

Herrera, C. M. 2004. Ecología de los pájaros frugívoros ibéricos. Pages 127-153 in J. L. Tellería (Ed.), *La ornitología hoy. Homenaje al Profesor Francisco Bernis Madrazo*. Editorial Complutense, Universidad Complutense, Madrid.

ECOLOGÍA DE LOS PÁJAROS FRUGÍVOROS IBÉRICOS

151

Carlos M. Herrera

Estación Biológica de Doñana, CSIC. Sevilla

INTRODUCCIÓN

Muchas especies de plantas, sobre todo árboles y arbustos, producen bayas, drupas u otras estructuras funcionalmente equivalentes. Estos frutos carnosos, que combinan una o varias semillas junto a una pulpa más o menos nutritiva, representan un recurso alimenticio explotado por muchos vertebrados, especialmente por aves. Aunque durante bastante tiempo prevaleció la idea de que el hábito frugívoro era un rasgo característico de las comunidades de aves tropicales, hoy en día sabemos que las especies frugívoras representan una fracción muy importante de las comunidades de aves de hábitats forestales y formaciones arbustivas de latitudes templadas en todos los continentes (Herrera, 1984a; Wheelwright, 1988; Willson, 1991). La Península Ibérica no es una excepción a esta regla. Las especies de plantas productoras de frutos carnosos son numéricamente muy importantes en bosques y matorrales ibéricos de muy diversos tipos, tanto en la Región Eurosiberiana (Gutián y Sánchez, 1992; García y Obeso, 1988; Buide *et al.*, 1998) como en la Mediterránea (Pérez Chiscano, 1983; Herrera, 1984), y los frutos pueden llegar a ser extraordinariamente abundantes en ciertas localidades y épocas del año (Herrera, 1995). Esta elevada disponibilidad de recursos explica que las especies frugívoras puedan llegar a ser localmente muy abundantes, tanto en términos absolutos como relativos, en muchas comunidades ibéricas de aves (Herrera 1984a; Jordano, 1985). La abundancia de frutos y pájaros frugívoros, y el importante hecho de que la mayoría de estos últimos dispersan las semillas contenidas en los frutos que consumen y mantienen una relación de mutualismo con sus plantas nutricias, confieren al sistema un gran interés ecológico y evolutivo (p. ej., Herrera, 1995, 2001, 2002). El objetivo de esta contribución es pasar revista al es-

tado actual del conocimiento de la ecología de los pájaros frugívoros ibéricos y su relación con las plantas cuyos frutos consumen y a las que sirven como agentes diseminadores de las semillas. Una revisión exhaustiva del tema requeriría mucho más espacio del disponible, por lo que me limitaré a presentar una sinopsis condensada y voluntariamente selectiva de lo que conocemos, concentrándome sobre todo en los aspectos que conciernen a las aves. Las implicaciones para las plantas serán consideradas aquí sólo muy brevemente. Me he restringido a los paseriformes porque apenas si existe información sobre frugivorismo en especies de no paseriformes. Algunas de estas últimas pueden, sin embargo, comportarse también como frugívoros y tener un papel decisivo en la dispersión y regeneración natural de algunas plantas ibéricas, como se ha demostrado recientemente en el caso de la estrecha relación existente entre *Larus cachinnans* y la camarina (*Corema album*) en las costas gallegas (Calviño-Cancela, 2002; véase también Nogales *et al.* 2001 para otro ejemplo del importante papel diseminador de semillas que puede desempeñar *L. cachinnans*).

CLASES DE PÁJAROS FRUGÍVOROS

El consumo de cualquier parte de un fruto carnoso valdría para otorgarle a una especie de ave el apelativo de «frugívora». No obstante, conviene distinguir dos modos principales de frugivorismo entre los pájaros ibéricos, dependiendo de las consecuencias que acarrea para la planta nutricia. Algunas especies consumen exclusivamente la pulpa del fruto, descartando la(s) semilla(s) sobre la planta o dejándola(s) caer bajo ella. Otras ingieren la(s) semilla(s) y abandonan la pulpa. En ambos casos se trata de frugívoros «depredadores» o «parásitos», ya que la interacción con el ave supone un perjuicio para la planta. A diferencia de los anteriores, otros frugívoros ingieren el fruto completo, digieren la pulpa, y más tarde defecan o regurgitan la(s) semilla(s) a cierta distancia de la planta madre en condiciones adecuadas para la germinación. Estas especies son frugívoros «legítimos», que mantienen una relación mutualista, o de beneficio recíproco, con las plantas. Salvando unas pocas excepciones, la mayoría de los pájaros frugívoros ibéricos caen con claridad en una u otra de las dos categorías anteriores. Entre los frugívoros depredadores deben destacarse los fringílidos (p. ej., *Fringilla*, *Coccothraustes*, *Carduelis*) y páridos (*Parus*). Los principales frugívoros legítimos son los túrdidos (*Turdus*, *Phoenicurus*, *Erithacus*), sílvidos (*Sylvia*, *Hippolais*) y muscicápidos (*Ficedula*).

El tipo de comportamiento frugívoro de una especie concreta (depredador o legítimo) suele mantenerse bastante fijo, con independencia de la localidad o de la especie de fruto de que se trate. Entre los depredadores, las distintas especies de

Parus se caracterizan por picotear la pulpa de los frutos, *Carduelis chloris* y *Coccothraustes coccothraustes* tienden a alimentarse solamente de las semillas y *Fringilla coelebs* consume pulpa o semillas en proporciones variables según la localidad y la especie de fruto de que se trate (Herrera, 1984a; Jordano, 1989a, 1994; Guitián *et al.*, 1992, 2000; Hernández, 1993; Herrera *et al.*, 1994; Hampe, 2003). En el grupo de los frugívoros legítimos prevalece una constancia similar en su comportamiento, aunque se han documentado algunas excepciones que merece la pena señalar. *Sylvia atricapilla* consume de manera legítima decenas de especies de frutos en la Península Ibérica (Jordano y Herrera, 1981), pero una serie de estudios realizados por Rey y colaboradores (Rey y Gutiérrez, 1996, 1997; Rey *et al.*, 1997) han demostrado que la especie se torna en frugívoro depredador que picotea solamente la pulpa cuando se alimenta de frutos de acebuche (*Olea europaea* var. *sylvestris*) o de olivos cultivados que son demasiado grandes para ser ingeridos enteros. En la misma línea, Guitián *et al.* (2000) encontraron en una localidad del Bierzo, en el noroeste peninsular, que varias especies de frugívoros habitualmente legítimos (*Erithacus rubecula*, *Ficedula hypoleuca*, *S. atricapilla* y *S. communis*) se comportaban a veces como depredadores al alimentarse de los frutos de cornejo (*Cornus sanguinea*). Estos ejemplos demuestran que el carácter mutualista de las relaciones planta-frugívoro depende mucho del contexto, pudiendo transformarse en una relación de parasitismo cuando cambian algunos de los parámetros que influyen en la eficiencia alimenticia del consumidor.

Los frugívoros legítimos suelen depender mucho más de los frutos como alimento que los frugívoros depredadores; a menudo son localmente mucho más abundantes, mantienen una relación mutualista con sus plantas nutricias y su función como dispersantes de semillas los convierten en elementos muy importantes en la dinámica de las poblaciones de esas plantas (Herrera, 1984a, 1995; Herrera *et al.*, 1994; Jordano, 1994; García, 2001; Guitián *et al.*, 2001). Por estas razones, de mayor singularidad ecológica e interés evolutivo, en lo que sigue voy a concentrarme sobre todo en el grupo de los frugívoros legítimos.

FRUGÍVOROS LEGÍTIMOS

En términos de número de especies y de individuos, la mayoría de los frugívoros legítimos son migradores de corta o larga distancia que nidifican en el centro y norte de Europa. Algunos de ellos invernan en el África subsahariana y aparecen en los hábitats ibéricos en número apreciable sólo durante sus migraciones primaveral y otoñal (p. ej., *Sylvia borin*, *S. communis*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Ficedula hypoleuca*), mientras que otros tienen sus cuarteles de invierno en la Península Ibérica (p. ej., *Sylvia atricapilla*, *Erithacus rubecula*, *Turdus phi-*

lomelos, *T. iliacus*). Existen también algunas especies que son predominantemente residentes (*Sylvia melanocephala*, *Phoenicurus ochruros*, *Turdus merula*, *T. viscivorus*), así como poblaciones residentes de especies que son predominantemente migradoras e invernantes en Iberia (p. ej., *S. atricapilla*, *E. rubecula*). En todos los casos se trata de frugívoros estacionales que comen frutos abundantemente solo durante verano, otoño y/o invierno. No obstante, algunas especies residentes se alimentan predominantemente de frutos durante la mayor parte del año, y en estos casos quizás sería más apropiado referirse a ellas como «insectívoras estacionales». Éste es el caso, por ejemplo, de *Turdus viscivorus* en la sierra de Cazorla. Para esta especie, los frutos representan entre 85-97% del alimento durante el período agosto-febrero (Obeso, 1986). Más extremo si cabe es el caso de *Sylvia melanocephala* en una localidad del bajo valle del Guadalquivir. Esta especie es predominantemente insectívora tan sólo durante un breve paréntesis coincidente con la época de nidificación (abril-mayo; Figura 1). Durante

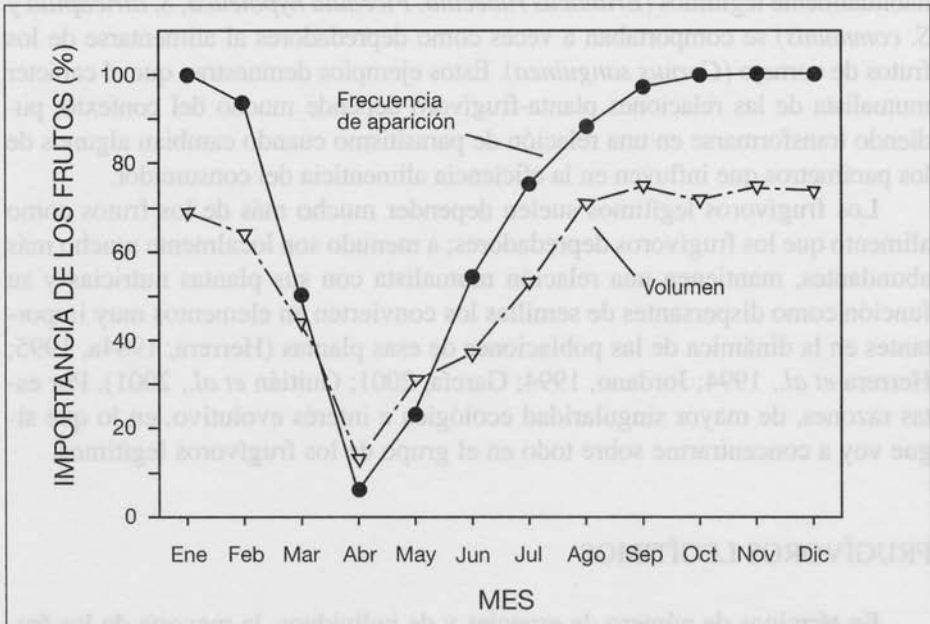


Figura 1. Variación mensual de la importancia de los frutos carnosos en la dieta de una población de *Sylvia melanocephala* residente en una localidad del bajo valle del Guadalquivir («El Viso», en Herrera, 1984). «Frecuencia de aparición» (círculos negros, línea continua) se refiere a la proporción de muestras fecales que contenían restos de frutos. «Volumen» (triángulos y línea discontinua) se refiere a la proporción media estimada que representan los frutos respecto al total de volumen de materia alimenticia ingerida. Basado en datos inéditos del autor

el resto del año (junio-marzo) los frutos son parte fundamental de la dieta, representando más del 50% del volumen de alimento ingerido durante julio-febrero. No conozco ningún otro caso de un ave extratropical de tan pequeño tamaño para el que se haya demostrado un nivel de frugivoría tan intenso y dilatado en el tiempo.

Algunas especies se alimentan de frutos incluso durante la época de nidificación. Durante varios años de estudio en dos localidades del noroeste ibérico, Guitián *et al.* (2001) comprobaron que los adultos de *Phoenicurus ochruros* ceban regularmente a sus pollos en el nido con frutos de cerecino (*Prunus mahaleb*). En promedio, el 14% de las cebas de los nidos estudiados estaban constituidas por frutos de esa planta, y en uno de los nidos la frecuencia de las cebas con fruto alcanzó el 23%. Este caso es uno de los pocos ejemplos bien documentados de aves europeas que ceban a sus pollos con frutos (véase también Snow y Snow, 1988). El frugivorismo de jóvenes volantones poco después de abandonar el nido parece estar algo más extendido, y se produce en aquellas localidades donde coinciden la salida del nido de los pájaros jóvenes y la fructificación primaveral o estival temprana de algunas plantas. En Andalucía occidental esta coincidencia se produce, por ejemplo, en localidades donde hay alguna especie de Rhamnaceae de fructificación muy temprana, como son *Rhamnus alaternus* o *Frangula alnus*. En el primer caso son los jóvenes volantones de *Sylvia melanocephala* los que se comportan como precoces frugívoros (C. M. Herrera, datos inéditos), y en el segundo los de *Sylvia atricapilla*, *Erethacus rubecula* y *Turdus merula* (Hampe, 2001).

PATRONES ESPACIALES Y TEMPORALES

Como regla general, puede afirmarse que en la Península Ibérica los pájaros frugívoros están presentes en cualquier formación vegetal donde, como consecuencia del predominio de especies de plantas leñosas, existe una disponibilidad más o menos abundante de frutos carnosos en algún momento del ciclo anual (Guitián, 1984; Herrera, 1984a; Obeso, 1987; Guitián y Guitián, 1990; Guitián y Sánchez, 1992; Buide *et al.*, 1998). Su diversidad y abundancia numérica alcanzan los niveles más elevados en los bosques y matorrales mediterráneos relativamente bien conservados de altitudes medias y bajas del sur de la Península (Jordano, 1981, 1985; Herrera, 1984a), pero son también abundantes en bosques y matorrales del noroeste ibérico (Guitián, 1984; Guitián *et al.*, 2000; Fuentes, 1990), sabinares y enebrales de montaña (Jordano, 1993), bosques riparios del extremo meridional de la Península (Hampe, 2001) e incluso matorrales ralos del sureste semiárido peninsular (Hódar, 1994). Los pájaros frugívoros están presen-

tes también en hábitats profundamente humanizados. Son frecuentes en retazos de bosque inmersos en agroecosistemas de la meseta norte (Santos *et al.*, 1999) y su densidad y diversidad son muy elevadas durante otoño e invierno en los olivares de la mitad sur peninsular (Suárez y Muñoz-Cobo, 1984; Soler *et al.*, 1988; González-Solís y Ruiz, 1990; Rey, 1993; Blanco *et al.*, 1994). Los frutos cultivados (aceitunas, cerezas, guindas, peras, higos, manzanas, uvas) representan durante buena parte del año una importante fuente de alimento para muchos pájaros frugívoros en toda la Península Ibérica. Las variaciones en distribución y abundancia de esos frutos deben influir sobre la distribución y abundancia de los pájaros frugívoros, un hecho que hasta ahora sólo ha sido estudiado para el caso de los olivares meridionales (Rey, 1993, 1995), pero que seguramente se produce también en otros tipos de cultivos de árboles y arbustos frutales (véase, por ejemplo, Thomas, 1979; Finlayson y Cortes, 1982).

Los patrones de variación geográfica de las densidades de pájaros frugívoros en el conjunto de la Península Ibérica no se han analizado todavía de forma detallada. La evidencia disponible sugiere, sin embargo, que las variaciones regionales en disponibilidad de frutos parecen explicar las principales diferencias geográficas, a nivel peninsular y regional, en la abundancia de pájaros frugívoros en las comunidades ibéricas de aves. Para la época invernal, Jordano (1985) mostró que las mayores densidades absolutas y relativas (respecto a la densidad total de aves) de pájaros frugívoros invernantes tienen lugar en matorrales esclerófilos de la mitad meridional peninsular (Figura 2), un tipo de hábitat caracteri-

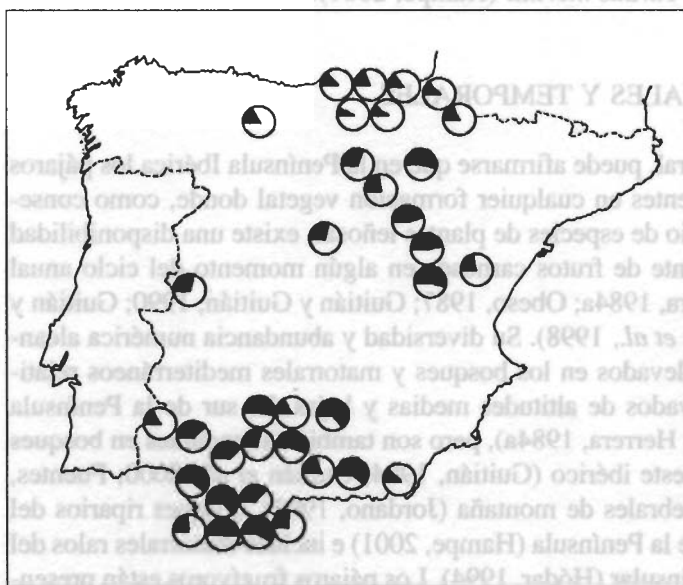


Figura 2.
Variación en la proporción que representan las especies frugívoras (sector en negro) en la densidad total de passeriformes invernantes en diferentes localidades de la Península Ibérica. Modificado de Jordano (1985)

zado por su elevada producción de frutos durante el período otoño-invernal (Herrera, 2001). En un estudio sobre la distribución de *Turdus philomelos* y *Sylvia atricapilla* en olivares andaluces, Rey (1995) demostró que las variaciones en abundancia de esas dos especies de frugívoros estaban relacionadas con diferencias en la disponibilidad de aceitunas. Más recientemente, Tellería y Pérez-Tris (2003), estudiando los factores que mejor explican la distribución invernal de *Sylvia atricapilla* en una comarca gaditana, encontraron que las variaciones regionales en la abundancia de este destacado frugívoro parecen estar estrechamente ligadas a variaciones en la abundancia de plantas con frutos.

Las variaciones estacionales en la abundancia y/o importancia relativa de los pájaros frugívoros que se producen en una determinada localidad están también relacionadas con fluctuaciones estacionales en la disponibilidad local de frutos, como se ilustra en la Figura 3 para una localidad del suroeste peninsular. El momento del ciclo anual en que tiene lugar el máximo estacional de producción y disponibilidad de frutos varía en función del tipo de comunidad vegetal, la latitud y la elevación sobre el nivel del mar (Fuentes, 1992). En la

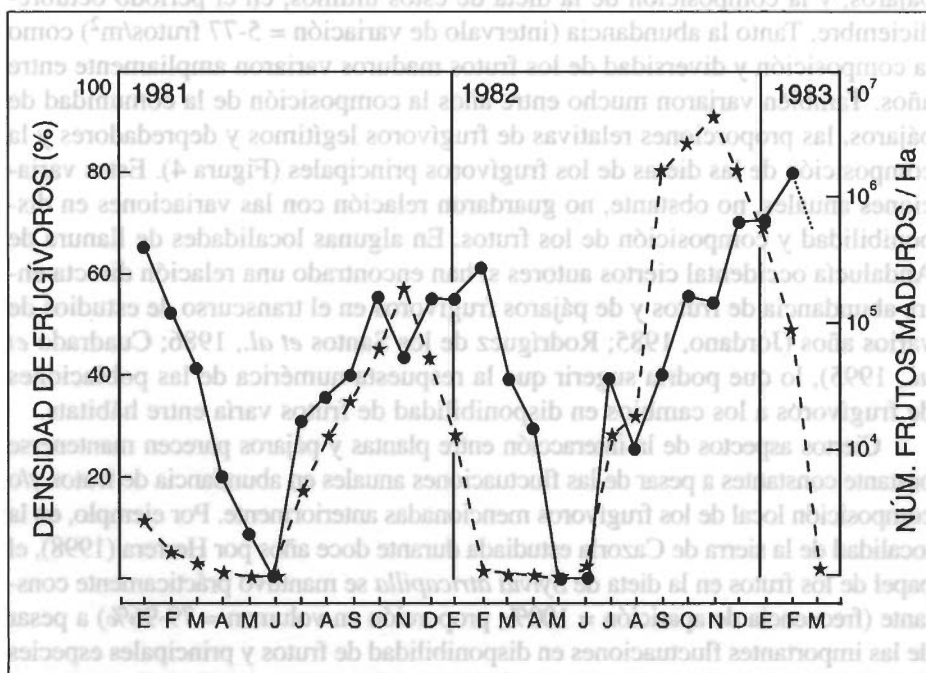


Figura 3. Variación mensual de la abundancia de frutos maduros disponibles (estrellas y línea de puntos) y la proporción de la densidad total de paseriformes que representan las especies frugívoras (círculos negros y línea continua), en una localidad cercana al Parque Nacional de Doñana, suroeste de España. Reproducido de Jordano (1985)

cordillera cantábrica occidental y en las zonas más altas de las montañas del sureste peninsular, la máxima disponibilidad de frutos suele producirse en septiembre-octubre, mientras que en las localidades de llanura del bajo valle del Guadalquivir el máximo tiene lugar en noviembre-diciembre. Las curvas anuales de abundancia e importancia relativa de los pájaros frugívoros en distintas comunidades tienden a reflejar estas diferencias geográficas en los patrones estacionales de disponibilidad de frutos (Gutián, 1984; Herrera, 1984a, 1985b; Jordano, 1985; Obeso, 1987).

Dentro de una misma localidad, la abundancia total y la composición específica de los frutos disponibles fluctúan mucho entre años, como han demostrado investigaciones a largo plazo llevadas a cabo en varias localidades ibéricas. También se producen variaciones, a veces muy importantes, en las proporciones relativas de los frugívoros legítimos y depredadores, así como en la composición de la dieta de las especies de frugívoros legítimos (Jordano, 1994; Herrera, 1998; Gutián *et al.*, 2000). En una localidad de la Sierra de Cazorla, Herrera (1998) estudió durante doce años la abundancia de frutos y de pájaros, y la composición de la dieta de estos últimos, en el período octubre-diciembre. Tanto la abundancia (intervalo de variación = 5-77 frutos/m²) como la composición y diversidad de los frutos maduros variaron ampliamente entre años. También variaron mucho entre años la composición de la comunidad de pájaros, las proporciones relativas de frugívoros legítimos y depredadores y la composición de las dietas de los frugívoros principales (Figura 4). Estas variaciones anuales, no obstante, no guardaron relación con las variaciones en disponibilidad y composición de los frutos. En algunas localidades de llanura de Andalucía occidental ciertos autores sí han encontrado una relación directa entre abundancia de frutos y de pájaros frugívoros en el transcurso de estudios de varios años (Jordano, 1985; Rodríguez de los Santos *et al.*, 1986; Cuadrado *et al.*, 1995), lo que podría sugerir que la respuesta numérica de las poblaciones de frugívoros a los cambios en disponibilidad de frutos varía entre hábitats.

Ciertos aspectos de la interacción entre plantas y pájaros parecen mantenerse bastante constantes a pesar de las fluctuaciones anuales en abundancia de frutos y/o composición local de los frugívoros mencionadas anteriormente. Por ejemplo, en la localidad de la sierra de Cazorla estudiada durante doce años por Herrera (1998), el papel de los frutos en la dieta de *Sylvia atricapilla* se mantuvo prácticamente constante (frecuencia de aparición = 100%, proporción en volumen = 79-96%) a pesar de las importantes fluctuaciones en disponibilidad de frutos y principales especies de la dieta (Figura 4). Gutián *et al.* (2000) estudiaron durante dieciséis años consecutivos los pájaros frugívoros consumidores de frutos de acebo (*Ilex aquifolium*) en la sierra de los Ancares, en el noroeste peninsular. Invariablemente, *Turdus iliacus* fue año tras año el frugívoros más abundante en las plantas de acebo

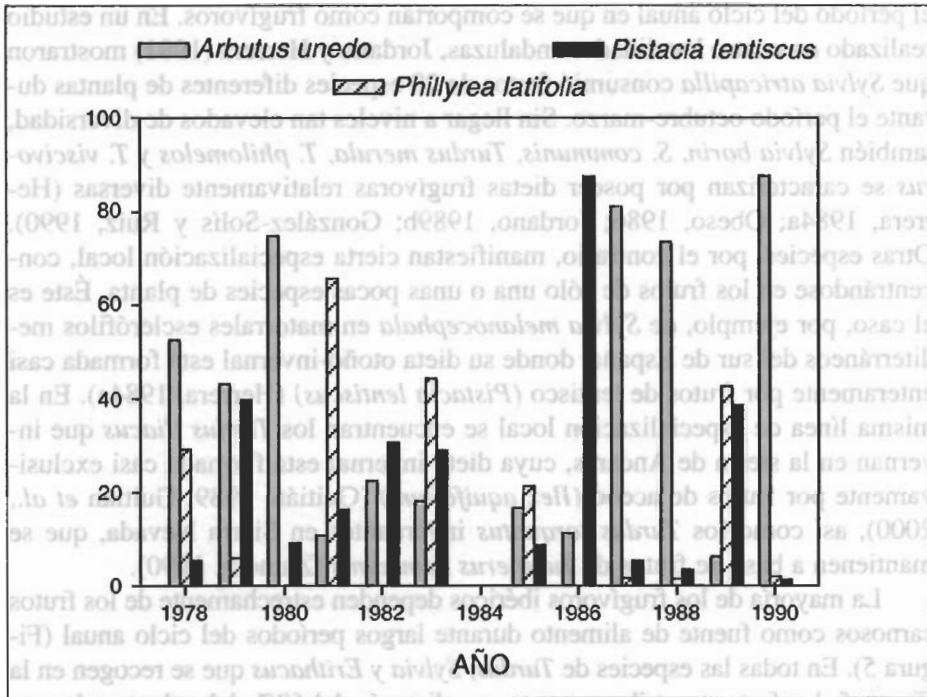


Figura 4. Variación interanual en la importancia cuantitativa en la dieta de *Sylvia atricapilla* (proporción en volumen) de tres especies representativas de frutos en una localidad de la sierra de Cazorla. Basado en Herrera (1998)

(consumidor de más del 60% de los frutos) y durante cinco de los años de estudio fue la única especie de frugívoro observada. Tomados en conjunto, los resultados de las pocas investigaciones a largo plazo sobre sistemas planta-frugívoro llevadas a cabo hasta la fecha en la Península Ibérica sugieren que ciertos aspectos descriptivos y funcionales de la interacción planta-frugívoros pueden variar mucho entre años, que otros no varían tanto y que distintos hábitats o regiones pueden mostrar patrones de cambios anuales muy diferentes. Son todavía necesarios más estudios a largo plazo para obtener una visión realista del funcionamiento de los sistemas planta-frugívoro a escala de tiempo ecológico.

DIVERSIDAD DE LA DIETA Y GRADO DE FRUGIVORISMO

Las distintas especies de pájaros frugívoros difieren en la diversidad de frutos consumidos y en la importancia que éstos adquieren en la dieta durante

el período del ciclo anual en que se comportan como frugívoros. En un estudio realizado en cuatro localidades andaluzas, Jordano y Herrera (1981) mostraron que *Sylvia atricapilla* consumió frutos de 29 especies diferentes de plantas durante el período octubre-marzo. Sin llegar a niveles tan elevados de diversidad, también *Sylvia borin*, *S. communis*, *Turdus merula*, *T. philomelos* y *T. viscivorus* se caracterizan por poseer dietas frugívoras relativamente diversas (Herrera, 1984a; Obeso, 1986; Jordano, 1989b; González-Solís y Ruiz, 1990). Otras especies, por el contrario, manifiestan cierta especialización local, concentrándose en los frutos de sólo una o unas pocas especies de planta. Éste es el caso, por ejemplo, de *Sylvia melanocephala* en matorrales esclerófilos mediterráneos del sur de España, donde su dieta otoño-invernal está formada casi enteramente por frutos de lentisco (*Pistacia lentiscus*) (Herrera, 1984a). En la misma línea de especialización local se encuentran los *Turdus iliacus* que invernán en la sierra de Ancares, cuya dieta invernal está formada casi exclusivamente por frutos de acebo (*Ilex aquifolium*) (Gutián, 1989; Gutián et al., 2000), así como los *Turdus torquatus* invernantes en Sierra Nevada, que se mantienen a base de frutos de *Juniperus communis* (Zamora, 1990).

La mayoría de los frugívoros ibéricos dependen estrechamente de los frutos carnosos como fuente de alimento durante largos períodos del ciclo anual (Figura 5). En todas las especies de *Turdus*, *Sylvia* y *Erithacus* que se recogen en la Figura 5, los frutos contribuyen en promedio más del 60% del volumen de materia alimenticia ingerida, y en siete especies su importancia en la dieta es superior al 80%. Además de esta gran importancia cuantitativa, los frutos desempeñan también un destacado papel cualitativo. El amplio consumo de frutos que hacen las especies migradoras transaharianas durante su travesía de la Península Ibérica tiene un papel muy importante en la acumulación de grasa subcutánea, que a su vez es un recurso energético esencial para afrontar las demandas derivadas de los largos vuelos intercontinentales y la travesía del desierto del Sahara. En una localidad andaluza, Jordano (1988) encontró que los individuos de *Sylvia borin* en migración otoñal que estaban alimentándose de frutos alcanzaban un mayor peso corporal que sus congéneres que estaban comiendo sólo insectos.

Los frugívoros invernantes acumulan solamente pequeñas cantidades de grasa durante su período de estancia, entre octubre y marzo, pero también en esos casos ese recurso energético es importante para su supervivencia durante las largas y frías noches invernales. En *Sylvia atricapilla* y *Erithacus rubecula*, el peso corporal aumenta a lo largo del día como consecuencia de la acumulación progresiva de grasa, y la magnitud de dicha acumulación guarda una relación directa con el grado de frugivorismo (Debussche e Isenmann, 1985; Jordano, 1988). En muchas localidades, la dieta frugívora otoño-invernal de estos pájaros está dominada por frutos cuya pulpa posee un elevado contenido en lí-

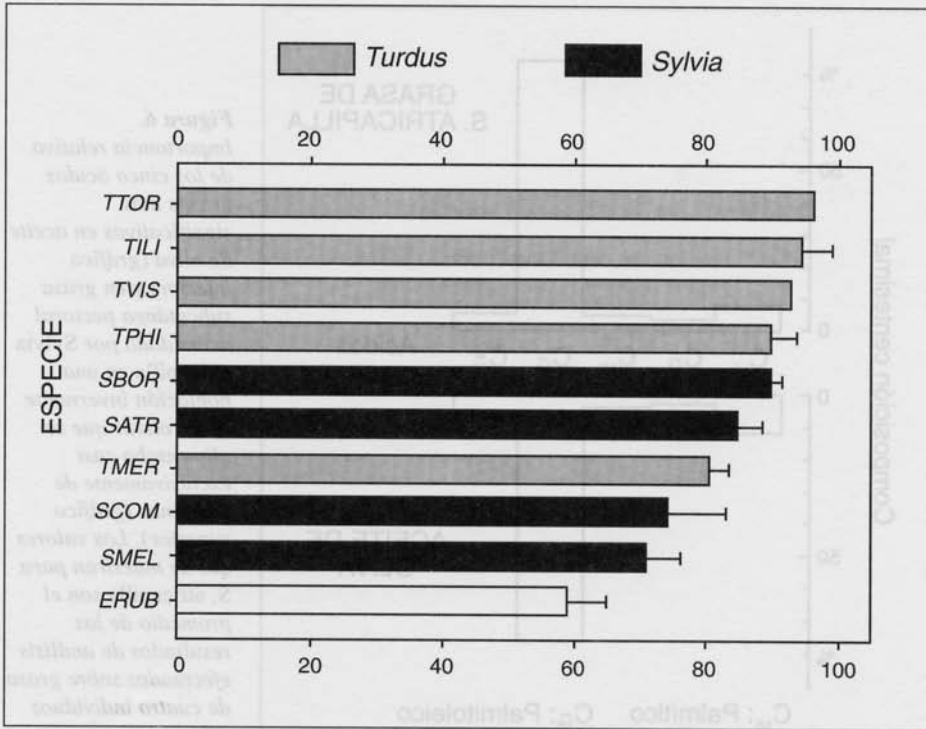


Figura 5. Importancia media de los frutos en la dieta de las principales especies de pájaros frugívoros ibéricos que dispersan semillas. TTOR, *Turdus torquatus*; TILI, *T. iliacus*; TVIS, *T. viscivorus*; TPHI, *T. philomelos*; SBOR, *Sylvia borin*; SATR, *S. atricapilla*; TMER, *Turdus merula*; SCOM, *Sylvia communis*; SMEL, *S. melanocephala*; ERUB, *Erithacus rubecula*. Cuando hay varias estimas diferentes para una misma especie, obtenidas en distintos años o localidades, se ha representado el valor medio acompañado de su error estándar (segmento horizontal). Reproducido de Herrera (2001)

pidos, como *Pistacia lentiscus*, *Olea europaea* var. *sylvestris* y *Viburnum tinus* (Herrera, 1987). La abundante ingestión de estos frutos debe representar un papel esencial en la reconstitución diaria de los depósitos grasos subcutáneos, como sugiere la estrecha coincidencia observada entre los perfiles de ácidos grasos del aceite de oliva y de la grasa subcutánea de ejemplares de *Sylvia atricapilla* invernantes en un olivar (Figura 6). Incluso especies cuyo frugivorismo es relativamente marginal pueden obtener un importante suplemento energético durante el invierno gracias a la ingestión de frutos con alto contenido lipídico. Éste es el caso de *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, que en una localidad de España central puede llegar a obtener de las aceitunas hasta el 13% de sus requerimientos energéticos diarios (Blanco *et al.*, 1994).

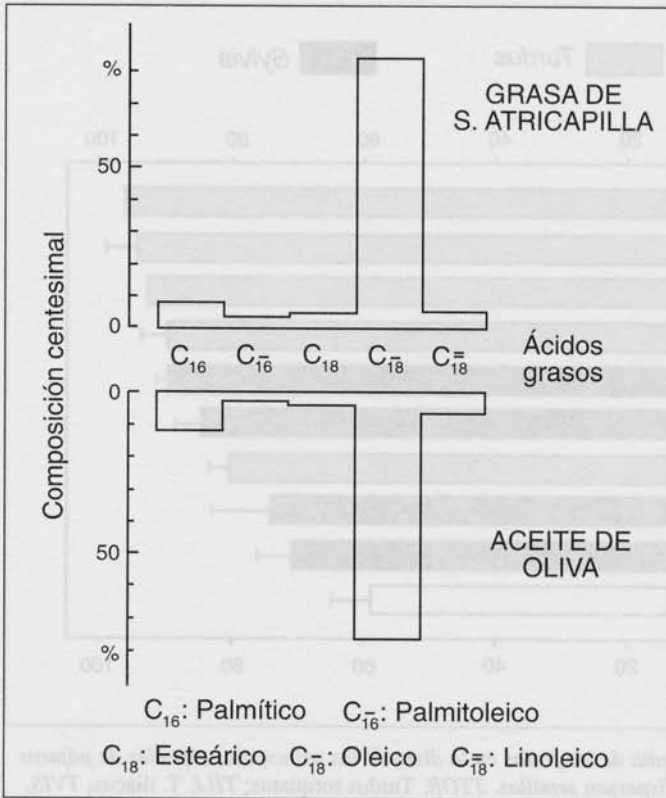


Figura 6. Importancia relativa de los cinco ácidos grasos más significativos en aceite de oliva (gráfico inferior) y en grasa subcutánea pectoral acumulada por *Sylvia atricapilla* en una población invernante en un olivar que se alimentaba casi exclusivamente de aceitunas (gráfico superior). Los valores que se muestran para *S. atricapilla* son el promedio de los resultados de análisis efectuados sobre grasa de cuatro individuos diferentes. Reproducido de Herrera (1983)

COMPORTAMIENTO ALIMENTICIO Y ADAPTACIONES DIGESTIVAS

Como se señaló anteriormente, las especies de frugívoros legítimos llegan a desarrollar una dieta mucho más intensamente frugívora que las especies de frugívoros depredadores que coexisten con ellas en la misma comunidad, a pesar de que la disponibilidad de los frutos es la misma para ambos grupos. Los frugívoros legítimos muestran una serie de rasgos morfológicos, comportamentales y de fisiología digestiva que les permiten mantenerse a base de una dieta intensamente frugívora durante períodos muy prolongados.

La abundancia de frutos varía mucho entre tipos de hábitat y, dentro de una localidad concreta, también estacionalmente y entre años, como ya se ha mencionado anteriormente. Esos niveles de variación producen un mosaico espacio-temporal en la disponibilidad de los recursos cuya explotación eficiente requiere de ciertas habilidades comportamentales por parte de los pájaros frugívoros. A escala regional,

algunos pájaros frugívoros muestran un comportamiento nomádico que les permite «rastrear» la disponibilidad espacial de frutos y detectar rápidamente los puntos de mayor disponibilidad. Rey (1995) ha mostrado que la capacidad de *Sylvia atricapilla* y *Turdus philomelos* invernantes en olivares del valle del Guadalquivir para rastrear las variaciones de abundancia de frutos a nivel local y regional explica su mayor abundancia en ese tipo de hábitats, mientras que otros frugívoros que tienen esas capacidades menos desarrolladas (*Erithacus rubecula*, *Sylvia melanocephala*) generalmente alcanzan densidades de población mucho menores.

Además de su capacidad para rastrear en tiempo y espacio las abundancias cambiantes de frutos, los pájaros frugívoros poseen ciertas características morfológicas que les permiten manipular e ingerir frutos enteros de una forma suficientemente rápida y eficiente como para que les resulte energéticamente rentable. Por ejemplo, las especies de frugívoros legítimos tienden a tener picos más anchos y aplanados que los depredadores de frutos y a tener una boca más ancha entre las comisuras en relación a la anchura del pico, todo lo cual facilita la «cap-

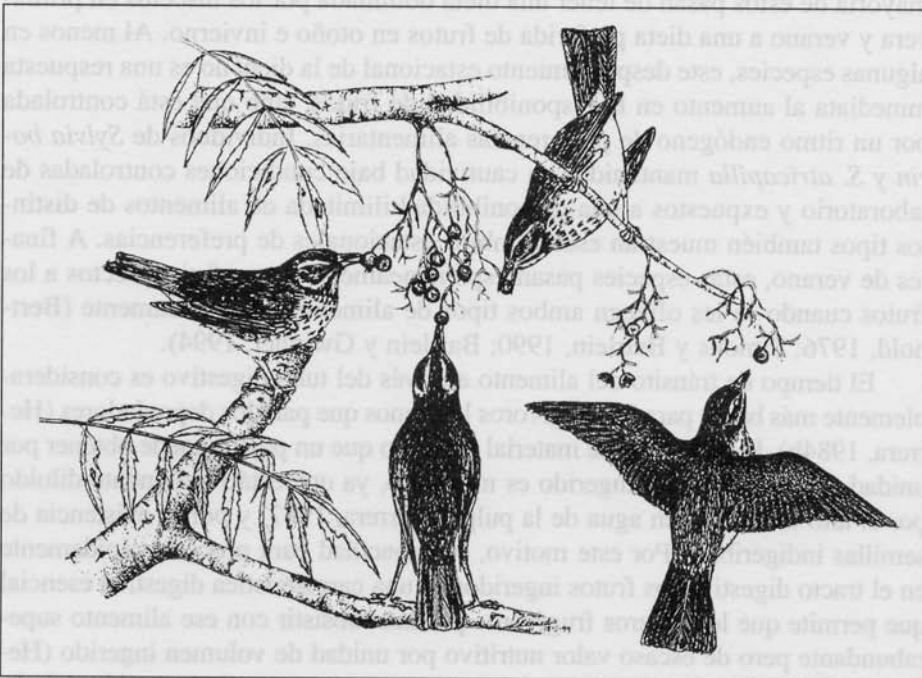


Figura 7. Representación de los principales modos de acceso y «captura» de frutos empleados por *Turdus iliacus* cuando se alimenta de las bayas de *Sorbus aucuparia*. Dibujo original de Eduardo Castro, basado en observaciones realizadas en Escocia, Inglaterra y norte de España. Reproducido de Guitián et al. (2000)

tura» y engullido de los frutos (Herrera, 1984b; Jordano, 1987a). Cuando están alimentándose en las plantas, los frugívoros legítimos son capaces de emplear de manera flexible una gama amplia de comportamientos diferentes (Figura 7). El disponer de un repertorio comportamental amplio les permite arrancar y manipular los frutos de forma eficiente y fallar muy poco en sus «capturas», lo que se traduce en la ingestión de un número relativamente elevado de frutos por unidad de tiempo (Rodríguez y Bermejo, 1995; Larrinaga, 1997; Salvande Fraga, 1998; Jordano y Schupp, 2000). Además de la evidente ventaja energética que esta mayor eficiencia supone para los pájaros, no debe ser despreciable la ventaja adicional de reducir el tiempo de exposición a los depredadores. Las plantas con frutos son lugares relativamente inseguros para los pájaros frugívoros por lo predecible que su presencia resulta para los depredadores, y el riesgo de predación parece ser un condicionante importante del comportamiento alimenticio de algunas especies de pájaros frugívoros (Gutián *et al.*, 1994).

Algunos rasgos fisiológicos y digestivos contribuyen también a hacer posibles las dietas mayoritariamente frugívoras de los frugívoros legítimos. La mayoría de éstos pasan de tener una dieta dominada por los insectos en primavera y verano a una dieta preferida de frutos en otoño e invierno. Al menos en algunas especies, este desplazamiento estacional de la dieta no es una respuesta inmediata al aumento en la disponibilidad de frutos, sino que está controlada por un ritmo endógeno de preferencias alimentarias. Individuos de *Sylvia borin* y *S. atricapilla* mantenidos en cautividad bajo condiciones controladas de laboratorio y expuestos a una disponibilidad ilimitada de alimentos de distintos tipos también muestran esos cambios estacionales de preferencias. A finales de verano, estas especies pasan espontáneamente de preferir insectos a los frutos cuando se les ofrecen ambos tipos de alimento simultáneamente (Berthold, 1976; Simons y Bairlein, 1990; Bairlein y Gwinner, 1994).

El tiempo de tránsito del alimento a través del tubo digestivo es considerablemente más breve para los frugívoros legítimos que para los depredadores (Herrera, 1984b). El peso seco de material nutritivo que un pájaro puede obtener por unidad de masa de fruto ingerido es muy bajo, ya que está fuertemente diluido por el alto contenido en agua de la pulpa (Herrera, 1987) y por la existencia de semillas indigeribles. Por este motivo, su capacidad para procesar rápidamente en el tracto digestivo los frutos ingeridos es una característica digestiva esencial que permite que los pájaros frugívoros puedan subsistir con ese alimento superabundante pero de escaso valor nutritivo por unidad de volumen ingerido (Herrera, 1984b). Hay que señalar que los tiempos más cortos de retención del alimento que muestran los frugívoros legítimos no se deben a que tengan intestinos más cortos, sino que reflejan una mayor velocidad de tránsito del alimento por el intestino (= longitud intestinal recorrida por unidad de tiempo). De hecho, el in-

testino es proporcionalmente más largo en los frugívoros legítimos que en los frugívoros depredadores (Jordano, 1987a). Esa mayor longitud intestinal es también un rasgo que probablemente aumenta la capacidad de asimilación rápida de nutrientes gracias al aumento de la superficie de absorción. Esta interpretación se ve apoyada por el hecho de que, en el sur de España, la longitud del intestino de *Sylvia atricapilla*, *S. melanocephala* y *Erithacus rubecula* aumenta progresivamente durante los meses de septiembre-noviembre, cuando su dieta se está volviendo cada vez más frugívora, y alcanza sus valores máximos durante diciembre-febrero (C. M. Herrera, datos inéditos).

Además de nutrientes (p. ej., carbohidratos, lípidos, aminoácidos), la pulpa de los frutos carnosos a menudo contiene metabolitos secundarios potencialmente tóxicos o que actúan como inhibidores digestivos. Su concentración generalmente disminuye durante la maduración del fruto, pero los frutos maduros de muchas especies todavía contienen concentraciones importantes de fenoles, alcaloides, saponinas o glicósidos cianogénicos en la pulpa (Herrera, 1982). La capacidad de muchos pájaros frugívoros ibéricos para mantenerse de forma prolongada a base de una dieta predominantemente frugívora parece que está también relacionada con su facultad para explotar frutos cuya pulpa contiene sustancias potencialmente venenosas. Seuter (1970) encontró, por ejemplo, que la tolerancia de *Turdus merula* al alcaloide atropina (que está presente en los frutos de *Atropa* spp.) es mil veces superior a la humana. En el sur de España, los frugívoros depredadores y aquellas especies de frugívoros legítimos que se alimentan de frutos sólo ocasionalmente tienden a evitar las especies cuyos frutos contienen sustancias potencialmente tóxicas, mientras que los frugívoros legítimos con dietas compuestas predominantemente de frutos ingieren una elevada proporción de frutos tóxicos (Figura 8). Además, el grado de frugivorismo de las distintas especies está correlacionado con la frecuencia en sus dietas de insectos aposemáticos defendidos químicamente (Herrera, 1985c). Todas estas observaciones sugieren que los frugívoros legítimos poseen una mayor capacidad destoxicadora en su tubo digestivo y que ello les permite alimentarse más intensamente de frutos (Herrera, 2002).

CONSECUENCIAS PARA LAS PLANTAS

Las consecuencias para las plantas productoras de frutos carnosos de su interacción con los frugívoros dispersantes de semillas se van a considerar de forma muy resumida en esta sección. El lector interesado en esta faceta de la interacción entre pájaros frugívoros y plantas nutricias puede consultar las revisiones de Herrera (1995, 2001, 2002) y los artículos recientes de García *et al.* (1999), Alcántara *et al.* (2000), Jordano y Schupp (2000), García (2001) y Verdú y García-Fayos (2003).

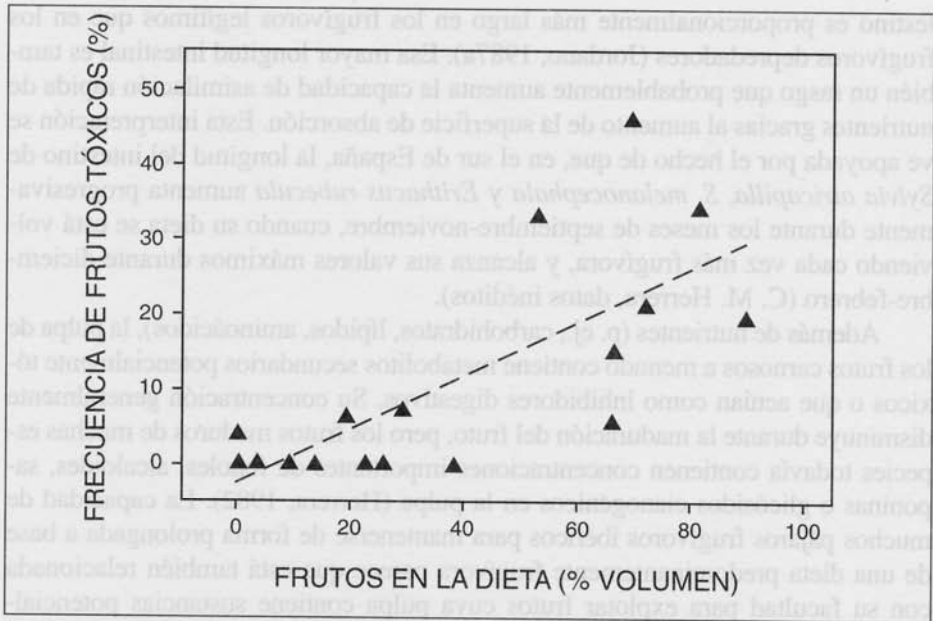


Figura 8. Las especies de pájaros frugívoros que comen frutos sólo ocasionalmente tienden a evitar los de aquellas plantas que contienen sustancias potencialmente tóxicas en la pulpa, mientras que la frecuencia de frutos tóxicos en la dieta aumenta a medida que se incrementa el grado de frugivoría. Los puntos en el gráfico representan valores medios para 17 especies de passeriformes de tres hábitats diferentes del sur de España. La línea de trazos es la regresión lineal ajustada a los datos. Modificado de Herrera (2002)

La gran mayoría de las especies ibéricas de plantas que producen frutos carnosos son dispersadas solamente por aves o por una combinación de aves y mamíferos (Herrera, 1995). La importancia relativa de aves y mamíferos como movilizadores de semillas no se ha cuantificado bien todavía para ninguna especie con sistema dual de dispersión, pero la evidencia disponible sugiere que son las aves los dispersantes principales de casi todas estas especies (Herrera, 1989; Hernández, 1993; Santos *et al.*, 1999). Como grupo, por tanto, los pájaros frugívoros son los principales dispersantes de las semillas de las plantas ibéricas productoras de frutos carnosos. Desde la perspectiva de las plantas, una medida de la eficiencia de su relación con los agentes dispersantes nos viene dada por el éxito con que sus frutos son consumidos por los dispersantes. En estos términos puede afirmarse que la interacción de las plantas con los pájaros frugívoros dispersantes es generalmente muy eficiente, ya que las cosechas de frutos maduros son consumidas de forma prácticamente total y, como consecuencia, la gran mayoría de las semillas acaban siendo dispersadas (Tabla I). Existen, sin embargo,

TABLA I. Proporción de la cosecha de frutos maduros de especies ibero-baleares productoras de frutos carnosos que son consumidas por los pájaros dispersantes de semillas. Modificado de Herrera (1995)

Especie	Proporción de frutos maduros consumidos (%) ^a	Referencias
<i>Berberis hispanica</i>	71, 52	Obeso (1985), Obeso (1989)
<i>Daphne gnidium</i>	97, 92	Jordano (1984a)
<i>Juniperus communis</i>	89, 53	García (2001)
<i>Lonicera periclymenum</i>	86, 61	Jordano (1984a)
<i>Myrtus communis</i>	95, 95, 89	Herrera (1984a), Jordano (1984a)
<i>Olea europaea</i> var. <i>sylvestris</i>	90, 50, 33, 26 ^b , 16 ^b	Jordano (1987b), Alcántara <i>et al.</i> (1997a, b)
<i>Osyris alba</i>	98, 76	Jordano (1984a)
<i>Osyris lanceolata</i>	94	Herrera (1984a)
<i>Phillyrea angustifolia</i>	99, 96, 93, 83, 72	Herrera (1984a), Jordano (1984a), Traveset (1992)
<i>Phillyrea latifolia</i>	78, 32	Herrera <i>et al.</i> (1994)
<i>Pistacia lentiscus</i>	100, 83, 83	Herrera (1984a), Jordano (1989a)
<i>Pistacia terebinthus</i>	28	Traveset (1994)
<i>Prunus mahaleb</i>	68, 61, 53, 50	Jordano (1994)
<i>Rhamnus alaternus</i>	93, 61	Herrera (1984a), Obeso (1985)
<i>Rhamnus ludovici-salvatoris</i>	95, 96	Traveset <i>et al.</i> (2003)
<i>Rhamnus lycioides</i>	98, 98, 97	Herrera (1984a), Jordano (1984a)
<i>Rubus ulmifolius</i>	90, 92, 88, 80, 86, 43	Jordano (1982), Jordano (1984a), Obeso (1985)
<i>Smilax aspera</i>	91, 86	Herrera (1984a), Jordano (1984a)
<i>Viburnum tinus</i>	51	C. M. Herrera, datos inéditos

^a: Diferentes cifras para una misma especie se refieren a distintos años o localidades.

^b: Estos valores corresponden a una localidad donde la vegetación natural estaba fuertemente perturbada.

algunas ligeras diferencias entre tipos de hábitat en cuanto a éxito de dispersión. Esta magnitud alcanza en promedio el 90% en las especies que ocupan hábitats de llanuras, mientras que es solamente de 62% en especies que ocupan hábitats de montaña (Herrera, 2001). El éxito de dispersión tiende a disminuir en hábitats perturbados, o cuando las poblaciones de dispersantes se sacian durante temporadas de una excepcional abundancia de frutos (Herrera, 1995). En un estudio realizado en acebuchares de la provincia de Jaén con distinto nivel de perturbación, Alcántara *et al.* (1997a,b) encontraron que la densidad de pájaros frugívoros disminuía drásticamente en las localidades con vegetación más alterada y, como consecuencia de ello, el éxito de dispersión de las semillas era también mucho más bajo allí que en los acebuchares mejor conservados.

El que las semillas sean dispersadas de la planta madre por los pájaros frugívoros es una condición, necesaria pero no suficiente, para que el proceso de dispersión sea exitoso en su conjunto. Que esto último suceda dependerá también del lugar preciso donde las semillas sean finalmente depositadas por los dispersantes. Distintas especies de pájaros frugívoros difieren en sus patrones de selección de hábitat, por lo que darán lugar a «sombras de semillas» (la distribución espacial de semillas dispersadas que se genera alrededor de una planta madre) ligeramente diferentes. Esto se ha estudiado en detalle para el caso de los dispersantes de *Prunus mahaleb* en localidades del noroeste y sureste de la Península (Jordano y Schupp, 2000; Guitián *et al.*, 2001). La probabilidad de que una semilla de este arbolito se convierta finalmente en una planta juvenil difiere mucho según el tipo de microhábitat en que haya sido depositada (p. ej., pastizal, suelo rocoso, bajo arbusto, etc.), por lo que especies frugívoras con distintas preferencias de hábitat poseen distinta «calidad» intrínseca como dispersantes de semillas (Jordano y Schupp, 2000). Diferencias entre especies de frugívoros en sus patrones de selección de frutos pueden también traducirse en diferencias en su calidad como dispersantes. Éste podría ser el caso de los distintos dispersantes de *Rubus ulmifolius*, que tienden a dispersar semillas de distinto tamaño que presumiblemente tienen distintas posibilidades de germinación y establecimiento (Jordano, 1984b).

Con la diseminación de las semillas, los pájaros frugívoros pueden tener un papel importante en la configuración de las comunidades vegetales a escala de tiempo ecológico, en lo referente tanto a su composición como a la disposición espacial de las distintas especies. Las preferencias por frutos de ciertas especies en detrimento de otras pueden traducirse en ventajas demográficas de las especies preferidas que, a largo plazo, acaben por modificar las abundancias relativas de las especies productoras de frutos en la dirección de aumentar la frecuencia de las preferidas (Herrera, 1985). Además de esto, la ingestión combinada de frutos de distintas especies hace que las semillas de una especie

preferida tengan mayor probabilidad de ser dispersadas bajo los individuos de otra especie también preferida. Un ejemplo bien documentado de este fenómeno de «moldeado de hábitats» (*habitat shaping*; Herrera, 1988) ha sido descrito recientemente por Verdú y García-Fayos (2003). En una localidad de la sierra de Javalambre, en el levante peninsular, estos autores encontraron que las plantas adultas de *Juniperus communis* tienden a estar significativamente asociadas con pies femeninos de *Juniperus sabina* (esta especie es dioica, con plantas macho y hembra separadas). *Turdus torquatus* y *T. viscivorus* incluyen en sus dietas al mismo tiempo los frutos de ambas especies, lo que hace que muchas semillas de *J. communis* sean defecadas bajo las plantas hembras de *J. sabina* cuando los pájaros acuden a ellas para comer sus frutos. Como las plantas hembras son las únicas en producir frutos, son sólo ellas las que reciben las visitas de los pájaros y, por tanto, la concentración de semillas de *J. communis*.

La actividad diseminadora de semillas de los pájaros frugívoros puede a veces modificar las comunidades vegetales de forma indeseada, como sucede cuando actúan de vectores de especies introducidas que se comportan como invasoras de los hábitats naturales. Este papel de los frugívoros ibéricos como agentes de perturbación ha sido todavía muy poco investigado, pero puede llegar a ser bastante importante en algunos lugares. En un estudio realizado en una localidad catalana, Guix *et al.* (2001) encontraron que la mayoría de las especies de plantas alóctonas (82%) eran dispersadas por animales frugívoros (aves y/o mamíferos), y que cada una de las especies principales de pájaros frugívoros (*Turdus merula*, *Sturnus vulgaris*, *Phoenicurus ochruros*, *Sylvia atricapilla*, *Erithacus rubecula*) dispersaba entre 5-12 especies diferentes de plantas alóctonas. Aunque muchas de las especies foráneas implicadas parecen no ser capaces luego de colonizar espontáneamente los ambientes naturales a pesar de que sus semillas sean transportadas hasta allí por los pájaros (p. ej., *Schinus molle*, *Melia azedarach*), el mero hecho de que la diseminación se produzca ya ilustra un papel potencial de los pájaros frugívoros ibéricos como vectores de colonización de plantas invasoras.

PLANTAS Y FRUGÍVOROS IBÉRICOS: CONSIDERACIONES FINALES

El estudio de la composición de la dieta de las aves ha ocupado un lugar destacado en la ornitología española desde la época en que Augusto Gil Lletget publicó sus descripciones pioneras de los contenidos estomacales de un buen número de especies (Gil, 1927, 1928; Gil Lletget, 1944-1945). Durante los tres cuartos de siglo transcurridos desde entonces, un sinnúmero de inves-

tigaciones han descrito la dieta, el comportamiento alimenticio y sus variaciones geográficas, estacionales o anuales, para decenas de especies de aves ibéricas. Parte de esas investigaciones, que he revisado aquí, han revelado la existencia de una categoría de pájaros frugívoros provistos de interesantes peculiaridades ecológicas. Las investigaciones realizadas durante las últimas dos décadas sobre los pájaros frugívoros ibéricos han contribuido además de manera significativa a establecer las líneas maestras de la ecología y evolución de las interacciones entre plantas y vertebrados dispersantes de semillas en la Cuenca del Mediterráneo (Herrera, 1995, 2001) y, en un contexto aún más amplio, han servido también para replantear nuestra comprensión de algunas de las claves que gobiernan la interacción coevolutiva entre plantas y vertebrados (Herrera, 1985a, 1992, 1998, 2002; Wheelwright, 1988; Levey y Benkman, 1999). Voy a mencionar brevemente a continuación un par de ejemplos de estos cambios de punto de vista que han sido en parte propiciados por los hallazgos de los estudios sobre los pájaros frugívoros ibéricos.

— Durante un tiempo todavía no demasiado lejano prevalecía la noción de que los frugívoros «especializados», fuertemente dependientes de los frutos para obtener su alimento, era una característica distintiva de los hábitats tropicales (p. ej., Snow, 1971, 1981). Esta idea fue ya completamente desbancada hace algún tiempo en base a dos tipos de observaciones (Herrera, 2002). Por una parte, muchos grupos de aves tropicales supuestamente especializadas en el consumo exclusivo o predominante de frutos han resultado no serlo tanto en realidad, ya que comen otros tipos de alimentos además de frutos. Y por otra parte, porque muchos frugívoros no tropicales han resultado depender exclusiva o casi exclusivamente de los frutos durante períodos muy largos del ciclo anual. Algunos de estos ejemplos han sido proporcionados precisamente por pájaros frugívoros ibéricos, como es el caso de las especies mencionadas anteriormente que comen casi exclusivamente frutos durante muchos meses al año (p. ej., *Turdus viscivorus*, *Sylvia atricapilla*, *S. melanocephala*).

Muchas de las plantas ibéricas dispersadas por pájaros pertenecen a linajes muy antiguos, que se originaron mucho antes de la aparición de las condiciones climáticas y ecológicas actuales. Esto es aplicable, por ejemplo, a algunas de las especies más características de las comunidades vegetales de la Región Mediterránea, ya que géneros como *Arbutus*, *Jasminum*, *Myrtus*, *Olea*, *Pistacia* y *Smilax* estaban ya presentes en la vegetación subtropical existente en la región con anterioridad al advenimiento de las condiciones mediterráneas (Herrera, 1992). En algunas de estas especies antiguas, las características de sus frutos parecen haber permanecido sin cambios aparentes durante largos períodos de tiempo (a escala geológica) (Herrera, 2001). Las especies de pájaros que actualmente comen los frutos y dispersan las semillas de estas plantas «an-

tiguas» son de origen más reciente (Blondel *et al.*, 1996; Blondel y Mourer-Chauviré, 1998), por lo que comparativamente son unos recién llegados al escenario ecológico y herederos de unos recursos que evolucionaron en condiciones bastante diferentes a las actuales y en relación con otros animales actualmente extinguidos (Herrera, 1985a, 1986). Una de las contribuciones de los estudios sobre la ecología de la interacción planta-frugívoro realizados en la Península Ibérica ha sido precisamente documentar que son posibles sistemas mutualistas muy eficientes sin necesidad (y sin posibilidad) de que haya existido una coevolución estrecha previa entre las especies participantes (Herrera, 1995). En uno de los ejemplos documentados más recientemente, Hampe (2003) ha mostrado que en las sierras del Aljibe, cerca de Algeciras, el 99% de los frutos del laurel silvestre (*Laurus nobilis*) son consumidos por *Turdus merula*, que funciona como el dispersante prácticamente único de las semillas de esta especie antigua y relictas, superviviente de una flora tropical antigua extinguida en su mayor parte (Herrera, 1986).

A pesar de todo lo que se han estudiado y lo mucho que se conoce hoy en día de la ecología de los pájaros frugívoros ibéricos, no debería deducirse de la lectura de esta pequeña revisión que están cubiertos todos los aspectos y que no queda ya campo para investigar. Hay todavía bastantes aspectos de la biología y ecología de los pájaros frugívoros ibéricos que siguen pendientes de estudio y cuya investigación puede proporcionar todavía interesantes y gratificantes hallazgos. Respecto a su biología, sabemos muy poco de ciertos detalles importantes de la fisiología digestiva de los pájaros frugívoros, como eficiencia de asimilación, variaciones en aspectos macroscópicos y microscópicos del tubo digestivo en respuesta a, o como preparación para, el intenso frugivorismo de cierta épocas. En el caso de las especies migradoras falta por esclarecer su grado de dependencia de los frutos para acumular grasa subcutánea, así como determinar si distintas especies de frutos tienen distinto valor como engordantes, aspectos ambos que pueden ser importantes para comprender determinadas facetas de su comportamiento migratorio. En lo que se refiere a la ecología, sería muy interesante conocer en mucho mayor detalle el comportamiento alimenticio de las especies residentes de frugívoros, su interacción con los ensamblajes de plantas locales y las consecuencias para estas últimas. Esto incluye conocer mejor la importancia de los frutos en la dieta de algunas especies de no paseriformes como gaviotas o palomas, y averiguar cómo de extendido está el uso de frutos como alimento para los pollos de los frugívoros en localidades donde hay frutos disponibles durante la época de nidificación, bien sea por tratarse de frutos que persisten pasado el invierno (p. ej., hiedra, *Hedera* spp.) o recién madurados (p. ej., *Rhamnus*, *Frangula*, *Osyris*, *Prunus*). Tampoco se ha indagado acerca de las posibles consecuencias que tienen para

las plantas el hecho de que algunas especies de frugívoros son fuertemente sociales y se alimentan en bandos numerosos, mientras que otros son solitarios. Cabe especular que las sombras de semillas producidas por unos y otros deben ser marcadamente diferentes, dando lugar a patrones de reclutamiento muy distintos. Por último, somos todavía muy ignorantes acerca de las posibles amenazas que puedan existir a medio y largo plazo para la conservación de los pájaros frugívoros ibéricos. En los ecosistemas del norte de España, por ejemplo, las comunidades vegetales arbóreas mejor conservadas (hayedos, robledales, abedulares) tienen pocas plantas con frutos y pocos pájaros frugívoros. Las poblaciones más densas de estos últimos se dan en setos, bordes de bosque, etapas sucesionales y cultivos abandonados. Los intensos cambios que se están produciendo en el uso del suelo, con una tendencia general hacia el aumento de la superficie de bosque en detrimento de las etapas sucesionales intermedias, pueden tener repercusiones muy negativas sobre las poblaciones de muchas especies de frugívoros. Estos y otros aspectos mal conocidos de la biología y ecología de los pájaros frugívoros proporcionan todavía un amplio abanico de oportunidades para la indagación, el hallazgo y la sorpresa.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a José Guitián y a Carlos A. Herrera sus comentarios sobre el manuscrito, y a José Luis Tellería su amable invitación para participar en este volumen. Aunque la modestia de esta contribución no guarda proporcionalidad con la gran influencia que ejercieron sobre mí las obras del profesor Bernis, me satisface mucho rendir este pequeño tributo al autor de *Migración en aves*, mi primera lectura científica en los tiempos ya remotos de mi adolescencia, preso entonces del deseo de ser ornitólogo cuando fuese mayor.

BIBLIOGRAFÍA

- ALCÁNTARA, J. M.; REY, P. J.; VALERA, F.; SÁNCHEZ-LAFUENTE, A. M., y GUTIÉRREZ, J. E. (1997a): Habitat alteration and plant intra-specific competition for seed dispersers. An example with *Olea europaea* var. *sylvestris*. *Oikos*, 79: 291-300.
- ALCÁNTARA, J. M.; REY, P. J.; VALERA, F., y SÁNCHEZ-LAFUENTE, A. M. (1997b): Pérdidas de fruto y movilización de semillas en *Olea europaea* var. *sylvestris* Brot. (Oleaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 55: 101-110.
- (2000): Factors shaping the seedfall pattern of a bird-dispersed plant. *Ecology*, 81: 1937-1950.
- BAIRLEIN, F., y GWINNER, E. (1994): Nutritional mechanisms and temporal control of migratory energy accumulation in birds. *Annual Review of Nutrition*, 14: 187-215.

- BERTHOLD, P. (1976): Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. *Journal für Ornithologie*, 117: 145-209.
- BLANCO, G.; FARGALLO, J. A., y CUEVAS, J. A. (1994): Consumption rates of olives by choughs in central Spain: variations and importance. *Journal of Field Ornithology*, 65: 482-489.
- BLONDEL, J., y MOURER-CHAUVIRÉ, C. (1998): Evolution and history of the western Palearctic avifauna. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 488-492.
- BLONDEL, J.; CATZEFLIS, F., y PERRET, P. (1996): Molecular phylogeny and the historical biogeography of the warblers of the genus *Sylvia* (Aves). *Journal of Evolutionary Biology*, 9: 871-891.
- BUIDE, M. L.; SÁNCHEZ, J. M., y GUITIÁN, J. (1998): Ecological characteristics of the flora of the Northwest Iberian Peninsula. *Plant Ecology*, 135: 1-8.
- CALVIÑO-CANCELA, M. (2002): Spatial patterns of seed dispersal and seedling recruitment in *Corema album* (Empetraceae): the importance of unspecialized dispersers for regeneration. *Journal of Ecology*, 90: 775-784.
- CUADRADO, M.; SENAR, J. C., y COPETE, J. L. (1995): Do all Blackcaps *Sylvia atricapilla* show winter site fidelity? *Ibis*, 137: 70-75.
- DEBUSSCHE, M., y ISENMANN, P. (1985): Frugivory of transient and wintering European robins *Erithacus rubecula* in a Mediterranean region and its relationship with ornithochory. *Holarctic Ecology*, 8: 157-163.
- FINLAYSON, J. C., y CORTES, J. E. (1982): Notes on *Sylvia* warblers feeding on figs at Gibraltar in autumn. *Alectoris*, 4: 21-25.
- FUENTES, M. (1990): Relaciones entre pájaros y frutos en un matorral del norte de España: variación estacional y diferencias con otras áreas geográficas. *Ardeola*, 37: 53-66.
- (1992): Latitudinal and elevational variation in fruiting phenology among western European bird-dispersed plants. *Ecography*, 15: 177-183.
- GARCÍA, D. (2001): Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science*, 12: 839-848.
- GARCÍA, D.; ZAMORA, R.; GÓMEZ, J. M., y HÓDAR, J. A. (1999): Bird rejection of unhealthy fruits reinforces the mutualism between juniper and its avian dispersers. *Oikos*, 85: 536-544.
- GARCÍA, P., y OBESO, J. R. (1988): Incidencia de la endozoocoria en formaciones leñosas de la vegetación asturiana. *Revista de Biología de la Universidad de Oviedo*, 6: 137-142.
- GIL, A. (1927): Estudios sobre la alimentación de las aves. I. Examen del contenido estomacal de 58 aves de Candeleda (Avila). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 27: 81-96.
- (1928): Estudios sobre la alimentación de las aves. II. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 28: 171-194.
- GIL LLETGET, A. (1944-45): Base para un método de estudio científico de la alimentación en las aves y resultado del análisis de 400 estómagos. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 43: 177-197, 553-564, 44: 9-23.
- GONZÁLEZ-SOLÍS, J., y RUIZ, X. (1990): Alimentación de *Turdus philomelos* en los olivares mediterráneos ibéricos, durante la migración otoñal. *Miscelánea Zoológica*, 14: 195-206.
- GUITIÁN, J. (1984): Ecología de una comunidad de passeriformes en un bosque de la Cordillera Cantábrica occidental. Tesis Doctoral, Universidade de Santiago, Santiago de Compostela.
- (1989): Consumo de frutos de acebo (*Ilex aquifolium* L.) y movilización de semillas por passeriformes en las montañas Cantábricas occidentales, noroeste de España. *Ardeola*, 36: 73-82.
- (1992): Seed dispersal spectra of plant communities in the Iberian Peninsula. *Vegetatio*, 98: 157-164.

- GUITIÁN, J., y GUITIÁN, P. (1990): Fenología de la floración y fructificación en plantas de un espinal del Bierzo (León, noroeste de España). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 48: 53-61.
- GUITIÁN, J.; FUENTES, M.; BERMEJO, T., y LÓPEZ, B. (1992): Spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and frugivorous birds. *Oikos*, 63: 125-130.
- GUITIÁN, J.; MUNILLA, I., y GUITIÁN, P. (1994): Influencia de los depredadores de aves en el consumo de frutos de *Crataegus monogyna* por zorzales y mirlos. *Ardeola*, 41: 45-54.
- GUITIÁN, J.; GUITIÁN, P.; MUNILLA, I.; GUITIÁN, J.; BERMEJO, T.; LARRINAGA, A. R.; NAVARRO, L., y LÓPEZ, B. (2000): *Zorzales, espinos y serbales: un estudio sobre el consumo de frutos silvestres de las aves migratorias en la costa occidental europea*. Servicio de Publicaciones, Universidade de Santiago, Santiago de Compostela.
- GUITIÁN, J.; FUENTES, M.; BERMEJO, T.; GUITIÁN, P.; LARRINAGA, A. R., y AMEZQUITA, P. (2001): Interactions between the Black Redstart (*Phoenicurus ochruros*) and St. Lucie cherry (*Prunus mahaleb*) in rocky habitats. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*; 56: 81-91.
- GUIX, J. C.; SOLER, M.; MARTÍN, M.; FOSALBA, M., y MAURI, A. (2001): Introducción y colonización de plantas alóctonas en un área mediterránea: evidencias históricas y análisis cuantitativo. *Orsis*, 16: 145-185.
- HAMPE, A. (2001): The role of fruit diet within a temperate breeding bird community in southern Spain. *Bird Study*, 48: 116-123.
- (2003): Frugivory in European laurel: how extinct seed dispersers have been substituted. *Bird Study*, 50: 280-284.
- HERNÁNDEZ, A. (1993): The role of birds and mammals in the dispersal ecology of *Rhamnus alpinus* (Rhamnaceae) in the Cantabrian Mts. *Folia Zoologica*, 42: 105-109.
- HERRERA, C. M. (1982): Defense of ripe fruits from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. *American Naturalist*, 120: 218-241.
- (1983): Coevolución de plantas y frugívoros: la invernada mediterránea de algunos paseriformes. *Alytes*, 1: 177-190.
- (1984a): A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs*, 54: 1-23.
- (1984b): Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology*, 65: 609-617.
- (1985a): Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos*, 44: 132-141.
- (1985b): Habitat-consumer interactions in frugivorous birds. *Habitat Selection in Birds* (ed. M. L. Cody), Academic Press, Orlando, Florida, pp. 341-365a.
- (1985c): Aposematic insects as six-legged fruits: incidental short-circuiting of their defense by frugivorous birds. *American Naturalist*, 126: 286-293.
- (1986): Vertebrate-dispersed plants: Why they don't behave the way they should. *Frugivores and seed dispersal* (eds. A. Estrada, T. H. Fleming), Junk, Dordrecht, pp. 5-18.
- (1987): Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs*, 57: 305-331.
- (1988): Habitat-shaping, host-plant use by a hemiparasitic shrub, and the importance of gut fellows. *Oikos*, 51: 383-386.
- (1989): Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos*, 55: 250-262.
- (1992): Historical effects and sorting processes as explanations of contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *American Naturalist*, 140: 421-446.
- (1995): Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26:705-727.

- HERRERA, C. M. (1998): Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-yr study. *Ecological Monographs*, 68: 511-538.
- (2001): Dispersión de semillas por animales en el Mediterráneo: ecología y evolución. *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional* (eds. R. Zamora, F. I. Pugnaire), pp. 125-152, Servicio de Publicaciones, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- (2002): Seed dispersal by vertebrates. *Plant-animal interactions: an evolutionary approach* (eds. C. M. Herrera, O. Pellmyr), Blackwell Scientific Publications, Oxford, England, pp. 185-208.
- HERRERA, C. M.; JORDANO, P.; LÓPEZ-SORIA, L., y AMAT, J. A. (1994): Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, 64: 315-344.
- HÓDAR, J. A. (1994): La alimentación de *Sylvia undata* y *Sylvia conspicillata* en una zona semiárida del sureste peninsular. *Ardeola*, 41: 55-58.
- JORDANO, P. (1981): Alimentación y relaciones tróficas entre los passeriformes en paso otoñal por una localidad de Andalucía central. *Doñana Acta Vertebrata*, 8: 103-124.
- (1982): Migrant birds are the main seed dispersers of blackberries in southern Spain. *Oikos*, 38: 183-193.
- (1984a): Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del área de Doñana. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla.
- (1984b): Seed weight variation and differential avian dispersal in blackberries *Rubus ulmifolius*. *Oikos*, 43: 149-153.
- (1985): El ciclo anual de los passeriformes frugívoros en el matorral mediterráneo del sur de España: importancia de su invernada y variaciones interanuales. *Ardeola*, 32: 69-94.
- (1987a): Frugivory, external morphology and digestive system in mediterranean sylviid warblers *Sylvia* spp. *Ibis*, 129: 175-189.
- (1987b): Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size, and insect damage. *Ecology*, 68: 1711-1723.
- (1988): Diet, fruit choice and variation in body condition of frugivorous warblers in Mediterranean scrubland. *Ardea*, 76: 193-209.
- (1989a): Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos*, 55: 375-386.
- (1989b): Variación de la dieta frugívora otoño-invernal del Petirrojo (*Erithacus rubecula*): efectos sobre la condición corporal. *Ardeola*, 36: 161-183.
- (1993): Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. *Vegetatio*, 107/108: 85-104.
- (1994): Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos*, 71: 479-491.
- JORDANO, P., y HERRERA, C. M. (1981): The frugivorous diet of blackcap populations *Sylvia atricapilla* wintering in Southern Spain. *Ibis*, 123: 502-507.
- JORDANO, P., y SCHUPP, E. W. (2000): Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs*, 70: 591-615.
- LARRINAGA, A. R. (1997): Behaviour of redwing (*Turdus iliacus* L.) during feeding on berries of hawthorn (*Crataegus monogyna*). *Etología*, 5: 9-18.
- LEVEY, D. J., y BENKMAN, C. W. (1999): Fruit-seed disperser interactions: timely insights from a long-term perspective. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 41-43.
- NOGALES, M.; MEDINA, F. M.; QUILIS, V., y GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, M. (2001): Ecological and biogeographical implications of Yellow-legged gulls (*Larus cachinnans* Pallas) as seed dispersers of *Rubia fruticosa* Ait. (Rubiaceae) in the Canary Islands. *Journal of Biogeography*, 28: 1137-1145.

- OBESO, J. R. (1985): Comunidades de passeriformes y frugivorismo en altitudes medias de la sierra de Cazorla. Tesis doctoral, Universidad de Oviedo.
- (1986): Alimentación del zorzal charlo (*Turdus viscivorus*) en la sierra de Cazorla, SE. de España. *Doñana Acta Vertebrata*, 13: 95-102.
- (1987): Comunidades de passeriformes en bosques mixtos de altitudes medias de la sierra de Cazorla. *Ardeola*, 34: 37-59.
- (1989): Fruit removal and potential seed dispersal in a southern Spanish population of *Berberis vulgaris* subsp. *australis* (Berberidaceae). *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, 10:321-328.
- PÉREZ CHISCANO, J. L. (1983): La ornitocoria en la vegetación de Extremadura. *Studia Botanica*, 2: 155-168.
- REY, P. J. (1993): The role of olive orchards in the wintering of frugivorous birds in Spain. *Ardea*, 81: 151-160.
- (1995): Spatio-temporal variation in fruit and frugivorous bird abundance in olive orchards. *Ecology*, 76: 1625-1635.
- REY, P. J., y GUTIÉRREZ, J. E. (1996): Pecking of olives by frugivorous birds: a shift in feeding behaviour to overcome gape limitation. *Journal of Avian Biology*, 27: 327-333.
- (1997): Elección de fruto y conducta de alimentación de aves frugívoras en olivares y acebuchares: una estrategia óptima basada en la razón beneficio/tiempo de manipulación. *Ardeola*, 44: 27-39.
- REY, P. J.; GUTIÉRREZ, J. E.; ALCÁNTARA, J., y VALERA, F. (1997): Fruit size in wild olives: implications for avian seed dispersal. *Functional Ecology*, 11: 611-618.
- RODRÍGUEZ, A., y BERMEJO, T. (1995): Comportamiento de alimentación de tres especies de aves frugívoras (*Turdus merula*, *Sylvia atricapilla*, *Phoenicurus ochruros*) que consumen frutos de *Prunus mahaleb*. Actas II Congreso Galego de Ornitología, pp. 161-174.
- RODRÍGUEZ DE LOS SANTOS, M.; CUADRADO, M., y ARJONA, S. (1986): Variation in the abundance of Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) wintering in an olive (*Olea europaea*) orchard in southern Spain. *Bird Study*, 33: 81-86.
- SALVANDE FRAGA, M. (1998): Fruit-feeding behaviour of the European blackbird (*Turdus merula*) on Atlantic ivy (*Hedera hibernica*): variation between the sexes and among locations. *Etología*, 6: 41-47.
- SANTOS, T.; TELLERÍA, J. L., y VIRGÓS, E. (1999): Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape. *Ecography*, 22: 193-204.
- SEUTER, F. (1970): Ist eine endozoische Verbreitung der Tollkirsche durch Amsel und Star möglich? *Zoologische Jahrbücher Physiologie*, 75: 342-359.
- SIMONS, D., y BAIRLEIN, F. (1990): Neue Aspekte zur zeitlichen Frugivorie der Gartengraswicke (*Sylvia borin*). *Journal für Ornithologie*, 131: 381-401.
- SNOW, B., y SNOW, D. W. (1988): *Birds and berries*. T. & A. D. Poyser, Calton, Waterhouses, Inglaterra.
- SNOW, D. W. (1971): Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113: 194-202.
- (1981): Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica*, 13: 1-14.
- SOLER, M.; PÉREZ-GONZÁLEZ, J. A.; TEJERO, E., y CAMACHO, I. (1988): Alimentación del Zorzal Alirrojo *Turdus iliacus* durante su invernada en olivares de Jaén (sur de España). *Ardeola*, 35: 183-196.
- SUÁREZ, F., y MUÑOZ-COBO, J. (1984): Las comunidades de aves invernantes en cuatro medios diferentes de la provincia de Córdoba. *Doñana Acta Vertebrata*, 11: 45-63.
- TELLERÍA, J. L., y PÉREZ-TRIS, J. (2003): Seasonal distribution of a migratory bird: effects of local and regional resource tracking. *Journal of Biogeography*, 30: 1583-1591.
- THOMAS, D. K. (1979): Figs as a food source of migrating Garden Warblers in southern Portugal. *Bird Study*, 26: 187-191.

- TRAVESET, A. (1992): Production of galls in *Phillyrea angustifolia* induced by cecidomyiid flies. *Plant-animal interactions in Mediterranean-type ecosystems* (ed. C. A. Thanos), University of Athens, Athens, pp. 198-204.
- (1994): Cumulative effects on the reproductive output of *Pistacia terebinthus* (Anacardiaceae). *Oikos*, 71: 152-162.
- TRAVESET, A.; GULIAS, J.; RIERA, N., y MUS, M. (2003): Transition probabilities from pollination to establishment in a rare dioecious shrub species (*Rhamnus ludovici-salvatoris*) in two habitats. *Journal of Ecology*, 91: 427-437.
- VERDÚ, M., y GARCÍA-FAYOS, P. (2003): Frugivorous birds mediate sex-biased facilitation in a dioecious nurse plant. *Journal of Vegetation Science*, 14: 35-42.
- WHEELWRIGHT, N. T. (1988): Fruit-eating birds and bird-dispersed plants in the tropics and temperate zone. *Trends in Ecology and Evolution*, 3: 270-274.
- WILLSON, M. F. (1991): Dispersal of seeds by frugivorous animals in temperate forests. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64: 537-554.
- ZAMORA, R. (1990): The fruit diet of Ring-ouzels (*Turdus torquatus*) wintering in the Sierra Nevada (south-east Spain). *Alauda*, 58: 67-70.