, 1983), de hecho ni siquiera presenta especies de frutos carnosos de maduración otoño-invernal (Cap. 1); por otro, que los artrópodos son incapaces de mantener unos niveles aceptables de actividad durante el invierno. El verano es igualmente riguroso; el calor puede ser muy intenso y la falta de agua extrema, y aunque el bajón en disponibilidad de artrópodos no es tan manifiesto, una buena parte de su actividad se hace nocturna (Cap. 2), lo que los hace inaccesibles a las aves.

En consecuencia, tanto los factores físicos como los bióticos muestran una fuerte estacionalidad, a la que responden los pájaros con el mismo patrón estacional. Es notable que sean tan pocas especies las capaces de permanecer el año entero en las ramblas, que sólo cinco de ellas sean comunes entre Baza y Grao, que su aportación media a la densidad total sea tan parca; y por contra las especies temporales sí muestren un alto nivel de coincidencia y unas densidades rara vez por debajo del 50%. En el Great Basin estadounidense todas las especies presentes en las estepas arbustivas semiáridas son migrantes, en tanto en las estepas subdesérticas de Australia son residentes o presentan desplazamientos locales nomádicos (Wiens 1991). Wiens atribuye estas diferencias, aparte de a la filogenia de las especies presentes, a la limitación que supone el riguroso invierno: en Australia falta el frío invernal, lo que permite incluso a algunas de las aves

responder criando oportunistamente cada vez que llueve sin restringirse a una estación concreta, en tanto para las aves americanas la amenaza de un período frío tras la cría obliga a restringir su duración y a ceñirse a unas épocas favorables. Es obvio que la crudeza del invierno, que en general incrementa con la latitud o con la altitud, incrementa el número de migrantes en las avifaunas locales (MacArthur, 1959, Herrera 1978, Potti 1985, Zamora 1990). Pero además Wiens sugiere la importancia que puede tener el hecho de que la superficie ocupada por este tipo de hábitats en Norteamérica sea tan heterogénea y variada en clima y topografía, frente al homogéneo desierto australiano: "las especies norteamericanas pueden enfrentarse a la variación espacial y temporal de los recursos que encuentran mediante pequeños ajustes conductuales, en tanto la mayor impredecibilidad de recursos en Australia puede requerir más serios ajustes evolutivos en atributos básicos de su biología" (Wiens 1991, pág. 489). El sureste peninsular ofrece una inusitada cantidad de hábitats diferentes en un mínimo espacio (Rivas-Martínez 1981), lo que lo acerca a la situación americana. Sin embargo, las Hoyas pueden mantener especies residentes porque en el contingente dispuesto a la colonización hay grupos capaces de soportar el crudo invierno mediante adaptaciones conductuales, como cambiar la dieta de insectívora en verano a granívora en invierno, caso de los Alaudidae, o buscar refugios nocturnos para guarecerse de las heladas (Oenanthe leucura y Petronia petronia). Es de nuevo notable el caso de la familia Alaudidae: presenta 18 especies en el Paleártico Occidental y de ellas sólo Calandrella brachydactyla y tres especies de Melanocorypha de la zona turánica son migradoras estrictas (Cramp, 1988); el único aláudido que llega a Norteamérica, Eremophila alpestris, soporta como residente los inviernos en las praderas herbosas del noroeste estadounidense (Finzel 1964, Wiens y Rotenberry 1978). Cabe especular si habría algún aláudido más capaz de soportar todo el año en estas localidades si el contingente colonizador hubiera sido el mismo que el europeo.

La dominancia de los residentes sobre los temporales, caso opuesto al que aparece en las parcelas, ha sido interpretada como respuesta de la avifauna a una baja estacionalidad en los recursos (Herrera 1978). En tal caso, el patrón lógico sería la coincidencia de los picos poblacionales de las aves con picos de alta productividad del medio. Pulsos de productividad de variable cuantía se han correlacionado con densidades de aves obteniendo a menudo un buen ajuste (Tyrväinen 1970, 1975, Nilsson 1979, 1984, Bock 1982, Grzybowski 1982, Suárez y Muñoz-Cobo 1984, Herrera 1985, entre otros), pero también se ha obtenido falta de ajuste (Raitt y Pimm 1976, Pyke 1983, 1985) o incluso ajuste inverso (Raitt y Pimm 1976, Folse 1981, 1982). En nuestro caso la única coincidencia manifiesta de incremento de disponibilidad e incremento de densidad entre las aves son las esporádicas invasiones de bandadas de granívoros, sobre todo Serinus serinus, que durante el invierno aprovechan las semillas de las Artemisia, aunque no

disponemos de evidencia empírica, llámese datos cuantificados, de este hecho. El resto de las especies, y concretamente las insectívoras, muestran un patrón inverso al lógico (tab. 4.2), aunque la preponderancia de este grupo trófico sobre los otros la mayor parte del año arrastra al conjunto a seguir su tendencia.

La primera conclusión que puede sacarse de los resultados obtenidos es que los artrópodos son la base de la dieta para la mayor parte de las especies de Passeriformes presentes en cualquier momento del año. Los granívoros estrictos sólo muestran densidades importantes en irrupciones coincidentes con recursos puntuales como la semilla de las *Artemisia*, y el resto de las aves no estudiadas mantienen una dieta mixta en mayor o menor grado. La segunda es que, con la excepción de *G. theklae*, que mantiene durante todo el año elevados consumos de vegetal (semillas esencialmente), en el resto de los insectívoros el único aporte vegetal de importancia lo constituye el fruto del alcaparrón, que al menos para tres especies (las dos *Sylvia* presentes en otoño y *Q. leucura*) representa una fuente alternativa de alimento esencial durante el verano. En Baza y Grao la mayor producción de artrópodos se da en primavera; en otoño, con las primeras lluvias, aparece otro pequeño pico, especialmente en el suelo. La abundancia de artrópodos alcanza sus máximos en mayo y junio, durante la reproducción de las aves, pero esto no se ve reflejado en un incremento de su densidad. Esta falta de ajuste no es una novedad en estos medios poco estables (Rotenberry 1980); varios factores pueden causarla: el desplazamiento a dietas insectívoras de muchos residentes polívoros (*Galerida* sp., *C. rufescens*) y granívoros que ceban con insectos a sus pollos (Embericidae, Ploceidae); la mayor superficie necesitada por los insectívoros (*O. hispanica*, *S. conspicillata*) para reproducirse con éxito, o la surgencia explosiva de otros predadores no aves que pueden competir por el mismo tipo de presas, como *Acanthodactylus erythrurus*, que alcanza grandes densidades en las ramblas de las Hoyas (Pleguezuelos 1985; obs. pers.). Además, la importante caída que la disponibilidad de artrópodos sufre entre julio y agosto convertiría en fatales unos niveles poblacionales demasiado elevados apenas independizados los pollos.

La avifauna invernal representa una importante novedad con respecto a las zonas mediterráneas estudiadas hasta ahora. La dieta primaveral de muchas aves puede ser insectívora porque en esta época la disponibilidad de artrópodos es muy elevada, y son el alimento más adecuado para cebar los pollos, pero durante otoño e invierno, cuando la disponibilidad disminuye, las aves insectívoras deben migrar, cambiar de dieta o soportar con dificultades la falta de alimento. En los bosques la complejidad estructural del hábitat mantiene durante el invierno cierto contingente de artrópodos aprovechable por las aves aunque sea a costa de un elevado gasto de búsqueda (Gutián 1985), y en zonas de matorral

la alimentación otoño-invernal se basa en gran medida en un cambio parcial de dieta que permite aprovechar los frutos carnosos que maduran en esta época (Jordano 1981, Herrera 1984, Zamora 1987, 1990); lo mismo ocurre en algunos tipos de cultivo como el olivar, que dan cobijo a densidades de aves muy elevadas (Suárez y Muñoz-Cobo 1984, Cassinello 1989, Rey 1992). Nuestras zonas de estudio, por contra, presentan su máxima densidad de Passeriformes durante el invierno y la mayor parte de ellos son insectívoros al igual que el resto del año. Esto es especialmente chocante si pensamos que, quizá salvo P. ochruros, todos los invernantes y muchos de los residentes son capaces de basar su dieta en los frutos otoño-invernales. La posibilidad de permanecer cerca de las zonas de cría durante el invierno, con las ventajas ya citadas, pasa por sobrevivir al invierno en las ramblas. ¿Cómo puede mantenerse una población tan alta de aves en un momento en que la disponibilidad de presas es mínima sin poder recurrir, ya que no existen, a recursos alternativos?

La comparación forzosa entre los niveles de disponibilidad de verano e invierno siempre lleva a la conclusión, en éste y en cualquier otro estudio similar, de que el alimento en verano es abundante y en invierno escaso; lo difícil es aseverar si ese escaso alimento es suficiente para mantener tal o cual población. Esto es difícil porque requeriría, primero, una evaluación exacta de la densidad (no de la cantidad relativa respecto a otro momento) de alimento, y ya examinamos las dificultades de esta estima en el Cap. 2; segundo, una idea exacta del número de presas que un ave necesita para mantenerse viva. Lo normal en estos casos es efectuar una aproximación por energía consumida (Wiens e Innis 1974, Wiens 1977, Smith y MacMahon 1981), pero con esto se consigue saber cuánta energía necesita la avifauna: sin estudios de disponibilidad de presas y de su valor energético no es posible saber si realmente la energía, y por tanto el alimento, es limitante; esto sin hablar de los otros entomófagos no aves que se obvian. Varios estudios muestran los efectos que la predación tiene en las poblaciones de algunos tipos de artrópodos (Torgersen et al 1990, Bock et al 1992, Joern 1992) y a veces son poco importantes o inapreciables (Wiens et al 1990), o restringidos a un grupo concreto (Holmes et al 1979). De hecho, parece poco probable que en nuestras propias zonas las aves sean capaces de consumir por sí solas la gran cantidad de artrópodos presentes en primavera, pero en ese momento están activos un gran número de lacértidos y artrópodos predadores que faltan en invierno. Por otra parte, aunque las tendencias de densidad de artrópodos y densidad de Passeriformes son inversas como conjunto, en todo momento las especies presentes ajustan su dieta a la disponibilidad de los tipos de artrópodos más abundantes (salvo L. excubitor, que depende de otros tipos de presa), dando a entender que están capacitadas para aprovechar los recursos disponibles en cada momento, por escasos que sean.

La coherencia demostrada por la dieta de cada especie a lo largo del período de estudio y sus diferencias con las otras, invita a pensar en una estructuración trófica de la avifauna con poco solapamiento entre especies, según un modelo competitivo (MacArthur y Levins 1967, May 1973). Además, salvo en lo que se refiere a tamaños, los valores medios de solapamiento para el conjunto de especies es similar entre primavera y verano-otoño, y más bajo en invierno (Tab. 3.22), lo que también invita a una interpretación competitiva: en el momento de más baja disponibilidad las aves se especializarían en el recurso que mejor explotan, reduciendo el solapamiento (Schoener 1982). Sin embargo, esto puede también interpretarse como una respuesta oportunista de expansión de nicho en el momento de mayor productividad (Wiens 1989a), especialmente si consideramos que en estos momentos el número de especies presentes y la densidad total es menor.

En todo caso, la aparición de un patrón acorde con las predicciones teóricas puede ser más o menos sugestivo del papel de la competición como fuerza organizadora de la avifauna, pero en absoluto lo corrobora (Wiens 1989b, pág.16) al menos como conjunto. El principal escollo radica en el hecho de que, si los solapamientos interespecíficos son más o menos bajos, puede deberse a dos circunstancias totalmente diferentes. Una, que en efecto la competición haya actuado en un pasado más o menos reciente modelando la comunidad hasta restringir o desplazar los nichos a dimensiones no competitivas; la otra, que las especies que se encuentran en las ramblas simplemente ocupan el nicho que están capacitadas para explotar y si no se solapan es porque quedan huecos (=nichos) vacíos entre ellas (Begon et al 199?).

La hipótesis más probable es la segunda. La actuación de la competición sobre los nichos específicos requiere una presencia continua de las especies y unos niveles relativamente constantes de los recursos para acomodar el papel de cada una a su posición final, y hemos visto con claridad que los recursos no son en absoluto estables (Cap. 2) y que las especies varían ampliamente de densidad de una temporada a otra, pudiendo incluso faltar. Las especies presentes en nuestras zonas son, en gran medida, de orígenes muy diferentes al mediterráneo, en especial los invernantes (precisamente el momento de menor solapamiento), y resulta difícil creer que hayan conseguido un ajuste tal para un hábitat que no es el más típico de ellas. Por otra parte, el período de residencia en la zona no llega a un ciclo anual completo en la mayor parte de las especies, y aunque es factible pensar que un ave pueda presentar algunas adaptaciones específicas para uno de los varios hábitats que puede visitar en un año (Bennet 1980), parece improbable que todas las aves examinadas hayan escogido nuestras zonas para presentar tal tipo de adaptación. No cabe

esperar ningún tipo de coadaptación en un grupo tan heterogéneo taxonómica (nunca coinciden más de dos especies congénicas en ninguna de las zonas) y biogeográficamente, sometido a variaciones en la composición y cuantía de sus miembros, en la disponibilidad de sus recursos y, a más largo plazo, a un hábitat inestable en términos históricos durante los últimos tiempos (Le Houèrou 1992).

Capítulo 5. ECOMORFOLOGIA DE LOS PASSERIFORMES DE LAS RAMBLAS.

INTRODUCCION.

La relación directa de la morfología de las especies con su ecología es una idea ampliamente aceptada desde antiguo (Darwin 1859, Lack 1944, 1947, 1971). Las variables biométricas son en general fáciles de medir (longitudes o pesos), son heredables y se pueden valorar con total independencia de hábitat o taxonomía, lo que permite comparaciones a amplia escala (Ricklefs y Cox 1977, Ricklefs y Travis 1980, Schluter 1986, Wiens 1992). En lo que se refiere a las aves, durante los últimos años han aparecido trabajos que describían patrones puramente morfológicos, bien de un grupo taxonómico más o menos restringido (Smith 1990, Björklund 1991, Hanski y Tiainen 1991) o de una taxocenosis desde un enfoque comunitario (Ricklefs y Cox 1977, Ricklefs y Travis 1980, Obeso 1987, Zamora 1988), frente a otros que ponían el énfasis en el papel de la morfología como determinante de caracteres ecológicos, como la selección de hábitat o la forma de búsqueda de alimento (Herrera 1978, Leisler y Winkler 1985, Carrascal et al 1990, Block et al 1991, Price 1991).

Si bien es innegable que tal relación existe a un nivel más o menos amplio (Richardson 1942, Dilger 1956, Van Valen 1966, Hespeneide 1971, 1973, James 1982, Vèzina 1985), no lo es menos que su asunción ha obligado recientemente a algunas revisiones sobre la metodología y las intenciones de tales estudios (Lerderer 1984, Fisher 1985, Leisler y Winkler 1991, Wainwright 1991), en especial sobre el ámbito de especies sobre el que se efectúan (Douglas y Matthews 1992). En esta línea, la mayor parte de los estudios de ecomorfología realizados en los últimos años tienden a restringirse a grupos de especies estrechamente relacionadas desde el punto de vista taxonómico (Fitzpatrick 1985, Carrascal et al 1990, Price 1991, Douglas y Matthews 1992), aunque hay excepciones (Block et al 1991). De hecho, si la relación entre morfología y ecología es tan directa, no debe extrañar la elección del grupo de estudio desde el punto de vista ecológico, como el hábitat (Schluter 1986, Wiens 1992) o el gremio (Block et al 1991) frente al taxonómico.

En nuestro caso, estudiaremos la relación entre morfología y forrajeo en un grupo de Passeriformes seleccionado en función de su dieta, concretamente los insectívoros encontrados en las ramblas. Desde el punto de vista taxonómico implica a once especies de cuatro familias diferentes. La razón principal de la elección de tal grupo está en la posibilidad de incluir en el análisis un dato, cual es la alimentación, que generalmente se

obvia en estudios de este tipo (pero véase Price 1991), con el fin de comprobar el ajuste existente entre morfología y forrajeo, y de ambos con la alimentación.

MATERIAL Y METODOS

Recogida de datos biométricos.

Para el análisis morfológico de los Passeriformes, se capturaron éstos en Baza, Grao y zonas próximas, mediante el uso combinado de redes japonesas, cepos-malla y, para algunas especies (Phoenicurus ochruros, Oenanthe leucura, Petronia petronia) visitas a dormideros. También se tomaron medidas a pájaros muertos por impacto con vehículos en las carreteras cercanas, siempre que su estado lo hacía posible. Este protocolo ha permitido la medición de 203 aves; el resto, hasta 365, proceden de ejemplares de la colección de la Estación Biológica de Doñana (datos cedidos por R. Zamora). Cada especie está representada por la biometría de un número de aves variable entre 6 y 20 (Apéndice **). De este análisis se han excluido las familias Hirundinidae y Corvidae, así como las especies de aparición esporádica. En conjunto las especies analizadas son 31, todas ellas visibles al menos de forma ocasional en alguna de las dos zonas consideradas.

A cada ave le fueron cuantificadas once variables morfológicas, siguiendo a Svensson (1984) y Leisler y Winkler (1991): longitud del pico desde la base del cráneo (LNP), altura y anchura del pico en el borde anterior de las narinas (ALP, ANP), longitud de la rinoteca (CLP), longitud del ala plegada (ALA), índice de redondez del ala, cuantificado como la diferencia entre ALA y la secundaria más corta manteniendo el ala plegada (IRD), longitud de la cola (COL), longitud del tarso (TAR), longitud de las uñas trasera (UÑT) y del dedo medio (UÑC), y peso (PES). Posteriormente se añadió una nueva variable, el volumen del pico (VLP), calculado según la expresión algebraica $VLP = (((ANP \times ALP)/2) \times CLP)/3$.

Las medidas de pico, tarso y uñas se tomaron con una precisión de 0.05 mm, con calibrador, y las de ala y cola con 0.5 mm, tomadas con regla. El peso se tomó con balanzas Pesola®, con 0.1 g de precisión.

Recogida de datos de forrajeo.

El estudio del uso del espacio se centró en las especies de las que se obtuvo información sobre su dieta, con el fin de relacionar posteriormente ambos tipos de datos entre sí y con los de morfología.

Este muestreo presentaba algunas dificultades previas, referidas al método a utilizar para la toma de datos. Hay un importante surtido de métodos para la evaluación de las tácticas de forrajeo y uso del espacio por parte de las aves (Wiens 1969, Wagner 1981, Carrascal 1984, Morrison 1984, Bradley 1985, Martin y Bateson 1986), pero no todos los métodos son aplicables a todas las aves, y en general cada tipo de método está diseñado para un tipo concreto de hábitat o de modo de forrajeo, lo que permite usarlo en estudios de gremio sin combinar más de un método. En nuestro caso, la información bibliográfica recopilada y una serie de observaciones previas nos sugerían que las once especies podían encuadrarse en tres gremios diferentes, a saber: cazadores que combinan, en diverso grado, percheo con rebusca en el suelo (las dos Oenanthe, los dos Lanius, S. torquata y P. ochruros), rebuscadores en el suelo (G. theklae) y rebuscadores de la vegetación (las tres Sylvia y P. collybita). Era necesario tomar datos de todas ellas de forma que el posterior análisis conjunto fuera factible. Además, había que rentabilizar y distribuir al máximo las observaciones, ya que en un medio con bajas densidades de aves es difícil obtener el suficiente número de muestras para una especie sin un sesgo considerable hacia los individuos más fácilmente localizables o menos ariscos.

La grabación directa de toda la actividad del animal a observar, que puede parecer el método más obvio, es poco recomendable por el considerable esfuerzo que supone registrar una serie de datos que, con toda probabilidad, no son después aprovechados en su totalidad, pero es una buena táctica en muestreos previos antes de decidir el sistema más adecuado (Martin y Bateson 1986). Actualmente, la mayor parte de los estudiosos de este campo se inclinan por la toma secuencial de datos, sea a intervalos de tiempo fijos, sea registrando las pautas seleccionadas cuando éstas ocurren. En el caso de las aves, esto se traduce en anotar el sustrato de forrajeo y la maniobra empleada a intervalos fijos de tiempo (Carrascal 1984, Morrison 1984, Hanowski y Niemi 1990), o anotar estos mismos datos pero cada vez que el ave efectúa la captura de una presa (Alatalo y Alatalo 1979, Martin y Karr 1990). A esta dualidad hay que añadir las diversas opiniones sobre el número de observaciones que pueden recogerse de un individuo sin producir sesgos en el resultado, y sobre los tipos de análisis estadístico que son aplicables a los datos recogidos de este modo (Machlis et al 1985, Wiens et al 1987, Hejl et al 1990, Recher y Val Gebski 1990, Brennan y Morrison 1990, Petit et al 1990).

Dado que en un medio tan abierto como el que compone las ramblas la observación directa de las aves no es problemática, optamos por el segundo método, es decir, anotar sustrato y táctica para todas y cada una de las capturas del ave, durante un tiempo mínimo de un minuto. En principio, y como es habitual en estos casos, pusimos un límite superior

para la duración de las secuencias de cinco minutos, pero posteriormente decidimos alargar las secuencias tanto como el ave permitía. La razón fundamental fue impedir que las aves que percheaban durante largos períodos registraran pocas capturas, con lo que las tácticas más inusuales de caza resultarían inadvertidas. El registro de las capturas era factible con buena parte de las especies objeto de estudio, pero resultó inaplicable a los rebuscadores de la vegetación, dado lo intrincado de ésta; para estas especies tuvimos que aplicar el primer método, tomando los datos a intervalos de 30 segundos para un máximo de cinco minutos. Para tomar las secuencias nos movíamos a lo largo de la rambla, generalmente de la parte alta a la baja; para evitar repeticiones de un mismo ave en un día procurábamos especificar la zona concreta en que tenía lugar la secuencia y no repetíamos más secuencias para esta especie en esa zona durante el resto del día. Esto combinado con el marcaje de anillas de colores en algunos individuos de varias especies permitía evitar razonablemente el sesgo de repetir el mismo individuo. Conviene recalcar la diferencia entre secuencias, que son las grabaciones de intervalos completos de actividad alimenticia, y capturas, que son cada una de las maniobras efectuadas dentro de una secuencia para cazar una presa (en el caso de los rebuscadores, equivalen a los cortes efectuados dentro de la secuencia).

Para la categorización de las pautas nos basamos en Fitzpatrick (1980) y Remsen y Robinson (1990), aunque posteriormente readaptamos y resumimos las pautas encontradas agregando las más infrecuentes en pautas más genéricas. En total distinguimos diez variables, seis de táctica de forrajeo y cuatro de uso del espacio:

Descenso (DES): vuelo corto al suelo desde posadero, generalmente matorral o arbusto, y captura de la presa tras posarse en el suelo.

Papamosqueo (PAP): vuelo para capturar una presa en el aire, generalmente desde matorral o arbusto, pero puede venir desde el suelo.

Percheo (PER): vuelo a un matorral y, tras posarse en él, captura la presa en el matorral.

Pasada (HOV): vuelo descendente sobre el suelo o matorral bajo y captura, sin posarse, de presa en suelo, matorral o a muy poca altura ya en el aire.

Rebusca (REB): captura de presas en matorral con desplazamientos cortos entre las ramas que implican locomoción pedal.

Picoteo (PIC): captura de presas en el suelo mientras el ave se desplaza por éste mediante locomoción pedal.

Suelo (SUE): superficie desprovista de vegetación o, todo lo más, con hojarasca y/o pasto muy bajo.

Parte baja (PBA): suelo subyacente bajo el follaje de un matorral o arbusto.

Matorral (MAT): planta leñosa de escaso porte (<1m, incluye Artemisia, Salsola, Ononis, Gypsophila y Capparis, entre otras).

Arbusto (ARB): planta leñosa de alto porte (>1m; incluye Retama y Tamarix).

Aire: cuando la captura se realizaba sobre un insecto al vuelo. En el análisis multivariante no se consideró el sustrato aéreo como punto de captura debido a que coincidía exactamente con la pauta de papamosqueo.

Interacciones agresivas.

Durante la toma de secuencias se registraron interacciones hostiles entre aves, de la misma o de distinta especie. En principio sólo se registraban aquellas que iban incluidas dentro de una secuencia de forrajeo, pero durante el período noviembre 1990-octubre 1991 se anotaron todas aquellas que fue posible registrar durante la toma de secuencias, fueran o no incluidas en una. En el registro de una agresión se especificaba el ave atacante, la atacada y el resultado de la interacción (vg. Zamora 1990).

Análisis de los datos.

Para el estudio de los datos morfológicos se ha efectuado un análisis de componentes principales (Digby y Kempton 1987), con el fin de facilitar el estudio de las tendencias morfológicas reduciendo el número inicial de variables. Esto exigió, inicialmente, dividir todas las variables lineales por la raíz cúbica del peso (Amadon 1943, Leisler 1980, Leisler y Winkler 1985, 1991), lo que minimiza el efecto del tamaño del animal en favor del análisis sobre la forma; posteriormente, a estas nuevas variables, incluido el peso, se las sometió a transformación logarítmica ($z' = \ln(z+1)$, Leisler y Winkler 1985, 1991). Las coordenadas de las diferentes especies respecto a las nuevas variables (= ejes) fueron usadas en un análisis cluster de tipo UPGMA (Ludwig y Reynolds 1988) para hacer más visibles las semejanzas y diferencias entre especies.

En cuanto a los datos de forrajeo, su análisis requería otros procedimientos debido a su naturaleza. En primer lugar, para efectuar comparaciones del forrajeo de cada especie entre estaciones dentro de zona o entre zonas para la misma estación, se usaron los registros de capturas como unidades y las pautas de forrajeo o los sustratos de captura como filas, y se empleó el test de la G como estadístico. Dado que las capturas de una misma secuencia no pueden considerarse muestras independientes en análisis de este tipo (sean capturas o cortes a intervalos lo que se consideren), el uso del test G y otros similares como el chi-cuadrado está muy sujeto a crítica (Hejl et al 1990), lo que no impide que sigan siendo empleados si bien con precauciones (vg. Ford et al 1990, Martin y Karr

1990). Debido al bajo número de secuencias obtenidas para la mayor parte de las especies, sólo hemos aceptado como significativas las diferencias con $p < 0.01$ (Ford et al 1990).

Para el análisis multivariante, nos restringimos a los datos obtenidos en Baza, ya que eran mucho más completos que los de Grao, con la sola inclusión de L. senator y P. collybita, para los cuales fue imposible obtener secuencias válidas en Baza; de igual modo, no se obtuvieron secuencias para O. leucura en primavera, y el número total para S. melanocephala fue tan bajo que obligó a agruparlas todas sin considerar la estación. En ninguna de las dos zonas fue posible obtener secuencias válidas de L. excubitor. Los datos se expresaron, para cada especie en cada estación, como el porcentaje promedio en que una maniobra de captura o un sustrato era usado, lo que compensaba el mayor peso que, de otro modo, podría darse a las secuencias más largas. De los 17 casos usados, ocho incluyen menos de diez secuencias, pero entonces éstas son de gran longitud y buen número de capturas, lo que apoya su representatividad. Sólo para L. senator y P. collybita el número de capturas (= cortes) es inferior a 50.

Con los 17 casos considerados, se construyó una matriz en que las maniobras y los sustratos de captura eran las variables. Tras someter la matriz a transformación logarítmica, se efectuó un análisis de componentes principales. De nuevo, la posición de los casos respecto a los ejes fue usada en un análisis cluster UPGMA (Ludwig y Reynolds 1988).

Para examinar las relaciones entre morfología y conducta de forrajeo, y después ambos con los de alimentación, hemos correlacionado las posiciones de las especies en los ejes de uno y otro análisis. Este procedimiento no es nuevo (vg. Carrascal et al 1990); sin embargo, lo habitual es efectuar los análisis con el mismo número de especies (= casos) en cada uno de ellos. En nuestro caso disponíamos de las posiciones de 11 especies en el espacio morfológico generado por 31. Para comprobar que esto no afectaba a la fiabilidad del proceso efectuamos un nuevo PCA con los datos morfológicos de las 11 especies estudiadas (incluyendo L. excubitor). En este análisis prescindimos de dos de las variables (CUL y ALA, las dos que menos varianza explicaban en el análisis anterior) para evitar problemas de singularidad en la matriz. La clasificación obtenida es muy similar aunque en tres ejes y no en cuatro, pero con correlaciones significativas entre todos ellos ($p < 0.01$ salvo en un caso con $p < 0.05$). Por otro lado, en los análisis de forrajeo y alimentación hay especies con más de una posición por eje (cuando están presentes en más de una estación y se han obtenido datos de ello). Dado que la morfología, en principio, no varía estacionalmente, parece una opción lógica correlacionar los valores de morfología

con los de forrajeo o alimentación tomando el número máximo de pares posible, pero esto podría también considerarse un incremento artificial del número de muestras, es decir, seudorreplicación temporal sensu Hurlbert 1984. Sin embargo, no nos parece correcto emplear los valores medios para cada especie porque esto implicaría perder uno de los objetos del estudio, que es precisamente la variación temporal (Wiens 1989b, Rey 1992).

RESULTADOS

Análisis morfológico.

El PCA redujo las doce variables a cuatro ejes (los de autovalor mayor o igual a 1), que en conjunto acumulan el 81.4% de la varianza original. El eje 1 recoge la varianza asociada con tres medidas del pico: ALP, ANP y VLP, pero además se asocia negativamente con TAR (Tab. 5.1), en tanto el segundo muestra correlación positiva con PES y negativa con COL y UÑC. Estos dos ejes compendian casi el 60% de la varianza total. El tercer eje, asociado con la longitud del pico (LNP y CUL) y negativamente con UÑT, y el cuarto, con las dimensiones del ala (ALA y IRD), quedan más lejos con un 18% entre ambos. En otras palabras, las dimensiones transversales del pico, las extremidades inferiores y el tamaño del cuerpo son los parámetros que más condicionan la morfología de las aves analizadas, en tanto la biometría de las alas y la longitud del pico, variables tradicionalmente consideradas esenciales, presentan aquí sólo un valor secundario.

| Ejes Autovalor Proporción | | | VAR. Factor 1 Factor 2 Factor 3 Factor 4 | | | | |
|---------------------------|-------|-------|--|--------|---------|--------|--------|
| 1 | 4.535 | 0.378 | LNP | -0.410 | -0.0144 | 0.823 | 0.025 |
| 2 | 2.237 | 0.186 | ALP | 0.963 | -0.013 | -0.014 | 0.104 |
| 3 | 1.812 | 0.151 | ANP | 0.935 | -0.030 | -0.115 | 0.092 |
| 4 | 1.193 | 0.099 | CLP | -0.003 | 0.120 | 0.800 | -0.255 |
| 5 | 0.924 | 0.077 | VLP | 0.771 | 0.434 | 0.296 | -0.128 |
| 6 | 0.462 | 0.039 | ALA | -0.027 | 0.126 | -0.012 | 0.948 |
| | | | IRD | 0.433 | 0.405 | -0.128 | 0.734 |
| | | | COL | -0.304 | -0.656 | 0.237 | -0.251 |
| | | | TAR | -0.890 | -0.216 | 0.129 | -0.078 |
| | | | UÑT | -0.170 | 0.191 | -0.717 | -0.106 |
| | | | UÑC | 0.226 | -0.748 | 0.013 | -0.329 |
| | | | PES | 0.254 | 0.876 | -0.025 | -0.017 |

Tabla 5.1. Autovalores y proporción de varianza explicada por los ejes obtenidos en el análisis multivariante, y factores de carga rotados en los cuatro primeros componentes para las doce variables morfológicas.

La Fig. 5.1 muestra la posición que ocupan las 31 especies analizadas en el plano definido por los dos primeros factores. El significado biológico de éstos se hace más evidente: ALP, ANP, VLP y -TAR separan en el lado positivo del eje 1 a los granívoros y en el derecho a los insectívoros, quedando las especies polífagas y frugívoras en una posición intermedia; tan sólo los dos *Lanius* escapan a este patrón ya que sus hábitos predadores les confieren un pico robusto y tarsos cortos, que los acercan a la morfología de granívoro. El eje 2, por su parte, coloca arriba del gráfico a las especies grandes y de cola corta (+PES, -COL, -UÑC), y abajo a las pequeñas y con uñacentral y cola largas, separando las especies que forrajean preferente en el suelo de las que lo hacen en la vegetación. De este modo se configuran dos grupos muy definidos, granívoros a la derecha, insectívoros abajo a la izquierda, y queda en el centro y hacia arriba otro grupo más laxo que engloba las especies más polífagas.

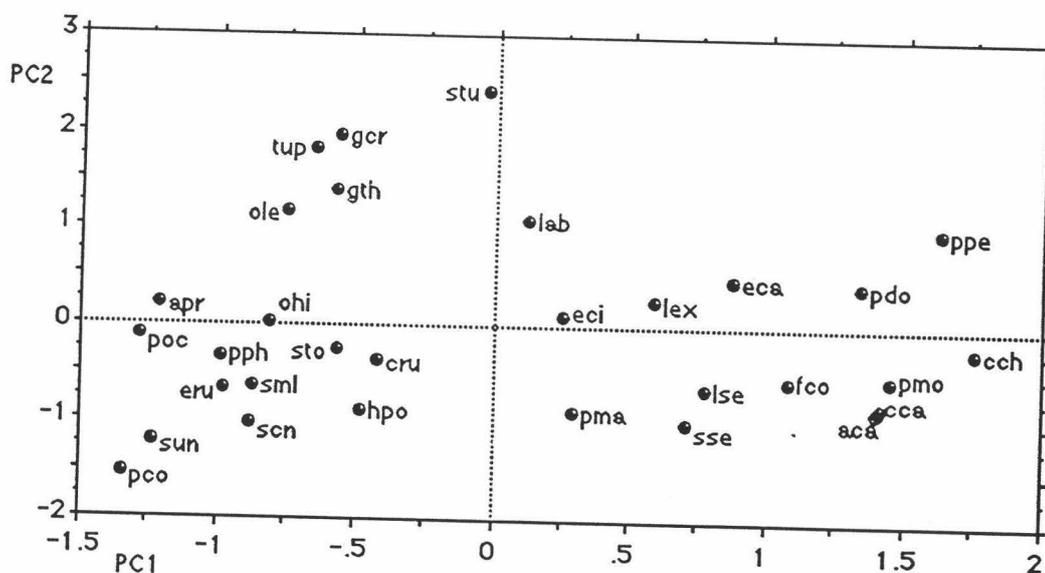


Fig. 5.1. Situación de las 31 especies de Passeriformes consideradas en el plano definido por los dos primeros factores.

Sin embargo, también los ejes 3 y 4 deben reflejar algo de la biología de las aves que nos ocupan. Esto se hace patente al observar en la Tabla 5.2 los valores de distancia al centroide de las 31 especies usando para cada una los valores en los cuatro ejes. *C. rufescens* se destaca muy claramente por delante de *S. undata* como la especie con morfología más especializada, lo que contrasta con su posición en la Fig. 5.1, donde es la segunda más cercana al centroide; es además el vecino más lejano para 12 de las 30 especies restantes, y la que mantiene una mayor distancia media con ellas. *E. cia* es la especie menos especializada, seguida de cerca por *H. polyglotta* y *L. excubitor*.

| Espece | SM | DVP | DVL | MDV±SD |
|--------------------------------|-------|------------------|------------------|-------------|
| <i>Calandrella rufescens</i> | 3.099 | 2.482 (A. prat.) | 4.916 (O. leuc.) | 3.645±0.779 |
| <i>Lullula arborea</i> | 2.119 | 0.830 (G. thek.) | 3.880 (S. und.) | 2.843±0.769 |
| <i>Galerida cristata</i> | 2.113 | 1.070 (G. thek.) | 3.880 (C. card.) | 2.830±0.746 |
| <i>Galerida theklae</i> | 2.103 | 0.830 (L. arb.) | 4.030 (C. card.) | 2.800±0.827 |
| <i>Anthus pratensis</i> | 1.724 | 0.740 (E. cal.) | 3.790 (P. pet.) | 2.537±0.758 |
| <i>Lanius excubitor</i> | 1.238 | 0.630 (E. cia) | 4.160 (C. ruf.) | 2.281±0.679 |
| <i>Lanius senator</i> | 1.345 | 0.500 (F. coel.) | 3.300 (S. unic.) | 2.381±0.777 |
| <i>Hippolais polyglotta</i> | 1.058 | 1.120 (P. coll.) | 3.440 (S. unic.) | 2.163±0.662 |
| <i>Sylvia melanocephala</i> | 1.979 | 0.580 (S. con.) | 4.670 (C. ruf.) | 2.671±0.917 |
| <i>Sylvia conspicillata</i> | 1.831 | 0.580 (S. mel.) | 4.300 (C. ruf.) | 2.558±0.924 |
| <i>Sylvia undata</i> | 2.429 | 0.680 (S. con.) | 4.730 (C. ruf.) | 2.998±1.001 |
| <i>Phylloscopus collybita</i> | 2.115 | 1.120 (H. pol.) | 4.210 (S. unic.) | 2.792±0.834 |
| <i>Saxicola torquata</i> | 1.204 | 0.890 (E. cia) | 3.660 (C. ruf.) | 2.214±0.741 |
| <i>Oenanthe hispanica</i> | 1.896 | 0.500 (P. och.) | 4.150 (P. mon.) | 2.659±0.755 |
| <i>Oenanthe leucura</i> | 2.235 | 1.200 (T. phil.) | 4.920 (C. ruf.) | 2.930±0.717 |
| <i>Phoenicurus ochruros</i> | 2.200 | 0.500 (O. hisp.) | 4.470 (P. mon.) | 2.868±0.809 |
| <i>Phoenicurus phoenicurus</i> | 1.885 | 0.820 (O. hisp.) | 4.020 (P. mon.) | 2.652±0.742 |
| <i>Erithacus rubecula</i> | 1.381 | 1.080 (A. prat.) | 3.750 (S. unic.) | 2.316±0.717 |
| <i>Turdus philomelos</i> | 2.077 | 1.090 (S. unic.) | 4.330 (C. ruf.) | 2.804±0.739 |
| <i>Parus major</i> | 1.588 | 1.220 (E. cia) | 4.110 (S. unic.) | 2.467±0.757 |
| <i>Emberiza calandra</i> | 1.953 | 0.750 (A. prat.) | 3.990 (C. card.) | 2.679±0.832 |
| <i>Emberiza cia</i> | 1.041 | 0.640 (L. exc.) | 3.740 (C. ruf.) | 2.172±0.668 |
| <i>Fringilla coelebs</i> | 1.561 | 0.273 (L. sen.) | 3.570 (C. ruf.) | 2.355±0.941 |
| <i>Carduelis carduelis</i> | 2.130 | 0.640 (F. coe.) | 4.120 (C. ruf.) | 2.806±0.928 |
| <i>Carduelis chloris</i> | 2.024 | 0.840 (C. card.) | 4.240 (C. ruf.) | 2.767±0.902 |
| <i>Acanthis cannabina</i> | 1.926 | 0.970 (S. ser.) | 4.010 (S. unic.) | 2.721±0.785 |
| <i>Serinus serinus</i> | 1.729 | 0.690 (L. sen.) | 3.830 (S. unic.) | 2.544±0.797 |
| <i>Passer domesticus</i> | 2.066 | 0.930 (L. exc.) | 4.700 (C. card.) | 2.820±0.798 |
| <i>Passer montanus</i> | 2.319 | 0.270 (F. coel.) | 4.470 (P. och.) | 2.929±0.970 |
| <i>Petronia petronia</i> | 2.257 | 1.250 (A. can.) | 4.480 (C. ruf.) | 2.979±0.779 |
| <i>Sturnus unicolor</i> | 2.074 | 1.090 (T. phil.) | 4.760 (C. ruf.) | 3.305±0.890 |

Tabla 5.2. Posición de las especies estudiadas en el espacio morfológico generado por los ejes del PCA de morfología. Se expresa para cada una la distancia euclidiana al origen (SM) y las distancias mínima (DVP), máxima (DVL) y media (MDV±SD) al resto de las especies.

El análisis cluster, que resume la información de los cuatro ejes, manifiesta la particularidad morfológica de *C. rufescens* haciéndola entrar en último lugar. Las demás especies se agrupan con un patrón bastante lógico: Sylviidae, los dos *Phoenicurus* y *O. hispanica*, los Alaudidae y *E. calandra* reflejan claramente sus similitudes morfológicas agrupándose con rapidez por debajo de 2.0 DE. Sólo los dos *Lanius*, a los que el peso dado a la morfología de su pico los hace entrar por separado en dos grupos de granívoros, rompen esta tónica.

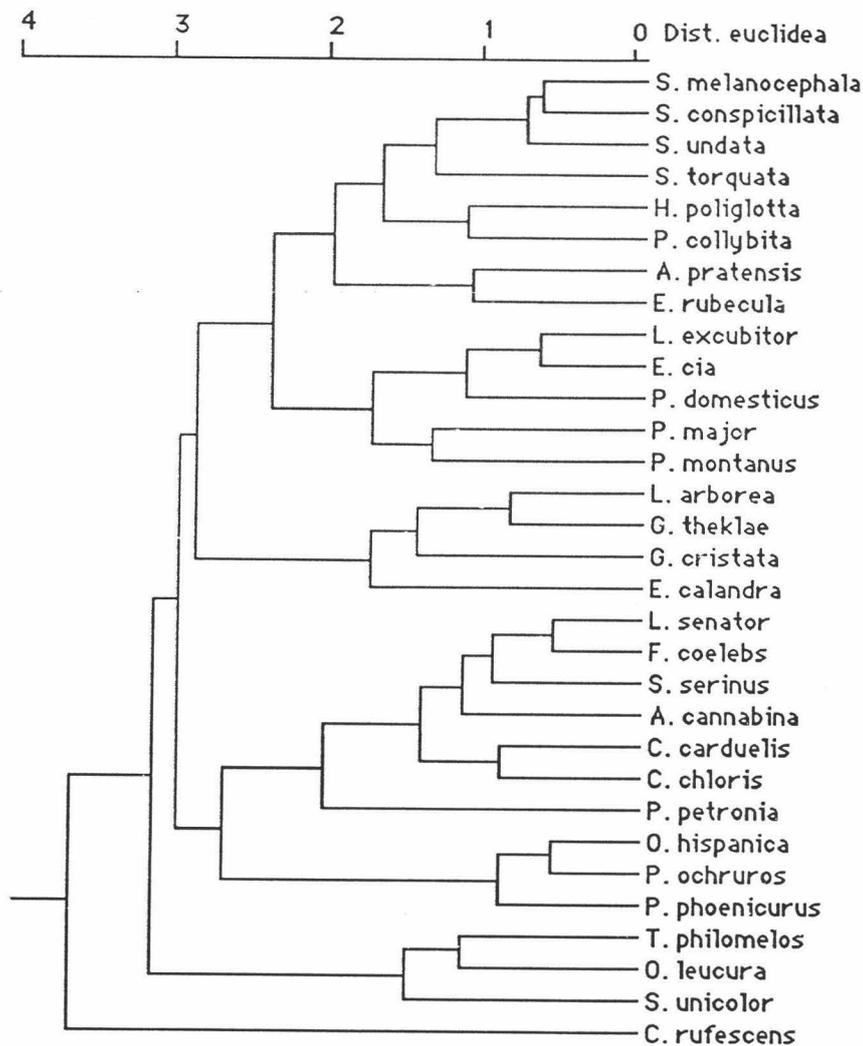


Fig. 5.2. Cluster efectuado con las posiciones de las especies respecto a los ejes definidos por el PCA de morfología .

Las posiciones ocupadas por las especies respecto a los nuevos ejes se han usado en un análisis no paramétrico de la varianza, separando a las 31 especies según su estatus (residente, estival, invernante o accidental) y su taxonomía (Alaudidae, Sylviidae, Turdidae, Fringillidae y otros). Mientras para estatus sólo el primer eje muestra diferencias marginales ($Z= 7.15$, g.l.= 3, $0.10 < p < 0.05$), las familias se muestran diferentes de forma significativa (PC1, $Z= 20.78$, $p < 0.001$; PC2, $Z= 16.36$, $p < 0.001$; PC3, $Z= 10.18$, $p < 0.02$; PC4, $Z= 9.10$, $p < 0.03$, g.l.= 4); el índice de especialización morfológica SM no muestra diferencias en ninguno de los dos casos (estatus: $Z= 2.53$, g.l.= 3, n.s.; familias: $Z= 3.45$, g.l.= 4, n.s.; test de Kruskal-Wallis). Esto indica que, en lo referente a las especies presentes, no debe haber un filtro morfológico que limite o permita el tiempo de residencia en la zona, y que en cambio es necesario tener en cuenta la

heterogeneidad taxonómica de las especies consideradas a la hora de estudiar su morfología.

El PCA efectuado para obtener las posiciones de las especies analizadas de modo que fueran comparables a las obtenidas en los análisis de dieta y de forrajeo redujo los ejes a 3, con un 87.2 de varianza explicada (Tab. 5.3).

| Ejes | Autovalor | Proporción |
|------|-----------|------------|
| 1 | 5,576 | 0.558 |
| 2 | 1,955 | 0.195 |
| 3 | 1,192 | 0.119 |
| 4 | 0.656 | 0.066 |
| 5 | 0.360 | 0.036 |

| VAR. | Factor 1 | Factor 2 | Factor 3 |
|------|----------|----------|----------|
| LNP | -0.607 | 0.676 | -0.024 |
| ALP | 0.975 | -0.030 | 0.186 |
| ANP | 0.892 | -0.038 | 0.284 |
| VLP | 0.963 | -0.035 | -0.148 |
| IRD | 0.739 | -0.116 | -0.379 |
| COL | -0.136 | 0.762 | 0.369 |
| TAR | -0.858 | 0.301 | 0.132 |
| UÑT | 0.012 | -0.959 | 0.003 |
| UÑC | -0.061 | 0.153 | 0.964 |
| PES | 0.866 | -0.150 | -0.388 |

PCr1-Pct1 $r=0.953, p<0.001$
 PCr2-Pct3 $r=0.902, p<0.001$
 PCr3-Pct2 $r=-0.698, p<0.01$
 PCr3-Pct4 $r=-0.592, p<0.05$

Tabla 5.3. Autovalores y proporción de varianza explicada por los ejes obtenidos en el análisis multivariante de las once especies para las que fue analizada la dieta y la conducta de forrajeo, y factores de carga rotados en los tres primeros componentes para las diez variables morfológicas consideradas. Se ofrecen además las correlaciones entre los nuevos ejes y los obtenidos en el anterior análisis.

Los nuevos ejes 1 y 2 pueden considerarse idénticos a los anteriores 1 y 3, en tanto el tercero resume la varianza de los 2 y 4. En los siguientes análisis y correlaciones con los datos de forrajeo serán las posiciones de las especies respecto a estos ejes las que usaremos.

Análisis del forrajeo.

Diferencias entre zonas y entre estaciones. La mitad de las comparaciones que ha sido posible establecer entre zonas han mostrado diferencias significativas. S. conspicillata sólo muestra diferencias en sustrato, debido al mayor uso que hace en Grao de Retama.

Para *S. undata* las diferencias se deben al mayor uso del suelo y de los arbustos altos en Grao, circunstancia achacable a la menor cobertura de matorrales de bajo porte; en cuanto a *O. hispanica*, el repertorio de técnicas de captura ofrecido en Grao es bastante más reducido que el de Baza.

Sólo en Baza ha sido posible examinar las diferencias estacionales en forrajeo, y aún esto con cinco de las diez especies analizadas. De las siete comparaciones efectuadas, cuatro muestran diferencias significativas en las tácticas de caza usadas, y tres en sustrato de captura (Tab. 5.4). Para *G. theklae* las diferencias radican siempre en la comparación con la primavera, en la que la búsqueda de alimento animal para cebar los pollos la obliga a usar sustratos y técnicas que obvia fuera de la época de cría; algo similar pasa con *S. conspicillata*, en este caso por el consumo de alcaparrón en verano-otoño. En cuanto a *S. torquata*, efectúa en verano-otoño muchas capturas mediante percheo, lo que ocasiona diferencias significativas entre técnicas, pero no entre sustratos.

| Especie | Entre estaciones (BAZA) | | | | Entre zonas | |
|---------------------|-------------------------|-----------|----------|----------|-------------|-----------|
| | IN-PR | PR-VO | VO-IN | IN | PR | VO |
| <i>G. theklae</i> | 41.2** | 38.2** | 0.35 | | | |
| | 41.2** | 38.2** | 0.35 | | | |
| <i>S. conspic.</i> | | 14.3** | | | | 0.02 |
| | | 22.4, 3** | | | | 51.1, 3** |
| <i>S. undata</i> | | | | 11.9** | | |
| | | | | 14.5, 3* | | |
| <i>S. torquata</i> | | | 16.7, 5* | 3.4, 5 | | |
| | | | 4.2, 2 | | 2.9, 3 | |
| <i>P. ochrurus</i> | | | | | 0.9, 3 | |
| | | | | 1.8, 2 | | |
| <i>O. hispanica</i> | | | 2.4, 4 | | | 35.6, 3** |
| | | 1.0, 2 | | | | 37.5, 2** |
| <i>O. leucura</i> | | | 1.0 | | | |

Tab. 5.4. Comparaciones de las tácticas de forrajeo (línea superior) y sustratos de captura (inferior) entre estaciones y entre zonas. Las cifras ofrecidas son valores de G; salvo que se indique lo contrario, los grados de libertad son 1. * = $p < 0.01$; ** = $p < 0.001$.

Análisis multivariante. El PCA redujo las variables iniciales a tres ejes, que resumen el 83.7% de la varianza original. Casi la mitad viene en el primer eje (49.0%, Tab. 5.5). El primer eje asocia positivamente la búsqueda activa en vegetación REB con las variables de hábitat que implican soporte arbustivo (PBA, MAT, ARB), y por el lado negativo separa SUE asociado con DESC. Sorprende en principio la no inclusión de PIC en este eje, pero su correlación negativa con DESC del eje 3 parece más fuerte que su previsible asociación positiva con SUE. El segundo eje agrupa las tres maniobras de caza que no implican parada en el suelo (PAP, PER, HOV) y que no tienen asociación directa con ninguno de los sustratos incluidos en la matriz.

| Ejes Autovalor Proporción | | | VAR. Factor 1 Factor 2 Factor 3 | | | |
|---------------------------|-------|-------|---------------------------------|---------|--------|--------|
| 1 | 4.895 | 0.490 | DES | -0.663 | 0.312 | -0.631 |
| 2 | 2.063 | 0.206 | PAP | -0.0220 | 0.894 | 0.037 |
| 3 | 1.412 | 0.141 | PER | -0.169 | 0.687 | 0.113 |
| 4 | 0.817 | 0.082 | HOV | 0.236 | 0.804 | -0.225 |
| 5 | 0.428 | 0.043 | REB | 0.952 | -0.107 | 0.167 |
| | | | PIC | 0.012 | 0.038 | 0.944 |
| | | | SUE | -0.960 | -0.009 | 0.090 |
| | | | PBA | 0.894 | -0.147 | 0.153 |
| | | | MAT | 0.694 | 0.282 | 0.421 |
| | | | ARB | 0.976 | -0.074 | -0.084 |

Tabla 5.5. Autovalores y proporción de varianza explicada por los ejes obtenidos en el análisis multivariante, y factores de carga rotados en los tres primeros componentes para las diez variables de forrajeo.

El cluster efectuado con los resultados del PCA presenta una clasificación de las especies bastante lógica (Fig. 5.3). Aparecen cuatro grupos muy definidos: forrajeadores en suelo (*G. theklae*, *O. leucura* y *P. ochruros*), rebuscadores (*Sylviidae*), cazadores desde percha (*S. torquata* y *O. hispanica*), y *L. senator*, que por su exclusivo uso del descenso como táctica de caza se ve apartado del resto. Con respecto a la división inicial de la que partíamos, la diferencia radica en la división del gremio de percheo con rebusca en suelo en función de la intensidad con que se aplican a una u otra actividad.

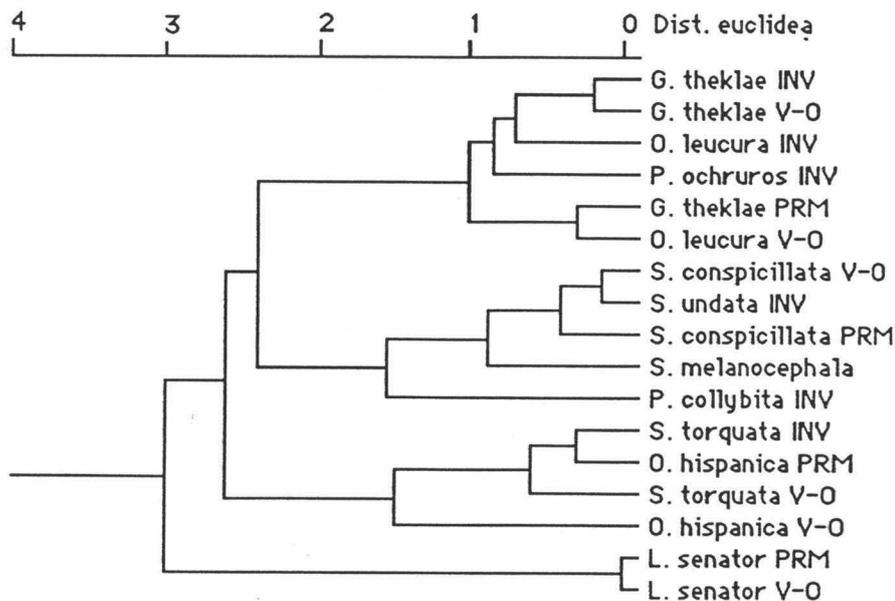


Fig. 5.3. Cluster efectuado con las posiciones de las especies respecto a los eje definidos por el PCA de forrajeo.

Solapamiento interespecífico. Los datos de tácticas y sustratos de captura permiten evaluar el grado de solapamiento entre unas especies y otras en los momentos de coincidencia temporal. Los valores de solapamiento se exponen en la Tab. 5.6.

| Par | INV | | PRM | | V-O | |
|--------------|------|------|-------|-------|------|------|
| | Tec | Sus | Tec | Sus | Tec | Sus. |
| GT-LS | ---- | ---- | 0.00 | 0.88 | 0.00 | 0.99 |
| GT-SM | 0.04 | 0.04 | 0.11 | 0.11 | 0.04 | 0.02 |
| GT-SC | ---- | ---- | 0.32 | 0.30 | 0.09 | 0.09 |
| GT-SU | 0.12 | 0.13 | ---- | ---- | ---- | ---- |
| GT-PC | 0.11 | 0.03 | ---- | ---- | ---- | ---- |
| GT-ST | 0.05 | 0.90 | ---- | ---- | 0.11 | 0.79 |
| GT-PO | 0.72 | 0.99 | ---- | ---- | ---- | ---- |
| GT-OH | ---- | ---- | 0.10 | 0.82 | 0.11 | 0.75 |
| GT-OL | 0.86 | 0.98 | ----* | ----* | 0.97 | 0.67 |
| LS-SM | ---- | ---- | 0.00 | 0.02 | 0.00 | 0.02 |
| LS-SC | ---- | ---- | 0.00 | 0.21 | 0.00 | 0.08 |
| LS-ST | ---- | ---- | ---- | ---- | 0.65 | 0.75 |
| LS-OH | ---- | ---- | 0.64 | 0.73 | 0.64 | 0.75 |
| LS-OL | ---- | ---- | ----* | ----* | 0.03 | 0.67 |
| SM-SC | ---- | ---- | 0.79 | 0.61 | 0.95 | 0.62 |
| SM-SU | 0.92 | 0.62 | ---- | ---- | ---- | ---- |
| SM-PC | 0.77 | 0.55 | ---- | ---- | ---- | ---- |
| SM-ST | 0.04 | 0.06 | ---- | ---- | 0.05 | 0.24 |
| SM-PO | 0.04 | 0.03 | ---- | ---- | ---- | ---- |
| SM-OH | ---- | ---- | 0.03 | 0.08 | 0.04 | 0.11 |
| SM-OL | 0.03 | 0.02 | ----* | ----* | 0.03 | 0.35 |
| SC-ST | ---- | ---- | ---- | ---- | 0.10 | 0.30 |
| SC-OH | ---- | ---- | 0.07 | 0.28 | 0.08 | 0.17 |
| SC-OL | ---- | ---- | ----* | ----* | 0.08 | 0.41 |
| SU-PC | 0.84 | 0.28 | ---- | ---- | ---- | ---- |
| SU-ST | 0.05 | 0.15 | ---- | ---- | ---- | ---- |
| SU-PO | 0.11 | 0.12 | ---- | ---- | ---- | ---- |
| SU-OL | 0.11 | 0.11 | ---- | ---- | ---- | ---- |
| PC-ST | 0.09 | 0.05 | ---- | ---- | ---- | ---- |
| PC-PO | 0.11 | 0.01 | ---- | ---- | ---- | ---- |
| PC-OL | 0.10 | 0.00 | ---- | ---- | ---- | ---- |
| ST-PO | 0.33 | 0.91 | ---- | ---- | ---- | ---- |
| ST-OH | ---- | ---- | ---- | ---- | 0.80 | 0.87 |
| ST-OL | 0.18 | 0.89 | ---- | ---- | 0.13 | 0.89 |
| PO-OL | 0.85 | 0.98 | ---- | ---- | ---- | ---- |
| <u>OH-OL</u> | ---- | ---- | ----* | ----* | 0.14 | 0.76 |
| Med | 0.31 | 0.37 | 0.21 | 0.40 | 0.24 | 0.49 |
| SD | 0.34 | 0.40 | 0.29 | 0.33 | 0.33 | 0.33 |
| n | 21 | 21 | 10 | 10 | 21 | 21 |

Tab. 5.6. Solapamiento entre los diversos pares de especies presentes en Baza durante el período de estudio. Se distinguen tres estaciones y los dos parámetros (técnicas y sustrato) considerados en el análisis de la conducta de forrajeo. Las barras ---- indican la ausencia de una o las dos especies en esa estación; el asterisco ----* señala que aunque las especies coinciden faltan datos para una de ellas (*O. leucura*). Los símbolos son: GT= *G. theklae*, LS= *L. senator*, SM= *S. melanocephala*, SC= *S. conspicillata*, SU= *S. undata*, PC= *P. collybita*, ST= *S. torquata*, PO= *P. ochruros*, OH= *O. hispanica*, OL= *O. leucura*.

Es apreciable la diferencia entre los solapamientos en técnicas de caza y en sustratos, apreciablemente mayores los segundos. Esto se debe a las diferentes técnicas de caza empleadas por percheadores y rebuscadores en suelo, ya que pese a sus diferentes tácticas, la mayor parte de las capturas son para ambos grupos en el suelo.

Al igual que los solapamientos en la dieta, el agrupamiento de los pares de especies por familias incrementa en gran medida la cuantía de los solapamientos medios (Tab. 5.7).

| Grupo | INVIERNO | | PRIMAVERA | | VERANO-OTOÑO | |
|-------|----------|------|-----------|-------|--------------|-------|
| | Tec | Sus | Tec | Sus | Tec | Sus |
| MedC | 0.50 | 0.94 | 0.25 | 0.84 | 0.36 | 0.79 |
| SDC | 0.36 | 0.05 | 0.34 | 0.08 | 0.36 | 0.10 |
| n | 6 | 6 | 3 | 3 | 10 | 10 |
| MedS | 0.84 | 0.48 | 0.79 | 0.61 | 0.95 | 0.62 |
| SDS | 0.08 | 0.18 | ----- | ----- | ----- | ----- |
| n | 3 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| MedT | 0.45 | 0.93 | ----- | ----- | 0.36 | 0.84 |
| SDT | 0.35 | 0.05 | ----- | ----- | 0.38 | 0.07 |
| n | 3 | 3 | 0 | 0 | 3 | 3 |

Tab. 5.7. Solapamientos medios entre pares de especies considerando diferentes subgrupos del total en Baza durante el período de estudio. Se distinguen las tres estaciones y los dos parámetros (técnicas y sustrato) considerados en el análisis de la conducta de forrajeo. MedC y SDC indican la media y desviación típica excluyendo a la familia Sylviidae del total; MedS y SDS para Sylviidae, MedT y SDT para Turdidae; n es el número de pares.

Relación entre ecomorfología y alimentación.

La Tab 5.8 muestra las correlaciones obtenidas entre las posiciones de los casos en los ejes de ambos análisis. Todos los ejes de cada análisis correlacionan con alguno de los enfrentados.

| | PCf1 | PCf2 | PCf3 |
|------|---------|-------|--------|
| PCm1 | -0.78** | -0.30 | -0.31 |
| PCm2 | 0.17 | 0.08 | -0.46* |
| PCm3 | 0.45* | -0.10 | -0.53* |

Tab. 5.8. Correlaciones entre los componentes de los PCA de morfología (PCm) y de forrajeo (PCf). *= p<0.03, **= p<0.001, n=17.

La Fig. 5.4 ilustra estas correlaciones de forma más clara. Vemos que las morfologías encuentran un reflejo claro en los patrones de forrajeo, definiendo una morfología de suelo, de pájaro grande, tarso corto, pico relativamente corto y grueso, cola corta y pata

con uña central corta y trasera larga (vg. *G. theklae*) y otra morfología de matorral, de pájaro pequeño, pico aguzado y fino, tarso y cola largos, y pata con uña central larga y trasera corta (vg. *Sylvia* sp.). La respuesta en el forrajeo se manifiesta en otros dos extremos: el picoteo en suelo y la rebusca en vegetación, con una estrategia intermedia como el descenso, que usa la vegetación como soporte pero captura en el suelo: son precisamente las aves de morfología intermedia los que más usan esta pauta de caza.

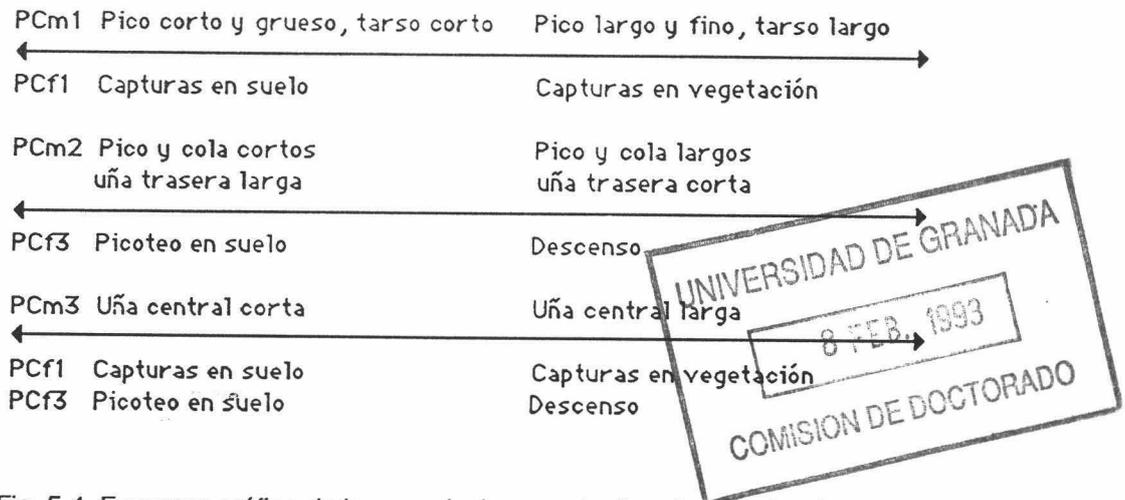


Fig. 5.4. Esquema gráfico de las correlaciones entre los ejes morfométricos y de forrajeo.

Las tres correlaciones mantienen el mismo esquema de distribuir a las especies entre dos extremos de forrajeo en suelo a forrajeo en vegetación según determinadas variables morfológicas. Esta gradación debería verse reflejada en la composición de la dieta, lo que puede comprobarse utilizando los resultados de los PCA efectuados en el Cap. 4. La Tab. 5.9 muestra las correlaciones significativas entre las posiciones de los casos respecto a los ejes de unos y otros.

| Par | r | Par | r |
|-----------|---------|-----------|---------|
| PCm1-PCg1 | 0.63** | PCf1-PCg3 | 0.66** |
| PCm1-PCb1 | 0.63** | PCf1-PCb2 | -0.55* |
| PCm1-PCb7 | -0.51* | PCf1-PCb7 | 0.53* |
| PCm2-PCg4 | 0.45* | PCf2-PCg1 | 0.43m |
| PCm2-PCb5 | 0.45* | PCf2-PCb1 | 0.55* |
| PCm2-PCb6 | -0.61** | PCf2-PCb5 | 0.43m |
| PCm3-PCg3 | 0.67** | PCf3-PCg1 | 0.43m |
| PCm3-PCb2 | -0.59** | PCf3-PCg4 | -0.52* |
| PCm3-PCb7 | 0.55** | PCf3-PCb3 | -0.65** |

Tab. 5.9. Correlaciones significativas encontradas entre los ejes de morfología(PCm) y forrajeo (PCf) respecto a los de alimentación (PCg y PCb). m= marginalmente significativa; *= p<0.05, **= p<0.01; n=21 en la columna izquierda y 18 en la derecha.

De nuevo, una representación gráfica ayuda a interpretar estas correlaciones con más claridad (Fig. 5.5). La correlación mantiene la lógica ofrecida hasta ahora, atribuyendo a los ejes morfológicos y de forrajeo grupos de presas directamente asociadas con el sustrato implicado. Así, PCm1 asocia positivamente la morfología de suelo con grupos ligados a él (ISP, MYR, TEN, REP) y la morfología de matorral con insectos ligados a la vegetación (HOM, LEP). De hecho, el único par que no parece demasiado claro es el de PCf2 con PCb1. Sin embargo, es cierto que los *Sylviidae*, que no utilizan papamosqueo y sólo ocasionalmente percheo y revoloteo, no presentan a los grupos asociados a PCb1 en su dieta, y que *S. torquata*, *P. ochruros* y *O. hispanica*, que sí los utilizan, sí los presentan en baja frecuencia pero con relativa importancia en biomasa por su tamaño; podría decirse que son presas a las que recurren en situaciones de escasez (como los *Julus* para *S. torquata* o *P. ochruros*).

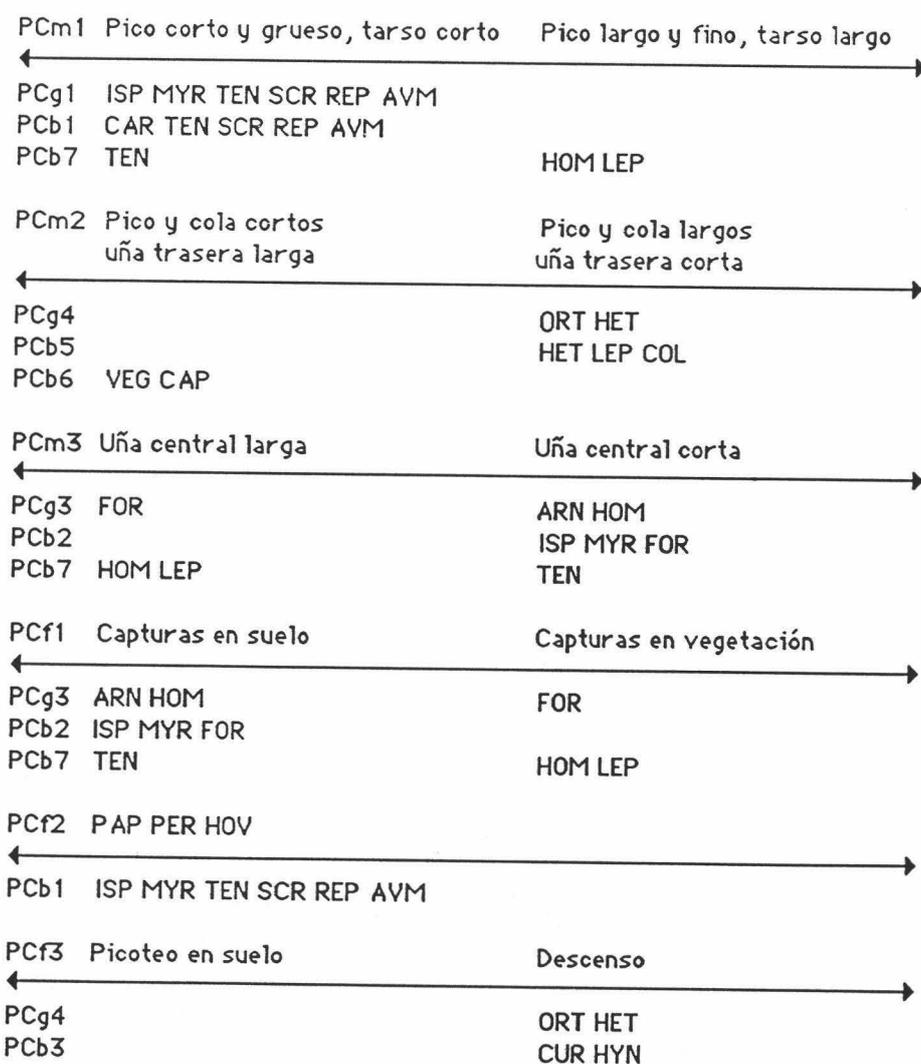


Fig. 5.5. Esquema gráfico de las correlaciones de los ejes morfométricos y de forrajeo con los de alimentación.

Esta visión nos ofrece relaciones ecomorfológicas de las aves con sus presas desde el punto de vista taxonómico. Sin embargo, uno de los enfoques más obvios y más usados tradicionalmente es la relación de tamaños entre el predador o alguna de sus partes relacionada con la captura, como el pico, y la presa (Hespenheide 1973). En este sentido, hemos intentado establecer correlaciones entre cinco de las variables morfológicas de las aves (LNP, ALP, ANP, TAR y PES) y una serie de índices biométricos de las presas, concretamente la longitud media de presa por especie y estación, la desviación típica de esta media, y la amplitud de nicho de Levins y diversidad de Shannon para tamaños de presa. Además añadimos otros índices no relacionados con la biometría de las presas como son la amplitud de nicho y diversidad para los tipos taxonómicos de las presas según frecuencia y biomasa, la amplitud de nicho para las tácticas de forrajeo y sustratos de captura, y el índice de especialización morfológica SM. De las 55 combinaciones posibles (5x11), 20 han resultado significativas (Tab. 5.10)

| | LNP | ALP | ANP | TAR | PES | n |
|-----|--------|---------|----------|----------|---------|----|
| LMP | 0.60** | 0.90*** | 0.87*** | 0.66*** | 0.74*** | 22 |
| SDL | 0.54** | 0.84*** | 0.80*** | 0.63*** | 0.70*** | 21 |
| ANT | | | 0.47* | | | |
| DIT | | 0.47* | 0.49* | 0.45* | 0.42* | 21 |
| ANS | -0.50* | -0.66** | -0.70*** | -0.67*** | -0.63** | 19 |

Tab 5.10. Resumen de las correlaciones establecidas entre cinco variables morfométricas de los Passeriformes analizados y una serie de índices (ver texto) sobre las presas y la conducta de forrajeo; sólo se exponen aquellos índices con al menos una correlación significativa. LMP= longitud media de presa, SDP, desviación típica de la longitud de las presas, ANT= amplitud de nicho de Levins de tamaño de presa, DIT= diversidad de Shannon de tamaño de presa, ANS= amplitud de nicho de Levins para sustratos de captura. *= $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$.

Dos cosas destacan rápidamente de la tabla. La primera, que hay una correlación muy significativa entre tamaño de predador y de presa, y que además los pájaros de tamaños grandes capturan una mayor diversidad (SDL, ANT, DIT) de tamaños de presa; por contra no aparece ninguna relación directa del tamaño del ave con la taxonomía de sus presas. La segunda, que todo esto va inversamente correlacionado con la diversidad de sustratos en los que las presas son capturados. Esto indica que las especies más grandes capturan rangos amplios de tamaños de presa pero en un entorno reducido de sustratos, esencialmente suelo (ver fig. 5.4), algo obvio si consideramos que a mayor tamaño tendrán mayor limitación para forrajear dentro de la vegetación, mientras que las aves pequeñas, aunque forrajeen con preferencia en el matorral, están perfectamente capacitadas para forrajear en el suelo, y de hecho lo hacen aunque a baja frecuencia.

Interacciones agresivas: relación con el grado de solapamiento.

Durante el período noviembre 1990-octubre 1991 se registraron un total de 48 encuentros agresivos entre Passeriformes en 622 horas de observación (380 en Baza y 242 en Grao). Sólo ocho de ellas son interespecíficas (Tab. 5.10). Lo primero que resalta en la tabla es el bajo número de interacciones (apenas 0.08 por hora de observación), concentradas en la época otoño-invernal y en las especies S. torquata y P. ochruros. La mayor parte de ellas son intraespecíficas y tienen una explicación territorial: ambas especies mantienen territorios más o menos fijos durante el invierno, incluso los repiten de año a año. S. torquata los instaure a final de otoño, por lo que sus agresiones se concentran en septiembre y octubre. P. ochruros llega más tarde, y los propietarios de territorio agreden durante todo el invierno a subordinados (probablemente jóvenes del año) que entran en ellos. Los encuentros interespecíficos entre ambas especies tuvieron resultados igualados: S. torquata inició sólo un ataque y lo ganó; P. ochruros inició tres y ganó sólo uno. A pesar de esta igualdad, la impresión obtenida con las observaciones era que P. ochruros llevaba las de ganar en razón de su mayor número. Así, en Grao los territorios de S. torquata llevaban dos meses delimitados cuando bajó de la sierra P. ochruros en noviembre de 1990 triplicando la densidad de ésta, y buena parte de ellas desplazaron su territorio o se fueron del Grao a lo largo de este mes; la falta de marcaje en los individuos implicados nos impidió pormenorizar este hecho.

| PAR | | N | D | E | F | M | A | M | J | J | A | S | O |
|------|----------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| BAZA | PO-PO | | | 3 | 1 | | | | | | | | |
| | ST-ST | 1 | | | | | | | | | .4 | 4 | |
| | PO-ST | | | 1 | | | | | | | | | |
| | OL-ST | | | | | | | | | | | 1 | |
| | SM-SU | | | | | | | | | | | | 2 |
| | ST-AC | | 1 | | | | | | | | | | |
| | TIMB (h) | 28 | 28 | 25 | 25 | 20 | 29 | 41 | 30 | 42 | 32 | 40 | 34 |
| GRAO | PO-PO | 4 | 5 | 5 | 9 | | | | | | | | |
| | ST-ST | 1 | | 1 | | | | | | | | | |
| | PO-ST | | | 1 | | | | | | | | | |
| | ST-PO | | | 1 | | | | | | | | | |
| | LS-LS | | | | | | | | | | 1 | | |
| | OH-OH | | | | | | | | | | | 1 | |
| | TIMg (h) | 26 | 28 | 22 | 24 | 16 | 22 | 24 | 22 | 12 | 22 | 12 | 12 |

Tab. 5.10. Registro de las interacciones hostiles entre Passeriformes en Baza y Grao durante el período noviembre 1990-octubre 1991. La primera especie del par es la iniciadora de la agresión. Se especifica el número de horas de observación para cada mes. LS= L. senator, SM= S. melanocephala, SU= S. undata, ST= S. torquata, PO= P. ochruros, OH= O. hispanica, OL= O. leucura, AC= A. cannabina.

Ciertamente el solapamiento en dieta, forrajeo y sustratos de captura es alto entre ambas especies. Para evaluar la probabilidad de coincidencia y comprobar su relación con las interacciones hostiles interespecíficas hemos usado un índice de coincidencia, $OijxDixDj$, el producto entre el índice de solapamiento entre las especies Oij y las densidades de ambas, Di y Dj . No hemos usado los datos de primavera, ya que en esta época no se registraron agresiones interespecíficas. Los datos de solapamiento se refirieron a técnicas de caza, sustrato de captura y frecuencia de las presas en la dieta. El uso de este índice produce resultados (Tab. 5.11) un tanto inesperados, como puede ser el que el par G. theklae-S. undata ofrezca tanta coincidencia a pesar de sus evidentes diferencias. La causa está en la introducción de las densidades; no olvidemos que ambas son las especies de mayor densidad durante el invierno: aunque los solapamientos como especies sean bajos, la probabilidad de encuentro individuo a individuo es muy alta. Lo mismo ocurre con 12 de los 15 pares de verano-otoño, todos ellos con G. theklae como miembro. Es lógico que estos pares tan descompensados, pese a sus altos valores, no muestren agresiones; de hecho el único par interactivo que se ve reflejado en la tabla es el de S. melanocephala-S. undata.

| Rank | INVIERNO | | | VERANO-OTOÑO | | |
|------|----------|-------|-------|--------------|-------|-------|
| | TEC | SUS | FREC | TEC | SUS | FREC |
| 1 | SM-SU | SM-SU | SU-ST | GT-OL | GT-ST | GT-ST |
| 2 | SU-PC | GT-ST | GT-SU | SM-SC | GT-LS | GT-SM |
| 3 | GT-SU | SU-ST | SM-SU | GT-ST | GT-OL | GT-SC |
| 4 | GT-PO | GT-SU | SU-PO | GT-SC | GT-OH | GT-OL |
| 5 | SU-ST | GT-PO | GT-ST | LS-ST | SM-SC | GT-LS |

Tab 5.11. Pares de especies con el índice de coincidencia más elevado, para las estaciones de invierno y verano-otoño, según los datos de técnica de caza, sustrato de captura de presas y frecuencia numérica en la dieta. Los índices se calcularon con densidades y solapamientos sólo de Baza.

Vemos también que no aparece el par S. torquata-P. ochruros, lo que induce a pensar en que sus probabilidades de coincidencia no son lo altas que esperábamos. En realidad, el índice de coincidencia produce en este sentido unos resultados un tanto equívocos, aunque correctos dados los solapamientos de los que parte. El índice es adecuado para especies que rebuscan o picotean, pero no para las que cazan en descenso, como hacen con frecuencia S. torquata y P. ochruros. El tiempo que una u otro permanecen en un posadero, normalmente despejado y a la vista esperando una captura, no se registra ni como técnica ni como sustrato, pero en cambio provee a ambas de una alta probabilidad de localización de la otra; de hecho las cuatro interacciones habidas fueron sobre aves en percha.

Ciertamente el solapamiento en dieta, forrajeo y sustratos de captura es alto entre ambas especies. Para evaluar la probabilidad de coincidencia y comprobar su relación con las interacciones hostiles interespecíficas hemos usado un índice de coincidencia, OijxDij, el producto entre el índice de solapamiento entre las especies Oij y las densidades de ambas, Di y Dj. No hemos usado los datos de primavera, ya que en esta época no se registraron agresiones interespecíficas. Los datos de solapamiento se refirieron a técnicas de caza, sustrato de captura y frecuencia de las presas en la dieta. El uso de este índice produce resultados (Tab. 5.11) un tanto inesperados, como puede ser el que el par G. theklae-S. undata ofrezca tanta coincidencia a pesar de sus evidentes diferencias. La causa está en la introducción de las densidades; no olvidemos que ambas son las especies de mayor densidad durante el invierno: aunque los solapamientos como especies sean bajos, la probabilidad de encuentro individuo a individuo es muy alta. Lo mismo ocurre con 12 de los 15 pares de verano-otoño, todos ellos con G. theklae como miembro. Es lógico que estos pares tan descompensados, pese a sus altos valores, no muestren agresiones; de hecho el único par interactivo que se ve reflejado en la tabla es el de S. melanocephala-S. undata.

| Rank | INVERNO | | VERANO-OTOÑO | | | |
|------|---------|-------|--------------|-------|-------|-------|
| | TEC | SUS | FREC | TEC | SUS | FREC |
| 1 | SM-SU | SM-SU | SU-ST | GT-OL | GT-ST | GT-ST |
| 2 | SU-PC | GT-ST | GT-SU | SM-SC | GT-LS | GT-SM |
| 3 | GT-SU | SU-ST | SM-SU | GT-ST | GT-OL | GT-SC |
| 4 | GT-PO | GT-SU | SU-PO | GT-SC | GT-OH | GT-OL |
| 5 | SU-ST | GT-PO | GT-ST | LS-ST | SM-SC | GT-LS |

Tab 5.11. Pares de especies con el índice de coincidencia más elevado, para las estaciones de invierno y verano-otoño, según los datos de técnica de caza, sustrato de captura de presas y frecuencia numérica en la dieta. Los índices se calcularon con densidades y solapamientos sólo de Baza.

Vemos también que no aparece el par S. torquata-P. ochruros, lo que induce a pensar en que sus probabilidades de coincidencia no son lo altas que esperábamos. En realidad, el índice de coincidencia produce en este sentido unos resultados un tanto equívocos, aunque correctos dados los solapamientos de los que parte. El índice es adecuado para especies que rebuscan o picotean, pero no para las que cazan en descenso, como hacen con frecuencia S. torquata y P. ochruros. El tiempo que una u otra permanecen en un posadero, normalmente despejado y a la vista esperando una captura, no se registra ni como técnica ni como sustrato, pero en cambio provee a ambas de una alta probabilidad de localización de la otra; de hecho las cuatro interacciones habidas fueron sobre aves en percha.

DISCUSION.

Schoener (1965) y Grant (1968) encuentran una correlación positiva entre la homogeneidad del hábitat y el desplazamiento de caracteres en especies simpátricas. Teóricamente, las especies que ocupan hábitats homogéneos no pueden dividirse los recursos alimenticios seleccionando hábitats diferentes, y deben hacerlo divergiendo en su forrajeo; tales divergencias pueden manifestarse en una diferenciación morfológica. Cabe preguntarse hasta qué punto un hábitat es homogéneo en razón de la escala utilizada (Wiens et al 1986), y también qué significado tiene considerar una divergencia en el forrajeo sin pensar en una variación en el microhábitat de captura de las presas. Las ramblas no presentan una gran heterogeneidad vertical porque no tienen vegetación arbórea, pero sí hay grandes variaciones de microhábitat en función de la orientación de sus laderas (Cap. 1) y, desde luego, muchas diferencias entre las zonas con más vegetación arbustiva y las de suelo desnudo. Basta con los cinco sustratos de captura que hemos definido para encontrar diferencias razonables en su uso por parte de las especies implicadas. La morfología ha resultado directamente relacionada con el tipo de forrajeo, pero también con la alimentación de las aves analizadas, y esto se debe sin duda a los distintos microhábitats en los que, en razón de su morfología y forrajeo, cada especie debe capturar sus presas.

En la Fig. 5.6 hemos intentado esquematizar del modo más simple posible estas relaciones. La flecha indica un incremento en el tamaño del ave y de la fuerza del pico y una disminución en términos relativos de la longitud de tarso y cola; esto nos sitúa a los forrajeadores en suelo a la izquierda y los de vegetación a la derecha, y los cazadores desde percha en posiciones centrales. Dada la falta de datos de forrajeo no hemos incluido a L. excubitor; en razón de su peso debería situarse muy a la izquierda, pero la presumible

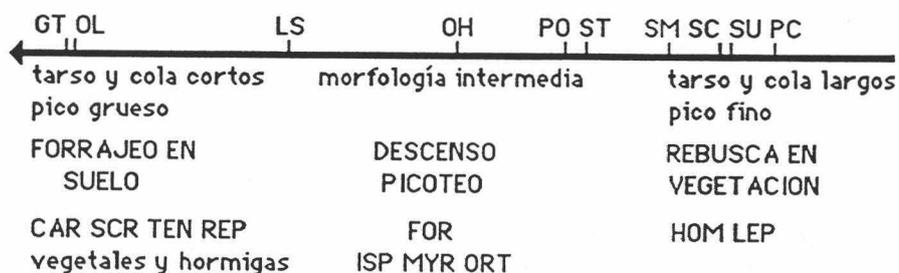


Fig. 5.6. Esquema resumen de la variación conjunta en tamaño, rasgos morfológicos, forrajeo y dieta para las especies analizadas. La posición de las especies sobre la flecha refleja sus pesos medios, como indicativo de la variación en tamaño.

estrategia de caza desde posadero (Ullrich 1971, Lefranc 1980, Tye 1984) le otorgaría una posición intermedia junto con L. senator.

Es interesante de analizar con detenimiento la progresión en tamaño desde los Sylviidae y los cambios morfológicos y conductuales en lo que se refiere a la conducta de forrajeo. El pequeño tamaño de los Sylviidae obliga a una actividad continua para obtener el suficiente alimento, algo problemático ante la imposibilidad de capturar presas grandes por limitación mecánica. La captura de este tipo de presas se restringe en general al interior de la vegetación porque la protección térmica que ofrecen (sombra en verano, abrigo en invierno, Larmuth 1979) mantiene las poblaciones de artrópodos mejor que el suelo desnudo; el pequeño tamaño permite el forrajeo entre el intrincado follaje. Sin embargo, la gran cantidad de suelo desnudo que presentan las ramblas permite una localización rápida de las presas que puedan transitar por él, por lo que no es raro que, en mayor o menor grado, las tres Sylvia de la rambla bajen al suelo en las inmediaciones de los matorrales para aprovechar estas presas. El equilibrio sobre los largos tarsos es conseguido entonces usando la cola como balancín, algo que S. undata consigue con especial habilidad, y que el pariente forestal del grupo, P. collybita, no puede hacer por su corta cola, lo que lo restringe en general al matorral de mayor porte.

Por encima se encuentran tres Turdidae de mediano tamaño, demasiado grandes para forrajear en el interior de la vegetación. El poder de sus picos les vetan el acceso a las presas más grandes y energéticas y su necesidad todavía de gran número de capturas restringen mucho su campo para la elección de la dieta: necesitan presas de mediano tamaño y disponibles en suelo desnudo en grandes cantidades. O. hispanica resuelve su elección sobre las hormigas y los saltamontes, en tanto S. torquata, dotada también para las capturas en la superficie de la vegetación, puede capturar larvas de lepidóptero y otros grupos asociados a los matorrales; P. ochruros utiliza sus largos tarsos para la locomoción al salto (Zamora 1992), permitiéndole optar entre Baza, donde la presa fundamental son las hormigas, muy visibles sobre el blanco suelo, y Grao, donde los Trachyphloeus semiocultos en la hojarasca deben localizarse alternando paradas y saltos en recorridos por el suelo. Las tres especies recurren en ocasiones a presas como Iulus y Onyscus, que aportan mucha biomasa pero que por su grado de indigestibilidad, su tamaño y sus líquidos repelentes deben de constituir un recurso de emergencia. Para este tipo de aves la captura desde posadero es el método de forrajeo menos costoso, y sólo P. ochruros utiliza con preferencia el picoteo en suelo con preferencia al descenso (Zamora 1992), aunque las otras dos especies recurren también a esta estrategia en ocasiones (Santos y Suárez 1985; aunque Greig-Smith 1983 y Moreno 1984 no encuentran picoteo en suelo para S. torquata). Los Lanius constituyen el extremo de esta tendencia a la caza desde

percha (Ullrich 1971, Lefranc 1980, Tye 1984); pueden prescindir de la caza de picoteo porque su mayor tamaño y el poder de sus picos les permite aprovechar las grandes presas que los otros obvían; sin embargo, no son predadores morfológicamente especializados salvo en la forma del pico, y deben suplir este lastre con el recurso conductual de empalar las presas. Las dificultades vienen para L. senator en invierno, cuando no puede encontrar los grandes insectos que necesita. L. excubitor alivia esta falta complementando su dieta con otros vertebrados, sin despreciar por supuesto pájaros. De hecho, una buena forma de eliminar a un competidor y aprovecharlo es preñar sobre él (Polis 1987, 1989), y todos los pájaros citados hasta ahora entran en su rango de capturas.

Los dos últimos representan dos estrategias diferentes. G. theklae representa la opción oportunista en lo que se refiere a sus capturas de presas animales: cualquier presa que pueda manejar con su pico, incluso lagartijas o alacranes, son aceptables; son la base de la dieta en primavera y un cierto complemento a las semillas en invierno. O. leucura mantiene la línea de su congénere y consume enormes cantidades de hormigas durante todo el año; son su pieza básica, pero el poder de su pico le permite acceder a presas mayores. De este modo puede escoger entre capturar unas pocas presas grandes, Orthoptera, Myriapoda, si las encuentra, o gran número de presas pequeñas, como hormigas, si aquéllas faltan. Esta sencilla disyuntiva la capacita para soportar los inviernos de las Hoyas, algo inabordable para O. hispanica.

El reparto de los recursos de este modo, unido a la no coincidencia temporal de algunas especies similares (S. conspicillata-S. undata o P. ochruros-O. hispanica) debe ser una de las razones de la falta de agresiones interespecíficas. Tales agresiones suelen considerarse como competición de interferencia relacionada con el alimento (Baeyens 1981, Robinson 1981, Waite 1984). Sin embargo, nuestro par más interactivo, S. torquata-P. ochruros, no tiene un solapamiento en dieta (0.62) especialmente alto, aunque sí en sustrato de captura (0.91); otro tanto ocurre con S. melanocephala-S. undata (0.30 en dieta y 0.62 en sustrato de captura). Por otra parte, parece poco probable que una especie "sepa" lo que come la otra y la reconozca como posible competidora, salvo que considere la coincidencia espacial y temporal como indicativo de tal competencia; en tal caso, especies con dietas diferentes, y por tanto sin competición directa entre ellas, podrían ser muy interactivas simplemente por razón de coincidencia espacio-temporal. Esto tampoco se manifiesta en nuestros datos, pero habrá que recordar qué pares concreto son los de mayor interferencia (Tab. 5.11). Es fácil comprobar que muchas de las coincidencias, G. theklae-L. senator en sustrato de captura, vg., son un tanto artificiosas como coincidencia espacio-temporal: un picoteador en suelo difícilmente

coincide con un cazador desde percha aunque ambos capturen presas en el suelo. Otras resultan muy descompensadas en tamaño y, dada la correlación en general aceptada entre tamaño y dominancia (Morse 1974, 1978; Robinson 1981) cabe pensar que en caso de coincidencia la de menor tamaño se retire. De hecho, los dos pares más interactivos son entre especies de muy parecida masa corporal.

Vemos, pues, que las especies se distribuyen los recursos en función de un patrón morfológico y de forrajeo que ocasiona diferencias en la dieta, pero resulta muy complicado pensar que tal reparto se deba a una segregación de caracteres por exclusión mutua, al menos pensando en el conjunto total de especies. En general se asume que el uso diferencial de los recursos por las especies es el resultado de la competición por tales recursos (MacArthur 1958, Noon 1981, Alatalo 1982); la manifestación de tal interacción tendría una respuesta en el patrón de forrajeo y en la morfología (Schoener 1965, Grant 1986). Sin embargo, en nuestro caso parece mucho más evidente que tal competición por los recursos no ha tenido lugar; ya hemos hablado (Cap. 4) de la diferencia de orígenes de la avifauna de las ramblas, y resulta poco admisible e innecesario (Landres y MacMahon 1983) pensar que especies probablemente originadas en ambientes distintos resulten ahora juntas con morfologías y pautas de forrajeo segregadas por competición en un pasado común. La impresión que vuelve a dar sobre la composición de estas avifaunas es que sus especies componentes encuentran el hueco adecuado a su pertrecho filogenético y son capaces de aprovecharlo, pero sólo en los elementos más mediterráneos y xéricos cabe plantearse que su adaptación sea debida desde el principio a su modelado en tales ambientes, a sus limitaciones físicas y a las interacciones biológicas establecidas entre sus moradores.

Capítulo 6. ANALISIS INDIVIDUAL DE ECOMORFOLOGIA Y DIETA DEL COLIRROJO TIZÓN, Phoenicurus ochruros.

INTRODUCCION.

En capítulos anteriores hemos hecho hincapié en la limitación que supone trabajar con las muestras de biometrías, alimentación o forrajeo utilizando las medias para cada especie y estación, en lugar de usar los datos brutos de todas y cada una de las aves, muestras o secuencias. En el caso de la dieta, en especial si se conoce el individuo del que proceden las muestras (como ocurre, por ejemplo, en un estudio hecho sobre análisis estomacales), resulta de especial interés investigar la relación entre la morfología y las características de las dietas (Hartley 1948, Herrera 1978, Sherry 1984), por lo que es recomendable individualizar las muestras de esta forma si es posible (Rosenberg y Cooper 1990). Esto suele ser imposible, por desgracia, cuando se trabaja con excrementos como tipo de muestra, ya que para un ave en libertad es muy complicado disponer de sus datos biométricos y de muestras en número suficiente y con garantías fiables de su procedencia.

Sin embargo, entre las aves invernantes en las Hoyas se encuentra una especie inusualmente adecuada para un estudio de este tipo: el Colirrojo Tizón Phoenicurus ochruros. El Colirrojo usa como dormitorios cuevas abandonadas, un tipo de construcción muy frecuente en la zona, y que incluso hoy sigue siendo habitada si bien en menor cuantía que antaño. Las cuevas ofrecen resguardo de las fuertes heladas nocturnas que sufren las Hoyas durante el invierno, y son un dormitorio apreciado igualmente por Oenanthe leucura, Passer montanus, Petronia petronia y otras aves. Si la molestia en los dormitorios no es reiterada, los colirrojos usan noche tras noche el mismo posadero, por lo que la recogida de muestras en él asegura la procedencia de un individuo concreto. Así pues, intentaremos comprobar si la fuerte correlación encontrada en el capítulo anterior entre caracteres morfológicos de cada especie y su dieta se mantiene al efectuar el análisis dentro de una especie, a nivel individual.

MATERIAL Y METODOS.

Durante los inviernos de 1990-1991 y 1991-1992 se recorrieron durante la noche zonas de cuevas o cortijos abandonados previamente visitadas durante el día con el fin de comprobar la presencia de colirrojos en las inmediaciones y el uso de las estancias como dormitorio. Por la noche, se entraba a las cuevas tapando la puerta con una sábana y enfocando con linternas de gran potencia a las aves guarecidas en su interior, para

deslumbrarlas; de este modo eran fácilmente capturables, a mano o con ayuda de una manga. Las aves cogidas eran colocadas en bolsas de celofán transpirables que eran marcadas para permitir las identificaciones. Si en el posadero aparecían excrementos, se recogían y se les asignaba la misma marca que al ave. Nunca se recogieron muestras con apariencia de antiguas, rotas, o aquellas en las que no se tuvo constancia exacta del ave usuaria del posadero. Las zonas de las que proceden las aves incluidas en este capítulo son:

Fuente Alamo: serie de unas 30 cuevas en una rambla en la cabecera de la rambla del Grao (TM Guadix, UTM 30sVG9233). Es una zona rocosa, rodeada de pastizales y cereal, ocasionalmente almendral. De esta zona proceden cuatro de las aves examinadas.

Cuevas de Hernán Valle: conjunto de alrededor de un centenar de cuevas abandonadas, a unos 500 m del pueblo de Hernán Valle (TM Guadix, UTM 30sVG9433); las cuevas se disponen en las laderas de una pequeña rambla rodeada por cultivos cerealistas y, algo más lejos, algo de huerta y encinar. Siete aves examinadas en total.

Cuevas del Burrero: grupo de seis cuevas en una ladera de matorral y pinar de repoblación de escasa altura (TM Guadix, UTM 30sVG8931). Cuatro aves proceden de esta zona.

Rambla de Ceuta: cortijo al pie de la Sierra de Baza, rodeado de pinar de repoblación, encinar achaparrado y pastizal (TM Baza, UTM 30sWG1347). Un solo ave de esta zona.

Las aves eran anilladas y se les tomaban las medidas biométricas descritas en el Cap. 4, con adición de una más: la longitud de la vibrisa, VIB (Leisler y Winkler 1991); además se tomó nota de su estado de acumulación de grasa, según la escala propuesta por Petersson y Hasselquist (1985). Estos datos se tomaban siempre lo antes posible, generalmente antes de dos horas de la captura; tras todo ello se liberaba al animal, casi siempre en la misma cueva de captura o en una cercana. El estudio permitió la captura de 103 colirrojos entre los dos inviernos. Para el análisis individual de la dieta hemos usado las muestras de aquellos individuos que totalizaban como mínimo 12 excrementos. Esto suponía 13 aves del primer invierno y 3 del segundo. Aunque Herrera (1978) hace hincapié en la necesidad de la colecta de las muestras para análisis de este tipo en un ámbito espacial y temporal lo más estrecho posible, consideramos que el número de muestras obtenido, bastante más elevado que el habitual mediante análisis estomacales, nos ofrece en este sentido cierto margen de confianza.

El análisis de los excrementos siguió las normas descritas en el Cap. 3, tanto en el reconocimiento de las presas como en la posterior obtención de las estimas de sus longitudes. No hemos usado las categorías taxonómicas a que pertenecen las presas, por disponer de muestras de cuatro zonas diferentes que podrían proveer de grupos-presa distintos, y nos hemos restringido al análisis de las longitudes de las presas, que son el tipo de medida empleado normalmente como relacionado con la morfología del predador (Hespenheide 1971, Herrera 1978); tampoco hemos empleado las biomásas.

Para el análisis estadístico, el procedimiento más habitual con este tipo de datos es el de correlación canónica (Herrera 1978, Digby y Kempton 1986). Sin embargo, hemos preferido seguir el protocolo marcado en los dos capítulos anteriores, y hemos usado el PCA para los dos tipos de datos, los del ave y los de sus presas. Para los primeros, las 12 variables morfológicas fueron las ya usadas en el Cap. 5 y previo al análisis sufrieron transformación logarítmica; la única diferencia en el proceso fue que no se dividieron las medidas longitudinales por la raíz cúbica del peso, ya que al pertenecer todas las muestras a una misma especie no consideramos necesario eliminar los efectos del tamaño del ave. El PCA de morfología se realizó, pues, sobre una matriz de 12 columnas y 16 filas. Respecto a los datos de las presas, usamos para cada individuo la longitud media, desviación típica, longitud máxima, mediana, y rango de tamaños. Estas variables también se transformaron logarítmicamente antes del multivariante. Para establecer la concordancia entre ambas clasificaciones usamos el coeficiente de correlación de Pearson.

RESULTADOS.

Las 16 aves capturadas fueron diez machos adultos, cuatro hembras adultas y dos inmaduros. En algunas aves se ha podido comprobar el retorno a la misma cueva y al mismo posadero a lo largo del invierno, lo que da robustez a la asunción de que los excrementos hallados en un posadero deben pertenecer a un solo individuo. El caso extremo lo constituye una hembra adulta de las Cuevas del Burrero, que fue capturada dos años consecutivos exactamente en el mismo posadero de la misma cueva, y que al tercer invierno tan sólo se fue a unos 12 m. de distancia, a una cueva contigua.

Un total de 1989 presas fueron identificadas en los 217 excrementos analizados; de ellas 1537 presas fueron medidas de forma que su longitud pudo ser estimada. El número de presas medidas por individuo oscila entre 29 y 174, y sólo en un ave baja de 50. El Apéndice ** recoge los datos biométricos obtenidos para los 16 individuos y sus presas. Las principales presas fueron Formicidae, 68.9% de frecuencia, Curculionidae, 16.1%, Coleoptera s.i., 5.5% y Dermaptera 2.9% ; ningún otro grupo alcanza el 2%. Sólo

Formicidae está presente en los 16 individuos, seguido por Curculionidae y Coleoptera s.i. (15) y Dermaptera (12); esta falta de continuidad impide en gran medida testar la homogeneidad de la muestra desde el punto de vista taxonómico comparando los individuos entre sí. dejando a parte a la Rambla de Ceuta, que por su hábitat y por presentar datos de un solo animal, las tres zonas de Guadix muestran diferencias significativas entre sí ($G=101.39$, g.l.= 14, $p<0.001$). No obstante, dada la escasa importancia que presentan los grupos menos comunes y el enorme dominio de los grupos más representados, puede considerarse que no hay grandes diferencias de este tipo.

La longitud media de las presas muestra importantes diferencias individuales; de los 120 posibles pares entre los 16 individuos, sólo 5 no alcanzan diferencias significativas: FA3-CB2 ($t= 1.08$, g.l.= 177); HV1-HV5 ($t= 1.15$, g.l.= 198); HV3-HV4 ($t= 1.45$, g.l.= 242); HV7-CB1 ($t= 0.66$, n= 134) y CB3-RC ($t= 0.34$, g.l.= 169).

Es de destacar los valores elevados de acumulación de grasa que presentan prácticamente todos los individuos, hasta el punto de ser escasos los animales con 5 ó 6 (en una escala de 0-6, Petersson y Hasselquist 1985) suponen el 86.7% (n= 83) de los individuos capturados; ninguno tenía menos de 3.

Previo al análisis de los 16 individuos seleccionados, se efectuó un PCA para los 103 Colirrojos capturados con las mismas 12 variables morfológicas, con el fin de comparar los resultados con el siguiente. Aparecieron tres ejes que acumulaban el 60.6% de la varianza, y el resultado más llamativo fue que las posiciones respecto al primer eje de los 16 escogidos fueron significativamente diferentes de los del resto de Colirrojos ($F= 4.191$, g.l.= 1, 101, $p< 0.042$) aunque no en los otros dos ($F= 0.565$ y 0.590 , n.s.).

El análisis multivariante extrajo para la matriz de morfología de las aves un total de cinco ejes, que recogen el 83.5% de la varianza (Tab. 6.1). El primer eje agrupa VIB y longitud de las uñas, débilmente asociadas con el peso, y el segundo al aparato de vuelo, alas y cola. El tercero viene definido exclusivamente por el tarso, y sólo en el cuarto aparecen por primera vez las medidas del pico, concretamente las transversales. El quinto eje reúne a la longitud del pico y el peso; sorprende la escasa concordancia entre la longitud del pico y el culmen, este último no incluido en ningún eje.

| Ejes Autovalor | | | VAR. Factor 1 Factor 2 Factor 3 Factor 4 Factor 5 | | | | | |
|----------------|-----------|------------|---|-------|-------|-----------|-------|-------|
| | Autovalor | Proporción | | | | | | |
| 1 | 3.633 | .303 | LPC | -.251 | -.067 | .045 | .236 | .898 |
| 2 | 2.188 | .182 | ALP | .138 | -.025 | .227 | .868 | .159 |
| 3 | 1.59 | .133 | ANP | -.308 | .194 | -.27 | .76 | -.04 |
| 4 | 1.499 | .125 | CUL | .283 | -.288 | .7 | .096 | -.043 |
| 5 | 1.103 | .092 | VIB | .747 | .189 | .063 | .332 | -.394 |
| 6 | .711 | .059 | ALA | .238 | .908 | -.035 | .203 | .032 |
| | | | IRD | .125 | .839 | .042 | -.186 | -.055 |
| | | | COL | .162 | .716 | .037 | .451 | .127 |
| | | | TAR | -.118 | .271 | .862 | -.043 | .067 |
| | | | UÑT | .893 | .22 | -.113 | -.042 | -.1 |
| | | | UÑC | .851 | .131 | .278 | -.17 | .139 |
| | | | PES | .53 | .402 | -6.716E-3 | -.159 | .663 |

Tab. 6.1. Autovalores y proporción de varianza explicada por los ejes obtenidos en el análisis multivariante, y factores de carga rotados en los cinco primeros componentes para las 12 variables morfológicas consideradas sobre los individuos de Colirrojo Tizón analizados.

Respecto a las dimensiones de las presas, la Tab. 6.2 ofrece los resultados del PCA. Cinco variables se ven reducidas a dos ejes; el primero define la variabilidad en tamaño de las presas y el segundo las medidas de tendencia central. El ajuste es bueno, recogiendo el 95.1 de la varianza.

| Ejes Autovalor | | | VAR. Factor 1 Factor 2 | | |
|----------------|-----------|------------|------------------------|------|------|
| | Autovalor | Proporción | | | |
| 1 | 3.657 | .731 | XPRS | .554 | .815 |
| 2 | 1.101 | .22 | MaxP | .974 | .169 |
| 3 | .231 | .046 | MedP | .022 | .961 |
| | | | SDPr | .728 | .622 |
| | | | INTP | .974 | .141 |

Tab. 6.2. Autovalores y proporción de varianza explicada por los ejes obtenidos en el análisis multivariante, y factores de carga rotados en los dos primeros componentes para las cinco variables morfológicas consideradas en las presas de los individuos de Colirrojo Tizón.

Las correlaciones entre las posiciones que los individuos analizados ocupan respecto a los nuevos ejes de uno y otro tipo aparecen en la Tab. 5.3. Como puede verse, no aparece ni una sola correlación significativa, lo que parece indicar una falta absoluta de concordancia entre la morfología del predador a nivel individual y sus presas. No parece, pues, que la buena conexión obtenida para los datos promedios para las especies se vea sustentada entre los individuos dentro de la especie.

| | PCM1 | PCM2 | PCM3 | PCM4 | PCM5 |
|------|--------|--------|-------|-------|--------|
| PCP1 | 0.051 | -0.135 | 0.342 | 0.082 | -0.016 |
| PCP2 | -0.276 | 0.367 | 0.119 | 0.096 | -0.279 |

Tab. 6.3. Correlaciones obtenidas entre las posiciones ocupadas por los 16 individuos de Colirrojo Tizón en los ejes definidos por el PCA de morfología (PCM) y el de la biometría de sus presas (PCP). En todos los casos $n=16$; para $p<0.05$ r debería alcanzar un valor superior a 0.468.

Para comprobar tal falta de acuerdo de modo más fehaciente, correlacionamos las posiciones de los individuos en el PCA de morfología directamente con los datos biométricos de sus presas. De las 25 correlaciones obtenidas, de nuevo ninguna fue significativa. Repetimos la operación, esta vez con las 12 variables morfológicas también sin reunir por análisis multivariante. Tres casos de 60 ofrecieron correlaciones marginales: culmen con longitud máxima de presa ($r=0.439$) y longitud del ala y de la cola con la mediana de las presas ($r=0.404$ y 0.452 respectivamente, todas $0.10 > p > 0.05$, $n=16$). Llama la atención, por un lado, que la cola sea la medida del ave que mejor correlaciona con algún parámetro de las presas; por otro, que la longitud media de las presas no aparezca en ningún sentido relacionada con la morfología, a pesar de ser la medida habitualmente usada como definitoria en trabajos de alimentación.

DISCUSION.

Al menos tres explicaciones pueden barajarse para explicar esta falta de conexión entre biometría de predador y presa. La primera que conviene plantearse es de índole metodológico: puede ocurrir que la muestra contenga una heterogeneidad demasiado elevada debido a la recogida de excrementos en cuatro dormitorios y en dos años diferentes; en este sentido se confirmaría la veracidad de las restricciones propuestas por Herrera (1978). La segunda se refiere al grado de variabilidad morfológica del Colirrojo, y más concretamente de los 16 individuos seleccionados. Si los intervalos de medidas son demasiado estrechos entre el total de individuos, quizá no haya una amplitud de fenotipos morfológicos lo bastante amplia como para manifestarse en una selección diferencial de las presas. Esto es posible pero parece poco probable: los rangos de variación son similares a los ofrecidos por Herrera (1978) para 12 Erithacus rubecula; variables como la vibrisa, la uña central o el peso superan el 9% de coeficiente de variación. Podría aducirse que la muestra no es adecuada, ya que hay diferencias morfológicas significativas respecto al resto de la población, pero esto se debe con seguridad a la razón de sexos dentro de la muestra; sólo un tercio (34/103) de la muestra total son machos adultos, mientras en el grupo analizado son más del doble (10/16): los machos adultos, territoriales y

dominantes, son los que mejor pueden combatir por la permanencia en los mejores posaderos, que entonces tendrán mayor probabilidad de acumular mayor número de excrementos.

La tercera afecta a la idoneidad del modelo a la hora de efectuar un estudio como éste. El Colirrojo Tizón es un ave que puede considerarse como un generalista nato tanto en lo referente a su morfología (Zamora 1987) como su ecología (Zamora 1990, 1992). Su patrón de forrajeo es muy flexible, y puede ocupar una amplia variedad de hábitats durante la invernada (Cassinello 1989, ver Cap. 7). Zamora (1990) sugiere que las presas capturadas en invierno lo son de un modo poco selectivo, ante la escasa disponibilidad durante esta época (Cap. 2) y que esto se refleja en su patrón de forrajeo, mucho más ligado al suelo que durante la época de cría. Las fuertes diferencias en la dieta entre Baza y Grao y el gran número de presas de pequeño tamaño o de grupos considerados "subóptimos" pueden avalar esta hipótesis.

También abunda en esta opinión la tendencia a acumular grasa: es interesante comprobar cómo, pese a la baja disponibilidad de presas, la práctica totalidad de los individuos consiguen cargas muy altas de reservas. Ekman y Hake (1990) comprobaron en Carduelis chloris que el grado de acumulación de grasa está inversamente relacionado con la predecibilidad de los recursos: si la disponibilidad de alimento es predecible los animales eliminan la reserva grasa hasta el mínimo, para no cargar con un peso inútil; en cambio, si el alimento es impredecible, aprovechan el que encuentran y lo metabolizan en grasa para los días malos. Las Hoyas no tienen muchos días de lluvia (y el Colirrojo es incluso capaz de cazar bajo lluvia no muy fuerte; obs. pers.) pero las ventiscas en los llanos tampoco son infrecuentes, y dados los tipos de presa y el número en que pueden encontrarlas en los días buenos, no es de esperar que el Colirrojo seleccione en gran medida sus capturas. En una zona más térmica y presumiblemente de mayor disponibilidad cual es Cádiz (que, de paso, presenta muchos más días de lluvia, malos para la caza) los índices de acumulación de grasa del Colirrojo rondan el 3-4, y rara vez superan el 5 (M. Cuadrado, com. pers.).

En definitiva, podría decirse que la variación "dentro de fenotipo" del Colirrojo se muestra tan amplia como la variación "entre fenotipos" (sensu Roughgarden 1972, 1974), es decir, que las presas accesibles como conjunto por la especie lo son también por todos y cada uno de los individuos. Quizá en condiciones de abundancia de alimento cada individuo podría explotar sus habilidades individuales, pero aquí se ven obligados a converger en los tres o cuatro tipos de presas disponibles y hacer uso de toda su adaptabilidad (sensu Endler 1986, pág. 42) para sobrevivir. En todo caso, la posibilidad

de capturar un elevado número de aves sin gran esfuerzo, de marcarlas individualmente y de analizar su dieta representa una interesante perspectiva que conviene aprovechar: quizá la variación no esté tanto en la dieta, de por sí condicionada por la baja disponibilidad, sino en las tácticas de forrajeo empleadas por cada individuo. El Colirrojo invernante en las Hoyas ofrece un inmejorable material de estudio para investigar los recursos de que disponen los diferentes individuos de una misma especie para enfrentarse a unas condiciones tan adversas como las de la invernada.

Capítulo 7. LA CONDUCTA DE SEGUIMIENTO ENTRE LOS PASSERIFORMES DE LAS RAMBLAS.

INTRODUCCION.

El invierno es, sin duda, la estación más difícil de superar por los pequeños Passeriformes insectívoros de zonas templadas y mediterráneas (Newton 1980, Spencer 1982, Bejer y Rudemo 1985), ya que su pequeño tamaño y elevado metabolismo les obligan a un balance termodinámico muy desfavorable frente a las bajas temperaturas, que además causan la falta de recursos alimenticios. Para muchas especies nortefías la única posibilidad de supervivencia pasa por la migración a zonas más cálidas y/o un cambio de dieta hacia recursos más accesibles y gratificantes desde el punto de vista calórico, como los frutos carnosos (Herrera y Jordano varios). Para las especies estrictamente insectívoras que permanecen en zonas relativamente frías, una de las salidas está en cambios conductuales que afectan especialmente a su sistema social: forman bandos homo o heteroespecíficos con el fin de reducir el tiempo de predación e incrementar su éxito a la hora de encontrar alimento (Ekman 1989, Hogstad 1989). El incremento en número de individuos del grupo posibilita un incremento en la tasa de vigilancia total (por tanto reducción del riesgo de predación) aún a costa de una reducción en la tasa individual, lo que concede a cada miembro del grupo más tiempo de forrajeo (Elgar y Catterall 1981, Clark y Mangel 1984, Lima 1985). Pero además la observación de los otros miembros del grupo puede también incrementar la eficacia como forrajeador de un individuo que se alimenta en parches descubierto por otros individuos más hábiles o experimentados (Pulliam y Millikan 1982, Giraldeau 1988). Sin embargo, el incremento de aves alimentándose en el mismo parche y sobre recursos similares o idénticos puede provocar competencia dentro del grupo, que se resuelve normalmente con interacciones agresivas que mantienen una jerarquía (Morse 1978, Herrera 1979, Sullivan 1984, Hogstad 1988a, b). Esto es relativamente común en grupos estables de especies muy próximas entre sí, con estrategias de forrajeo y uso del hábitat similares, como los Paridae, ampliamente estudiados en muchas zonas boscosas de Europa (Carrascal 1984, Moreno 1985). En cambio, en Baza y Grao, con un hábitat estructuralmente poco complejo y pocas especies con el mismo tipo de forrajeo coincidentes en el tiempo, la formación de estos complejos, organizados y estables bandos resulta poco imaginable.

Sin embargo, las condiciones ambientales adversas invitan a aprovechar las ventajas de este gregarismo. Entre los insectívoros de las ramblas aparece, en efecto, este impulso sinárquico, pero las peculiaridades del hábitat de las ramblas y la propia composición

específica de su avifauna dan lugar a bandos muy poco parecidos a los de los insectívoros forestales. Este tipo de bandos han sido descritos como algo anecdótico en varias ocasiones (Moore 1975, Tallowin y Youngman 1978): las estrategias de forrajeo de los componentes, percheador junto a rebuscador, es lo más novedoso de esta asociación frente, por ejemplo, a los bandos de pariformes, todos ellos rebuscadores en vegetación arbórea. Previamente hemos analizado las características de esta particular asociación, centrándonos en las dos especies más interactivas, Saxicola torquata y Sylvia undata (Zamora et al 1992), por lo que aquí sólo describiremos someramente sus características, y nos centraremos en los factores ecológicos y evolutivos que la rodean.

MATERIAL Y METODOS.

Estudio observacional.

El estudio observacional se llevó a cabo fundamentalmente en Baza durante el invierno 1989-1990 por tres observadores. La toma de datos se efectuó siguiendo un protocolo particular dada la naturaleza del fenómeno. En primer lugar, el tipo de muestreo elegido fue el de grabación continua (Martin y Bateson 1986), ya que sólo un registro continuo permitía comprobar si un ave seguía a otra o no. Consideramos que un rebuscador efectuaba seguimiento cuando cambiaba repetidamente de lugar de forrajeo para situarse en las cercanías de un ave percheadora que cambiaba de posadero; consideramos que dejaba de existir seguimiento cuando un cambio de posadero del percheador no era respondido por el seguidor, o bien cuando éste abandonaba intencionadamente a aquél. La grabación se efectuaba de forma simultánea por dos observadores, uno registrando los movimientos del percheador y otro del o los rebuscadores. Cada vez que se encontraba un posible hospedador no registrado antes en el mismo día se iniciaba una secuencia, con independencia si existía seguimiento o no. Registramos el tiempo de seguimiento, la composición del grupo, las distancias relativas entre seguidores y seguido, y la conducta de forrajeo de unos y otros. Posteriormente, el análisis de estos datos permitió evaluar las consecuencias de tal conducta, especialmente para el seguido. Para determinar la importancia cualitativa y cuantitativa de cada especie seguidora, se anotó la composición y distancias relativas dentro del grupo cada 30 s, como indicativo de la frecuencia con que aparecía el fenómeno en cada una de ellas.

Aunque se estudió el fenómeno para los tres posibles hospedadores invernales, S. torquata, Phoenicurus ochruros y Oenanthe leucura, la primera resultó de largo la más perseguida. Durante este invierno, 8 de las 14 tarabillas presentes en la rambla estaban marcadas individualmente con anillas de colores, y el resto eran identificables por

diferencias del plumaje o por ocupar territorios muy alejados; esto permitió reducir el sesgo en el muestreo hacia unos determinados individuos. Más detalles pueden consultarse en Zamora et al (1982).

En el invierno 1990-1991 las observaciones se llevaron a cabo por un solo observador, lo que impedía la misma precisión en la toma de datos. Por tanto, la atención se centró en registrar el tiempo de seguimiento en el mayor número de secuencias posibles, y no tanto en conseguir detalles sobre la relación seguidor-seguido, dado que tal análisis ya estaba hecho, con el fin de evaluar las diferentes incidencias del fenómeno dentro del invierno y entre un invierno y otro. Además, se intensificó el estudio en el Grao, para conocer también las diferencias entre zonas. En 28 secuencias en Baza se tomaron datos climatológicos tales como temperatura ambiente, velocidad del viento y cobertura de nubes en el cielo (Murphy 1987), para analizar el posible efecto del tiempo en la incidencia del seguimiento.

Para comprobar la dimensión espacial del fenómeno, se siguieron tres estrategias. En primer lugar, el estudio se intensificó en Grao en un grado similar al de Baza, con el fin de examinar las diferencias entre dos zonas sin salir de las Hoyas. En segundo, para comprobar el grado de coincidencia de las especies implicadas de modo directo en el seguimiento se seleccionaron nueve zonas en la Hoya de Guadix (incluyendo Grao) y dos en la Hoya de Baza (incluyendo la parcela de Baza); estas áreas fueron censadas entre una y seis veces (la mayor parte dos o tres) por el mismo observador (J.A. Hódar) y mediante el mismo método (transecto lineal con anchura de banda variable, Verner 1985) en los dos inviernos. Especialmente en Guadix, se trató de reflejar la evolución que el hábitat sufre desde el encinar adhesado o la estepa cerealista de los llanos hasta el tramo más bajo de las ramblas. Las parcelas escogidas fueron:

Llanos de Bujés (LLAN): en la Hoya de Guadix, TM Valle del Zalabí, UTM 30sVG9626; estepa cerealista con proporción variable de barbecho. Transecto de 8500 m.

Rambla del Agua-1 (H2O1): en la Hoya de Guadix, TM Guadix, UTM 30sVG9531; comienzo de rambla en encinar adhesado de muy poca cobertura (6% encina). Transecto de 1400 m.

Rambla del Agua-2 (H2O2): en la Hoya de Guadix, TM Guadix, UTM 30sVG9331; comienzo de rambla rodeado de cultivo cerealista, cauce con abundante Tamarix. Transecto de 1500 m.

Fuente Alamo (FALA): en la Hoya de Guadix, TM Guadix, UTM 30sVG9233; parte alta de la Rambla del Grao, zona rocosa rodeada de cultivo cerealista. cauce con vegetación baja poco espesa. Transecto de 1550 m.

Rambla de Zaraguil (ZARA): en la Hoya de Guadix, TM Guadix, UTM 30sVG9429; parte alta de rambla rodeada de cultivo cerealista; cauce con escasa vegetación de Retama. Transecto de 1450 m.

Rambla de Guajar (GUAJ): en la Hoya de Guadix, TM Guadix, UTM 30sVG9040; tramo medio de rambla con amplio cauce pero con zona de arrastre muy estrecha, vegetación escasa, sobre todo Retama. Transecto de 1850 m.

Rambla de Casablanca (CASA): en la Hoya de Guadix, TM Guadix, UTM 30sVG9045; tramo bajo de rambla, muy similar al Grao pero de menor amplitud y con algún cultivo cerealista cercano. Transecto de 1450 m.

Rambla del Grao (GRAO): en la Hoya de Guadix, ya descrita (Cap. 1).

Alicún (ALIC): entre ambas Hoyas, cerca del Arroyo de Gor, TM Villanueva de las Torres, UTM 30sVG9151; ladera rocosa no muy pendiente, con vegetación de romeral-aulagar y algunos cultivos de almendros. Transecto de 1150 m.

Barranco del Espartal (BAZA): en la Hoya de Baza; ya descrita (Cap. 1).

Barranco de Mazarra (MAZA): en la Hoya de Baza, TM Baza, UTM 30sWG2854; cercana a la anterior y muy similar en paisaje, aunque más estrecha y con menos diferencias entre laderas y cauces. Transecto de 800 m.

En tercer lugar, y como punto de contraste, se escogió una zona con un hábitat de parecidas características y avifauna similar a la de las Hoyas, pero en un ambiente mucho más térmico: la Playa del Arroz, en el TM de Aguilas (provincia de Murcia, UTM 30sXG3043). Es la parte final de una rambla justo antes de verter al mar; la vegetación se compone de Atriplex halimus, Launaea arborescens, Thymelaea hirsuta y Artemisia sp.; en los alrededores hay espartal y cultivos de algarrobos. En el invierno 1990-1991 se efectuaron en ella cinco censos sobre un transecto de 660 m. de longitud, y durante tres días y por parte de tres observadores se tomaron secuencias de actividad de las tarabillas presentes, con el fin de registrar, si se daba, el mismo comportamiento que en las Hoyas. Con posterioridad, añadimos otra zona lejos de las Hoyas: el saladar costero de Guardias Viejas, TM de El Ejido (provincia de Almería). Se llevaron a cabo ocho censos durante el invierno 1991-1992, sobre un itinerario de 2160 m. Estos datos inéditos han sido cedidos por M. Paracuellos.

Estudio experimental.

Una vez conocido cómo se desarrolla el fenómeno de seguimiento, la pregunta fundamental está en los motivos que inducen a los seguidores a poner en marcha tal comportamiento. Con anterioridad (Zamora et al 1992) propusimos como posibles desencadenantes dos factores: el uso del percheador como indicador de parche alimenticio

de alta calidad en un momento de escasa disponibilidad de recursos, o el aprovechamiento de la posición ventajosa del percheador en el posadero como vigía ante posibles predadores (Greig-Smith 1981).

Para el estudio de estas hipótesis, diseñamos una serie de experiencias con aves disecadas y grabaciones que permitieran comprobar el grado de respuesta de los seguidores, y en particular *S. undata*, a diferentes estímulos. El primer paso consistió en la construcción de una cimbelera que nos permitió situar modelos disecados de aves percheadoras en actitud de búsqueda de alimento a distancias que no interferían la actividad de los posibles seguidores; el artilugio iba complementado por dos altavoces, que permitían igualmente a distancia enviar diferentes reclamos de aves.

La cimbelera consta de un armazón de madera, fácilmente camuflable entre la vegetación, con tres rieles por los que pueden desplazarse independientemente tres varillas de 85 cm de longitud; las tres van sujetas al suelo por una cinta elástica, de modo que en condiciones normales la varilla reposa en el suelo. La erección de la varilla se consigue tirando de una cuerda sujeta a ella, ésta alcanza un tope cuando llega a la posición vertical, y vuelve a bajar por la acción de la cinta elástica cuando la tensión de la cuerda se lo permite. A ambos lados de la cimbelera y a unos 2 m se situaban los dos altavoces, que iban conectados al punto de observación por dos largos cables. El mecanismo es ligero, se instala rápidamente en el campo con poca dificultad y puede accionarse desde una distancia de 40-50 m.

La primera experiencia debía evaluar la efectividad del mecanismo, es decir, comprobar si las currucas rabilargas se acercaban al modelo y comían en sus inmediaciones cual si de un ave viva se tratara. En esta fase usamos modelos de *S. torquata*, *P. ochruros* y, como control, *Carduelis carduelis*, aunque posteriormente restringimos las experiencias al modelo de Tarabilla. En todos los casos, la señal iba reforzada por el reclamo o canto de la especie del modelo. Cada prueba comenzaba con el modelo en el suelo y silencio, y comenzaba con la erección del modelo y el inicio del reclamo. Durante tres minutos se anotaba toda actividad alrededor del modelo por parte de otras aves.

La segunda experiencia, una vez comprobada la efectividad del montaje, debía evaluar la respuesta a los estímulos desencadenantes. Para comprobar la hipótesis de marcaje de parche, se disponían 10 placas de Petri de 40 mm de diámetro en un radio de 4 m en torno al montaje; las placas iban cebadas con 5 larvas del lepidóptero *Heterogynis andalusiaca*, fácilmente recolectables en las artemisas, de modo que el entorno del montaje resultaba

altamente atractivo como lugar de forrajeo. En esta experiencia se mantenía erecto al modelo de tarabilla y el reclamo sonando hasta la llegada de alguna curruca rabilarga. Entonces se esperaban 30 s, tras los cuales se bajaba el modelo y se interrumpía el reclamo. Si la rabilarga seguía comiendo y no trataba de buscar al hospedador quedaría evidenciado el móvil trófico; si lo buscaba y olvidaba el parche cebado el móvil debía ser otro. Para comprobar la hipótesis de protección frente a predadores, se repetía el mismo esquema pero con un modelo de Lanius excubitor disecado situado a unos 25 m de distancia en un lugar muy visible, en una percha de 1.5 m de altura. Si el abandono del parche cebado e intento de seguimiento era más frecuente, quedaría evidenciado que el riesgo de predación era desencadenante del fenómeno. Aunque no hemos encontrado a S. undata entre las presas de L. excubitor, sí han aparecido S. melanocephala y otras aves de tamaños similares o mayores (Cap. 3), por lo que la elección de esta especie como modelo para testar esta hipótesis nos parece adecuada, y bastante más practicable que con Falco tinnunculus, que caza fundamentalmente al vuelo.

RESULTADOS.

Resumen del estudio observacional.

Los resultados expuestos en Zamora et al (1992) evidencian que la actividad de la rabilarga en torno a la tarabilla ocasiona un descenso en su eficacia de caza, al desarrollar su actividad en el campo de visión, y por tanto posible campo de captura, de ésta. Las dos únicas variaciones manifiestas en el patrón de forrajeo de la tarabilla que es seguida son la disminución en el número de retornos a la percha y el número de capturas por unidad de tiempo; las maniobras de captura empleadas son las mismas y en similar proporción. La rabilarga, por contra, sí cambia con mucha claridad su patrón de forrajeo, usando preoientemente el picoteo en el suelo durante los períodos de seguimiento frente a la rebusca en la vegetación cuando está sola. No está claro si sale beneficiada en la cantidad de presas que obtiene, ya que sus movimientos son tan rápidos que resulta sumamente complicado describirlos. Ciertamente, no hay ninguna evidencia de captura de rabilargas por alcaudón o por cernícalo, aunque esto no implica que presente un mayor grado de protección que el resto de los pájaros presentes en la rambla.

Por otro lado, no se han observado robos de presa por parte de la rabilarga a la tarabilla, algo en todo caso difícil dado el tamaño de las presas consumidas por ambas (Cap. 3), lo que facilita una ingestión rápida. En sólo dos ocasiones hubo agresiones de la tarabilla a la rabilarga, una frecuencia muy baja en el período de estudio, 225 horas en

1989-1990. En el invierno 1990-1991 (unas 205 horas entre Baza y Grao) no se observó una sola agresión.

| Zona | Especie/Inv. | N | D | E | F |
|------|--------------|--------------|----------------|----------------|--------------|
| GRAO | P.oc. 90-91 | 2.9 (13, 70) | 11.1 (7, 54) | 0 (4, 26) | 8.3 (12, 60) |
| | S. to.89-90 | --- | 54.3 (6, 46) | 16.7 (11,84) | 64.7 (4, 34) |
| | S. to. 90-91 | 31.4 (7, 51) | 50.0 (3, 16) | --- | 11.3 (9, 71) |
| BAZA | S. to. 89-90 | 35.0 (2, 20) | 36.2 (18, 210) | 39.1 (5, 46) | 21.2 (3, 80) |
| | S. to. 90-91 | 23.4 (8, 77) | 6.7 (14, 90) | 40.2 (10, 102) | 36.8 (2, 19) |

Tab. 7.1. Incidencia del seguimiento de S. undata, P. collybita y S. melanocephala a S. torquata y P. ochruros en Baza y Grao durante los dos inviernos estudiados. Los paréntesis indican el número de secuencias y de intervalos sobre los que se obtuvo el porcentaje.

Dimensión espacial y temporal del fenómeno.

Aunque la impresión subjetiva es que el seguimiento se va intensificando a medida que avanza el invierno (R. Zamora com. pers., obs. pers.), no hay evidencia clara de este hecho en las secuencias obtenidas (Tab. 7.1) en ninguna de las dos zonas. En ambas el seguimiento a tarabilla fue más intenso el primer invierno (Baza 33.1%, Grao 37.2%) que en el segundo (25.0% y 23.2%), y como podemos ver el primer invierno tuvo más seguimiento en Baza y el segundo en Grao. No hay apenas secuencias de otras especies seguidas, salvo de colirrojo en el segundo invierno en Grao. Para la Tarabilla, no hay diferencias en la intensidad de seguimiento entre sexos para el total de secuencias en ambas zonas (Baza: $Z = -0.236$, $n = 70$, n.s.; Grao: $Z = -0.270$, $n = 39$, n.s.; test de Mann-Whitney), y sólo muy ajustadamente aparece para Baza en el primer invierno un mayor seguimiento en los machos ($Z = -1.985$, $n = 28$, $p < 0.05$).

De hecho, los intentos de seguimiento a otras especies por parte de la rabilarga son frecuentes, pero sólo con la Tarabilla y ocasionalmente con el Colirrojo Tizón consiguen una cierta continuidad. Hemos observado al menos un intento a Galerida theklae y a Parus major, y varios a O. leucura; esta última respondía rápidamente con largos vuelos que la Rabilarga era incapaz de seguir. En cuanto a los otros seguidores, Phylloscopus collybita apareció con asiduidad en el primer invierno, pero su muy baja densidad en el segundo imposibilitó el contraste entre años. Sylvia melanocephala apareció en pocas ocasiones, y sólo en Baza.

La única causa próxima que parece sobresalir del análisis sobre la incidencia del seguimiento es que son necesarias densidades altas de los pájaros implicados. De hecho, la intensidad de seguimiento por rabilarga en cada una de las secuencias registradas se muestra significativamente correlacionada con la densidad de rabilargas ($r = 0.329$,

n=73, $p < 0.005$), pero no de tarabillas ($r = 0.202$ n= 73, n.s.) en Baza, aunque no en Grao ($r = 0.001$ y 0.147 respectivamente, n= 62, n.s.). Sin embargo, para esto es necesario tomar juntas las secuencias de ambos años, lo que da suficiente variación a las densidades; tomando los inviernos por separado, sólo aparece una tendencia marginalmente significativa en el segundo invierno del Grao para ambas densidades ($0.10 > p > 0.05$, n= 19). No hay ninguna correlación, aunque sí tendencia a la asociación, entre la intensidad del seguimiento y temperatura ($r = -0.200$, n.s.) y cobertura del cielo ($r = -0.212$, n.s.); en cambio, para la velocidad del viento ni siquiera aparece tendencia ($r = -0.036$, n.s., n= 28 en todas).

La distribución de las especies implicadas en las parcelas estudiadas (Tab. 7.2) muestra un grado de coincidencia bastante alto; sólo P. ochruros va un poco aparte, y aparece en prácticamente todas las zonas, incluso en el llano cerealista, aunque con densidades muy variables. S. torquata parece el ave más restringida, algo lógico dadas las especiales condiciones de hábitat que requiere su tipo de forrajeo: buenos posaderos de altura y tipo adecuado y suelo libre donde cazar. En consecuencia, muestra una clara querencia por la parte baja de las ramblas, donde las quenopodiáceas le ofrecen buen posadero y la cobertura de suelo desnudo es grande; en Alicún aprovecha el borde de un cultivo para entrar en un biotopo más cerrado de lo habitual, como es el aulagar. Como reflejan los valores de densidad, la rabilarga también prefiere los tramos bajos de rambla, aunque aparece en los altos. Esto supone que ambas especies van a coincidir con mucha frecuencia en estas zonas, que son precisamente las mejor conservadas de las Hoyas en el sentido de que su hábitat no se ha visto demasiado afectado por usos agrícolas.

En cuanto a la información aportada por Aguilas y Guardias Viejas, resulta contradictoria. Aguilas presenta una gran densidad de Tarabilla y Colirrojo respecto a las Hoyas, y similares cifras en Rabilarga; sin embargo, en unas 50 horas de observación no se registró un sólo intento de seguimiento. El hábitat es muy similar; la única diferencia es la termicidad de la zona. Esto podría suponer que la disponibilidad de artrópodos sea más alta, y que la rabilarga no necesite seguir a nadie: su forrajeo en esta zona es la típica rebusca dentro de vegetación (Cody 1985). En Guardias Viejas, igualmente mucho más térmica que las Hoyas, la densidad de las dos especies es algo menor, sin embargo el seguimiento es observable con cierta frecuencia (M. Paracuellos, com. pers.). A la vista de tal contraste, y sin haber estado personalmente en Guardias Viejas ni disponer de datos cuantitativos más amplios, estas dos zonas aclaran poco sobre las motivaciones del seguimiento.

Resultados de las experiencias.

El programa previsto de experiencias se ha visto dificultado por las bajas densidades registradas en los dos últimos inviernos, 90-91 y 91-92, y visto el papel que parece jugar el número de aves presentes, la eficacia del montaje resultó escasa. Las 8 pruebas efectuadas con modelo y reclamo de tarabilla, el teóricamente más efectivo, sólo ofrecieron dos registros con acercamiento manifiesto de alguna rabilarga, y sólo en uno de ellos el acercamiento fue a menos de 4 m, pero además en este caso la actitud de la rabilarga no fue comer en las inmediaciones del modelo, sino observarlo desde una mata como esperando un cambio de posadero. Ante tan baja respuesta, sólo se intentó dos veces el montaje del parche cebado artificialmente, que por desgracia también ofreció resultados nulos.

Dimensión taxonómica: quiénes siguen.

Aunque todo el estudio se ha basado en el par tarabilla-rabilarga, hemos hablado ya de la concurrencia de otros seguidores y otros patrones en el fenómeno. El conjunto de patrones parece bastante limitado por la necesidad de los seguidores de controlar a éstos visualmente y la capacidad de vuelo de los rebuscadores, lo que carga la presión sobre la tarabilla. Los seguidores son igualmente un grupo bastante limitado, y una revisión bibliográfica sólo consiguió registrar referencias anecdóticas: la "coincidencia espacial reiterada" de tarabilla y rabilarga era ya conocida en Inglaterra (Moore 1975), pero en la estación reproductora, no en invierno; señala además la ausencia de interacciones agresivas entre ambas. (Hablar de Tallowin y Youngman 1978). Richardson (1965) habla del mismo grupo de especies seguidoras (S. melanocephala, S. undata y P. collybita) para la rambla de Tartala, en la cercana Almería, durante el invierno, pero usando como patrón a O. leucura, incluso durante 30 minutos de forma continuada; también registra al menos dos agresiones a P. collybita seguidores.

Por todo ello, la sorpresa sólo fue relativa cuando en agosto de 1990 encontramos el mismo comportamiento en Sylvia conspicillata, que perseguía a Oenanthe hispanica y a las primeras tarabillas bajadas de la sierra. Tampoco era una novedad en la bibliografía; una nueva revisión nos mostró que la Curruca Tomillera había sido observada en tal actitud junto a Oenanthe deserti (Cornwallis y Porter 1982) y Oenanthe finschii (Amies 1990), pero de nuevo eran sólo citas anecdóticas y ningún dato cuantitativo. Como el protocolo estaba ensayado para la rabilarga, parecía fácil aplicarlo directamente a la tomillera; sin embargo, aparecieron algunas dificultades. Por un lado, la tomillera parecía efectuar seguimientos sólo una vez acabada la cría, y la densidad de patrones disponibles, tarabilla

y collalba rubia, resultaba escasa entre agosto y septiembre; por otro, tampoco la tomillera alcanzó valores de densidad elevados, lo que hacía el seguimiento menos rentable para el mismo tiempo de observación. A ello se añadía que la actividad de las aves a final de verano se constriñe a dos picos muy pronunciados al amanecer y al atardecer; fuera de ellos era imposible la observación. Con todo, 7 secuencias de tarabilla en Baza y una en Grao ofrecían una importante intensidad de seguimiento: 14.6% (n= 123) y 41.7% (n= 12), respectivamente. El dato de Grao resulta poco fiable por provenir de una sola secuencia, pero al menos indica que el fenómeno volvía a aparecer en las dos parcelas. Las secuencias de Collalba Rubia fueron igualmente productivas, aunque no se obtuvieron datos en Grao; seis secuencias en Baza ofrecieron un 22.9% (n= 83) de seguimiento.

También se intentó trasladar el esquema de pruebas experimentales de la rabilarga a la tomillera, pero nuevamente los resultados fueron nulos. Las experiencias tuvieron lugar en agosto de 1991, y en buena medida se plantearon como un ensayo para las experiencias del invierno siguiente, ya con la cimbelera. Por ello, efectuamos todo tipo de combinaciones entre cantos y modelos con todas las posibles especies implicadas:

Saxicola torquata: modelo solo, reclamo solo, modelo+reclamo,
modelo+canto de jilguero.

Oenanthe hispanica: modelo solo, reclamo solo, modelo+reclamo,
modelo+canto de jilguero.

Sylvia conspicillata: reclamo solo.

Carduelis carduelis: canto solo.

Cada prueba duró cinco minutos y se reiteró cinco veces. El resultado fue absolutamente decepcionante: ni una sola vez un tomillera se acercó a menos de 20 m. del montaje, con ninguno de los estímulos; sólo en una ocasión un macho de collalba rubia prestó atención al modelo de su especie. La densidad de tomilleras en la rambla en agosto de 1991 fue de 1.9 individuos/10 Ha, y sólo había llegado a 3.0 en julio, menos de la mitad que en agosto de 1990. En consecuencia, decidimos restringir las experiencias invernales al par más interactivo, máxime teniendo en cuenta el poco resultado obtenido el invierno 90-91 con patrones y cantos alternativos, y usamos únicamente modelos de tarabilla y reclamos de tarabilla y rabilarga, con los resultados ya expuestos anteriormente.

DISCUSION.

A la vista de los escasos resultados, es arriesgado aventurar opiniones sobre las hipótesis ya planteadas o proponer otras nuevas. Lo único que parece claro por el momento

es la necesidad de una alta densidad de posibles seguidores y otra razonablemente alta de posibles patrones para que el seguimiento alcance dimensiones que permitan un manejo experimental, y sin él es imposible testar correctamente las hipótesis .

La tarabilla, por su patrón de forrajeo (Greig-Smith 1983, Moreno 1984) debe seleccionar de forma muy precisa sus posaderos ajustando su permanencia en ellos en función de la densidad de presas disponibles (ver Andersson 1981 para Saxicola rubetra). Por ello, la permanencia en las cercanías de la tarabilla puede asegurar a las rabilargas y en general a sus seguidores que su zona de campeo adyacente al patrón va a tener una cantidad de alimento superior a la media. El problema, dado el cambio de forrajeo que sufre la rabilarga mientras efectúa seguimiento, estaría en comprobar si la rabilarga comiendo en suelo junto a la tarabilla obtiene más presas por unidad de tiempo que comiendo sola en la vegetación. Esto es algo poco menos que impracticable, ya que la rabilarga es muy veloz en el suelo y prácticamente invisible cuando forrajea en un matorral. La experiencia con parches cebados, aún siendo efectiva, podría dar lugar a resultados equívocos en este sentido: si la rabilarga abandona el parche a pesar de la gran cantidad de alimento ¿lo hace porque sólo busca la protección frente a la predación, o porque tiene tan asumido que si la tarabilla abandona el parche es porque es subóptimo, y lo abandona sin entrar a valorarlo por su cuenta? Por otra parte, también podría ocurrir que la rabilarga utilizara a la tarabilla como marcador en los cambios de posadero y como vigía cuando ya está en él, de modo que, aunque "supiera" que el parche es bueno, siguiera a la tarabilla para no forrajear en suelo raso y sin protección.

Hay casos muy evidentes de uso de especies "marcadoras" de buenos parches alimenticios (Barnard y Thompson 1985), pero por otro lado hay también varios ejemplos de uso de especies vigías por parte de otras aves (Greig-Smith 1981, Brosset 1989, Erard 1991). El caso más espectacular puede ser el estudiado por Greig-Smith (1981), en el que hasta 15 especies de insectívoros y granívoros utilizan la presencia y las llamadas de alarma de la tarabilla como aviso de predadores. En Baza hemos observado algo similar en dos ocasiones, con Emberiza cia y Anthus pratensis como perseguidores de la tarabilla; en otras dos ocasiones la perseguida era una Oenanthe leucura, y Acanthis cannabina quien buscaba protección. Sin embargo, las diferencias en las actitudes de los pájaros seguidores y las consecuencias para el forrajeo del perseguido hacen que puedan diferenciarse ambos casos con total claridad (Zamora et al 1992).

La consecuencia más clara parece el establecimiento de una interferencia competitiva entre ambas especies, dado el perjuicio que la tarabilla sufre por la acción de la rabilarga: hasta un 13.5% de las presas potenciales dejan de ser capturadas (Zamora et al

1992), en una época como es la invernal en que encontrar alimento es el problema más grave para los pequeños insectívoros. Pero el perjuicio para la tarabilla puede no ser sólo por interferencia. En el Cap. 4 podemos ver diferencias manifiestas en la dieta entre ambas especies, que se reflejen en un bajo solapamiento trófico. Sin embargo, un repaso a la Tab. 5.11 nos hace ver que tienen el índice de coincidencia en la dieta más alto de todas las especies invernales. En otras palabras: el efecto que produce la alta densidad de rabilargas es que, aunque el número de presas coincidentes sea bajo, el alto número de individuos que las consumen incrementa el resultado final: un grado importante de competencia de explotación que se uniría a la de interferencia. Podría incluso ocurrir que el vaciado del parche por parte de la rabilarga fuera el motivo que indujera a la tarabilla a no repetir posadero y cambiar simplemente porque el parche ya es subóptimo.

Las consecuencias que esto puede representar para la población invernante son poco agradables. Todas las zonas de invernada de la tarabilla en las Hoyas tienen rabilargas en apreciables densidades, lo que hace presumir que en todas ellas sufrirán el mismo parasitismo. Ambas especies reproducen juntas en altitudes medias de las sierras (Pleguezuelos 1992), y por encima del límite del matorral pulvinular coinciden tarabilla y curruca tomillera como reproductores. Aunque se han efectuado varias prospecciones en época de reproducción en la Sierra de Baza, no se han encontrado indicios de seguimiento de rabilarga ni de tomillera, frente a los observados por Moore (1975) en Inglaterra, pero esto no es un seguro de su ausencia. También la cabecinegra sube hasta el supramediterráneo como reproductor, sólo P. collybita es un invernante norteño estricto. Si el efecto dentro de una invernada puede ser tan fuerte para las tarabillas como lo fue en el invierno 89-90, si aparece año tras año aunque con diferentes intensidades, si puede traspasar los límites de la invernada y darse en la cría o durante el otoño, si no se restringe al espacio de las Hoyas como corroboran los datos de Almería, parece obligado pensar en la importancia de una interacción de este tipo, tanto por su intensidad a tiempo ecológico como por su continuidad a tiempo evolutivo (Schemske 1983, Welden y Slauson 1986).

Para concluir, es obligado hacer una reseña a la visión de muchos trabajos que pretenden analizar las relaciones existentes entre distintos grupos de aves. Como repasábamos en el Cap. 4, la selección habitual del grupo de trabajo es la taxonómica (MacArthur 1958: género Dendroica, Lack 1971 : género Parus, Cody y Walter 1976: género Sylvia, Dhont 1989: género Parus) o la de gremio, con cualquiera de sus posibles criterios de clasificación (Alatalo y Alatalo 1979, Moreno 1981, Nudds 1982). En un estudio de estos tipos una interacción como la descrita aquí puede resultar ignorada, en beneficio quizá de las relaciones de, por ejemplo, S. torquata con otros Turdidae,

especialmente P. ochruros. Las evidencias de interacción son mayores: el tamaño corporal es similar, la estrategia de forrajeo bastante coincidente, las dietas son parecidas, incluso pueden volver a encontrarse en los territorios de cría. Y una evidencia muy fuerte: hay encuentros agresivos entre ellos con cierta frecuencia. En cambio, S. torquata respecto a las Sylvia o Phylloscopus son de distinta familia, su patrón de forrajeo es absolutamente diferente, las dietas apenas se solapan y no aparecen encuentros agresivos. Todo esto da una idea de la necesidad de enfocar tales estudios con una visión lo más amplia posible, sin limitarse en la taxonomía o en una de las definiciones al uso de gremio. Los gremios son más útiles como herramientas de trabajo cuando incluyen taxones distintos que interactúan (Root 1967, Hawkins y MacMahon 1989), y las "comunidades" no deben quedarse en la taxocenosis, sino que debe incluir los miembros de la comunidad que interactúan entre sí (Wiens 1989b).

Capítulo 8. RELACIONES TROFICAS DE LOS PASSERIFORMES CON OTROS TAXONES:
Lacerta lepida y Latrodectus tredecimguttatus.

INTRODUCCION.

Los estudios que pretenden investigar sobre interrelaciones entre especies escogen normalmente el conjunto de organismos a estudiar basándose en su similitud taxonómica, lo cual les proporciona especies por lo general parecidas en su morfología y conducta, y relacionadas filogenéticamente (vg Cody y Walter 1976, Sherry 1984). Durante mucho tiempo, estos trabajos buscaban evidencias de bajo solapamiento de nicho y divergencia de caracteres como evidencia de una selección de los individuos que evitaban la competición interespecífica por estas vías (Lack 1969, Alatalo 1981, 1982, Moreno 1981). Actualmente este tipo de trabajos continúan, pero se consideran otras hipótesis alternativas además de la ya manida invocación al "fantasma de la competición en el pasado" (Connell 1980) como causante de desplazamiento de nichos, de divergencias morfológicas y/o de especiación simpátrica.

Sin embargo, la estrategia más seguida hoy día es seleccionar el grupo presumiblemente interactuante usando como criterio no la cercanía taxonómica, sino la similitud en el uso de un recurso determinado, aunque esto implique la inclusión de especies no relacionadas taxonómicamente. El mismo MacArthur (1972) reconoció ya la posibilidad de que importantes efectos competitivos tuvieran lugar entre amplios conjuntos de especies sin conexión taxonómica, en lo que se llamó competición difusa. Esto es obvio, ya que la competición viene definida por el solapamiento en el uso de los recursos, sin especificar nada sobre la taxonomía de los competidores (Morse 1975, Reichman 1979), pero hasta hace poco tiempo no se le ha prestado la debida atención a esta posibilidad. Mientras los estudios sobre competición entre aves son legión (ver revisión en Wiens 1989b tablas 1.6 y 1.9), los trabajos que incluyen otros organismos son escasos (pero véanse Fenton y Fleming 1976, Wright 1979, 1981, Schluter 1986, Haemig 1992). El estudio de pequeños y bien definidos gremios a ser posible usuarios o consumidores de uno o unos pocos recursos fácilmente medibles, sin importar la taxonomía, debe ser sin duda un campo de trabajo mucho más productivo en conocimientos sobre relaciones interespecíficas competitivas o no que los restringidos a gremios taxonómicos (Landres y MacMahon 1983, Wiens 1989b).

Por nuestra parte, hemos intentado esbozar un estudio de este tipo que involucrara a las especies de aves estivales que capturan sus presas en el suelo con otros dos

componentes de la comunidad del Barranco del Espartal que capturan igualmente presas en el suelo, pero difieren en estrategias de caza, ritmos de actividad, morfología, y por supuesto en taxonomía: un reptil y un arácnido.

MATERIAL Y METODOS.

Obtención de las muestras.

Las cuatro especies de aves seleccionadas del total son Galerida theklae, Lanius excubitor, Oenanthe hispanica y O. leucura. Las cuatro consumen fundamentalmente presas terrestres, mediante descenso desde percha o picoteo (Cap. 5). Para ajustar la coincidencia temporal con las fenologías de las otras dos especies, hemos tomado los datos de alimentación de estas aves entre los meses de mayo y septiembre (ambos inclusivos) de 1991. La metodología para el análisis de la alimentación de estas aves se describió con detalle en el Cap. 3, y no será repetida aquí.

El reptil escogido fue Lacerta lepida, el lacértido de tamaño grande más frecuente en la rambla. Las muestras para el estudio de su dieta se obtuvieron recogiendo periódicamente los excrementos que iban dejando en sus zonas de querencia dentro del Barranco (ver, por ejemplo, Hernández et al 1990); esto nos permitió además calcular la población de lagartos de la rambla en un mínimo de 12 adultos, lo que supone una densidad (en una estima bastante conservadora) de 3 ind/10 Ha. Para evitar confusiones con otros lacértidos también presentes en Baza, como Acanthodactylus erithrurus o Psammodromus algirus, sólo se recogieron las fecas que por su tamaño nos aseguraban su procedencia; esto implica que la dieta analizada responde sólo a la de los lagartos adultos. Un total de 94 fecas fueron recogidas en el período de estudio. El análisis se efectuó por disgregación en seco del excremento y examen bajo lupa binocular.

El arácnido escogido fue Latrodectus tredecimguttatus, un Therididae común en los matorrales bajos de Baza, donde instala su tela en forma de capuchón invertido a unos 15-40 cm. de altura. Esta araña almacena los restos de sus presas como envoltorio del capuchón de seda, por lo que basta recoger ésta una vez concluido su período de actividad para disponer de una muestra fiable y fácilmente analizable de su alimento. Para tomar las muestras, se marcaron 30 telas en un área de unas 0.4 Ha a principios de mayo de 1991, y se recogieron a final de septiembre. La parcela estaba situada en una zona llana del sector REL (Cap. 1). En este sector y en el cauce de la rambla es donde son más comunes, ya que parecen necesitar suelo llano para instalar sus telas, por lo que, a la hora de calcular la densidad de telas, hemos considerado que las laderas no presentaban

telas, y que rellanos y cauce tenían densidades equiparables a la parcela escogida. Durante todo el verano se controlaron habitualmente, en un principio intentando anotar las presas capturadas en cada uno de los meses con el fin de efectuar un seguimiento temporal más detallado, pero ante la imposibilidad de un control adecuado cuando las presas eran numerosas, optamos por analizar todo el período como conjunto. El seguimiento de las telas nos permitió constatar un buen número de abandonos de telas o muertes de las inquilinas mucho antes de septiembre; estas telas abandonadas no fueron usadas en el análisis. Se obtuvieron 12 telas en la parcela marcada, a las que se añadieron otras tres cogidas en los alrededores. Dado que las presas permanecían casi siempre enteras, las medidas de las presas fueron efectuadas con calibrador de 0.01 mm de precisión; sólo ocasionalmente se recurrió a la lupa binocular.

Tratamiento y análisis estadístico de los datos.

Una vez reconocidas y medidas las presas, las estimas de longitudes y biomasa se efectuaron utilizando las mismas ecuaciones obtenidas y descritas en el Cap. 3 (Ap. **). Los resultados se expresan como porcentajes de frecuencia de aparición, frecuencia numérica y biomasa por especie y estación. Hemos empleado para ello 20 categorías de presa, dos de ellas vegetales. Para la fracción vegetal no se expresa frecuencia numérica ni tamaños; la falta de estos datos obliga a centrar el análisis estadístico en las presas animales.

Para comparar la incidencia de los diferentes grupos-presa entre las especies estudiadas se ha usado el test de la G sobre las frecuencias numéricas, y el análisis de la varianza (ANOVA) para la misma comparación sobre las longitudes y biomasa (previa transformación logarítmica), usando la F de Scheffé para comparaciones apareadas (Zar 1984). Al igual que en el Cap. 4, debido al bajo número de presas con tamaño y biomasa estimado para G. theklae, tanto en el ANOVA total como en las comparaciones apareadas hemos repetido el análisis mediante pruebas no paramétricas (Kruskal-Wallis y Mann-Whitney, Zar 1984), apareciendo discrepancias en dos casos que más tarde comentaremos. Para examinar las relaciones tróficas entre los pares de especies, usaremos el índice de solapamiento de Schoener (1968, $O = 1 - (|P_{ij} - P_{ik}|/2)$ siendo P_{ij} y P_{ik} la proporción en la que las especies j y k hacen uso del recurso i), aplicándolo para biomasa, frecuencia y tamaño de presa.

Para el cálculo de consumo energético por parte de cada una de las especies, hemos usado varias vías. En Latrodectus hemos convertido directamente el número de presas consumidas por tela en cinco meses a las consumidas por las telas presentes en 10 Ha en

un día, mediante aritmética simple. Para Lacerta lepida, usamos inicialmente las ecuaciones de Avery (1971) para el cálculo de ingesta de alimento, pero sus valores eran muy reducidos, lo que era achacable a que sus estimas fueron realizadas sobre Lacerta vivipara, un animal mucho menor (3.5 g de peso medio). Por ello, recurrimos a las estimas propuestas por Loumbourdis y Hailey (1991) sobre Agama stellio, un animal más parecido a L. lepida por su tamaño (66.0 g); de las dos estimas propuestas por los autores, usamos la calculada sobre producción fecal, que proporcionaba un mayor ajuste a la dieta en libertad del animal. Hemos supuesto un peso medio para los lagartos de 74.9 g (Busack 1989).

Para las aves, hemos tomado las ecuaciones propuestas por Kendeigh et al (1977) para estimar su consumo energético diario. Usando las equivalencias energéticas para diversos tipos de alimento ofrecidas por Karasov (1990) y Bell (1990) y aplicándolas a las proporciones de biomasa obtenidos en el estudio de la dieta, hemos calculado la energía obtenida por cada ave con 100 g en peso seco de alimento; dividiendo por el consumo diario pudimos calcular el consumo en biomasa por individuo, y multiplicando por la densidad, el de los individuos presentes por unidad de superficie. En la Tab. 8.1 hemos ejemplificado el proceso en O. leucura.

El consumo energético diario de un adulto de O. leucura de peso 37.4 g durante primavera-verano a una temperatura media de 20.5°C es (Kendeigh et al 1977) de 118.85 Kj/día.

100g (en peso seco) del alimento consumido por la Collalba Negra en esta época (Tab. 8.2) proporcionan (Karasov 1990, Bell 1990) 1594.24 Kj de energía neta, por lo que permitirían a la Collalba alimentarse durante $(1594.24 \text{ kj}) / (118.85 \text{ kj/día}) = 13.41$ días. El consumo diario en peso seco de una Collalba Negra es, entonces, $100\text{g} / 13.41 \text{ días} = 7454.80 \text{ mg/día}$. De ellos, la fracción animal (Tab. 8.2) es $7454.80 \text{ mg/día} \times 0.8030 = 5986.33 \text{ mg/día}$. Igualmente, 11675.73 mg de alimento animal (=1053 presas, Tab. 8.2) permitirían a la Collalba Negra un consumo de $1053 \text{ presas} / (11675.73 \text{ mg} / 5986.33 \text{ mg/día}) = 539.89 \text{ presas/día}$.

Por tanto, el consumo de 0.72 Collalbas negras/10 Ha en el Barranco entre mayo y septiembre significa 388.72 presas/10 Ha/día, o bien 4310.16 mg/10 Ha/día de alimento animal. Basta ahora multiplicar estas cifras por las proporciones de cada uno de los grupos en frecuencia o biomasa en la Tab. 8.2 para obtener una aproximación de los tipos de presas consumidas en un día en el Barranco por este ave.

Tab. 8.1. Ejemplo de el cálculo de estima del consumo diario, en biomasa y en número de presas, por parte de una de las especies consideradas.

| GRUPO | GTH | LEX | OHS | OLE | LTR | LLP |
|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| ARAC | 1.79 | 3.51 | 1.20 | 0.00 | 5.51 | 1.86 |
| ARAN | 8.93 | 0.96 | 2.41 | 0.38 | 8.66 | 0.28 |
| ISOP | 1.79 | 2.24 | 1.03 | 1.14 | 18.11 | 0.37 |
| MYRP | 1.79 | 0.32 | 0.52 | 1.04 | 0.79 | 1.30 |
| ORTH | 1.79 | 16.29 | 9.79 | 4.37 | 2.36 | 3.90 |
| HOMP | 5.36 | 0.00 | 0.86 | 0.09 | 0.00 | 0.00 |
| HETP | 1.79 | 2.56 | 4.12 | 0.95 | 0.00 | 2.23 |
| LEPL | 8.93 | 1.60 | 2.58 | 0.38 | 0.00 | 0.46 |
| CARB | 1.79 | 8.95 | 1.03 | 0.28 | 1.57 | 22.19 |
| TENB | 7.14 | 13.74 | 3.61 | 1.80 | 47.24 | 33.05 |
| SCAR | 1.79 | 6.39 | 0.86 | 0.19 | 1.57 | 4.74 |
| CURC | 1.79 | 4.15 | 1.72 | 1.80 | 0.79 | 8.36 |
| COLO | 25.00 | 6.39 | 12.03 | 3.89 | 1.57 | 9.01 |
| HYNF | 1.79 | 6.71 | 5.50 | 1.23 | 2.36 | 3.16 |
| FORM | 21.43 | 12.14 | 49.83 | 81.58 | 8.66 | 5.85 |
| INID | 3.57 | 1.92 | 2.75 | 0.57 | 0.79 | 3.06 |
| REPT | 3.57 | 11.82 | 0.17 | 0.28 | 0.00 | 0.09 |
| AVMM | 0.00 | 0.32 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.09 |
| n° presas | 56 | 313 | 582 | 1053 | 127 | 1077 |
| ARAC | 0.72 | 0.99 | 0.93 | 0.00 | 5.36 | 1.25 |
| ARAN | 19.19 | 1.87 | 13.30 | 1.23 | 11.94 | 0.17 |
| ISOP | 1.06 | 0.41 | 0.41 | 2.74 | 5.56 | 0.18 |
| MYRP | 3.35 | 0.03 | 1.83 | 7.90 | 0.59 | 0.95 |
| ORTH | 4.52 | 15.54 | 43.04 | 29.30 | 1.19 | 6.24 |
| HOMP | 0.09 | 0.00 | 0.04 | 0.07 | 0.00 | 0.00 |
| HETP | 0.75 | 0.13 | 1.90 | 1.56 | 0.00 | 0.86 |
| LEPL | 1.97 | 0.16 | 1.84 | 0.41 | 0.00 | 0.80 |
| CARB | 0.02 | 4.34 | 0.01 | 0.60 | 0.84 | 8.85 |
| TENB | 11.93 | 1.70 | 12.05 | 11.33 | 71.73 | 58.51 |
| SCAR | 0.97 | 0.73 | 0.98 | 0.68 | 0.81 | 5.12 |
| CURC | 0.88 | 1.08 | 0.48 | 1.63 | 0.08 | 4.26 |
| COLO | 0.74 | 4.30 | 11.66 | 1.49 | 0.53 | 9.06 |
| HYNF | 0.85 | 1.05 | 4.11 | 0.52 | 0.71 | 0.83 |
| FORM | 0.46 | 0.32 | 2.98 | 8.38 | 0.56 | 0.13 |
| INID | 0.29 | 0.16 | 0.64 | 0.66 | 0.10 | 0.49 |
| REPT | 21.86 | 49.48 | 2.98 | 7.04 | 0.00 | 0.43 |
| AVMM | 0.00 | 17.70 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 1.28 |
| VEGT | 30.34 | 0.00 | 0.19 | 1.13 | 0.00 | 0.00 |
| CAPP | 0.00 | 0.00 | 0.63 | 23.40 | 0.00 | 0.60 |
| biomasa | 3015 | 54228 | 12080 | 11676 | 9420 | 88995 |
| 00-04 | 3 | 2 | 68 | 65 | 0 | 1 |
| 04-08 | 3 | 22 | 211 | 741 | 6 | 84 |
| 08-12 | 3 | 42 | 32 | 52 | 19 | 132 |
| 12-16 | 2 | 52 | 23 | 11 | 32 | 404 |
| 16-20 | 2 | 53 | 7 | 7 | 44 | 316 |
| 20-24 | 0 | 12 | 2 | 2 | 13 | 19 |
| 24-30 | 0 | 37 | 1 | 5 | 6 | 34 |
| 30-40 | 0 | 26 | 6 | 3 | 0 | 13 |
| 40-50 | 0 | 8 | 0 | 0 | 1 | 14 |
| >50 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| tamaños | 13 | 264 | 350 | 886 | 121 | 1017 |
| n° m. | 25 | 66 | 134 | 120 | 15 | 93 |

Tabla 8.2. Composición de la dieta de las seis especies estudiadas según la frecuencia numérica de los distintos grupos de presas, la biomasa que representan, y los intervalos de tamaño en que se encuentran. La biomasa se expresa en miligramos de peso seco, los intervalos de tamaño en milímetros.

RESULTADOS.

La Tab. 8.2 ofrece la composición de la alimentación de las especies estudiadas, en frecuencia, biomasa y tamaño de presas. La dieta de las aves y sus técnicas de forrajeo han sido ya examinadas en profundidad en los Cap. 3 y 4, y por ello no lo serán aquí.

En una primera impresión destacan los valores que alcanzan Tenebrionidae en L. lepida y especialmente en L. tredecimguttatus. Ambas especies basan su predación en este grupo sobre Morica hybrida, el escarabajo más común en Baza durante el verano. L. lepida consume además un importante número de Carabidae, prácticamente todos Dytomus capita.

| | Frecuencia (G test) | Tamaños (ANOVA) | Biomosas (ANOVA) |
|-------|---------------------|------------------------|------------------|
| TOTAL | G=1242.05,df=60*** | F=677.44,df=5,2643,*** | F=899.99,*** |
| GT-LE | G=65.21,df=15,*** | F=7.16,df=1,273,*** | F=6.28,*** |
| GT-OH | G=47.88,df=16,*** | F=1.88,df=1,361,n.s. | F=2.22,* |
| GT-OL | G=132.02,df=15,*** | F=2.09,df=1,897,n.s. | F=3.76,** |
| GT-LT | G=85.76,df=12,*** | F=4.32,df=1,132,*** | F=4.37,*** |
| GT-LL | G=111.16,df=15,*** | F=4.22,df=1,1028,*** | F=5.47,*** |
| LE-OH | G=279.55,df=15,*** | F=197.35,df=1,610,*** | F=190.68,*** |
| LE-OL | G=608.68,df=14,*** | F=274.13,df=1,1146,*** | F=313.79,*** |
| LE-LT | G=162.61,df=12,*** | F=1.96,df=1,381,n.s. | F=0.86,n.s. |
| LE-LL | G=260.52,df=16,*** | F=7.32,df=1,1277,*** | F=0.74,n.s. |
| OH-OL | G=208.75,df=15,*** | F=0.70,df=1,1234,n.s. | F=3.66,** |
| OH-LT | G=294.79,df=12,*** | F=88.81,df=1,469,*** | F=95.55,*** |
| OH-LL | G=807.14,df=15,*** | F=240.49,df=1,1365,*** | F=300.95,*** |
| OL-LT | G=421.14,df=11,*** | F=88.81,df=1,1005,*** | F=141.11,*** |
| OL-LL | G=1681.75,df=14,*** | F=451.83,df=1,1901,*** | F=677.33,*** |
| LT-LL | G=206.52,df=12,*** | F=0.12,df=11,1136,n.s. | F=0.19,n.s. |

| NO PARAMETRICOS | Tamaños | Biomosas |
|------------------------|---------------------|---------------|
| TOTAL (Kruskal-Wallis) | Z=1489.21,df=5,*** | Z=1542.56,*** |
| GT-LE (Mann-Whitney) | Z=-3.63,df=273,*** | Z=-3.38,*** |
| GT-OH (Mann-Whitney) | Z=-2.21,df=362,* | Z=-2.44,* |
| GT-OL (Mann-Whitney) | Z=-2.34,df=898,* | Z=-2.73,*** |
| GT-LT (Mann-Whitney) | Z=-3.48,df=133,*** | Z=-3.15,** |
| GT-LL (Mann-Whitney) | Z=-3.39,df=1029,*** | Z=-3.60,*** |

Tab. 8.3. Comparaciones efectuadas entre los distintos parámetros examinados en la dieta de las especies analizadas. Para G. theklae se han repetido las comparaciones usando un test no paramétrico; ver texto. GT= G. theklae, LE= L. excubitor, OH= O. hispanica, OL= O. leucura, LT= L. tredecimguttatus, LL= L. lepida.

Las comparaciones mediante tests estadísticos sobre la frecuencia relativa de las presas en cada una de las especies analizadas, así como sus tamaños y biomosas (Tab. 8.3) ofrecen resultados reveladores. Los análisis conjuntos de los datos muestran una gran heterogeneidad: los tres parámetros muestran diferencias significativas. En las comparaciones apareadas, las frecuencias difieren en todos los casos analizados, es decir,

desde el punto de vista taxonómico las dietas son significativamente diferentes. En tamaños y biomazas, sin embargo, sobre 15 comparaciones para cada una, aparecen 5 y 3 pares respectivamente sin diferencias notorias.

Dos de los pares sin diferencias significativas en tamaños se dan en comparaciones con G. theklae, de la que ya advertíamos (ver Métodos) que su bajo número de muestra podía dar lugar a resultados equívocos. La repetición de los análisis que involucran a esta especie con tests no paramétricos (Tab. 8.3) ofrece significación en todas las comparaciones, por lo que no hemos considerado válido el resultado obtenido mediante ANOVA. Otra comparación sin diferencias en tamaños es la de las dos Oenanthe, fácilmente explicable por la gran importancia que los Formicidae tienen en ambas especies, y que obliga a unas distribuciones en los tamaños capturados muy similares.

Los cinco pares restantes implican a tres especies: L. excubitor y L. tredecimguttatus en tamaños y biomazas, L. excubitor y L. lepida en biomazas, y L. tredecimguttatus y L. lepida en tamaños y biomazas. Es decir, que de las seis comparaciones que se pueden establecer entre las tres especies, sólo una ofrece diferencias.

| PAR | FREC | BIOM | TAM | MED |
|-------|------|------|------|------|
| GT-LE | 0.48 | 0.35 | 0.56 | 0.40 |
| GT-OH | 0.58 | 0.42 | 0.60 | 0.53 |
| GT-OL | 0.37 | 0.34 | 0.38 | 0.36 |
| GT-LT | 0.39 | 0.30 | 0.51 | 0.40 |
| GT-LL | 0.40 | 0.24 | 0.52 | 0.39 |
| LE-OH | 0.51 | 0.31 | 0.29 | 0.37 |
| LE-OL | 0.30 | 0.31 | 0.18 | 0.26 |
| LE-LT | 0.40 | 0.10 | 0.71 | 0.40 |
| LE-LL | 0.59 | 0.23 | 0.69 | 0.50 |
| OH-OL | 0.67 | 0.57 | 0.76 | 0.67 |
| OH-LT | 0.27 | 0.30 | 0.24 | 0.27 |
| OL-LL | 0.37 | 0.35 | 0.28 | 0.33 |
| OL-LT | 0.20 | 0.20 | 0.14 | 0.18 |
| OL-LL | 0.23 | 0.27 | 0.17 | 0.22 |
| LT-LL | 0.53 | 0.65 | 0.82 | 0.67 |
| Media | 0.42 | 0.33 | 0.46 | 0.39 |
| SD | 0.14 | 0.14 | 0.23 | 0.15 |

Tab. 8.4. Solapamiento (índice de Schoener) entre los diversos pares de especies analizadas en Baza durante el período de estudio. Se distinguen los tres parámetros (frecuencia, biomasa y tamaños) considerados en el análisis de la dieta; se ofrece además una columna de solapamiento medio entre los tres parámetros, y para cada uno de ellos se indica además la media y la desviación típica. Símbolos como en Tab. 8.3.

Los valores de solapamiento (Tab. 8.4) confirman las apreciaciones de los tests; con excepción de los pares OH-OL y GT-OH, los que forman las tres especies consideradas

obtienen los valores medios más altos. Conviene aquí recordar que la comparación entre L. excubitor y el resto de los Passeriformes de las ramblas sólo ofrecía dos casos con un solapamiento superior (con L. senator 0.48 de media en verano-otoño y con O. hispanica 0.42 en primavera, ver Tab. 5.27), y que incluso dentro de la especie, la comparación entre Baza y Grao ofrecía un 0.53 de media en verano-otoño.

Aproximación a los consumos reales de cada especie.

Para obtener una idea más clara del impacto como predador de cada una de las especies analizadas, hemos estimado las tasas de consumo, en número de presas y en biomasa, para cada una de ellas (Tab. 8.5).

| <u>Especie</u> | <u>Densidad</u> | <u>Nº presas</u> | <u>Biomasa</u> |
|----------------|-----------------|------------------|----------------|
| G. theklae | 9.27 | 1233.10 | 50930.80 |
| L. excubitor | 0.13 | 7.35 | 1273.00 |
| O. hispanica | 0.39 | 89.90 | 1880.90 |
| O. leucura | 0.72 | 388.72 | 4310.16 |
| L. tredec. | 196.00 | 11.05 | 819.61 |
| L. lepida | 3.00 | 51.06 | 4244.44 |

Tab. 8.5. Estimación de las densidades medias (en individuos/10 Ha) de las especies estudiadas para el período mayo-septiembre de 1992 en Baza, así como de su consumo diario de presas animales, en número de individuos y en biomasa (mg) por 10 Ha.

En el cálculo de esta estima hemos seguido el procedimiento ejemplificado en la Tab. 8.1. Hay que advertir, antes de entrar a considerar los datos, que los valores son una estima cuyo grado de fiabilidad es, como poco, incierto, especialmente en los casos de L. tredecimguttatus y L. lepida, cuyas densidades se han hallado de forma muy aproximada para los que desconocemos el grado de exactitud de los consumos diarios, estimados por medios diferentes a las aves. Además, L. tredecimguttatus no siempre almacena las momias de sus capturas, sino que en ocasiones las tira al suelo; los controles de las telas otorgan cierta confianza en este sentido, pero no una total seguridad. La estima sobre L. lepida, por otro lado, ofrece unos valores que se nos antojan elevados, aunque carecemos de datos comparativos en este sentido.

Los consumos que cada especie ofrece resultan de gran interés para compararlos con las impresiones subjetivas que el observador puede obtener en el campo. La primera consecuencia que se obtiene es la valoración que hay que dar a la densidad de la población, destacando los casos de G. theklae y L. excubitor: al menos en estos términos, y a pesar de la dieta parcialmente granívora de la primera, resulta tener una incidencia mucho más elevada sobre los artrópodos que el segundo. En el mismo sentido es de señalar el

aparentemente pobre papel de L. tredecimguttatus a pesar de sus 196 individuos/10 Ha. Por otro lado, llama la atención el consumo ejercido por L. lepida, superado por G. theklae y equiparable al de las Oenanthe, que quedan en una posición intermedia a bastante distancia de la principal consumidora; sólo el elevado número de presas consumidas, debido a las Formicidae, es destacable en ellas.

DISCUSION.

Aunque los resultados obtenidos pueden resultar muy sugerentes por su espectacularidad y sus implicaciones, se hace necesaria cierta cautela a la hora de valorarlos por la incierta fiabilidad de las estimas de las especies no Passeriformes consideradas. Sin embargo, pensamos que algunas consideraciones sobre ellos se hacen necesarias.

La primera se refiere, por supuesto, a la validez del gremio "taxonómico" a la hora de estudiar la ecología de un grupo de especies. Una consecuencia que es forzoso plantearse es la significación real que pueden tener estudios como los efectuado, sin ir más lejos, en los Cap. 3 y 4, considerando sólo a las aves; y abundan este sentido (vg Wiens y Rotenberry 1979, Rotenberry 1980, Calver y Wooller 1981, Sherry 1984, Soler 1991) pretendiendo entrever una organización competitiva o no en el subconjunto de especies considerado sin plantear la importancia de, por ejemplo, reptiles (Wright 1979, 1981), murciélagos (Fenton y Fleming 1976, Shields y Bildstein 1979) o insectos (Carpenter 1979, Collins et al 1984, Heinemann 1984, Schluter 1986, Haemig 1992). L. excubitor es un buen ejemplo en este sentido: por taxonomía, morfología y hábitos de forrajeo todo invita a considerar su posición dentro del gremio de aves que cazan desde percha (Cap. 4); sin embargo, su dieta se aproxima bastante más a la de una araña y un reptil, que de ningún otro modo aparente podrían establecer relaciones de gremio con él. Lo mismo cabría decir de las dos Oenanthe, aunque la comparación se establecería en este caso con especies que no hemos analizado. La mirmecofagia es un hecho en todas las especies de este género (ver Cramp 1988), por lo que su rango de presas difícilmente se solapa, en lo taxonómico o lo biométrico, con L. lepida y L. tredecimguttatus. Sin embargo, el lacértido más abundante en la rambla es Acanthodactylus erythrurus, un inveterado cazador de hormigas (Busack y Jaksic 1982, Seva 1984, Pollo y Pérez-Mellado 1988, 1991,), y hay otras arañas que también se especializan en este recurso, como las Nemesia (obs. pers.).

La segunda consecuencia nos obliga a un análisis detenido del concepto de disponibilidad (Wolda 1990), y a considerar el tiempo, tanto el circadiano como el

estacional, como otro factor vital a tener en cuenta. En nuestras trampas de caída, el período de muestreo era de 48 horas: dos días y dos noches, y las hemos considerado como un todo; sin embargo, durante el verano la actividad de los artrópodos es mucho mayor durante la noche (Cap. 2). L. excubitor sólo puede cazar durante el día, al igual que L. lepida, mientras L. tredecimguttatus se muestra más activa de noche. Cabe preguntarse hasta qué punto compiten unos y otros por los Tenebrionidae, por ejemplo, sabiendo que sólo L. tredecimguttatus los tiene realmente activos durante sus horas de caza. Sin embargo, L. lepida los consume con mucha asiduidad, lo que da a entender que debe capturarlos al principio o al final de su actividad nocturna, o puede buscarlos de forma activa en sus escondrijos diurnos, como los montones de broza de la entrada de los hormigueros. Pero además, hay que considerar el cambio de actividad que los Tenebrionidae sufren tras el verano: cuando en septiembre refresca la temperatura y caen las primeras lluvias se vuelven bastante más diurnos, siendo de nuevo accesibles para L. excubitor, y estos escarabajos que superan el verano son los que comerá durante buena parte de otoño e invierno, por lo que un bajo consumo durante el verano por L. tredecimguttatus y L. lepida podría proporcionar un inestimable recurso invernal a L. excubitor.

Una última conclusión viene por las implicaciones que estas asunciones tienen sobre la organización que generalmente se admite en las comunidades sobre las rutas que siguen la materia y la energía, tipificadas mediante redes tróficas. Polis (1991a) ha hecho hincapié sobre la necesidad de un mucho mayor acopio de datos sobre la alimentación de las especies implicadas y una mucho mayor disposición a admitir rutas "atípicas" en estas redes como la predación dentro de gremio (Polis y McCormick 1987, Polis 1988, Polis et al 1989), la predación recíproca o el canibalismo (Polis 1991b, Polis y Yamashita 1991). Unos pocos ejemplos bastarán en este sentido: al menos una vez se ha encontrado un juvenil de L. lepida en las muestras de L. excubitor; en muchas ocasiones han aparecido otros lacértidos, y en muchas otras han aparecido arañas. Al menos en una ocasión se ha encontrado un juvenil de Psammodromus en una tela de L. tredecimguttatus; quizá no sea un hecho frecuente, pero parece claro que es factible la predación sobre pequeños reptiles. L. tredecimguttatus captura también de forma habitual Lycosidae y Buthus occitanus, e igualmente coge avispas del género Batozonellus, especializadas en cazar arañas de tipo Lycosa o Nemesia. En otra ocasión se encontró una L. tredecimguttatus recién muerta en su tela, al pie de la cual había una Lycosa muerta recién capturada: ambas se habían dado muerte mutuamente. L. lepida consume otros vertebrados con asiduidad; en Baza consume arañas y alacranes de vez en cuando, aunque su pieza básica sean los Tenebrionidae. Las posibilidades de interacción que estas pocas citas suponen para la red trófica organizable anuncian una complejidad que en nada se parece a la simplicidad

aducida por Cohen et al (1986) o Schoenly et al (1991), sino que se acerca a la propuesta por Polis (1991a) en todos los sentidos.

Todo esto nos obliga a considerar nuestro grado de conocimiento sobre las pretendidamente simples comunidades de zonas áridas. Trabajar con dos decenas de especies de aves puede inducir a pensar en una comunidad simple, pero en realidad esto no será más que el efecto de una arbitraria restricción taxonómica del objeto de estudio real. El entendimiento de cómo funcionan estas comunidades requiere un estudio que abarque al menos a los principales grupos taxonómicos y los interrelacione, que ponga atención a las variaciones temporales en disponibilidad y que se prolongue por espacio de varias temporadas a fin de evaluar las variaciones interanuales. Estudios como el presente no pasan de ser una primera aproximación sobre la cual empezar a trabajar.

DISCUSION GENERAL

Historia biogeográfica de las Hoyas.

El primer filtro que debe atravesar todo ave que pretenda su establecimiento en las Hoyas es, por gedeónico que parezca, llegar a ellas. La posición de las Hoyas, rodeadas de altas montañas, boscosas en sus zonas medias, las aísla de potenciales colonizaciones que no vengan de la próxima Almería, con la que se comunican por los pasillos de Chirivel, Caniles-Serón y Fiñana. Pero a su vez Almería está aislada de otras zonas áridas que le aporten elementos nuevos, ya que las únicas posibilidades de entrada desde Africa son cruzar directamente el Mar Mediterráneo (200 km. en línea recta) o rodear por la península Tingitana, atravesando multitud de biotopos muy diferentes. Cada vez que las glaciaciones han provocado un incremento o una reducción de la aridez, la fauna asociada a estos hábitats ha subido o bajado en el Sahara (Moreau 1954, Le Houérou 1992), pero se ha quedado cortada, para subir o para bajar, en el Mediterráneo. De modo que, en los períodos de incremento de aridez, como parece ser el actual (Benavente et al 1986), Almería y las Hoyas deben componer su flora y fauna tomando especies generalistas de los alrededores, "produciendo" nuevas especies o esperando la lenta y dificultosa colonización de Africa. Esto puede explicar, de un lado, el elevado nivel de endemismos que las Hoyas muestran para grupos como los Tenebriónidos; de otro, la presencia de especies de las altas montañas próximas cuyas características oportunistas les permiten la colonización, como Pycnogaster inermis, Eumygmus rubioi, Pimelia monticola, Pachychila glabella, Phylan indiscretus mendizabali o Heliopathes montivagus.

Las aves, dotadas de capacidad de vuelo, tienen mayores posibilidades de colonización de las zonas áridas peninsulares desde el Africa, y R. githaginea es un buen ejemplo, pero la mayor parte de los Passeriformes típicamente desérticos son de costumbres muy sedentarias (Cramp 1988, 1992, Hollom et al 1988), lo que disminuye su probabilidad de llegada. La falta de elementos típicamente mediterráneos se explica porque durante las recientes glaciaciones la avifauna forestal norteña se refugió en la cuenca mediterránea, reduciendo las posibilidades de especiación en este tipo de medios, y en los medios abiertos, escasos aunque presentes en la zona por aquel entonces, sus especies aún no han tenido tiempo para la diversificación desde la última retirada de los hielos, con la excepción de las Sylvia y Alectoris, aparecidas muy recientemente y en parcelas aisladas, lo que ha favorecido su especiación (Blondel 1984).

Para cuando las especies desérticas pudieron acceder a la Península porque ya disponían de hábitat, no eran capaces de atravesar el mar, de modo que han sido elementos bastante generalistas, más que especialistas en zonas áridas, los que han ocupado las Hoyas. Es significativo que las dos especies más "desérticas" que nos llegan, Oenanthe hispanica y Sylvia conspicillata, sean al menos parcialmente migradoras, mientras R. githaginea, un ave bastante sedentaria, ha tardado diecisiete años en ser visto en Guadix (Cassinello 1989), a 80 km. de su primera localidad de reproducción en la península (García 1972), pese a tener todo el pasillo de Fiñana con hábitats adecuados para su progresión, que de hecho se va produciendo (Manrique y Miralles 1988). Dado que en las aves no es esperable la "rápida" especiación de que hacen gala los artrópodos, y ante la ausencia de elementos adaptados a la aridez estival y el frío invernal (que no faltan en las altiplanicies marroquíes), la avifauna en las Hoyas debe organizarse en torno a unos pocos elementos generalistas capaces de permanecer todo el año en la zona (Calandrella rufescens, Galerida cristata y G. theklae, P. petronia) y a dos contingentes migradores muy diferentes: uno estival mediterráneo que soporta el calor del verano y otro invernal paleártico o montano y adaptado al frío. Esto implica que las especies que concurren en un determinado momento en las ramblas no cuentan por lo general con una historia común, sino que sus orígenes son bastante dispares

Variación temporal en la disponibilidad de recursos.

El segundo filtro, superpuesto al primero, se encuentra en las extremas condiciones que ofrece la dualidad verano-invierno en las Hoyas. Las condiciones climatológicas son muy diferentes entre ambas estaciones, en especial la temperatura, que puede ser muy limitante por alta en verano o baja en invierno. La disponibilidad del alimento cambia dramáticamente de una estación a otra, como consecuencia directa de las condiciones ambientales, y la incapacidad para soportar estas variaciones debe ser el motivo de que tan pocas especies sean capaces de permanecer todo el año en las ramblas.

Una duda razonable puede plantearse al pensar que nos hallamos en una zona mediterránea relativamente cercana a la costa, con muchas zonas típicas de invernada de aves centroeuropeas en las proximidades (Herrera 1984, Suárez y Muñoz-Cobo 1984, Rey 1992). ¿Hasta qué punto son las temperaturas invernales diferentes a las de estas zonas próximas, en el sentido de más limitantes, como para condicionar la invernada? Los valores de las mínimas, aún siendo bajos, no se diferencian en mucho de las obtenidas, por ejemplo, en las zonas altas del valle del Guadalquivir (Castillo-Requena 1990, Rey 1992). En realidad, el máximo contingente de las ramblas es invernal, como lo prueban las densidades obtenidas en estos dos años, por lo que cabe suponer que el invierno es,

como poco, menos limitante para la vida de las aves. Ciertamente, un ave puede soportar temperaturas muy bajas si tiene qué comer, pero ésta es la limitación, ya que con la falta de plantas productoras de frutos carnosos que las Hoyas presentan, los insectívoros no pueden recurrir al recurso de que disponen en las zonas vecinas, y tampoco recurren a un hábitat que pueda merced a su complejidad estructural atemperar los efectos del invierno, como ocurre en los bosques (Gutián 1985). Las temperaturas de las Hoyas pueden no ser problemáticas para los granívoros o frugívoros que dispongan de alimento, el problema es que la mayor parte de los invernantes de las ramblas son insectívoros, y para el recurso del que dependen estas temperaturas sí son muy limitantes.

En verano, las exigencias son totalmente diferentes. La limitación son las altas temperaturas y la sequía, que de nuevo reducen la actividad de los artrópodos, o para ser más exactos la concentran durante la noche. Las aves escapan a los efectos del calor y la deshidratación concentrando su actividad en la mañana y la tarde, y disponen de puntos de agua relativamente cercanos en los que beber, pero son incapaces de acceder al gran número de artrópodos que en realidad están en las ramblas porque no pueden cambiar su ritmo circadiano como hacen ellos. Esto se refleja en unas densidades de aves mucho menores que las del invierno, pese a la aparente abundancia de alimento. En verano, además, entran en juego otros factores: si durante el invierno la actividad en las ramblas se reduce prácticamente a las aves en busca de alimento, en verano aparecen una serie de potenciales competidores que, por sus limitaciones fisiológicas, sólo pueden aprovechar esta parte del año: los reptiles y los artrópodos predadores.

Factores ambientales versus factores biológicos.

Frente a los condicionantes abióticos, el ejemplo mejor documentado de que disponemos sobre la importancia de las interacciones biológicas como condicionante, al menos para las especies de aves afectadas, es el seguimiento, especialmente de S. undata a S. torquata. Para este par concreto, la interacción reviste unas dimensiones que, al menos en determinados años, pueden tener consecuencias desagradables para el elemento afectado.

Hay dos detalles particularmente importantes en este análisis. Primero, el seguimiento parece un fenómeno esencialmente invernal, bien que en otras zonas se haya datado fuera de esta época y aunque S. conspicillata comience en otoño; segundo, el grupo de especies al que afecta: mientras los seguidos están muy seleccionados por su pauta de forrajeo, el grupo de perseguidores son todas currucas *Sylvia* mediterráneas (la notable excepción es P. collybita). El hecho de que se haya datado seguimiento en 6 especies de este género (Cramp 1992), y todas ellas tengan importantes similitudes en sus modos de vida,

hace pensar en la rápida radiación que ha debido sufrir este género desde las últimas glaciaciones (Blondel 1984) y la importancia que pudo tener un comportamiento de este tipo como estrategia para soportar épocas más frías. Es también notable que, entre las currucas mediterráneas, las seis que presentan seguimiento son las que realizan movimientos migratorios de menor magnitud: incluso S. conspicillata, considerada tradicionalmente como migrante transahariano (Potti 1985), rara vez atraviesa el Sahara (Morel y Morel 1992), sus movimientos se reducen a bajar a Norteáfrica (Cramp 1992) e incluso se han datado sedentarismos de cierta importancia en algunas zonas de la Península (Hernández-Gil 1990).

El otro ejemplo de interacción biológica lo constituyen las relaciones tróficas de las aves insectívoras con los predadores poiquilotermos activos en verano. Al igual que para el seguimiento, la valoración sobre la intensidad de esta interacción se centra en un grupo restringido, el trío L. excubitor, L. lepida y L. tredecimguttatus para el cual hemos obtenido datos, aunque también al igual que al seguimiento se le suponen mayores implicaciones. El peso que pueden tener en estas interacciones otros lacértidos de menor tamaño pero mucho mayores densidades, y que por sus tamaños de presa deben relacionarse más directamente con el resto de Passeriformes, debe dar una dimensión nueva más allá de una comparación más o menos anecdótica.

Estrategias de las aves frente a los factores ambientales: migración y dieta.

Las posibilidades de los pobladores de hábitats extremos para enfrentarse con las condiciones adversas son básicamente dos: enfrentarse a ellas o eludirlas (Wiens 1991 en Polis). Para las aves, la forma más obvia de eludir estas condiciones es la migración. La impredecibilidad de un hábitat es una buena causa para el desarrollo de la migración en sus ocupantes (Alerstam 1980); ciertamente las Hoyas son poco predecibles en su climatología y recursos, por lo que es lógica la preponderancia de las especies temporales sobre las residentes. Sin embargo, llama especialmente la atención el caso de muchos invernantes llegados de las montañas cercanas, que constituyen los llamados "migrantes de corta distancia". Mientras que la migración larga es un proceso evolutivo (Berthold y Helbig 1992), la migración de corta distancia puede interpretarse, en su caso extremo, como un recurso o respuesta ecológica frente a un problema inmediato. Pensemos, por ejemplo, en los desplazamientos que L. excubitor realiza a las cercanías del río durante los meses más calurosos, forzado por la falta de alimento durante el día, ya que los insectos se hacen nocturnos. Para las aves que bajan de las montañas, la situación es intermedia entre los dos extremos.

Posiblemente esto es otra consecuencia de la especial orografía de la depresión de Guadix-Baza. Mientras el contingente invernal que llega a la cuenca mediterránea está compuesto por especies frugívoras que migran desde larga distancia (Turdus sp., Sylvia atricapilla, Erithacus rubecula) y que buscan los matorrales productores de frutos carnosos (citas de Herrera y Jordano), los que llegan a las ramblas son, con las solas excepciones de A. pratensis y P. collybita, insectívoros que bajan desde las montañas cercanas (Cassinello 1989, Zamora 1992) a unas tierras de invernada cercanas. Aunque sólo disponemos de un dato de anillamiento que confirme esta circunstancia, es un hecho conocido el papel del mal tiempo otoñal en las montañas como desencadenante de esta migración en algunas especies. Mientras S. torquata baja invariablemente en septiembre (hay un dato de primeros de agosto), P. ochruros no lo hace hasta la primera gran nevada, retrasándose casi siempre hasta principios de noviembre (Zamora 1987, 1992, obs. pers.).

Para estas especies la disyuntiva está entre una migración de larga distancia, en la que la dificultad estriba en el viaje, y una de corta distancia que requiere sobrevivir con pocos recursos y mal tiempo. El balance coste-beneficio en un ave de Escandinavia es muy evidente a favor de la migración de larga distancia, ya que las probabilidades de supervivencia invernal son bajas para un insectívoro estricto, pero también lo es a favor de la migración cercana para un ave de Sierra de Baza o Sierra Nevada, que sólo necesita unas horas de vuelo hasta la zona de invernada en la que es factible, aunque difícil, sobrevivir. Hay otro punto a favor de la migración cercana, y es la capacidad de retornar mucho antes a la zona de cría si la primavera se adelanta: de sobra es conocida la influencia de un inicio temprano de la cría en el éxito reproductivo de los migradores (Potti y Montalvo 1991). Si el mal tiempo vuelve, un vuelo rápido les devuelve a la zona de invernada. Un caso extremo fue comprobado por nosotros a final de abril de 1990, con ocasión de una ola de frío tardía. En el Barranco del Espartal pudo observarse durante dos días una pareja de tarabillas con dos pollos del año; la hembra estaba anillada, había permanecido todo el invierno en la rambla y había dejado de verse a finales de febrero. En un momento en que sus congéneres escandinavos aún no habían llegado a sus territorios de cría, las tarabillas de Sierra de Baza ya habían concluido con éxito la primera pollada.

Esta circunstancia hace que la zona de invernada sea conocida y defendible como la de cría: tales invernantes son territoriales durante todo el invierno y retornan año tras año a la misma zona, como hemos podido comprobar especialmente con S. torquata y P. ochruros. Si el invierno es suave y la mortalidad en él es baja, las opciones de retorno rápido a la zona de cría son ventajosas; sin embargo, de vez en cuando se suceden inviernos duros que nivelan el balance frente a la migración de larga distancia. Noviembre

de 1990 fue un buen ejemplo de esto: en el primer temporal fuerte del invierno, 10 de las 14 Tarabillas anilladas en Baza desaparecieron; de las que aguantaron, sólo dos cumplían su segundo invierno.

Entre las opciones de enfrentamiento a las condiciones pueden englobarse las respuestas que las aves deben ofrecer en la elección de su dieta: sobrevivir en las ramblas pasa por la capacidad para encontrar alimento adecuado y suficiente. El patrón más conocido para hábitats de este tipo es la dieta mixta de insectos y semillas, preponderantemente granívora en invierno y más insectívora en verano (vg Wiens y Rotenberry 1979, Rotenberry 1980). En las ramblas este patrón se muestra de forma muy acusada en Galerida, y en general en los Alaudidae. Para los insectívoros más o menos estrictos el único acceso al alimento de origen vegetal se restringe al fruto del Capparis, pero éste es un recurso, aunque importante, muy puntual en el tiempo, ya que su maduración apenas dura dos meses. Este fruto representa una interesante oportunidad de estudio de una interacción planta-animal enormemente asimétrica por el número de animales que intervienen en ella, sólo en lo referente al consumo de su fruto y a la dispersión de sus semillas. Vulpes vulpes, Lacerta lepida y varias especies de hormigas recurren al alcaparrón cuando disponen de él, además de las aves estudiadas por nosotros. Las diferencias en los procesos digestivos y dispersivos a que lo someten las diferentes especies que interaccionan con él deben ofrecer un magnífico campo de estudio en el futuro.

Rotenberry (1980) interpreta las variaciones en la dieta de las aves que habitan las estepas americanas como una estrategia oportunista que aprovecha el recurso más abundante en cada momento. En nuestras zonas encontramos respuestas bastante diferentes que van desde el absoluto oportunismo de P. ochruros, capaz de varias dietas distintas en función del sitio y sin atender a otra limitación que la propia disponibilidad, a la especialización de las Oenanthe sobre las hormigas, un recurso abundante en las zonas áridas pero aparentemente "subóptimo". O. hispanica consume gran cantidad de hormigas aún en primavera, un momento en que incluso G. theklae es capaz de buscar un buen número de presas diferentes supuestamente más apetecibles. Independientemente del papel de presa de emergencia que para determinadas aves pueden jugar las hormigas, como presa abundante casi todo el año y bastante diurna, resalta el carácter de aves propias de las zonas áridas en las Oenanthe, recurriendo al mismo recurso que explotan, por ejemplo, los lacértidos propios de tales áreas como Acanthodactylus (Busack y Jaksic 1982, Seva 1984, Pollo y Pérez-Mellado 1988) o Messalina (Pérez-Mellado 1992). El hecho de que un ave prefiera una especialización dietética puede parecer opuesto a la

receta "lógica" de oportunismo frente a un ambiente cambiante e impredecible, pero funciona, hasta el punto de permitir a Q. leucura la residencia permanente en las ramblas.

Sherry (1990) discute la dualidad dieta oportunista-dieta especializada desde las dos aproximaciones tradicionalmente usadas: la ecológica, que enfatiza las respuestas a corto plazo de organismos individuales frente a una disponibilidad concreta partiendo de sus limitaciones fenotípicas, y la evolutiva, que enfatiza las adaptaciones a largo plazo, con base genética y ajuste de los consumidores vía radiación adaptativa, a los patrones de predecibilidad de los recursos en espacio y tiempo. Por fuerza, las conclusiones de nuestro estudio no pueden ir más allá del enfoque ecológico, y la única posibilidad de valorar las estrategias evolutivas es movernos en el espacio en lugar de en el tiempo. Podemos en este sentido confirmar que los patrones observados en el sureste peninsular son equiparables a los que tienen lugar en zonas similares del ámbito mediterráneo: el seguimiento de las Sylvia como estrategia de forrajeo y la importancia de las hormigas en la dieta de las Oenanthe; sin embargo, las particulares condiciones de las Hoyas limitan el alcance de estas concomitancias, en lo que se refieren a la migración de corta distancia o la incidencia (no la existencia más o menos anecdótica) de seguimiento por las Sylvia, por tales particularidades y por la falta de estudios de este tipo en otras zonas mediterráneas similares. La dieta es relativamente fácil de registrar, bastante más difícil de examinar en relación a la disponibilidad en cada momento o la adecuación a las dietas de los coincidentes en el espacio y el tiempo, sean o no parientes taxonómicos; lo mismo ocurre con fenómenos conductuales como el seguimiento. Se necesitan más estudios de este tipo para saber en qué medida la cuenca mediterránea es una zona de prestado, en la que las aves crían a sus pollos o pasan el invierno, y en qué otra es un área que contiene sus propias especies con sus propios mecanismos de supervivencia, a las que se superponen especies foráneas que también deben adaptarse en mayor o menor medida a las condiciones en las que pasan una buena parte de sus vidas.

BIBLIOGRAFIA.

- Abs, M. (1963) Vergleichende untersuchungen an Haubenlerche (*Galerida cristata* (L.)) und Theklalerche (*Galerida theklae* A.E. Brehm). Bonn. Zool. Beitr. 14: 1-128.
- Adis, J. (1979) Problems of interpreting arthropod sampling with pitfall traps. Zool. Anz. 202: 177-184.
- Ahearn, G.A. (1971) Ecological factors affecting population sampling of desert tenebrionid beetles. Am. Midl. Nat. 86: 385-406.
- Alatalo, R.V. (1982) Bird species distributions in the Galápagos and other archipelagoes: competition or chance? Ecology 63: 881-887.
- Alatalo, R.V. y Alatalo, R.H. (1979) Resource partitioning among a flycatcher guild in finland. Oikos 33: 46-54.
- Allsopp, P.G. (1980) The biology of false wireworms and their adults (soil inhabiting Tenebrionidae) (Col.): a review. Bull. Entomol. Res. 70: 343-379.
- Alerstam, T. y Enckell, P.H. (1979) Unpredictable habitats and evolution of bird migration. Oikos 33: 228-232.
- Amies, P.A. (1990) Spectacled Warblers feeding in association with Finsch's Wheatear. Brit. Birds 83: 72-73.
- Anadón, P., Juliá, R., De Deckker, P., Rosso, J.C. y Solulié-Märsche, I. (1987) Contribución a la paleolimnología del Pleistoceno Inferior de la cuenca de baza (Sector Orce-Venta Micena). Paleont. i Evol. mem. esp. 1: 35-72.
- Andersson, M. (1981) Central place foraging in the Whinchat *Saxicola rubetra*. Ecology 62: 538-544.
- Andrewartha, H.G. y Birch, L.C. (1954) The distribution and abundance of animals. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Armesto, J.J. (1990) Long-term studies: a research priority for today's ecology. Rev. Chil. Hist. Nat. 63: 7-10.
- Barnard, C.J. y Thompson, D.B.A. (1985) Gulls and plovers: the ecology and behaviour of mixed-species feeding groups. Croom Helm, London.
- Barnea, A., Yom-Tov, Y. y Friedman, J. (1990) Differential germination of two closely related species of *Solanum* in response to bird digestion. Oikos 57: 222-228.
- Barnea, A., Yom-Tov, Y. y Friedman, J. (1991) Does ingestion by birds affect seed germination? Functional Ecol. 5: 394-402.
- Bejer, R. y Rudemo, M. (1985) Fluctuation of tits (*Paridae*) in denmark and their relation to winter food and climate. Ornith. Scand. 16: 29-37.
- Bell, G.P. (1990) Birds and mammals on an insect diet: a primer on diet composition analysis in relation to ecological energetics. En: Morrison, M.L., Ralph, C.J., Verner, J. y Jehl, J.R. (eds.) Avian foraging: theory, methodology, and applications. Studies in Avian Biology, 13: 416-422. Cooper Ornith. Society.

- Berthold, P. y Helbig, A. (1992) The genetics of bird migration: stimulus, timing and direction. En: Crick, H.Q.P. y Jones, P.J. (eds). The ecology and conservation of Palaearctic-African migrants. *Ibis* 134 suppl. 1: 35-40.
- Bibby, C.J. (1979) Foods of the Dartford Warbler *Sylvia undata* on southern English heathland (Aves: Sylviidae). *J. Zool. Lond.* 188: 557-576.
- Björklund, M. (1991) Patterns of morphological variation among cardueline finches (Fringillidae: Carduelinae). *Biol. J. Linn. Soc.* 43: 239-248.
- Block, W.M., Brennan, L.A. y Gutiérrez, R.J. (1991) Ecomorphological relationships of a guild of ground-foraging birds in northeast California. *Oecologia* 87: 449-458.
- Blondel, J. (1984) Avifaunes forestières méditerranéennes; histoire des peuplements. *Aves* 21: 209-226.
- Bock, C.E., Bock, J.H. y Grant, M.C. (1992) Effects of bird predation on grasshopper densities in an Arizona grassland. *Ecology* 73: 1706-1717.
- den Boer, P.J. (1981) On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. *Oecologia* 50: 39-53.
- Brennan, L.A. y Morrison, M.L. (1990) Influence of sample size on interpretation of foraging patterns by Chestnut-backed Chickadees. En: Morrison, M.L., Ralph, C.J., Verner, J. y Jehl, J.R. (eds.) *Avian foraging: theory, methodology, and applications. Studies in Avian Biology*, 13: 187-192. Cooper Ornith. Society.
- Brosset, A. (1989) Un cas d'association à bénéfice mutuel, celui de la Pie Grièche *Lanius cavanisi* avec les Bupalornis *Bupalornis niger*. *Rev. Ecol. Terre Vie* 44: 103-106.
- Brown, J.H., Davidson, D.W., Munger, J.C. e Inouye, R.S. (1986) Experimental community ecology: the desert granivore system. En: Diamond, J. y Case, T.J. (eds.) *Community ecology*, 41-61. Harper&Row, New York.
- Busack, S.D. y Jaksic, F.M. (1982) Autoecological observations of *Acanthodactylus erythrurus* (Sauria, Lacertidae) in Southern Spain. *Amphibia-Reptilia* 3: 237-255.
- Busack, D. y Visnaw, J.A. (1989) Observation of the natural history of *Lacerta lepida* (Sauria, Lacertidae) in Cádiz province, Spain. *Amphibia-Reptilia* 10: 201-213.
- Calkins, C.O. y Kirk, V.M. (1973) Food preferences of a false wireworm *Eleodes saturalis*. *Environ. Entomol.* 2: 105-108.
- Carrascal, L.M. (1984) Cambios en el uso del espacio en un gremio de aves durante el período primavera-verano. *Ardeola* 31: 47-60.
- Carrascal, L.M., Moreno, E. y Tellería, J.L. (1990) Ecomorphological relationships in a group of insectivorous birds of temperate forests in winter. *Holarctic Ecol.* 13: 105-111.
- Cassinello, J. (1989) Atlas de la avifauna invernante de la provincia de Granada. Tesis de Licenciatura, Universidad de Granada.
- Castillo-Requena, J.M. (1989) El clima de Andalucía: clasificación y análisis regional con los tipos de tiempo. Col. Investigación nº 13. I.E.A. Almería.
- Clark, C.W. y Mangel, M. (1948) The evolutionary advantages of group foraging. *Theor. Pop. biol.* 30: 45-75.

- Cloudsley-Thompson, J.L. (1975) Adaptations of arthropoda to arid environments. *Ann. Rev. Entomol.* 20: 261-283.
- Cody, M.L. (1966) On the methods of resource division in grassland bird communities. *Amer. Nat.* 102: 107-147.
- Cody, M.L. (1981) Habitat selection in birds: the roles of vegetation structure, competitors, and productivity. *BioScience* 31: 107-111.
- Cody, M.L. y Walter, H. (1976) Habitat selection and interspecific interactions among mediterranean sylviid warblers. *Oikos* 27: 210-238.
- Connell, J.H. (1975) Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. En: Cody, M.L. y Diamond, J. (eds.) *Ecology and evolution of communities*, 460-490. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Cooper, R.J. y Whitmore, R.C. (1990) Arthropod sampling methods in ornithology. En: Morrison, M.L., Ralph, C.J., Verner, J. y Jehl, J.R. (eds.) *Avian foraging: theory, methodology, and applications. Studies in Avian Biology*, 13: 29-37. Cooper Ornith. Society.
- Cramp, S.I. (1988) (ed.) *Handbook of the birds of Europe, the Middle east and North Africa: the birds of the Westwen Palearctic. Vol. 5: Tyrant Flycatchers to Trushes.* Oxford Univ. Press, Nueva York.
- Cramp, S.I. (1992) (ed.) *Handbook of the birds of Europe, the Middle east and North Africa: the birds of the Westwen Palearctic. Vol. 6: Warblers.* Oxford Univ. Press, Nueva York.
- Crawford, C.S. (1991) The community ecology of macroarthropod detritivores. En: Polis, G.A. (ed.) *The ecology of desert communities*, 89-112. Univ. arizona Press, Arizona.
- Curtis, J.T. (1959) *The vegetation of Wisconsin.* Univ. Wisconsin Press, Madison.
- Custer, T.W. y Pitelka, F.A. (1974) Correction factors for digestion rates for prey taken iby Snow Bunting *Plectrophenax nivalis*. *Condor* 77: 210-212.
- Dahlgrein, J. (1982) A new method of analysing the diet of birds by crop-draining. *Ibis* 124: 535-537.
- Davies, N.B. (1982) Territorial behaviour of Pied Wagtails in winter. *Brit. Birds* 75: 261-267.
- Davies, N.B. y Houston, A.I. (1981) Owners and satellites: the economics of territory defence in the Pied Wagtail *Motacilla alba*. *J. Anim. Ecol.* 50: 157-180.
- Debussche, M. e Isenmann, P. (1983) La consommation des fruits chez quelques fauveltes méditerranéennes (*Sylvia melanocephala*, *S. cantillans*, *S. hortensis* et *S. undata*) dans la région de Montpellier (France). *Alauda* 51: 302-308.
- De Juana, E., Santos, T., Suárez, F. y Tellería, J.L. (1988) Status and conservation of steppe birds and their habitats in Spain. En: Goriup, P.D. (ed.) *Ecology and conservation of grassland birds*, 113-123. ICBP Techn. Publ. nº 7.
- Dhont, A.A. (1989) Ecological and evolutionary effects of interspecific competition in tits. *Wilson Bull.* 101: 198-216.

Díaz, J.A. y Díaz, M. (1990) Estimaciones de tamaños y biomásas de artrópodos aplicables al estudio de la alimentación de vertebrados insectívoros. *Doñana Acta Vert.* 17: 67-74.

Díaz, M. (1989) Eficacia de un emético (apomorfina) para el estudio de las dietas de los passeriformes granívoros. *Ardeola* 36: 185-191.

Di Castri, F. (1981) Mediterranean-type shrublands. En: Di Castri, F.; Goodall, D.W.; Spetch, R.L. (eds.) *Ecosystems of the world*, vol. 11:1-52. Elsevier, New York.

Digby, P.G.N. y Kempton, R.A. (1987) *Multivariate analysis in ecological communities*. Chapman & Hall, Londres.

Douglas, M.E. y Matthews, W.J. (1992) Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater stream fish assemblage. *Oikos* 65: 213-224.

Dunning, J.B. y Brown, J.H. (1982) Summer rainfall and winter sparrow densities: a test of the food-limitation hypothesis. *Auk* 99: 123-129.

Edney, E.B. (1971) Some aspects of water balance in tenebrionid beetles and a thysanuran from the Namib desert of South Africa. *Physiol. Zool.* 44: 61-67.

Ekman, J.A. (1989) Ecology of non-breeding social systems of *Parus*. *Wilson Bull.* 101: 263-288.

Ekman, J.B. y Hake, M.K. (1990) Monitoring starvation risk: adjustment of body reserves in Greenfinch (*Carduelis chloris* L.) during periods of unpredictable foraging success. *Behav. Ecol.* 1:62-67.

Elgar, M.A. y Catterall, C.P. (1981) Flocking and predator surveillance in house sparrow: test of a hypothesis. *Anim. Behav.* 29: 868-872.

Ellis, J.E., Wiens, J.A., Rodell, C.F. y Anway, J.C. (1976) A conceptual model of diet selection as an ecosystem process. *J. Theor. Biol.* 60: 93-108.

Erard, C. (1991) Un autre exemple d'associations à bénéfice mutuel entre individus d'espèces différentes chez des oiseaux. *Rev. Ecol. Terre Vie* 46: 173-176.

Fisher, D.C. (1985) Evolutionary morphology: beyond the analogous, the anecdotal and the ad hoc. *Paleobiology* 11: 120-138.

Fitzpatrick, J.W. (1980) Foraging behavior of neotropical tyrant flycatchers. *Condor* 82: 43-57.

Fitzpatrick, J.W. (1985) Form, foraging behavior and adaptive radiation in Tyrannidae. *Ornithol. Monogr.* 36: 447-470.

Ford, H.A., Bridges, L. y Noske, S. (1990) Interobserver differences in recording foraging behavior of Fuscous Honeyeaters. En: Morrison, M.L., Ralph, C.J., Verner, J. y Jehl, J.R. (eds.) *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. *Studies in Avian Biology*, 13: 199-201. Cooper Ornith. Society.

Ford, H.A., Huddy, L. y Bell, H. (1990) Seasonal changes in foraging behavior of three passerines in Australian eucalyptus woodland. En: Morrison, M.L., Ralph, C.J., Verner, J. y Jehl, J.R. (eds.) *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. *Studies in Avian Biology*, 13: 245-253. Cooper Ornith. Society.

- García, L. (1972) Primera nidificación verificada de *Rhodopechys githaginea* en el suroeste de Europa. *Ardeola* 16: 215-222.
- Garza, V. y Suárez, F. (1988) La Alondra de Dupont (*Chersophilus duponti*) en España: distribución y problemas de conservación. SEO, Madrid.
- Gause, G.F. (1934) *The struggle for existence*. Williams & Wilkins, Baltimore.
- Gil-Lletget, A. (1927) Estudios sobre la alimentación de las aves. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.* 27: 81-96.
- Gil-Lletget, A. (1928) Estudios sobre la alimentación de las aves. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.* 28: 171-194.
- Gil-Lletget, A. (1944) Bases para un estudio científico de la alimentación en las aves y resultado del análisis de 400 estómagos. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.* 42: 553-564.
- Gil-Lletget, A. (1945) Bases para un estudio científico de la alimentación en las aves y resultado del análisis de 400 estómagos. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.* 43: 19-23.
- Giraldeau, L.A. (1988) The stable group and the determinants of foraging group size. En: Slobodchikoff, C.N. (ed.) *The ecology of social behavior*, 33-54. Academic Press, New York.
- González-Moliné, A.L. (1987) Dinámica temporal de la artropodocenosis en un bosque caducifolio de Sierra Nevada. Tesis de Licenciatura, Univ. Granada.
- Goriup, P.D. (1988) *Ecology and conservation of grassland birds* (ed.). ICBP Techn. Publ. nº 7.
- Greig-Smith, P.W. (1981) The role of alarm responses in the formation of mixed-species flocks of heathland birds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8: 7-10.
- Greig-Smith, P.W. (1983) Use of perches as vantage points during foraging by male and female Stonechats *Saxicola torquata*. *Behaviour* 86: 215-236.
- Greig-Smith, P.W. y Quicke, D.J.L. (1983) The diet of nestling Stonechat. *Bird Study* 30: 47-50.
- Grinnell, J. (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* 34: 427-433.
- Grubb, T.C. (1978) Weather-dependent foraging rates of wintering woodland birds. *Auk* 95: 370-376.
- Grzybowski, J.A. (1982) Population structure of in grassland bird communities during winter. *Condor* 84: 137-152.
- Guerra-Merchán, A. (1990) Sobre la conexión entre la Depresión de Guadix-Baza y el Corredor del Almanzora (Cordilleras Béticas, Andalucía Oriental). *Geogaceta* 8: 97-99.
- Gutián, J. (1984) Ecología de una comunidad de Passeriformes en un bosque montano de la Cordillera Cantábrica Occidental. Tesis Doctoral, Univ. Santiago.
- Gutián, J. (1985) Datos sobre el régimen alimenticio de los Passeriformes de un bosque montano de la Cordillera Cantábrica Occidental. *Ardeola* 32: 155-172.

Hanowski, J.M. y Niemi, G.J. (1990) Effects of unknown sex in analysis of foraging behavior. En: Morrison, M.L., Ralph. C.J., Verner, J. y Jehl, J.R. (eds.) Avian foraging: theory, methodology, and applications. Studies in Avian Biology, 13: 280-283. Cooper Ornith. Society.

Hanski, I.K. y Tiainen, J. (1991) Morphological variation in sympatric and allopatric populations of European Willow Warblers and Chiffchaffs. *Ornis Fennica* 68: 1-16.

Hawkins, C.P. y MacMahon, J.A. (1989) Guilds: the multiple meanings of a concept. *Ann. Rev. Entomol.* 34: 423-451.

Hejl, S.J., Verner, J. y Bell, G.W. (1990) Sequential versus initial observations in studies of avian foraging. En: Morrison, M.L., Ralph. C.J., Verner, J. y Jehl, J.R. (eds.) Avian foraging: theory, methodology, and applications. Studies in Avian Biology, 13: 166-173. Cooper Ornith. Society.

Hernández, F. y Pela, E. (1987) Sobre comunidades de aves esteparias en planicies del valle medio del Ebro. *Actas I Cong. Int. Aves Esteparias*, 379-393, León 1987.

Hernández-Gil, V. (1990) Sedentarismo de la Curruca Tomillera (*Sylvia conspicillata*) en Murcia (sureste de España). *Ardeola* 37: 93-97.

Heatwole, H. y Muir, R. (1982) Population densities, biomass and trophic relations of birds in the pre-Saharan steppe of Tunisia. *J. Arid Envir.* 5: 145-167.

Heatwole, H. y Harrington, S. (1989) Heat tolerance of some ants and beetles from the pre-Saharan steppe of Tunisia. *J. Arid Envir.* 16: 69-77.

Heatwole, H. y Muir, R. (1989) Seasonal and daily activity of ants in the pre-Saharan steppe of Tunisia. *J. Arid Envir.* 16: 49-67.

Henle, K. (1983) Populationsbiologische und dynamische untersuchungen am Wiesenpieper (*Anthus pratensis*) auf der Insel Mellum. *Die Vogelw.* 32: 57-76.

Herrera, C.M. (1978) Datos sobre la dieta invernal del Colirrojo Tizón (*Phoenicurus ochruros*) en encinares de Andalucía Occidental. *Doñana Acta Vert.* 5: 61-71.

Herrera, C.M. (1978) Ecological correlates of residence and non-residence in a mediterranean passerine bird community. *J. Animal Ecol.* 47: 871-890.

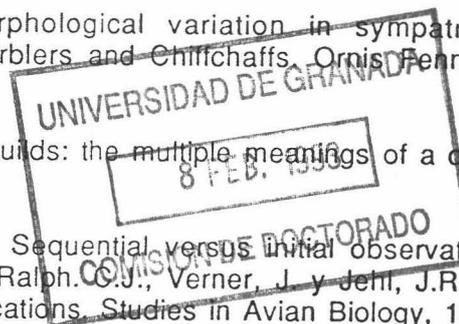
Herrera, C.M. (1978) Individual dietary differences associated with morphological variation in Robins *Erithacus rubecula*. *Ibis* 120: 542-545.

Herrera, C.M. (1978) On the breeding distribution pattern of european migrant birds: MacArthur's theme reexamined. *Auk* 95: 496-509.

Herrera, C.M. (1980) Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de Passeriformes. *Doñana Acta Vertebrata*, 7: 1-340.

Herrera, C.M. (1983) Significance of ants in the diet of insectivorous birds in southern Spanish mediterranean habitats. *Ardeola* 30: 77-84.

Herrera, C.M. (1985) A study of avian frugivores, bird-dispersed plants and their interaction in mediterranean scrublands. *Ecol. Monogr.* 54(1): 1-23.



- Herrera, C.M. e Hiraldo, F. (1976) Food- niche and trophic relationships among European owls. *Ornis Scand.* 7: 29-41.
- Hespenheide, H.A. (1971) Food preference and the extent of overlap in some insectivorous birds, with special reference to the Tyrannidae. *Ibis* 113: 59-71.
- Hespenheide, H.A. (1975) Prey characteristics and predator niche width. En: Cody. M.L. y Diamond, J. (eds.) *Ecology and evolution of communities*, 158-180. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Hogstad, O. (1988a) Advantages of social foraging of Willow Tits *Parus montanus*. *Ibis* 130: 275-283.
- Hogstad, O. (1988b) Social rank and antipredator behaviour of Willow Tits *Parus montanus*. *Ibis* 130: 45-56.
- Hogstad, O. (1989) Social organization and dominance behaviour in some *Parus* species. *Wilson Bull.* 101: 254-262.
- Holmes, R.T., Schultz, J.C. y Nothnagle, P. (1979) Bird predation on forest insects: an enclosure experiment. *Science* 206: 462-463.
- Holmes, R.T., Sherry, T.W. y Sturges, F.W. (1986) Bird community dynamics in a temperate deciduous forest: long-term trends at Hubbard Brook. *Ecol. Monogr.* 56: 201-220.
- Hollom, P.A.D., Porter, R.F., Christensen, S. y Willis, I. (1988) *Birds of the Middle East and North Africa*. T&AD Poyser, Calton.
- Hutchinson, G.E. (1947) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22: 415-427.
- Hutto, R.L. (1990) Measuring the availability of food resources. En: Morrison, M.L., Ralph. C.J., Verner, J. y Jehl, J.R. (eds.) *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. *Studies in Avian Biology*, 13: 20-28. Cooper Ornith. Society.
- Hutto, R.L. (1990) Studies of foraging behavior: central to understanding the ecological consequences of variation in food abundance. En: Morrison, M.L., Ralph. C.J., Verner, J. y Jehl, J.R. (eds.) *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. *Studies in Avian Biology*, 13: 389-390. Cooper Ornith. Society.
- Hurlbert, S.H. (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54: 187-211.
- James, F.C. y McCulloch, C.E. (1985) Data analysis and the design of experiments in ornithology. En: Johnston, J.R. (ed.) *Current Ornithology*, 2:1-63. Plenum.
- Jenni, L., Reutimann, P. y Jenni-Eiermann, S. (1990) Recognizability of different food types in faeces and in alimentary flushes of *Sylvia* warblers. *Ibis* 132: 445-453.
- Joern, A. (1992) Variable impact of avian predation on grasshopper assemblies in sandhill grasslands. *Oikos* 64: 458-463.
- Jones, D. (1985) *Guía de campo de los arácnidos de España y Europa*. Omega, Barcelona.
- Jordano, P. (1984) *Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del área de Doñana*. Tesis Doctoral, Univ. Sevilla.

- Jordano, P. (1985) El ciclo anual de los Passeriformes frugívoros en el matorral del sur de España: importancia de su invernada y variaciones interanuales. *Ardeola* 32: 69-94.
- Karasov, W.H. (1990) Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. En: Morrison, M.L., Ralph, C.J., Verner, J. y Jehl, J.R. (eds.) *Avian foraging: theory, methodology, and applications. Studies in Avian Biology*, 13: 391-415. Cooper Ornith. Society.
- Karr, J.R. (1976) Within- and between-habitat avian diversity in African and neotropical lowland habitats. *Ecol. Monogr.* 41: 207-233.
- Karr, J.R. (1983) Commentary. En: Brush, A. y Clark, G. (eds.) *Perspectives in ornithology*, 403-410. Cambridge Univ. Press, New York.
- Kendeigh, S.C., Dol'nik, V.R. y Gavrilov, V.M. (1977) Avian energetics. En: Pinowski, J. y Kendeigh, S.C. (eds.) *Granivorous birds in ecosystems*, 127-204. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Krebs, J.R., Stephens, D.W. y Sutherland, W.J. (1983) Perspectives in optimal foraging. En: Brush, A.H. y Clark, G.A. (eds.) *Perspectives in ornithology*, 165-216. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Landres, P.B. y MacMahon, J.A. (1983) Community organization of arboreal birds in some oak woodlands of western North America. *Ecol. Monogr.* 53: 183-208.
- Larmuth, J. (1979) Aspects of plant habitat as a thermal refuge for desert insects. *J. Arid Envir.* 2: 323-327.
- Lebeurier, E. y Rapine, J. (1935) Ornithologie de la Basse Bretagne. *Oiseau* 5: 462-480.
- Lefranc, J. (1980) Biologie et fluctuations des populations des Laniidés en Europe Occidentale. *Nos Oiseaux* 50: 89-116.
- Le Houérou, H.N. (1992) Outline of the biological history of the Sahara. *J. Arid Envir.* 22: 3-30.
- Leisler, B. y Winckler, H. (1985) Ecomorphology. En: Johnston, R.F. (ed.) *Current Ornithology*, vol 5, 155-186. Plenum, New York.
- Leisler, B. y Winkler, H. (1991) Ergebnisse und Konzepte ökomorphologischer Untersuchungen an Vögeln. *J. für Ornithol.* 132: 373-425.
- Lederer, R.J. (1984) A view of avian ecomorphological hypothesis. *Ökol. Vögel* 6: 119-126.
- Lima, S.L. (1985) Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators: a trade-off in Black-capped Chickadee. *Oecologia* 66: 60-67.
- Louw, G.N. y Seely, M.K. (1982) *Ecology of desert organisms*. Longman Scient.&Techn. New York.
- MacArthur, R.H. (1958) Population ecology of some warblers in northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599-619.

MacArthur, R.H. (1959) On the breeding distribution pattern of North american migrant birds. *Auk* 76: 318-325.

MacArthur, R.H. (1972) *Geographical ecology*. Harper & Row, New York.

Magurran, A.E. (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, Londres.

Martin, P. y Bateson, P. (1986) *Measuring behaviour, an introductory guide*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Martin, T.E. y Karr, J.R. (1990) Behavioral plasticity of foraging maneuvers of migratory warblers: multiple selection periods for niches? En: Morrison, M.L., Ralph. C.J., Verner, J. y Jehl, J.R. (eds.) *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. *Studies in Avian Biology*, 13: 353-359. Cooper Ornith. Society.

Martínez-Cabello, A., Soler, M. y Soler, J.J. (1991) Alimentación de la tarabilla Común *Saxicola torquata* en el sureste de la Península Ibérica durante el período otoño-invierno. *Ardeola* 38: 317-326.

Mordkovich, V.G. y Afanas'ev, N.A. (1980) Transformation of steppe litter by darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae). *Soviet J. Ecol.* 11: 175-180.

Moreau, R.E. (1954) The main vicissitudes of the european avifauna since the Pliocene. *Ibis* 96: 411-431.

Moreby, S.J. (1988) An aid to the identification of arthropod fragments in the faeces of gamebird chicks (Galliformes). *Ibis* 130: 519-526.

Morel, G.J. y Morel, M.Y. (1992) Habitat use by Palaearctic migrant passerine birds in west Africa. En: Crick, H.Q.P. y Jones, P.J. (eds.) *The ecology and conservation of Palaearctic-African migrants*. *Ibis* 134 suppl. 1: 83-88.

Moreno, J. (1981) Feeding niches of woodland birds in a montane coniferous forest in central Spain during winter. *Ornis Scand.* 12: 148-159.

Moreno, J. (1984) Search strategies of Wheatears (*Oenanthe oenanthe*) and Stonechats (*Saxicola torquata*): adaptive variation in perch height, search time, sally distance and inter-perch move length. *J. Animal Ecol.* 53: 147-159.

Moore, N.W. (1975) Status and habitats of the Dartford Warbler, Whitethroat and Stonechat in Dorset in 1959-60. *Brit. Birds* 68: 196-202.

Morse, D.H. (1978) Structure and foraging patterns of tit flocks in an English woodland. *Ibis* 120: 294-312.

Murphy, M.T. (1987) The impact of weather on kingbird foraging behavior. *Condor* 89: 721-730.

Naidu, S.G. y Hatting, H.G. (1988) Water balance and osmoregulation in *Physadesmia globosa*, a diurnal tenebrionid beetle from the namib desert. *J. Insect Physiol.* 34: 911-917.

Nahal, I. (1981) The mediterranean climate from a biological viewpoint. En: Di Castri, F.; Goodall, D.W.; Spetch, R.L. (eds.) *Ecosystems of the world*, vol. 11:63-86. Elsevier, New York.

Newton, I. (1980) The role of food in limiting bird numbers. *Ardea* 68: 11-30.

Noon, B.R. (1981) The distribution of an avian guild along a temperate elevational gradient: the importance and expression of competition. *Ecol. Monogr.* 51: 105-124.

Nudds, T.D. (1982) Ecological separation of grebes and coots: interference competition or microhabitat selection? *Wilson Bull.* 94: 505-514.

Obeso, J.R. (1986) Comunidades de Passeriformes y frugivorismo en altitudes medias de la Sierra de Cazorla. Tesis Doctoral, Univ. Oviedo.

Obeso, J.R. (1987) Ecomorfología de una comunidad de Passeriformes en la Sierra de Cazorla, SE de España. *Doñana Acta Vert.* 14: 107-119.

Pascual, F. (1988) Isoptera, Dermaptera, Phasmida y Embioptera. En: Barrientos, J.A. (Coord.) Bases para un curso práctico de Entomología, 00-00. Asoc. Esp. Entom. Madrid.

Pérez-Mellado, V. (1992) Ecology of lacertid lizards in a desert area of Eastern Morocco. *J. of Ecol.* 226: 369-386.

Peterson, R., Mountfort, G. y Hollom, P.A.D. (1973) Guía de campo de las aves de España y Europa. Omega, Barcelona.

Petersson, J. y Hasselquist, D. (1985) Fat deposition and migration capacity of Robins *Erithacus rubecula* and goldcrest *Regulus regulus* at Ottenby, Sweden. *Ringing & Migration* 6: 66-76.

Petit, L.J., Petit, D.R. y Smith, K.G. (1990) Precision, confidence and sample size in the quantification of avian foraging behavior. En: Morrison, M.L., Ralph, C.J., Verner, J. y Jehl, J.R. (eds.) Avian foraging: theory, methodology, and applications. *Studies in Avian Biology*, 13: 193-198. Cooper Ornith. Society.

Pickett, S.A. y White, P.S. (1985) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, London.

Pleguezuelos, J.M. (1985) Atlas de los reptiles de la provincia de Granada. *Doñana Acta Vert.*

Pleguezuelos, J.M. (1992) Avifauna nidificante de las Sierras Béticas Orientales y depresiones de Guadix, Baza y Granada. Su cartografiado. Serv. Publ. Univ. Granada. Granada.

Polis, G.A. (1988) Exploitation competition and the evolution of interference, cannibalism, and intraguild predation in age/size-structured populations. En: Enemar, B. y Persson, L. (eds.) Size-structured populations, 185-202. Springer-Verlag, Berlín.

Polis, G.A. (1991a) Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food-web theory. *Amer. Nat.* 138: 123-155.

Polis, G.A. (1991b) Desert communities: an overview of patterns and processes. En: Polis, G.A. (ed.) The ecology of desert communities, 1-26. Univ. Arizona Press, Arizona.

Polis, G.A. (1991c) Food webs in desert communities: complexity via diversity and omnivory. En: Polis, G.A. (ed.) The ecology of desert communities, 383-437. Univ. Arizona Press, Arizona.

Polis, G.A. y McCormick, S.J. (1987) Intraguild predation and competition among desert scorpions. *Ecology* 68: 332-343.

- Polis, G.A. y Yamashita, T. (1991) The ecology and importance of predaceous arthropods in desert communities. En: Polis, G.A. (ed.) The ecology of desert communities, 180-222. Univ. Arizona Press, Arizona.
- Pollo, C.J. y Pérez-Mellado, V. (1988) Trophic ecology of a taxocenosis of mediterranean Lacertidae. *Ecol. Medit. Marseille*, 14: 131-147.
- Pollo, C.J. y Pérez-Mellado, V. (1991) An analysis of a mediterranean assemblage of three small lacertid lizards in central Spain. *Acta Oecol.* 12: 655-671.
- Potti, J. y Montalvo, S. (1991) Male arrival and female mate choice in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in central Spain. *Ornis Scand.* 22: 45-54.
- Price, T. (1991) Morphology and ecology of breeding warblers along an altitudinal gradient in Kashmir, India. *J. Animal Ecol.* 60: 643-664.
- Prodon, R. (1985) Introduction à la biologie du Traquet Rieur (*Oenanthe leucura*) en France. *Alauda* 53: 295-305.
- Pulliam, H.R. y Millikan, G.C. (1982) Social organization in the non-reproductive season. En: Farner, S.D. y King, J.R. (eds.) *Avian Biology*, 6: 169-197. Academic Press, New York.
- Radke, W.J. y Frydendall, M.J. (1974) A survey of emetics for use in stomach contents recovery in the House Sparrow. *Am. Midl. Nat.* 92: 164-172.
- Ralph, C.P., Nagata, S.E. y Ralph, C.J. (1985) Analysis of droppings to describe diets of small birds. *J. Field Ornithol.* 56: 165-174.
- Recher, H.F. y Gebski, V. (1990) Analysis of the foraging ecology of eucalyptus forest birds: sequential versus single-point observations. En: Morrison, M.L., Ralph, C.J., Verner, J. y Jehl, J.R. (eds.) *Avian foraging: theory, methodology, and applications. Studies in Avian Biology*, 13: 174-180. Cooper Ornith. Society.
- Remsen, J.V. y Robinson, S.K. (1990) A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. En: Morrison, M.L., Ralph, C.J., Verner, J. y Jehl, J.R. (eds.) *Avian foraging: theory, methodology, and applications. Studies in Avian Biology*, 13: 144-160. Cooper Ornith. Society.
- Rey, P. (1992) Preadaptación de la avifauna frugívora invernante al cultivo del olivar. Tesis Doctoral, Univ. Granada.
- Reyes-Prosper, E. (1915) *Las estepas de España y su vegetación*. Madrid.
- Reynolds, R.T., Scott, J.M. y Nussbaum, R.A. (1980) A variable circular-plot method for estimating bird numbers. *Condor* 82: 309-313.
- Ribera, C. (1988) Scorpionida. En: Barrientos, J.A. (Coord.) *Bases para un curso práctico de Entomología*, 00-00. Asoc. Esp. Entom. Madrid.
- Rice, J., Ohmart, R.D. y Anderson, D.W. (1983) Habitat selection attributes of an avian community: a discriminant analysis investigation. *Ecol. Monogr.* 53: 263-290.
- Richardson, F. (1965) Breeding and feeding habits of the Black Wheatear *Oenanthe leucura* in Southern Spain. *Ibis* 107: 1-17.

- Robinson, S.K. (1981) Ecological relations and social interactions of Philadelphia and Red-eyed Vireos. *Condor* 83: 16-26.
- Rogers, L.E., Buschbom, R.L. y Watson, C.R. (1977) Length-weight relationships of shrubsteppe invertebrates. *Ann. Entom. Soc. Amer.* 70: 51-53.
- Rosenberg, K.V. y Cooper, R.J. (1990) Approaches to avian diet analysis. En: Morrison, M.L., Ralph, C.J., Verner, J. y Jehl, J.R. (eds.) *Avian foraging: theory, methodology, and applications. Studies in Avian Biology*, 13: 80-90. Cooper Ornith. Society.
- Rotenberry, J.T. (1980) Dietary relationships among shrubsteppe passerine birds: competition or opportunism in a variable environment? *Ecol. Monogr.* 50: 93-110.
- Sánchez-Piñero, F., Avila, J.M. y Ruiz, J.L. (en prensa) Los Tenebrionidae (Coleoptera) de las zonas áridas de la depresión de Guadix-Baza (Granada, SE de la Península Ibérica). *Actas 5º Cong. Luso-Español de Entomología*. Lisboa 1992.
- Santos, T. y Suárez, F. (1985) The intersexual differentiation in the foraging behaviour of *Oenanthe hispanica* L. during the breeding season. *Doñana Acta vert.* 12: 93-103.
- Schemske, D.W. (1983) Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualism. En: Nitecki, M.H. (ed.) *Coevolution*, 67-109. Chicago Univ. Press, Chicago.
- Schluter, D. (1986) Test for similarity and convergence of finch communities. *Ecology* 67: 1073-1085.
- Seva, E. (1984) Reparto de recursos en dos especies psammófilas de saurios: *Acanthodactylus erythrurus* y *Psammodromus algirus* en un arenal costero de Alicante. *Mediterranea ser. Biol.* 7: 5-25.
- Sherry, T.W. (1984) Comparative dietary ecology of sympatric, insectivorous neotropical flycatchers (Tyrannidae). *Ecol. Monogr.* 54: 313-338.
- Sherry, T.W. (1990) When are birds dietarily specialized? Distinguishing ecological from evolutionary approaches. En: Morrison, M.L., Ralph, C.J., Verner, J. y Jehl, J.R. (eds.) *Avian foraging: theory, methodology, and applications. Studies in Avian Biology*, 13: 337-352. Cooper Ornith. Society.
- Shkedy, Y. y Safriel, U.N. (1991) Fat reserves of an opportunist and of a specialist species in the Negev desert. *Auk* 108: 556-561.
- Sishkin, V.S. (1980) The energetic estimation of trophic relations of the larks (Alaudidae) in the Caspian semidesert. *Zool. Zhurnal* 59: 1204-1216.
- Smith, K.G. (1982) Drought-induced changes in avian community structure along a montane sere. *Ecology* 63: 952-961.
- Smith, T.B. (1990) Patterns of morphological and geographic variation in trophic bill morphs of the African finch *Pyrenestes*. *Biol. J. Linn. Soc.* 41: 381-414.
- Soler, M., Zúñiga, J.M. y Camacho, I. (1983) Alimentación y reproducción de algunas aves de la Hoya de Guadix (Sur de España). *Trab. Mon. Dep. Zool. Univ. Granada (n.s.)* 6: 27-100.
- Soler, M., Alcalá, N. y Soler, J.J. (1990) Alimentación de la Grajilla (*Corvus monedula*) en tres zonas del sur de España. *Doñana Acta Vert.* 17: 17-48.

Soler, J.J. (1991) Reparto de recursos y mecanismos de coexistencia en cinco especies de córvidos. Tesis Doctoral, Univ. Granada.

Soria, F.J., López-Garrido, A.C. y Vera, J.A. (1987) Análisis estratigráfico y sedimentológico de los depósitos neógeno-cuaternarios en el sector de Orce (depresión de Guadix-Baza). *Paleont. i Evol. mem. esp.* 1: 11-34.

Southwood, T.R.E. (1978) *Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations.* Chapman & Hall, Londres.

Spencer, R. (19482) Birds in winter- an outline. *Bird Study* 29: 169-182.

Strong, D.R., Szyska, L.A. y Simberloff, D. (1979) test of community-wide character displacement against null hypothesis. *Evolution* 33: 897-913.

Strong, D.R., Simberloff, D., Abele, L.G. y Thistle, A.B. (1984) *Ecological communities: conceptual issues and the evidence.* Princeton Univ. Press, Princeton.

Suárez, F. (1980) Introducción al estudio de las ornitocenosis de dos áreas estepáricas peninsulares, la estepa ibérica y la estepa de la depresión central del valle del Ebro. *Bol. Est. Cent. Ecol.* 9: 53-62.

Suárez, F. (1987) La alimentación de los pollos de dos aves estepáricas simbióticas en la Península Ibérica: Collalba Rubia, Collalba Gris. *Actas I Cong. Int. Aves Esteparias*, 193-208. León 1987.

Suárez, F. y Muñoz-Cobo, J. (1984) Las comunidades de aves invernantes en cuatro medios diferentes de la provincia de Córdoba. *Doñana Acta Vert.* 11: 45-63.

Suárez, F. y Manrique, J. (1992) Low breeding success in mediterranean shrubsteppe passerines: Thekla Lark *Galerida Theklae*, Lesser Short-toed Lark *Calandrella rufescens*, and Black-eared Wheatear *Oenanthe hispanica*. *Ornis Scand.* 23: 24-28.

Sullivan, K.A. (1984) The advantages of social foraging in downy woodpeckers. *Anim. Behav.* 32: 16-22.

Tejero, E., Camacho, I. y Soler, M. (1983) La alimentación de la Curruca Cabecinegra (*Sylvia melanocephala* Gmelin 1788) en olivares de la provincia de Jaén (otoño-invierno). *Doñana Acta Vert.* 10: 133-153.

Tellería, J.L., Suárez, F. y Santos, T. (1988) Bird communities of the Iberian shrubsteppes. *Holarct. Ecol.* 11: 171-177.

Thomas, D.B. (1983) Tenebrionid beetles diversity and habitat complexity in the Eastern Mojave desert. *Coleopt. Bull.* 37: 135-147.

Thomas, D.B. y Sleeper, E.L. (1977) The use of pitfall traps for estimating the abundance of arthropods, with special reference to the Tenebrionidae (Coleoptera). *Ann. Entom. Soc. Amer.* 70: 242-248.

Tiainen, J. (19482) Ecological significance of morphometric variation in three sympatric *Phylloscopus* warblers. *Ann. Zool. Fennici* 19: 285-295.

Toft, C.A., Trauger, D.L. y Murdy, H.W. (1980) Test for species interactions: breeding phenology and habitat use in subarctic ducks. *Amer. Nat.* 120: 586-613.

- Tye, A. (1984) Attacks by Shrikes *Lanius* spp. on Wheatears *Oenanthe* spp.: competition, kleptoparasitism or predation? *Ibis* 126: 95-102.
- Ullrich, B. (1971) Untersuchungen zur ethologie und oekologie des Rotkopfwürgers (*Lanius senator*) in Südwestdeutschland im Vergleich zu Raubwürgers (*L. excubitor*), Schwarzstinwürger (*L. minor*) und Neuntöter (*L. collurio*). *Vogelwarte* 26: 1-77.
- Valera, F. (1992) Relaciones entre el estrato herbáceo de un ecosistema mediterráneo -el olivar- y la ornitofauna granívora nidificante. Tesis Doctoral, Univ. Granada.
- Valverde, J.A. (1958) Las aves esteparias de la Península Ibérica. *Inst. Biol. Aplicada* 27: 41-48.
- Vera, J.A. (1970) Estudio estratigráfico de la depresión Guadix-Baza. *Bol. Geol. Min.* 86: 429-462.
- Verner, J. (1985) Assessment of counting techniques. En: Johnston, J.R. (ed.) *Current Ornithology*, 2: 247-302. Plenum.
- Wainwright, P.C. (1991) Ecomorphology: experimental functional anatomy for ecological problems. *Amer. Zool.* 31: 680-693.
- Waite, R.K. (1984) Sympatric corvids. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 15: 55-59.
- Wallwork, J.A. (1982) Desert soil fauna. Praeger Publishers, New York.
- Walton, K.C. (1979) Diet of Meadow Pipit *Anthus pratensis* on mountain grassland in Snowdonia. *Ibis* 121: 325-329.
- Welden, C.W. y Slauson, W.L. (1986) The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications. *Quart. Rev. Biol.* 61: 23-43.
- Wiens, J.A. (1969) An approach to the study of ecological relationships among grassland birds. *Ornithol. Monogr.* 8: 1-93.
- Wiens, J.A. (1974) Climatic instability and the "ecological saturation" of bird communities in North American Grasland. *Condor* 76: 385-400.
- Wiens, J.A. (1977) On competition and variable environments. *Amer. Scient.* 65: 590-597.
- Wiens, J.A. y Rotenberry, J.T. (1979) Diet niche relationships among North American grasslands and shrubsteppe birds. *Oecología* 42: 253-292.
- Wiens, J. A. (1983) Avian community ecology: an iconoclastic view. En: Brush, A.H. y Clark, J.A. (eds.) *Perspectives in Ornithology*, 355-403. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Wiens, J.A. (1989a) The ecology of bird communities, vol. I: Foundation and Patterns. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Wiens, J.A. (1989b) The ecology of bird communities, vol. II: Processes and variations. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Wiens, J.A. (1991a) Ecological similarity of shrub-desert avifaunas of Australia and North America. *Ecology* 72: 479-495.

- Wiens, J.A. (1991b) Ecomorphological comparisons of the shrub-desert avifaunas of Australia and North America. *Oikos* 60: 55-63.
- Wiens, J.A. (1991c) The ecology of desert birds. En: Polis, G.A. (ed.) *The ecology of desert communities*, 278-310. Univ. Arizona Press, Arizona.
- Wiens, J.A. y Rotenberry, J.T. (1981) Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecol. monogr.* 51: 21-41.
- Wiens, J.A., Cates, R.G., Rotenberry, J.T., Cobb, N., Van Horne, B., y Redak, R.A. (1990) Arthropod dynamics on sagebrush (*Artemisia tridentata*): effects of plant chemistry and avian predation. *Ecol. Monogr.* 61: 299-321.
- Wolda, H. (1990) Food availability for an insectivore and how to measure it. En: Morrison, M.L., Ralph, C.J., Verner, J. y Jehl, J.R. (eds.) *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. *Studies in Avian Biology*, 13: 38-43. Cooper Ornith. Society.
- Wooler, R.D. y Calver, M.C. (1981) Feeding segregation within an assemblage of small birds in the Karri forest understorey. *Aust. Wildl. Res.* 8: 401-410.
- Wright, S.J. (1981) Extinctions-mediated competition: the *Anolis* lizards and insectivorous birds of the West Indies. *Amer. Nat.* 117: 181-192.
- Yanes, M., Suárez, F. y Manrique, J. (1991) La cogujada montesina *Galerida theklae* como depredador del caracol *Otala lactea*: comportamiento alimenticio y selección de presa. *Ardeola* 38: 297-303.
- Zak y Freckman (1991) En: Polis, G.A. (ed.) *The ecology of desert communities*, . Univ. Arizona Press, Arizona.
- Zamora, R. (1987) Dinámica temporal y selección de hábitat de los Passeriformes de la alta montaña de Sierra Nevada. Tesis Doctoral, Univ. Granada.
- Zamora, R. (1988) Composición y estructura de las comunidades de Passeriformes de alta montaña de Sierra Nevada (SE de España). *Ardeola* 35; 197-220.
- Zamora, R. (1990) Seasonal variations of a passerine community in a mediterranean high-mountain. *Ardeola* 37: 219-228.
- Zamora, R. (1988) Estructura morfológica de una comunidad de Passeriformes de la alta montaña (Sierra Nevada, SE de España). *Ardeola* 35: 71-95.
- Zamora, R. (1990) Interspecific aggression by the Wheatear in a high-mountain passerine community. *Ornis Scand.* 221: 57-62.
- Zamora, R. (1990) The fruit diet of Ring-Ouzels (*Turdus torquatus*) wintering in the Sierra Nevada (Southeast Spain). *Alauda* 58: 67-70.
- Zamora, R. (1992) Seasonal variations in foraging behaviour and substrate use by the Black Redstart (*Phoenicurus ochruros*). *Rev. Ecol. Terre Vie* 47: 67-84.
- Zamora, R., Hódar, J.A. y Gómez, J.M. (1992) Dartford Warblers follow Stonechats while foraging.

APENDICE 1. Valores de las constantes para las estimas de biomosas.

Para todas las estimas de biomasa, la ecuación tipo es $W=AxX^B$, donde W es peso (en mg.), X es la longitud del parámetro (en mm.) y A y B las constantes que se ofrecen a continuación. En esta tanda, el parámetro es la longitud total, y se ofrecen los intervalos y n de la estima.

| GRUPO | A | B | R ² | intervalo | n |
|------------------|--------|--------|----------------|-----------|----|
| Scorpionida | 0.0077 | 3.4260 | 0.9421 | 10.2-23.9 | 7 |
| Soliphuga | 0.0580 | 2.3170 | 0.9566 | 14.3-25.8 | 5 |
| Araneae | 0.1044 | 2.2957 | 0.8903 | 1.3-27.1 | 18 |
| Opilionida | 0.0239 | 3.3314 | 0.9013 | 2.9-6.4 | 7 |
| Acarina | 0.0530 | 2.4943 | 0.9338 | .4-3.9 | 7 |
| Isopoda | 0.0118 | 2.7262 | 0.9633 | 5.3-20.5 | 7 |
| Diplopoda | .00013 | 3.9470 | 0.9470 | 11.0-39.0 | 7 |
| Chilopoda | 0.0009 | 2.9704 | 0.9378 | 12.0-81.4 | 8 |
| Collembola | 0.0024 | 3.6778 | 0.9717 | 1.5-3.25 | 8 |
| Tisanura | 0.0656 | 1.7084 | 0.9605 | 3.0-10.0 | 6 |
| Ensifera | 0.0706 | 2.5349 | 0.8894 | 4.0-38.6 | 7 |
| Caelifera | 0.0163 | 2.6853 | 0.9319 | 4.7-63.0 | 17 |
| Blattodea | 0.0539 | 2.2975 | 0.8969 | 2.6-9.3 | 6 |
| Mantodea | 0.0042 | 2.7001 | 0.8980 | 16.0-59.3 | 7 |
| Dermaptera | 0.0015 | 3.4980 | 0.9604 | 5.5-25.2 | 10 |
| Embioptera | 0.0012 | 3.1274 | 0.9900 | 5.0-15.2 | 7 |
| Psocoptera | 0.0425 | 1.6376 | 0.8518 | 1.2-3.0 | 6 |
| Tisanoptera | 0.0071 | 2.5377 | 0.9108 | 1.15-2.0 | 6 |
| Homoptera n.a. | 0.1371 | 1.6426 | 0.6783 | 2.4-10.2 | 10 |
| Aphidae | 0.0598 | 1.7246 | 0.5881 | 1.0-2.2 | 6 |
| Heteroptera H | 0.0399 | 2.8024 | 0.9328 | 4.9-14.0 | 11 |
| Heteroptera L | 0.0354 | 2.4318 | 0.9808 | 2.9-14.3 | 7 |
| Nematocera | 0.0210 | 2.0807 | 0.9688 | 2.0-24.0 | 10 |
| Brachycera | 0.0304 | 2.6299 | 0.9540 | 2.0-20.1 | 26 |
| Lepidoptera L | 0.0110 | 2.5711 | 0.9358 | 9.6-57.6 | 16 |
| Ropalocera | 0.0156 | 2.7258 | 0.8796 | 6.5-22.9 | 9 |
| Heterocera | 0.0081 | 3.0885 | 0.9735 | 5.0-35.2 | 8 |
| Neuroptera I | 0.0275 | 1.9132 | 0.7968 | 7.5-31.5 | 7 |
| Col.Campod.L | 0.0327 | 2.2150 | 0.9201 | 3.9-30.2 | 8 |
| Col.Scarab. L | 0.0155 | 2.6632 | 0.9397 | 10.8-52.0 | 7 |
| Col.Tenebr.L | 0.0014 | 3.2781 | 0.9477 | 8.0-26.0 | 7 |
| Carabidae | 0.0080 | 3.2132 | 0.9615 | 4.3-26.0 | 12 |
| Tenebrionidae | 0.0513 | 2.6690 | 0.9577 | 4.0-38.6 | 16 |
| Scarabeidae | 0.1025 | 2.4841 | 0.9949 | 4.2-32.5 | 8 |
| Chrysomelidae | 0.0259 | 3.0822 | 0.9180 | 3.0-15.2 | 10 |
| Curculionidae | 0.1283 | 2.2532 | 0.8812 | 1.8-17.1 | 12 |
| Aphodiidae | 0.0247 | 2.8251 | 0.9648 | 3.2-13.2 | 9 |
| Cetonidae | 0.0081 | 3.4305 | 0.9423 | 9.0-21.0 | 7 |
| Dynastidae | 0.0455 | 2.7399 | 0.9433 | 5.9-41.4 | 9 |
| Histeridae | 0.0823 | 2.5728 | 0.8607 | 4.2-13.6 | 6 |
| Buprestidae | 0.0107 | 3.1702 | 0.9937 | 4.7-27.8 | 8 |
| Cerambycidae | 0.0071 | 3.2344 | 0.9474 | 7.6-22.6 | 6 |
| Meloidae | 0.0226 | 2.5619 | 0.9690 | 8.1-56.6 | 7 |
| Staphylinidae | 0.0027 | 3.1192 | 0.9603 | 2.0-28.0 | 7 |
| Coleoptera n.i. | 0.0664 | 2.1918 | 0.8808 | 2.3-14.5 | 16 |
| Hymenoptera n.f. | 0.1636 | 1.9000 | 0.8376 | 1.6-26.5 | 24 |
| Formicidae obr. | 0.0104 | 2.7630 | 0.9072 | 2.7-12.3 | 11 |
| Formicidae sex. | 0.0066 | 3.0604 | 0.7409 | 4.5-9.3 | 7 |
| Lacertidae | 0.0059 | 3.0042 | 0.9599 | 24.3-66.0 | 7 |

| | MES | ARN | LIT | ORT | HOM | HET | DIP | LEP | CUR | COL | HYM | FOR | OT |
|----|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|
| 1 | NOV | 2,75 | 1,17 | 0 | ,20 | ,42 | ,23 | 1,24 | ,25 | ,34 | ,18 | ,06 | ,21 |
| 2 | DC | 1,38 | 1,38 | 0 | ,29 | ,06 | ,09 | ,77 | ,08 | ,16 | ,08 | ,11 | ,17 |
| 3 | ENE | 1,84 | 1,41 | 0 | ,17 | ,09 | ,02 | ,32 | ,19 | ,23 | ,05 | ,31 | ,24 |
| 4 | FEB | 1,41 | ,85 | ,01 | ,31 | ,14 | ,05 | ,30 | ,14 | ,21 | ,04 | ,06 | ,09 |
| 5 | MAR | ,94 | ,19 | ,13 | ,16 | ,09 | ,16 | ,47 | ,05 | ,12 | ,05 | 0 | ,04 |
| 6 | ABR | ,89 | ,04 | ,03 | 3,29 | ,27 | 0 | ,80 | ,52 | ,17 | ,12 | ,30 | ,17 |
| 7 | MAY | ,68 | ,13 | ,12 | ,75 | ,18 | 0 | 1,58 | 1,24 | 2,18 | ,12 | ,98 | ,20 |
| 8 | JUN | ,66 | ,04 | ,06 | ,62 | ,71 | 0 | ,18 | ,78 | ,23 | ,06 | ,30 | ,22 |
| 9 | JUL | 1,25 | 0 | ,01 | ,26 | ,11 | ,05 | ,04 | ,22 | ,14 | ,03 | ,76 | ,20 |
| 10 | AGO | 1,16 | ,07 | ,03 | ,21 | ,15 | 0 | #### | ,10 | ,04 | ,04 | ,52 | ,09 |
| 11 | SEP | ,85 | ,06 | 0 | ,27 | ,34 | ,01 | ,01 | ,20 | ,17 | ,09 | ,14 | ,12 |
| 12 | OCT | ,71 | ,09 | ,02 | ,26 | ,73 | ,09 | ,44 | ,01 | ,19 | ,16 | ,14 | ,09 |
| 13 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| 14 | NOV | 1,17 | ,86 | 0 | ,20 | ,32 | ,14 | ,39 | ,05 | 1,43 | ,25 | ,20 | ,28 |
| 15 | DC | ,74 | ,72 | 0 | ,13 | ,15 | ,12 | ,34 | ,11 | ,78 | ,09 | ,05 | ,10 |
| 16 | ENE | ,58 | ,30 | 0 | ,12 | ,07 | ,09 | ,15 | ,06 | ,71 | ,03 | ,04 | ,04 |
| 17 | FEB | ,82 | ,41 | 0 | ,06 | ,11 | ,01 | ,31 | ,04 | ,52 | ,03 | ,64 | ,14 |
| 18 | MAR | ,34 | ,24 | ,04 | ,05 | ,19 | ,03 | ,11 | ,04 | ,17 | ,04 | ,17 | ,07 |
| 19 | ABR | ,36 | ,03 | ,05 | ,17 | ,18 | ### | ,17 | ,07 | ,31 | ,06 | ,84 | ,05 |
| 20 | MAY | ,50 | 0 | ,05 | 1,02 | ,20 | ,01 | ,15 | ,06 | ,48 | ,08 | 5,74 | ,13 |
| 21 | JUN | ,56 | ,09 | ,11 | 3,93 | ,20 | 0 | ,11 | ,01 | ,36 | ,02 | 1,59 | ,48 |
| 22 | JUL | 1,16 | ,13 | ,17 | ,65 | ,38 | ,03 | ,09 | ,14 | ,20 | ,09 | 1,40 | ,11 |
| 23 | AGO | 1,23 | ,01 | 0 | ,37 | ,25 | ,04 | ,01 | ,32 | ,10 | 0 | ,82 | ,01 |
| 24 | SEP | 1,19 | ,04 | 0 | ,16 | ,36 | ,01 | #### | ,49 | ,05 | ,05 | 1,45 | ,09 |
| 25 | OCT | ,64 | ,08 | 0 | ,28 | ,50 | ,04 | ,09 | ,91 | ,06 | ,06 | ,56 | ,13 |
| 26 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| 27 | NOV | 1,88 | ,06 | 0 | ,11 | ,69 | ,27 | 2,21 | 5,97 | ,19 | ,09 | ,05 | ,40 |
| 28 | DC | ,67 | ,09 | 0 | ,09 | ,06 | ,01 | 2,11 | 2,72 | ,09 | ,04 | ,13 | ,03 |
| 29 | ENE | ,75 | ,10 | 0 | ,12 | ,09 | ,01 | 1,04 | 1,26 | ,15 | ,01 | ,09 | ,09 |
| 30 | FEB | ,64 | ,06 | #### | ,16 | ,44 | ,01 | ,61 | ,70 | ,27 | ,13 | ,02 | ,01 |
| 31 | MAR | ,39 | ,02 | ,43 | ,10 | ,13 | ,01 | ,92 | ,01 | ,31 | ,05 | 0 | ,14 |
| 32 | ABR | ,71 | #### | ,09 | ,44 | ,95 | 0 | ,29 | ,19 | ,21 | ,05 | ,19 | ,29 |
| 33 | MAY | ,74 | ,01 | 3,63 | ,38 | 1,15 | 0 | ,24 | 6,80 | 1,60 | ,09 | ,39 | ,39 |
| 34 | JUN | 1,00 | ,01 | 1,36 | ,38 | 2,34 | 0 | ,68 | 1,63 | ,27 | ,01 | ,32 | ,25 |
| 35 | JUL | ,60 | 0 | ,25 | ,22 | ,03 | ,01 | ,06 | ,87 | ,09 | ,01 | ,14 | ,04 |
| 36 | AGO | ,51 | ,01 | 1,14 | ,09 | ,17 | 0 | #### | ,09 | ,05 | ,02 | ,14 | ,41 |
| 37 | SEP | ,50 | ,01 | 0 | ,35 | ,17 | ### | ,02 | 4,19 | ,06 | ,18 | ,05 | ,43 |
| 38 | OCT | ,34 | #### | ,06 | ,21 | 1,66 | ,01 | ,35 | ,01 | 1,19 | ,11 | ,06 | ,06 |
| 39 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| 40 | NOV | ,59 | ,08 | 0 | ,13 | ,46 | ,03 | ,17 | ,06 | ,66 | ,19 | ,04 | ,11 |
| 41 | DC | ,21 | ,07 | 0 | ,09 | ,26 | ,02 | ,28 | ,07 | ,59 | ,13 | ,01 | ,06 |
| 42 | ENE | ,17 | ,03 | 0 | ,07 | ,26 | ,03 | ,20 | ,02 | ,25 | ,01 | ,02 | ,02 |
| 43 | FEB | ,35 | ,05 | 0 | ,03 | ,14 | ,01 | ,38 | ,66 | ,63 | ,03 | ,29 | ,03 |
| 44 | MAR | ,20 | ,04 | ,04 | ,04 | ,24 | ,02 | ,22 | ,01 | ,55 | ,04 | ,07 | ,05 |
| 45 | ABR | ,22 | ,01 | ,32 | ,05 | ,25 | ### | ,50 | ,03 | 1,60 | ,21 | ,48 | ,03 |
| 46 | MAY | ,62 | 0 | 1,89 | ,43 | ,58 | ,01 | 1,67 | ,02 | 2,12 | ,06 | 1,71 | ,14 |
| 47 | JUN | ,59 | ,01 | 3,61 | ,48 | ,61 | 0 | ,26 | ,01 | 1,01 | #### | ,75 | ,77 |
| 48 | JUL | ,68 | ,01 | #### | ,31 | 1,75 | ,03 | ,72 | 1,08 | 1,13 | ,08 | ,66 | ,05 |
| 49 | AGO | ,52 | ,01 | 0 | ,22 | ,41 | ,01 | ,01 | ,11 | ,08 | 0 | ,24 | ,06 |
| 50 | SEP | ,55 | ,01 | 0 | ,12 | ,36 | 1,00 | ,03 | ,17 | ,02 | ,02 | ,56 | ,02 |
| 51 | OCT | ,34 | ,02 | 0 | ,20 | ,16 | ,01 | ,86 | ,28 | ,04 | ,02 | ,20 | ,14 |

APENDICE 2. Artrópodos capturados en las muestras de vegetación (matas). De arriba abajo: individuos/Baza, individuos/Grao, biomasa/Baza, biomasa/Grao. Todo expresado en media de individuos o miligramos de peso seco por unidad de muestra (bandeja).

| | MES | ARN | LIT | ORT | HOM | HET | DIP | TEN | CUR | COL | HYM | FOR | OT |
|----|-----|------|------|-------|------|------|------|-------|------|------|------|-------|------|
| 1 | NOV | ,25 | ,69 | ,02 | ,16 | ,03 | ,38 | ,25 | ,06 | ,71 | ,25 | ,76 | ,15 |
| 2 | DIC | ,25 | 1,50 | ,02 | ,23 | ,02 | ,23 | 0 | ,01 | ,16 | ,57 | ,62 | ,09 |
| 3 | ENE | ,15 | 1,33 | 0 | ,16 | 0 | ,03 | 0 | ,05 | ,09 | ,25 | ,16 | ,07 |
| 4 | FEB | ,16 | 1,82 | ,02 | ,71 | ,05 | 1,65 | 0 | ,09 | ,27 | ,88 | 1,34 | ,09 |
| 5 | MAR | ,14 | ,87 | #### | ,29 | 0 | ,34 | ,02 | ,04 | ,16 | ,15 | ,84 | ,17 |
| 6 | ABR | ,22 | ,93 | ,08 | ,92 | ,02 | ,54 | ,62 | ,17 | ,23 | ,26 | 1,17 | ,30 |
| 7 | MAY | ,38 | ,79 | ,18 | ,93 | ,02 | ,99 | ,51 | ,05 | ,87 | ,30 | 3,59 | ,43 |
| 8 | JUN | ,70 | ,36 | ,16 | ,62 | ,05 | ,32 | ,40 | ,03 | ,43 | ,26 | 13,41 | ,95 |
| 9 | JUL | ,27 | ,37 | ,14 | ,32 | ,02 | ,13 | ,57 | 0 | ,25 | ,28 | 8,94 | ,15 |
| 10 | AGO | ,07 | ,20 | ,09 | ,05 | ,03 | ,13 | ,29 | ,01 | ,06 | ,25 | 13,23 | ,13 |
| 11 | SEP | ,12 | ,25 | ,03 | ,14 | ,05 | ,11 | ,30 | ,05 | ,09 | ,06 | 2,88 | ,06 |
| 12 | OCT | ,12 | ,62 | #### | ,21 | ,02 | ,55 | ,09 | ,05 | ,29 | ,05 | 1,91 | ,12 |
| 13 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| 14 | NOV | ,05 | ,37 | ,05 | ,08 | ,05 | ,56 | 0 | ,12 | ,41 | ,05 | 4,15 | ,29 |
| 15 | DIC | ,12 | ,48 | 0 | ,14 | ,19 | ,11 | 0 | ,12 | ,33 | ,05 | 1,21 | ,34 |
| 16 | ENE | #### | ,39 | 0 | ,19 | ,03 | ,06 | 0 | ,29 | ,14 | #### | 1,38 | ,24 |
| 17 | FEB | ,23 | ,66 | ,01 | ,41 | ,19 | ,08 | ,04 | ,44 | ,46 | ,67 | 4,52 | ,28 |
| 18 | MAR | ,34 | ,57 | ,01 | ,21 | #### | ,04 | ,01 | ,44 | ,12 | ,37 | 3,20 | ,75 |
| 19 | ABR | ,69 | 1,22 | ,31 | ,62 | ,50 | ,91 | ,57 | ,27 | ,61 | ,52 | 7,53 | 1,00 |
| 20 | MAY | 1,09 | ,75 | ,44 | ,98 | ,06 | 1,68 | ,96 | ,25 | 1,28 | ,37 | 25,68 | ,55 |
| 21 | JUN | ,89 | ,57 | ,70 | ,44 | ,06 | ,90 | ,28 | ,08 | 1,23 | ,22 | 31,44 | ,42 |
| 22 | JUL | ,52 | 1,19 | ,72 | ,37 | ,11 | ,17 | ,57 | ,03 | ,12 | ,36 | 29,46 | ,19 |
| 23 | AGO | ,31 | ,35 | ,62 | ,25 | ,07 | ,22 | ,86 | 0 | ,21 | ,27 | 27,03 | ,34 |
| 24 | SEP | ,34 | 1,28 | ,40 | ,58 | ,06 | ,28 | ,09 | ### | ,20 | ,23 | 14,92 | ,20 |
| 25 | OCT | ,41 | 1,24 | ,45 | ,63 | ,11 | 3,26 | ,12 | ,41 | ,50 | ,34 | 8,61 | ,30 |
| 26 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| 27 | NOV | 4,34 | ,20 | ,28 | ,21 | ,09 | ,58 | ,11 | ,28 | ### | ,43 | ,76 | 1,81 |
| 28 | DIC | ,34 | ,27 | ,57 | ,29 | ,01 | ,39 | 0 | ,02 | ,82 | ,14 | ,55 | ,11 |
| 29 | ENE | ,46 | ,11 | 0 | ,22 | 0 | ### | 0 | ,16 | ,23 | ,05 | ,10 | ,21 |
| 30 | FEB | ,40 | ,54 | ,31 | ,85 | ,04 | 6,09 | 0 | ,69 | 1,04 | 6,59 | 1,81 | 5,33 |
| 31 | MAR | ,52 | ,23 | ,01 | ,24 | 0 | ,04 | 2,88 | ,08 | ,33 | ,04 | ,54 | 1,80 |
| 32 | ABR | 1,46 | ,21 | ,74 | 1,02 | ,06 | ,35 | 61,06 | 1,31 | 2,82 | ,55 | 1,03 | 1,59 |
| 33 | MAY | 2,41 | ,20 | 3,51 | 1,07 | ,09 | 1,10 | 49,68 | ,12 | 7,82 | 1,21 | 3,87 | 4,92 |
| 34 | JUN | 6,74 | ,03 | 4,35 | ,86 | ,40 | ,52 | 49,49 | ,04 | ,83 | 1,32 | 14,34 | ### |
| 35 | JUL | 7,47 | ,03 | 5,08 | ,60 | ,53 | ,09 | 63,97 | 0 | 2,51 | 3,72 | 11,10 | 3,54 |
| 36 | AGO | ,17 | ### | 2,68 | ,10 | ,04 | 1,42 | 38,15 | ,27 | ,64 | 2,42 | 14,70 | 4,24 |
| 37 | SEP | ,64 | ,05 | 1,88 | ,24 | ,87 | ,12 | 29,49 | 1,39 | ,84 | ,71 | 3,01 | 2,10 |
| 38 | OCT | ,74 | ,27 | ,06 | ,45 | ,34 | 2,17 | 7,82 | ,83 | 5,66 | ,19 | 2,19 | 2,12 |
| 39 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| 40 | NOV | ,01 | ,07 | 2,59 | ,14 | ,01 | ,66 | 0 | ,59 | 4,38 | ,09 | 4,43 | 2,53 |
| 41 | DIC | ,38 | ,17 | 0 | ,15 | ,07 | ,02 | 0 | ,49 | 9,27 | ,02 | 1,04 | ,07 |
| 42 | ENE | #### | ,05 | 0 | ,16 | ,01 | ,06 | 0 | ,51 | 1,20 | #### | 1,26 | 2,13 |
| 43 | FEB | ,38 | ,12 | ,31 | ,66 | ,20 | ,05 | 1,28 | 1,20 | 1,29 | 7,15 | 4,27 | 2,08 |
| 44 | MAR | 2,97 | ,15 | ,06 | ,16 | #### | ,14 | ,90 | 1,75 | 1,69 | 4,76 | 1,54 | 3,33 |
| 45 | ABR | 3,05 | ,46 | ,47 | ,42 | ,39 | 1,50 | 47,74 | ,46 | 3,62 | 9,36 | 4,47 | 3,56 |
| 46 | MAY | 9,38 | ,09 | 3,37 | ,76 | ,17 | 3,75 | 60,93 | ,32 | ### | 2,17 | 23,67 | 4,68 |
| 47 | JUN | 6,99 | ,09 | 32,42 | ,72 | ,68 | 1,07 | 19,36 | ,75 | ### | 2,31 | 34,78 | 2,96 |
| 48 | JUL | 5,94 | ,26 | 24,71 | ,63 | 2,14 | ,17 | 50,35 | 1,04 | ,28 | 4,19 | 35,38 | 1,96 |
| 49 | AGO | 1,01 | ,05 | 33,44 | ,41 | ,51 | ,80 | 80,49 | 0 | ### | 2,31 | 22,89 | 2,52 |
| 50 | SEP | 1,36 | ,20 | 20,69 | ,83 | ,04 | 5,90 | 15,49 | ,05 | 2,19 | ,73 | 11,20 | ,92 |
| 51 | OCT | 8,68 | ,25 | 21,99 | ,93 | ,02 | ### | 12,36 | 5,52 | 8,17 | 2,38 | 8,55 | 2,84 |

APENDICE 3. Artrópodos capturados en las muestras de suelo (botes). De arriba abajo: individuos/Baza, individuos/Grao, biomasa/Baza, biomasa/Grao. Todo expresado en media de individuos o miligramos de peso seco por unidad de muestra (botes).

| | SPEC | LPIC | ALPC | ANPC | CULM | LALA | IRED | COLA | TARSO | UNAT | UNAC | PESO |
|----|--------------|-------|------|------|-------|--------|-------|--------|-------|-------|------|-------|
| 1 | C. RUFESC | 12,41 | 5,02 | 4,99 | 7,64 | 85,85 | 31,10 | 52,70 | 19,76 | 8,35 | 4,72 | 20,40 |
| 2 | L. ARBOREA | 14,98 | 4,29 | 6,81 | 10,98 | 90,36 | 25,54 | 47,95 | 21,23 | 13,38 | 5,48 | 27,57 |
| 3 | G. CRISTATA | 19,29 | 5,62 | 4,94 | 12,47 | 101,46 | 27,17 | 57,08 | 25,49 | 10,16 | 5,39 | 41,67 |
| 4 | G. THEKLAE | 18,23 | 5,39 | 4,81 | 11,15 | 99,73 | 24,35 | 57,38 | 25,01 | 12,97 | 5,82 | 37,79 |
| 5 | A. PRATENSIS | 15,85 | 3,20 | 3,15 | 9,01 | 75,83 | 19,96 | 56,13 | 21,14 | 10,59 | 4,96 | 17,91 |
| 6 | L. EXCUBITOR | 23,78 | 9,13 | 6,74 | 13,84 | 105,61 | 28,57 | 109,12 | 29,74 | 8,72 | 7,71 | 59,90 |
| 7 | L. SENATOR | 18,46 | 7,39 | 6,01 | 10,20 | 93,65 | 31,50 | 71,75 | 23,26 | 6,82 | 6,27 | 28,50 |
| 8 | H. POLYGL | 15,89 | 3,14 | 3,91 | 8,08 | 63,58 | 14,29 | 48,62 | 19,90 | 5,17 | 4,60 | 11,91 |
| 9 | S. MELANC | 15,33 | 2,97 | 3,08 | 9,72 | 57,83 | 9,57 | 60,43 | 19,89 | 4,89 | 4,33 | 11,57 |
| 10 | S. CONSPIC | 13,86 | 2,56 | 2,76 | 9,28 | 56,50 | 9,43 | 52,93 | 18,21 | 4,91 | 4,41 | 9,43 |
| 11 | S. UNDATA | 14,30 | 2,46 | 2,57 | 8,47 | 52,97 | 7,05 | 63,95 | 18,90 | 4,68 | 4,13 | 9,11 |
| 12 | P. COLLYB | 14,07 | 2,19 | 2,53 | 7,33 | 56,75 | 9,42 | 47,50 | 18,68 | 4,71 | 4,03 | 7,23 |
| 13 | S. TORQUAT | 16,11 | 3,52 | 3,99 | 9,06 | 65,30 | 12,69 | 46,85 | 22,53 | 6,41 | 5,01 | 15,31 |
| 14 | O. HISPAN | 17,65 | 3,60 | 3,80 | 9,99 | 89,25 | 25,20 | 57,45 | 22,79 | 5,62 | 4,93 | 20,68 |
| 15 | O. LEUCUR | 24,04 | 4,80 | 4,71 | 15,57 | 98,90 | 20,60 | 73,30 | 27,46 | 7,32 | 5,64 | 37,35 |
| 16 | P. OCHRUIROS | 16,56 | 3,15 | 3,36 | 9,70 | 84,91 | 19,32 | 60,91 | 23,24 | 5,67 | 4,34 | 16,39 |
| 17 | P. PHOENIC | 15,23 | 3,28 | 3,54 | 7,72 | 77,71 | 21,67 | 55,93 | 21,65 | 5,23 | 4,21 | 15,08 |
| 18 | E. RUBEC | 15,51 | 3,31 | 3,57 | 8,02 | 70,57 | 15,10 | 56,27 | 25,11 | 6,61 | 5,17 | 16,28 |
| 19 | T. PHILOM | 24,20 | 5,65 | 5,33 | 15,40 | 115,06 | 35,67 | 81,50 | 32,54 | 7,79 | 6,56 | 66,56 |
| 20 | P. MAJOR | 14,16 | 4,55 | 4,48 | 9,16 | 73,50 | 11,94 | 62,38 | 18,10 | 7,31 | 5,63 | 17,88 |
| 21 | E. CALANDR | 16,84 | 8,72 | 6,93 | 9,74 | 96,29 | 28,59 | 68,75 | 24,51 | 8,93 | 6,60 | 44,19 |
| 22 | E. CIA | 15,56 | 5,76 | 4,80 | 10,82 | 78,06 | 14,84 | 74,00 | 19,42 | 6,93 | 5,03 | 23,21 |
| 23 | F. COELEB | 15,80 | 6,97 | 6,04 | 10,26 | 83,00 | 23,54 | 62,54 | 18,14 | 5,83 | 5,09 | 19,41 |
| 24 | C. CARDUE | 16,19 | 6,86 | 5,04 | 11,06 | 74,88 | 26,38 | 45,08 | 14,50 | 6,51 | 5,31 | 13,81 |
| 25 | C. CHLORIS | 17,83 | 9,40 | 7,42 | 10,90 | 82,80 | 26,20 | 51,70 | 17,84 | 5,87 | 5,48 | 22,38 |
| 26 | A. CANNAB | 13,32 | 7,01 | 5,86 | 8,15 | 75,40 | 25,87 | 50,73 | 15,68 | 6,34 | 5,07 | 16,13 |
| 27 | S. SERINUS | 12,70 | 5,71 | 4,09 | 7,01 | 70,06 | 16,62 | 47,81 | 13,85 | 4,70 | 4,09 | 11,32 |
| 28 | P. DOMEST | 17,40 | 8,25 | 6,95 | 12,55 | 78,67 | 18,84 | 59,33 | 19,30 | 7,10 | 5,76 | 28,30 |
| 29 | P. MONTAN | 13,30 | 6,38 | 6,06 | 9,48 | 68,42 | 17,00 | 53,58 | 16,76 | 6,18 | 5,81 | 20,08 |
| 30 | P. PETRON | 18,82 | 9,60 | 8,40 | 13,56 | 96,43 | 34,43 | 55,57 | 18,77 | 6,48 | 5,35 | 33,43 |
| 31 | S. UNICOL | 30,07 | 6,67 | 6,74 | 17,83 | 130,15 | 49,50 | 58,10 | 29,23 | 9,95 | 7,47 | 80,90 |

APENDICE 4. Resultados de las morfometrías efectuadas a las 31 especies analizadas.

| | grp | DESC | FLY | P.GL | H.GL | GLEAN | G.GL | BARE | PINF | LSHR | HSHR |
|----|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|-------|-------|-------|
| 1 | GTBW | 0 | 0 | 0 | 0 | 1,10 | 98,90 | 97,51 | 1,39 | 1,10 | 0 |
| 2 | GTBS | 0 | 2,08 | 0 | 0 | 8,33 | 89,58 | 88,54 | 1,04 | 8,33 | 0 |
| 3 | GTBF | 0 | 0 | 0 | 0 | ,65 | 99,36 | 99,36 | 0 | ,65 | 0 |
| 4 | LSGS | ### | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 100,00 | 0 | 0 | 0 |
| 5 | LSGF | ### | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 100,00 | 0 | 0 | 0 |
| 6 | SMBF | 0 | 0 | 0 | 0 | 96,67 | 3,33 | 1,67 | 1,67 | 47,91 | 48,76 |
| 7 | SCBS | 0 | 0 | 0 | 0 | 75,83 | 24,17 | 20,83 | 22,00 | 46,94 | 10,22 |
| 8 | SCBF | 0 | 0 | 0 | 0 | 92,06 | 7,94 | 7,94 | 9,47 | 71,96 | 10,63 |
| 9 | SUBW | 0 | 0 | 0 | 0 | 89,07 | 10,93 | 10,37 | 12,56 | 66,15 | 10,56 |
| 10 | PCBW | 0 | 0 | 0 | 16,11 | 73,89 | 10,00 | 0 | 13,33 | 5,00 | 81,67 |
| 11 | STBW | 83,88 | 6,72 | ,78 | 3,84 | ,38 | 4,40 | 88,59 | ,19 | 4,27 | ,22 |
| 12 | STBF | 64,52 | 2,95 | 18,43 | 1,43 | 2,00 | 10,67 | 75,19 | 0 | 21,86 | 0 |
| 13 | POBW | 26,38 | ,99 | ,74 | 0 | ,49 | 71,40 | 97,78 | 0 | 1,24 | 0 |
| 14 | OHBS | 64,29 | 20,56 | ,83 | 6,94 | 0 | 7,38 | 72,78 | 0 | 6,67 | 0 |
| 15 | OHBF | 63,78 | 16,06 | ,45 | 8,48 | 0 | 10,78 | 74,56 | 0 | 8,93 | 0 |
| 16 | OLBW | 13,88 | 0 | 0 | 0 | 0 | 86,12 | 100,00 | 0 | 0 | 0 |
| 17 | OHBF | 2,56 | 0 | 0 | 0 | 0 | 97,44 | 66,67 | 0 | 33,33 | 0 |

APENDICE 5. Pautas de captura y uso de sustrato para las especies cuyo patrón de forrajeo fue estudiado en Baza. Los datos expresan porcentaje de uso (ver texto).

| | BICHO | SEX | LPC | ALP | ANP | CUL | VIB | ALA | IRD | COLA | TAR | UNT | UNC | PES |
|----|-------|-----|-------|------|------|-------|------|-------|-------|-------|-------|------|------|-------|
| 1 | FA1 | H | 16,55 | 3,00 | 3,15 | 9,40 | 5,35 | 80,15 | 17,65 | 56,00 | 23,35 | 5,35 | 4,10 | 16,50 |
| 2 | FA2 | M | 17,50 | 3,30 | 3,40 | 9,75 | 6,10 | 82,00 | 18,50 | 61,00 | 22,75 | 5,80 | 4,00 | 17,50 |
| 3 | FA3 | M | 17,30 | 3,20 | 3,40 | 9,90 | 6,10 | 87,00 | 19,00 | 62,00 | 23,40 | 5,70 | 4,10 | 17,50 |
| 4 | CP | M | 17,65 | 3,30 | 3,55 | 9,65 | 6,50 | 89,00 | 22,00 | 66,00 | 24,20 | 5,60 | 4,30 | 19,25 |
| 5 | HV1 | M | 16,20 | 3,30 | 3,40 | 10,10 | 7,15 | 87,00 | 22,50 | 61,00 | 24,45 | 6,48 | 5,41 | 19,50 |
| 6 | HV2 | M | 16,70 | 3,25 | 3,50 | 9,20 | 6,15 | 86,50 | 18,50 | 62,50 | 21,45 | 6,30 | 4,30 | 18,00 |
| 7 | HV3 | I | 16,55 | 3,20 | 3,60 | 9,80 | 6,65 | 82,00 | 18,00 | 59,50 | 23,10 | 5,60 | 4,30 | 15,00 |
| 8 | HV4 | M | 15,80 | 3,35 | 3,40 | 9,85 | 7,20 | 86,00 | 18,00 | 62,00 | 23,55 | 6,00 | 3,85 | 16,75 |
| 9 | HV5 | M | 16,25 | 3,05 | 3,15 | 9,80 | 7,95 | 88,50 | 21,00 | 65,00 | 23,15 | 6,80 | 5,76 | 20,00 |
| 10 | HV6 | M | 15,80 | 3,05 | 3,45 | 9,30 | 6,10 | 88,00 | 22,00 | 64,00 | 23,35 | 5,70 | 3,65 | 15,70 |
| 11 | HV7 | M | 16,35 | 3,35 | 3,40 | 9,75 | 8,30 | 86,50 | 18,00 | 66,00 | 23,60 | 5,90 | 4,70 | 15,20 |
| 12 | CB1 | I | 16,40 | 3,25 | 3,25 | 9,80 | 5,65 | 85,00 | 19,00 | 61,50 | 24,90 | 6,00 | 4,40 | 16,00 |
| 13 | CB2 | H | 17,55 | 3,25 | 3,40 | 9,85 | 5,25 | 85,50 | 18,00 | 65,00 | 24,10 | 5,30 | 4,15 | 17,25 |
| 14 | CB3 | M | 16,80 | 3,15 | 3,35 | 10,00 | 6,45 | 87,50 | 21,00 | 63,50 | 23,00 | 5,60 | 4,40 | 17,50 |
| 15 | CB4 | H | 16,10 | 3,15 | 3,45 | 9,90 | 6,35 | 85,00 | 21,00 | 61,00 | 22,45 | 5,60 | 3,95 | 15,00 |
| 16 | RC | H | 16,50 | 3,16 | 3,29 | 10,77 | 6,61 | 82,00 | 18,00 | 60,00 | 23,17 | 5,81 | 4,56 | 16,30 |

| | BICHO | SEX | X.PR | MAXP | MEDP | SDPR | INTP |
|----|-------|-----|------|-------|------|-------|-------|
| 1 | FA1 | H | 4,99 | 11,50 | 4,16 | 5,02 | 9,00 |
| 2 | FA2 | M | 4,53 | 27,50 | 3,67 | 4,82 | 24,00 |
| 3 | FA3 | M | 8,28 | 38,50 | 5,00 | 11,44 | 35,00 |
| 4 | CP | M | 5,07 | 10,50 | 4,88 | 4,49 | 9,00 |
| 5 | HV1 | M | 5,76 | 29,50 | 4,84 | 6,16 | 26,00 |
| 6 | HV2 | M | 5,49 | 15,50 | 4,96 | 5,53 | 14,00 |
| 7 | HV3 | I | 5,58 | 15,50 | 5,43 | 5,09 | 12,00 |
| 8 | HV4 | M | 5,62 | 15,50 | 5,09 | 5,57 | 12,00 |
| 9 | HV5 | M | 5,72 | 18,50 | 5,50 | 5,68 | 17,00 |
| 10 | HV6 | M | 6,88 | 22,50 | 5,14 | 8,23 | 19,00 |
| 11 | HV7 | M | 7,01 | 29,50 | 5,79 | 7,94 | 26,00 |
| 12 | CB1 | I | 7,05 | 31,50 | 5,68 | 7,73 | 29,00 |
| 13 | CB2 | H | 8,35 | 29,50 | 6,68 | 9,59 | 25,00 |
| 14 | CB3 | M | 6,19 | 15,50 | 5,50 | 6,17 | 11,00 |
| 15 | CB4 | H | 7,72 | 27,50 | 6,75 | 8,35 | 24,00 |
| 16 | RC | H | 6,17 | 29,50 | 4,52 | 7,30 | 26,00 |

APENDICE 6. Análisis individual de los rasgos biométricos de los 16 Colirrojos analizados, así como de sus presas.