

Dieta de *Zonotrichia capensis* (Emberizidae) y *Diuca diuca* (Fringillidae): efecto de la variación estacional de los recursos tróficos y la riqueza de aves granívoras en Chile central

Diet of *Zonotrichia capensis* and *Diuca diuca*: effects of seasonal changes
in trophic resources and richness of granivorous birds in central Chile

M. VICTORIA LOPEZ-CALLEJA

Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias,
Universidad de Chile. Casilla 653, Santiago, Chile

RESUMEN

Información sobre fluctuaciones estacionales de aves granívoras, sus dietas y recursos tróficos es escasa en las zonas mediterráneas en general y más en Chile central. Esta información es básica para comprender las interacciones entre los consumidores, sus recursos y potenciales competidores. El presente estudio caracteriza la dieta de dos passeriformes granívoras típicas del matorral centro chileno como son el chincol (*Zonotrichia capensis*) y la diuca (*Diuca diuca*) y determina el efecto de las variaciones de la riqueza de otras aves granívoras y de los recursos tróficos sobre las preferencias tróficas de estas especies. El trabajo se realizó en Quebrada de La Plata, Rinconada de Maipú, Chile central durante 1987. Estacionalmente se determinó la dieta de las especies residentes y las visitantes invernales, y se estimaron los recursos tróficos como semillas e insectos. El análisis dietario revela que *Z. capensis* se comporta como un granívoro facultativo, al consumir insectos en ciertos períodos del año, *D. diuca* es granívora estricta, consumiendo sólo semillas. Al relacionar estos cambios dietarios con las fluctuaciones bióticas del ambiente, se encontró que *Z. capensis* modifica sus preferencias tróficas según las variaciones en densidad de los recursos. Además, en invierno incrementa el número de presas consumidas, lo que puede explicarse por un aumento de los requerimientos energéticos. Por otra parte, *D. diuca* modifica sus preferencias tróficas asociado a la llegada de otras especies granívoras en otoño e invierno, cambiando el número y tipo de semillas consumidas.

Palabras clave: *Zonotrichia capensis*, *Diuca diuca*, dieta, fluctuación biótica, zona mediterránea, Chile central.

ABSTRACT

Information concerning seasonal fluctuation in dietary habits and trophic resources of granivorous birds assemblages are scarce in the Chilean mediterranean zone. These data base are basic for understanding interactions between consumers and their resources, and potential competitors. Seasonal characterization in dietary habits of *Zonotrichia capensis* and *Diuca diuca*, the most conspicuous granivorous birds at the Chilean mediterranean scrubland, were conducted. Also, seasonal changes in their trophic resources (seeds and insects) and richness of winter granivorous visitors were studied. *Zonotrichia capensis* appears an opportunistic consumer of the most abundant seeds and insects. *Diuca diuca* appears as a specialist, consuming only seeds. The correlation between resources and richness of granivorous assemblage fluctuations reveals a dietary shift in *Z. capensis* according to resources fluctuations. *Diuca diuca* also modified its diet, but in according to an increase in granivorous richness in the area.

Key words: *Zonotrichia capensis*, *Diuca diuca*, diet, biotic changes, mediterranean zone, central Chile.

INTRODUCCION

A pesar del gran desarrollo teórico en ecología de comunidades estructuradas tróficamente, son escasos los estudios donde se caracteriza sincrónicamente la dinámica del ensamblaje de consumidores, sus dietas y las variaciones de los recursos tróficos utilizados

(Wiens 1984). Esta información es crucial para comprender las interacciones tróficas y la coexistencia de especies en el tiempo y en el espacio (Wiens 1984).

Particularmente, la zona mediterránea de Chile central se caracteriza por la estacionalidad de recursos tróficos como insectos (Atkins 1977, Saiz 1977, Fuentes et al. 1981)

y semillas (Montenegro et al. 1978, Fuentes et al. 1981). En esta zona sólo existen antecedentes primarios y anecdóticos de la composición y dinámica del ensamble de aves passeriformes (Strang 1985, Riveros & López-Calleja 1990; véase Lazo & Silva 1993), en los que se describen a *Zonotrichia capensis* (chicol) y *Diuca diuca* (diuca) como especies residentes y dominantes. Sin embargo, no hay información sobre sus preferencias tróficas ni de las fluctuaciones de los recursos tróficos utilizados por ellas.

El ensamble de aves passeriformes granívoras presentes en la Quebrada de La Plata está formado por ocho especies, tres residentes y cinco visitantes invernales, todas con amplia distribución en la zona mediterránea de Chile (Goodall et al. 1956). Estas especies forrajean principalmente en el suelo, en zonas con y sin cobertura arbustiva y presentan patrones de actividad diurno (López-Calleja 1990).

Con el fin de generar información básica que permita a posteriori generar hipótesis ecológicas basadas en datos reales, el presente trabajo tiene los siguientes objetivos: a) caracterizar la dieta de dos passeriformes granívoras (i.e. *Z. capensis* y *D. diuca*) típicas del matorral centro chileno y b) determinar el efecto de las variaciones en la riqueza de aves granívoras y de los recursos tróficos sobre sus preferencias tróficas.

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio

El estudio se realizó en Quebrada de La Plata, Rinconada de Maipú, Chile central, 30 km al oeste de Santiago en la cordillera de la Costa (33° 30' S, 70° 54' W).

Bioclimáticamente corresponde a la región mediterránea semiárida, caracterizada por fuerte variación estacional con veranos calurosos e inviernos fríos y lluviosos (di Castri & Hajek 1976). El área es una zona de matorrales arborescentes esclerófilos y xerófilos (Etienne & Contreras 1981) que corresponden a un típico espinal bajo de *Acacia caven* con agrupaciones arbustivas complementarias de colliguay (*Colliguaya odorifera*) de preferencia en zonas secas y tevo (*Trevoa*

trinervis) en zonas mésicas. El estrato herbáceo está formado por especies nativas e introducidas que varían en cobertura según la época del año (Schlegel 1963). El trabajo de campo se realizó durante 1987 en forma continua, registrándose información preliminar durante 1986.

Análisis dietario

Las dietas fueron determinadas por observación directa del contenido estomacal en un total de 114 individuos de seis especies, dos residentes y cuatro visitantes invernales. Considerando la mayor rapidez en la degradación de los insectos respecto a las semillas (Rosenberg & Cooper 1990), las aves se capturaron con redes de niebla siempre en las primeras horas del día. Inmediatamente los estómagos fueron extraídos y fijados (alcohol 70%) para detener el proceso de digestión.

En laboratorio se extrajo el contenido gástrico, analizándolo con lupa binocular (x 20). El material vegetal y animal fue identificado hasta un mismo nivel de resolución sistemática para permitir su análisis comparativo (Greene & Jaksic 1983). Para las semillas los resultados se presentan a nivel de especies o morfoespecies, estas últimas se presentan numeradas correlativamente y agrupadas por taxón. Los insectos se muestran agrupados en familias, aunque las estimaciones dietarias se realizaron diferenciando morfo-especies.

Mediante el análisis del contenido gástrico se caracterizó la dieta de las especies capturadas, los valores de cada especie se promediaron estacionalmente determinando el porcentaje de cada tipo de presa en la muestra.

La amplitud de nicho trófico o diversidad de presas fue estimada usando la ecuación propuesta por Levins (1968): $B = 1/\sum p_i^2$, donde p_i es la proporción de la presa i en la dieta de la especie en estudio. Este índice varía entre 1 y n , aumentando según el número de tipos de presas consumidas y su abundancia relativa en la muestra.

Para analizar las variaciones estacionales de la amplitud de nicho trófico y su relación con la oferta de recursos se realizó una estandarización de los valores de amplitud de nicho trófico (B) utilizando el índice de ampli-

tud estandarizada de nicho trófico, modificado por Colwell y Futuyma (1971) en que: $B_{sta} = (B_{obs} - B_{mín}) / (B_{máx} - B_{mín})$. B_{obs} corresponde a la amplitud de nicho observada, $B_{mín}$ a la amplitud mínima de nicho posible (= 1) y $B_{máx}$ a la amplitud máxima de nicho posible (= n). B_{sta} varía entre 0 (ninguna amplitud) y 1 (máxima amplitud).

Para estimar el grado de similitud dietaria entre las especies se utilizó el índice de sobreposición dietario (Pianka 1974): $O_{ij} = \Sigma (p_{ia} p_{ja}) / \sqrt{(\Sigma p_{ia}^2) (\Sigma p_{ja}^2)}$, donde p_{ia} y p_{ja} son la proporción de la categoría "a" en la dieta de las especies "i" y "j" respectivamente.

Para determinar el grado de selectividad de las especies residentes por las diferentes semillas consumidas se utilizó el índice C de Pearre (1982), ya que cumple con las condiciones propuestas para índices de preferencias (Lechowicz 1982). Este utiliza una tabla de contingencia de 2 x 2 y un χ^2 para determinar el grado de selectividad por un ítem específico. Sus valores varían entre -1 (rechazo total) a 1 (selección total) y donde 0 corresponde a selección al azar.

Oferta ambiental de recursos

La evaluación de la oferta total de semillas e insectos en el área de estudio se realizó a través de un muestreo aleatorio estratificado. Se obtuvieron muestras en áreas sin cobertura y con cobertura arbustiva. Se determinó la superficie ocupada por los dos microhábitat reconocidos en este estudio, realizando 10 transectos lineales de 100 m, encontrando que un 63,7% ($\pm 3,37$) del área presenta cobertura arbustiva y el 36,3% restante corresponde a zonas sin cobertura. Estos valores se utilizaron para las estimaciones de oferta total (i.e., total ponderado).

Para la cuantificación de la abundancia de semillas se obtuvieron 10 muestras mensuales por microhábitat. Cada muestra de suelo se obtuvo con un cubo de 10 x 10 x 1 cm, extrayendo un volumen total por muestra de 100 cm³ (Reichman 1979). En laboratorio las muestras se tamizaron progresivamente hasta 0,4 mm, determinándose todas las semillas presentes. Estas se contaron y clasificaron, estimándose densidad y abundancia relativa estacionalmente. Para estimar la

oferta de insectos en suelo se usaron trampas barber (Southwood 1978). Estas se instalaron por cuatro días consecutivos y se obtuvieron nueve muestras estacionales por microhábitat. En laboratorios las muestras se fijaron (alcohol 70%) y determinaron utilizando el sistema de claves de Borror et al. (1981) y Peña (1987). Esto permitió estimar la densidad y abundancia relativa por estación de los taxa utilizados por las aves en estudio.

Las diferencias estacionales en abundancia de recursos y características dietarias se evaluaron utilizando pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis y pruebas a posteriori para determinar diferencias entre grupos (Conover 1980). La significancia de las correlaciones realizadas se determinó a través del coeficiente de correlación de Spearman (r_s) (Conover 1980).

RESULTADOS Y DISCUSION

Dinámica del ensamble de aves granívoras

En la Fig. 1 se presenta el patrón de variación de riqueza de especies y abundancia relativa observado para el ensamble de paseriformes granívoras en la Quebrada de La Plata. El número de especies aumenta con la llegada de las visitantes invernales entre otoño e invierno, disminuyendo en primavera y verano. Considerando el total de las aves paseriformes presentes en la Quebrada de La Plata (26 especies), *Z. capensis* y *D. diuca*, son las residentes dominantes (López-Calleja 1990), representando el 25,5% de la abundancia relativa media anual. Las especies visitantes alcanzan valores importantes de abundancia relativa al representar el 22% de todo el ensamble de paseriformes durante el período invernal (Fig. 1).

Variación estacional de los recursos tróficos

Semillas: Se determinaron un total de 45 especies de semillas a través del año, de las cuales 28 (62,2%) son utilizadas como recurso, este grupo correspondería a las semillas disponibles utilizadas por estas aves. El rango de tamaño de las semillas disponibles oscila entre 0,2 a 7,5 mm. Dentro de este

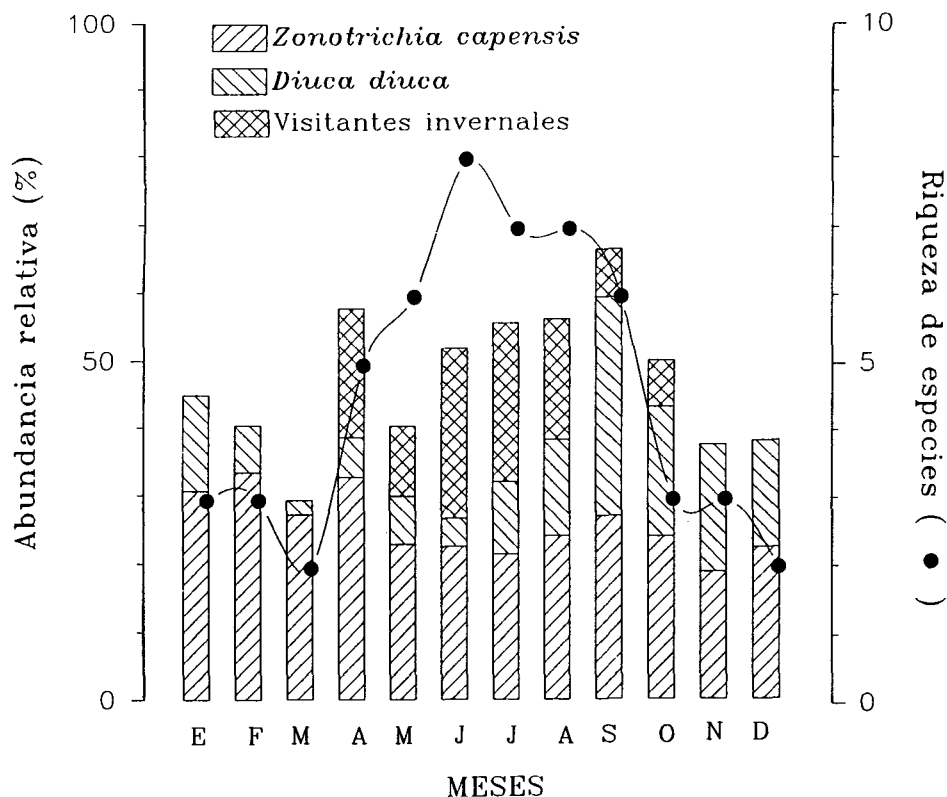


Fig. 1: Variación mensual de la abundancia relativa y riqueza de especies paseriformes granívoras presentes en Quebrada de La Plata durante 1987. La abundancia relativa se expresa como el porcentaje de granívoras respecto al total de paseriformes.

Monthly variation in the relative abundance and richness of passerine granivorous birds at Quebrada de La Plata during 1987. The relative abundances are shown in reference to all passerines in the area.

rango son consumidas el 62% de las especies pequeñas (0,2 a 2,5 mm) y el 100% de las especies grandes (2,5 a 4,5 mm). No son consumidas las semillas de tamaño mayor a 4,5 mm. Sólo una semilla consumida por las aves granívoras no fue detectada a través de este muestreo (*Cynereae* sp.), la cual fue consumida principalmente por *D. diuca*.

La densidad y abundancia relativa de semillas cambia a través del año (Tabla 1). La densidad de semillas cambia significativamente en microhábitat sin cobertura (Kruskal-Wallis; $H = 22,53$, $P < 0,001$) y con cobertura arbustiva (Kruskal-Wallis; $H = 10,83$, $P = 0,013$). La época con menor disponibilidad de semillas corresponde a otoño (abril-mayo-junio) con 133,9 semillas por 100 cm³. Los tipos de semillas más abundantes se presentan en la Tabla 1, cinco de estos representan más del 66% de todas las semi-

llas registradas. Las especies más abundantes son *Erodium cicutarium* y *Opuntia* sp # 1, siguen en importancia *Echinocloa crusgalli* y la gramínea # 1.

Insectos: Se encontraron un total de 160 especies de insectos a través del año, de éstos, 34 (21,3%) aparecen en los contenidos estomacales. La densidad de insectos cambia estacionalmente en zonas con cobertura (Kruskal-Wallis; $H = 25,23$, $P < 0,001$) como sin cobertura (Kruskal-Wallis; $H = 22,75$, $P < 0,001$) (Fig. 2). La época con menor disponibilidad de insectos corresponde a invierno (julio-agosto-septiembre) con 5,51 ind/67 cm², aumentando 10 veces este valor en el período primaveral. Los cambios en riqueza están acoplados a las variaciones en densidad (Fig. 2). Los órdenes consumidos más abundantes son Coleoptera e Himenoptera. En verano, otoño e invierno, Formicidae (Himenoptera) es la familia más importan-

TABLA 1

Variación estacional de semillas. Se presenta la abundancia relativa (%) y densidad (semillas/100 cm³) de las siete especies más abundantes y por rangos de tamaño de todas las semillas. También se indica la densidad y riqueza estacional. Las semillas se identificaron a nivel de especie o morfoespecies. El valor entre paréntesis indica el tamaño promedio (mm) de las semillas

Seasonal variation of seeds. Proportion (% total density) and density of the seven most abundant seed species and by rank size group. Density and richness for season are indicated. Seeds are identified at species level or differentiated as morpho-species. Size of seed (mm) is indicated in parenthesis

Tipo Semilla	Verano		Otoño		Invierno		Primavera	
	Ab. Re	DEN	Ab. Re	DEN	Ab. Re	DEN	Ab. Re	DEN
Especies:								
<i>Erodium cicutarium</i> (3,5)	14,04	28,8	17,77	23,8	23,04	30,2	11,79	18,8
<i>Echinochloa crusgalli</i> (1,2)	0,97	2,0	3,58	4,8	41,27	54,1	6,58	10,5
Compositae # 1 (0,8)	2,34	4,8	0,15	0,2	0,38	0,5	6,77	10,8
<i>Opuntia</i> sp. # 1 (1,2)	43,76	89,8	8,29	11,1	12,13	15,9	24,01	38,3
<i>Digitaria sanguinalis</i> (1,5)	7,89	16,2	-	-	2,59	3,4	18,06	28,8
Graminidae # 1 (2,0)	11,16	22,9	43,99	58,9	10,37	13,6	7,65	12,2
<i>Podanthus mitiqui</i> (1,6)	8,14	16,7	17,03	22,8	1,06	1,4	1,07	1,7
Tamaños:								
0,3-2,5 mm	76,60	157,2	58,31	78,1	74,41	97,6	81,25	129,6
2,6-5,0 mm	23,40	48,0	41,69	55,8	25,59	24,4	18,75	29,9
Total área:								
Oferta total	205,2		133,9		131,1		159,5	
Riqueza	12		13		11		17	

te con 8 especies. En primavera aumenta la presencia de coleópteros alcanzando ambos grupos similar importancia en la muestra.

Caracterización trófica

Zonotrichia capensis

El 100% de los 73 estómagos analizados de *Z. capensis* presentaron semillas, además todos presentaron insectos, excepto las muestras de invierno, donde sólo un individuo consumió estas presas. Al considerar la proporción de presas por estómago (Tabla 2), las semillas representan entre un 78 a 99% del total de presas consumidas, variando según la estación del año. Las semillas de *Erodium cicutarium* *Opuntia* sp. # 1 y *Echinochloa crusgalli* son las más consumidas, cambiando su abundancia en la dieta a través del año. La abundancia de insectos en la dieta se mantiene baja (4,5%) para aumentar sólo en la primavera de 1987. Las presas de insectos más consumidas son de las familias Curculionidae (Coleoptera) y Formicidae (Hymenoptera) (Tabla 2). *Z. capensis* cambia sus preferencias tróficas estacionalmente varian-

do la amplitud estandarizada de nicho trófico (Tabla 2), durante otoño y primavera de 1987 la amplitud es mayor al consumir homogéneamente las presas preferidas. En las otras estaciones la amplitud disminuye debido al consumo preferencial de sólo dos especies de semillas. El número de categorías consumidos en los períodos de primavera y verano duplica al consumido en otoño e invierno (Tabla 2). Esta diferencia está dada por la incorporación de un gran número de insectos y no por variaciones en el número de semillas consumidos (Tabla 2).

Diuca diuca

Todos los estómagos analizados (15) presentaron semillas que representan el 88 a 99% de las presas consumidas. Los insectos se encontraron en 33,3% de los estómagos y en baja proporción (Tabla 3). La amplitud estandarizada de nicho trófico cambia estacionalmente, en primavera y verano la amplitud es baja por el alto consumo de *E. cicutarium*, y durante otoño e invierno la amplitud aumenta al incorporar a nuevas especies de semillas (gramínea # 2, Cynareae spp. y

TABLA 2

Variación estacional en la dieta de *Zonotrichia capensis*. Los valores expresan la abundancia relativa (%) de cada tipo de presa. Las semillas se identificaron a nivel de especie o morfoespecies, en el caso de insectos se presentan agrupados por familias. Además, se indica el número de estómagos analizados, promedio de presas por estómago, amplitud de nicho trófico (B) y amplitud estandarizada (B_{sta})

Seasonal variation in the *Zonotrichia capensis* diet. The proportion (% total) of each prey item is indicated. Seeds are identified at species level or differentiated as morpho-species and insects are grouped at the family level. Average of items in the diet, stomach numbers in the sample, niche breadth and standardized niche breadth are indicated

Presas	PRI-86	Verano	Otoño	Invierno	PRI-87
Semillas					
<i>Erodium cicutarium</i>	6,51	10,89	20,07	42,73	26,84
<i>Echinochloa crusgalli</i>	29,20	9,92	11,11	1,34	2,22
Compositae # 1	-	0,89	23,36	-	-
<i>Opuntia</i> sp. # 1	40,61	59,65	17,93	25,12	7,69
<i>Digitaria sanguinalis</i>	0,27	1,94	2,27	-	1,71
Gramineae # 1	0,48	4,53	2,27	3,23	10,94
<i>Pasithea coerulea</i>	2,49	3,67	2,14	5,65	7,69
<i>Podanthus mitiqui</i>	0,55	-	6,18	3,23	1,02
<i>Fluorensia thurifera</i>	-	0,65	0,63	0,24	-
<i>Trevoa trinervis</i>	-	-	8,84	-	-
<i>Vulppia</i> sp.	0,62	0,11	-	-	-
Gramineae # 2	-	-	-	15,27	-
<i>Opuntia</i> sp. # 2	0,21	-	-	-	-
Cynareae sp.	0,76	0,54	-	-	2,39
Compositae # 4	9,63	-	-	-	-
Compositae # 5	0,34	-	-	-	4,96
Gramineae # 3	-	0,54	-	-	-
<i>Eupatorium salvia</i>	1,94	-	-	5,33	0,34
Compositae # 7	-	-	-	-	12,32
<i>Aristotelia chilensis</i>	0,14	-	-	-	-
restos	0,28	-	-	0,24	-
TOTAL SEMILLAS	94,11	93,31	94,95	99,76	78,12
Insectos					
Carabidae	0,14	0,21	-	-	1,30
Cerambycidae	0,14	-	-	-	1,20
Sylphidae	0,83	0,11	-	-	0,85
Curculionidae	0,07	1,29	0,50	0,16	4,27
Scarabaeidae	-	-	-	-	0,85
Coccinellidae	-	0,21	-	-	-
Formicidae	1,32	3,45	4,54	0,08	1,71
Miridae	-	0,11	-	-	-
Isidae	0,21	-	-	-	3,25
Tettigonidae	0,07	-	-	-	-
Vespidae	-	0,11	-	-	1,37
larvas	0,42	0,54	-	-	0,51
Collembola	-	-	-	-	0,51
Coleoptera	2,63	0,65	-	-	5,81
otros	-	-	-	-	0,51
TOTAL INSECTOS	5,89	6,69	5,04	0,24	21,22
Prom. presas	79,9	75,4	47,0	98,4	44,9
Presas consumidas	31	23	14	13	27
B	4,10	2,91	6,47	3,83	9,34
B _{sta}	0,079	0,049	0,140	0,073	0,214
N° estómagos	14	13	16	13	16

compuesta # 2 y #3) de similar tamaño que *E. cicutarium*.

Visitantes invernales

La dieta de las visitantes invernales *Phrygilus gayi* (cometocino de Gay), *P.*

fruticeti (yal), *P. alaudinus* (platero) y *Sicalis luteola* (chirihue) se caracterizan por el alto consumo de semillas (98 a 100%) (Tabla 4). Todas las visitantes consumen semillas de *Opuntia* sp. # 1, además *P. fruticeti* y *P. gayi* consumen *E. cicutarium*. *Phrygilus gayi* presenta la mayor amplitud de nicho

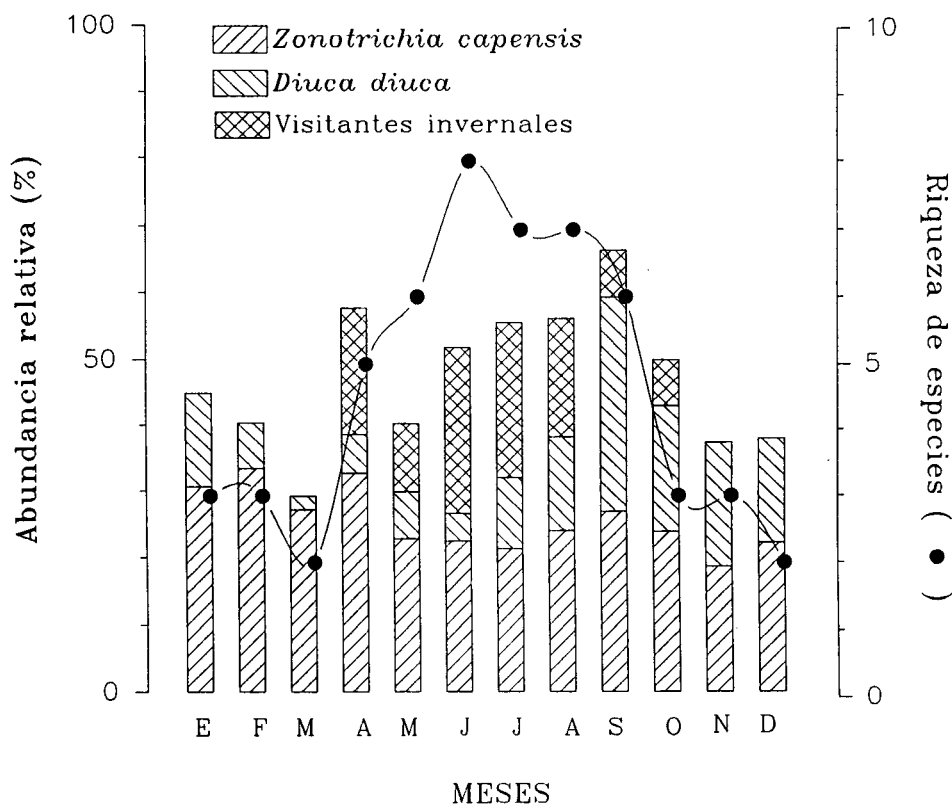


Fig. 2: Variación estacional de la Densidad y Riqueza de insectos. Se presentan los valores para microhábitat con y sin cobertura arbustiva como para el área total (total ponderado). Los valores de densidad se presentan como media aritmética \pm EE. La prueba a posteriori indica que: en microhábitat con cobertura otoño e invierno son similares y diferentes a verano y primavera, y en microhábitat sin cobertura verano, otoño e invierno son similares y diferentes a primavera.

Seasonal variation in density and diversity of insects. Density (\pm SE) for microhabitats with and without cover, and total area are indicated. Richness value is for the total area.

trófico seguida por *S. luteola*, ambas especies presentan dietas diversas, con 8 y 9 especies de semillas consumidas y en proporciones similares. *Phrygilus fruticeti* y *P. alaudinus* presentan comparativamente diversidad dietaria más baja al consumir seis y tres especies de semillas respectivamente, y donde una representa más del 50% del total de presas por estómago.

Sobreposición trófica invernal

En el período invernal todas las especies estudiadas sobreponen parcialmente sus dietas con dos o más especies (Tabla 5), salvo *S. luteola* que sobrepone su dieta sólo con una especie por su preferencia por semillas de pequeño tamaño (i.e., *E. crugalli* y compuesta # 4).

La mayor sobreposición ocurre entre *Z. capensis* y *P. fruticeti* por el consumo de *E. cicutarium* y *Opuntia* sp. # 1. *Phrygilus gayi*, visitante invernal, sobrepone su dieta con todas las especies analizadas.

Al correlacionar las variaciones estacionales en amplitud estandarizada de nicho trófico de *Z. capensis* y *D. diuca* (Tablas 2 y 3) con las variaciones en número de las especies visitantes invernales (Fig. 1), no se observa correlación para *Z. capensis*. Por el contrario, *D. diuca* presenta correlación significativa con los cambios en riqueza ($r_s = 1,0$; $P < 0,001$), lo que significa que esta especie modifica su rango de tipos de presas consumidas asociado al aumento de otras especies de aves granívoras durante los períodos de otoño e invierno.

TABLA 3

Variación estacional en la dieta de *Diuca diuca*. Los valores expresan la abundancia relativa (%) de cada tipo de presa. Las semillas se identificaron a nivel de especie o morfoespecies, en el caso de insectos se presentan agrupados por familias. Además, se indica el número de estómagos analizados, promedio de presas por estómago, amplitud de nicho trófico (B) y amplitud estandarizada (B_{sta})

Seasonal variation in the *Diuca diuca* diet. The proportion (% total) of each prey items are presented. Seeds are identified at species level or differentiated as morpho-species and insects are grouped at the family level. Average of items in the diet, stomach numbers in the sample, niche breadth and standardized niche breadth are indicated

Presas	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
Semillas				
<i>Erodium cicutarium</i>	91,03	36,36	0,76	61,25
Compositae # 1	-	9,09	-	-
<i>Opuntia</i> sp. # 1	-	10,91	32,83	-
Graminaeae # 1	-	-	1,89	-
<i>Trevoa trinervis</i>	-	1,82	-	-
<i>Cassia closiana</i>	-	-	1,13	2,77
Graminaeae # 2	-	-	32,45	-
Compositae # 2	-	18,18	17,74	-
Compositae # 3	-	-	7,92	-
<i>Opuntia</i> sp. # 2	6,41	-	2,26	-
Cynereae sp.	-	23,64	-	20,41
Compositae # 7	-	-	-	12,11
<i>Maytenus boaria</i>	-	-	-	0,35
TOTAL SEMILLAS	97,44	100,0	100,0	96,86
Insectos				
Buprestidae	2,56	-	-	-
Larvas	-	-	-	3,11
TOTAL INSECTOS	2,56	0,0	0,0	3,11
Prom. presas	39	18,3	44,2	72,3
Presas consumidas	3	6	8	6
B	1,2	4,14	5,01	2,31
B _{sta}	0,013	0,196	0,251	0,082
Nº estómagos	2	3	6	4

Al correlacionar las variaciones de la amplitud estandarizada de nicho trófico de las especies residentes (Tablas 2 y 3), con los cambios en la disponibilidad de los recursos tróficos, expresados como total de semillas e insectos disponibles por microhábitat (con y sin cobertura arbustiva), y con la oferta total del área (total ponderado) (Tabla 1, Fig. 2), se encontró que *D. diuca* presenta una correlación estadísticamente significativa con la variación en densidad de semillas bajo cobertura ($r_s = -1,0$. $P < 0,001$) y total en el área

($r_s = -0,8$. $P = 0,05$), y que las variaciones en el consumo de insectos en *Z. capensis* se correlacionan con los cambios en densidad de este recurso ($r_s = 1,0$. $P < 0,001$).

Preferencias tróficas

El análisis de las preferencias tróficas de las especies residentes y visitantes (Tabla 6 y 7) muestra que todas las especies prefieren algún tipo de presa, consumiéndolo por sobre

TABLA 4

Dieta invernal de *Sicalis luteola* (Slu), *Phrygilus fruticeti* (Pfr), *Phrygilus gayi* (Pga), y *Phrygilus alaudinus* (Pal). Los valores expresan la abundancia relativa (%) de cada tipo de presa. Las semillas se identificaron a nivel de especie o morfoespecies, en el caso de insectos se presentan agrupados por familias. Además, se indica el número de estómagos analizados, promedio de presas por estómago y amplitud de nicho trófico (B)

Winter diet of *Sicalis luteola* (Slu), *Phrygilus fruticeti* (Pfr), *P. gayi* (Pga) and *P. alaudinus* (Pal.) The proportion (%/total) of each prey items are presented. Seeds are identified at species level or differentiated as morpho-species and insects are grouped at the family level. Average of items in the diet, stomach numbers in the sample and niche breadth are indicated

Presas	Slu	Pfr	Pga	Pal
Semillas				
<i>Erodium cicutarium</i>	-	56,74	10,98	-
<i>Echinocloa crusgalli</i>	16,90	-	28,23	-
Compositae # 1	-	13,72	-	8,05
<i>Opuntia</i> sp. # 1	9,49	26,28	33,73	90,73
Gramineae # 1	-	-	0,78	-
<i>Pasithaea coerulea</i>	-	0,90	3,53	-
<i>Cassia closiana</i>	5,09	-	-	-
Gramineae # 2	2,78	-	4,71	-
Compositae # 2	10,88	-	17,25	-
<i>Opuntia</i> sp. # 2	-	-	-	0,98
Cynereae sp.	9,72	0,23	-	-
Compositae # 4	37,50	-	0,78	-
Compositae # 6	-	0,45	-	-
Gramineae # 3	7,64	-	-	-
TOTAL SEMILLAS	99,35	98,35	100,00	99,76
Insectos				
Formicidae	0,46	1,63	-	0,08
Larvas	-	-	-	0,08
TOTAL INSECTOS	0,46	1,63	0,0	0,16
Prom. presas	43,2	74,1	42,5	410
Item consumidos	9	8	8	5
B	4,80	2,44	7,89	1,21
Nº estómagos	11	7	6	3

lo esperado dada su abundancia en el ambiente. *Zonotrichia capensis* prefiere las semillas de *Opuntia* sp. # 1 y consume proporcionalmente a la oferta ambiental las semillas de *E. cicutarium*, conducta que cambia en invierno y primavera (Tabla 6). Por otra parte, *D. diuca* prefiere *E. cicutarium* sobre *Opuntia* sp. # 1, salvo en invierno, donde este patrón se invierte (Tabla 6), aunque *Opuntia* sp. # 1 presenta menor abundancia en el área (Tabla 1). Al agrupar las semillas por rangos de tamaño se observa que *Z. capensis* cambia sus preferencias estacionalmente, en cambio *D. diuca* prefiere sistemáticamente las semillas de mayor tamaño (Tabla 6), rechazando las pequeñas, aun cuando son más abundantes numéricamente (Tabla 1), y sólo en otoño e invierno consume este rango pequeño, cuando las semillas grandes disminuyen en el área.

Todas las especies visitantes muestran preferencia por algún tipo de semilla (Tabla 7). Por tamaño se observa que *S. luteola* (chirihue) y *P. gayi* (cometocino de Gay) consumen los diferentes tamaños según su disponibilidad en el área, en cambio *P. fruticeti* (yal) prefiere las semillas de mayor tamaño y *P. alaudinus* (platero) las de menor.

En relación al tamaño de semillas consumidas *D. diuca* consume un 65% de semillas grandes tales como *E. cicutarium*, mientras que *Z. capensis* prefiere semillas pequeñas (1,1 a 2 mm) como *Opuntia* sp. # 1, aunque incorpora semillas de otros tamaños. Entre las especies visitantes los tamaños pequeños a medianos (0,1 a 3 mm) son preferidos, salvo *P. fruticeti* que prefiere similar tamaño que *D. diuca*. Estos datos son coincidentes con los descritos para emberízidos y fringílicos de Norteamérica (Benkman & Pulliam 1988).

Los cambios en las preferencias tróficas de las especies residentes tienen diferentes explicaciones. En *Z. capensis* no tienen relación con la variación en riqueza de especies granívoras, pero sí con la variación de ciertos recursos tróficos como insectos, donde su consumo se relaciona con el incremento de riqueza de este recurso (Fig. 2). Aunque los insectos parecen tener poca importancia en la mayoría de las estaciones, representan la mitad de los tipos de presas consumidos en verano y primavera (ver Tabla 2).

Entonces, los cambios de preferencia observados en primavera para *Z. capensis* (Tabla 6) serían producto del aumento del consumo de insectos. Pruebas de cafetería muestran que esta especie prefiere consumir insectos sobre semillas tanto en invierno como en verano (Novoa 1994). Esta situación se ajustaría a las predicciones de la teoría de forrajero óptimo en relación al efecto que los cambios en la tasa de encuentro de presas

TABLA 5

Matriz de sobreposición trófica en el período invernal. El símbolo (+) indica sobreposición media y (++) sobreposición alta

Trophic similarity matrix for granivorous birds during winter. Symbols represent (+) middle and (++) high similarity

<i>Z. capensis</i> (Zca)	-					
<i>D. diuca</i> (Ddi)	+ 0,51					
<i>S. luteola</i> (Slu)	0,13	0,26				
<i>P. fruticeti</i> (Pfr)	++0,92	0,28	0,09			
<i>P. gayi</i> (Pa)	+0,56	+0,64	+0,46	+0,48		
<i>P. alaudinus</i> (Pal)	+0,48	+0,65	0,21	0,43	++0,69	

TABLA 6

Variación estacional del Índice de Selección Dietario (C) para *Zonotrichia capensis* y *Diuca diuca* respecto a las semillas más abundantes.

El signo (+) indica preferencia y el (-) rechazo.

Además, (*) indica p < 0,05 y (ns) consumo similar a la oferta

Seasonal variation of *Zonotrichia capensis* and *Diuca diuca* selectivity index (C) for *E. cicutarium* and *Opuntia* sp. # 1 seeds as well as for size rank. (+)

= preferences and (-) = rejection. (*): p < 0,05 and (ns): non significant

Selectividad	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
<i>Z. capensis</i>				
Semillas:				
<i>E. cicutarium</i>	0,03 ns	0,08 ns	+0,20*	0,06 ns
<i>Opuntia</i> sp. # 1	+0,15*	+0,13*	+0,16*	-0,16*
Tamaño:				
0,3-2,5	0,07 ns	0,01 ns	-0,37*	-0,41*
2,6-5,0	-0,13*	0,09 ns	+0,26*	+0,15*
<i>D. diuca</i>				
Semillas:				
<i>E. cicutarium</i>	+0,76*	+0,21*	-0,32*	+0,50*
<i>Opuntia</i> sp. # 1	-1,0*	0,01 ns	+0,23*	-1,0*
Tamaño:				
0,3-2,5	-1,0*	0,12 ns	0,06 ns	-0,53*
2,6-5,0	+0,69*	+0,18	0,00 ns	+0,58*

(Los valores utilizados para estimar el índice C se presentan en las tablas 1, 2 y 3).

TABLA 7

Índice de Selección Dietario (C) para las especies visitantes invernales respecto a las dos semillas más abundantes y al total de semillas agrupadas por tamaño. El signo (+) indica preferencia y el (-) rechazo. Además (*) indica $p < 0,05$ y (ns) consumo similar a la oferta

Granivorous winter visitors of selectivity dietary index (C) for the two most abundant seeds and for all seed rank grouped. (+): = preferences, and (-): = rejection. (*): $p < 0,05$ and (ns): non significant

Selectividad	Slu	Pfr	Pga	Pal
Semillas				
<i>Erodium</i>	-1,0 *	+0,32 *	0,00 ns	-1,0 *
<i>Opuntia</i>	0,07 ns	0,11 ns	+0,19 *	+0,74 *
Tamaño				
0,3-2,5	0,11 ns	-0,33 *	0,02 ns	+0,35 *
2,6-5,0	0,09 ns	+0,32 *	0,02 ns	-1,0 *

(Los valores utilizados para estimar el índice C se presentan en las tablas 4 y 6).

preferidas pueden producir sobre su consumo, donde presas preferidas (como insectos) no son consumidas si la tasa de encuentro por unidad de tiempo es baja respecto a otras presas menos preferidas (Pyke et al. 1977, Krebs & McCleery 1984).

La otra especie residente, *D. diuca*, aumenta el espectro de presas consumidas asociado al aumento de especies granívoras en el área. Durante otoño e invierno consume preferencialmente semillas de *Opuntia* sp. # 1, de menor tamaño que *E. cicutarium*, y otras semillas de 3 a 4,5 mm que tienen baja abundancia en el área (Tablas 3 y 6). Este cambio en sus preferencias sugeriría que existe una interacción competitiva (sensu Pianka 1974) con las otras especies visitantes, si se considera que el recurso preferido no disminuyó su abundancia en el área (Tabla 1). Interacciones agresivas por uso del espacio entre fringílicos y emberízidos han sido documentadas previamente por Davis (1973) y Schneider (1984) y según Pulliam (1983) estas interacciones pueden determinar la coexistencia de estos granívoros. En este estudio se observó a *D. diuca* alimentarse en bandadas mixtas, pero no se cuantificaron conductas agresivas. Se podría proponer que, si existen interacciones agresivas y el costo (en tiempo) de éstas es mayor que el costo de modificar las preferencias dietarias a un tipo

de presa más pequeño (tiempo de manipulación) y/o menos abundante (tiempo de búsqueda), al modificar *D. diuca* su dieta en invierno estaría maximizando su ganancia neta de energía.

Las aves residentes de ambientes estacionales deben enfrentar cambios bióticos como variación en los recursos y en el número de especies e individuos que los usan. Pero también están sometidas a cambios abióticos como fluctuaciones en temperatura. Caraco (1980) describe para fringílicos un aumento del tiempo de forrajeo en días fríos respecto a cálidos. Novoa (1994) señala que *Z. capensis* aumenta la tasa de ingesta en condiciones experimentales de frío. Ambas observaciones sugieren un aumento de los requerimientos energéticos durante el invierno. Estas variaciones pueden estar dando cuenta de parte de los cambios dietarios observados en este trabajo en las preferencias tróficas de *Z. capensis* y *D. diuca*. Por ejemplo, *Z. capensis* varía significativamente el número de presas consumidas estacionalmente (Tabla 2, Kruskal-Wallis; $H = 17, 25, P < 0,01$) siendo mayor en invierno respecto a otoño y primavera (prueba no paramétrica a posteriori), esto apoya los resultados experimentales sobre requerimientos energéticos de Novoa (1994).

Los resultados obtenidos permiten concluir que las dos especies residentes modifican sus preferencias tróficas estacionalmente. *Diuca diuca* (diuca) modificaría sus preferencias tróficas como efecto de las interacciones con otras especies que utilizan su hábitat de forrajeo y sobreponen sus preferencias tróficas. Por otra parte *Z. capensis* (chincol) parece cambiar su dieta por las fluctuaciones de ciertos recursos tróficos específicos. El efecto de las variaciones estacionales en los requerimientos energéticos de estas aves es un factor que también estaría determinando cambios en las conductas de alimentación.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a T. Agüero, A. Grez, C. Klesse, J. Meza y en especial a S. Maldonado, por el apoyo en el trabajo de campo. A I. Navarrete por la ayuda en el análisis de las muestras de

semillas y finalmente a J. Valencia por su apoyo constante durante el desarrollo de esta investigación. Se agradece también a F. Bozinovic, C. Cáceres, F. Novoa, como a dos revisores anónimos, sus comentarios críticos a este manuscrito. Este trabajo se realizó como parte de los estudios conducentes al grado de Magister en Ciencias de M.V. López-Calleja.

LITERATURA CITADA

- ATKINS M (1977) Insect biomass and diversity. Thrower & Bradbury (eds), Chile-California Mediterranean Scrub Atlas. A comparative analysis, pp. 180-183. Dowden, Hutchinson and Ross. Stroudsburg, Pennsylvania.
- BENKMAN CW & HR PULLIAM (1988) The comparative feeding rates of north american sparrows and finches. *Ecology* 69: 1195-1199.
- BORROR DV, DM DELONG & CA TRIPLEHORN (1981) An introduction to the study of insects. 5th edition. Saunders College Publishing.
- CARACO T (1980) On foraging time allocation in a stochastic environment. *Ecology* 61: 119-128.
- COLWELL RK & DJ FUTUYMA (1971) On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567-576.
- CONOVER WJ (1980) Practical nonparametric statistics. Wiley & Sons, Inc. New York.
- DAVIS J (1973) Habitat preferences and competition on wintering juncos and golden-crowned sparrows. *Ecology* 54: 174-180.
- DI CASTRI F & ER HAJEK (1976) Bioclimatología de Chile. Editorial Universidad Católica, Santiago.
- ETIENNE M & D CONTRERAS (1981) Cartografía de la vegetación y sus aplicaciones en Chile. Boletín Técnico. Universidad de Chile. 46: 1-80.
- FUENTES ER, JE ETCHEGARAY, ME ALJARO & G MONTENEGRO (1981) Shrub defoliation by matorral insects. Castri & Specht (eds) Mediterranean-Type Shrublands: 345-359.
- GREENE HW & FM JAKSIC (1983) Food-niche relationships among sympatric predators: effects of level of prey identification. *Oikos* 40: 151-154.
- GOODALL JD, AW JOHNSON & RA PHILIPPI (1957) Las aves de Chile, su conocimiento y sus costumbres. Editorial Gráfica, Buenos Aires.
- KREBS JR & RH McCLEERY (1984) Optimization in behavioural ecology. Krebs & Davis (eds) Behavioural ecology: an evolutionary approach, pp. 91-121. Sunderland, Massachusetts.
- LAZO I & E SILVA (1993) Diagnóstico de la ornitología en Chile y recopilación de la literatura científica publicada desde 1970 a 1992. Revista Chilena de Historia Natural 66: 103-118.
- LECHOWICZ MJ (1982) The sampling characteristics of electivity indices. *Oecologia* 52: 22-30.
- LEVINS R (1968) Evolution in changing environments. Princeton University Press. Princeton.
- LOPEZ-CALLEJA MV (1990) Variación estacional en el uso de los recursos alimenticios por algunos componentes de una taxocenosis de aves paseriformes en Quebrada de La Plata. Chile central. Tesis de magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile. pp. xii + 154.
- MONTENEGRO G, O RIVERA & F BAS (1978) Herbaceous vegetation in Chilean matorral: dynamics of growth and evaluation of allelopathic effects of some dominant shrubs. *Oecologia* 36: 237-244.
- NOVOA FF (1994) Ecofisiología de *Zonotrichia capensis*: cambios estacionales en el gasto y la adquisición de energía. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile. pp. xx + 125.
- PEARRE S (1982) Estimating prey preference by predators: Uses of various indices, and a proposal of another based on χ^2 . *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 39: 914-923.
- PEÑA LE (1987) Introducción a los insectos de Chile. Editorial Universitaria, Santiago.
- PIANKA ER (1974) Niche overlap and diffuse competition. *Proceeding of the Natural Academy of Science, USA* 71: 2141-2145.
- PIKE GH, HR PULLIAM & EL CHARNOV (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology* 52: 137-154.
- PULLIAM HR (1983). Ecological theory and the co-existence of sparrows. *Ecology* 64: 45-52.
- REICHMAN OJ (1979) Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology* 60: 1085-1092.
- RIVEROS GM & MV LOPEZ-CALLEJA (1990) Distribución de las aves en el período no reproductivo y su relación con las formaciones vegetacionales presentes en el Parque Nacional La Campana, Chile central. Boletín Sociedad de Biología de Concepción 61: 161-166.
- ROSENBERG KV & RJ COOPER (1990) Approaches to avian diet analysis. *Studies in Avian Biology* 13: 80-90.
- SAIZ F (1977) Soil beetles. Thrower and Bradbury (eds). Chile California Mediterranean scrub atlas: a comparative analysis: 184-194. Dowden, Hutchinson & Ross Inc. Stroudsburg.
- SCHLEGEL F (1963) Estudio florístico y fitosociológico de la Quebrada de La Plata. Hacienda Rinconada de Lo Cerda, Maipú. Tesis de Ingeniero Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile.
- SCHNEIDER KJ (1984) Dominance, predation, and optimal foraging in white-throated sparrow flocks. *Ecology* 65: 1820-1827.
- SOUTHWOOD TRE (1978) Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. 2th ed., Champan & Hall.
- STRANG C (1985) Las aves del lago Peñuelas. Cartilla de divulgación, Serie Fauna N° 3 CONAF, Chile.
- WIENS JA (1984) Resource systems, population and communities. Price, Slobodchikoff & Gaud (eds). A new ecology: Novel approaches to interactive systems: 397-436. John Wiley and Sons, New York.