

## RELACIONES DE TAMAÑO ENTRE DEPREDADOR Y PRESA EN UN GRUPO DE PASSERIFORMES PATAGÓNICAS

Dora Grigera & Ana Trejo<sup>1</sup>

Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, 8400 Bariloche, Río Negro, Argentina.

**Abstract.** – **Predator-prey size relationships in a group of Patagonian Passeriformes.** – The relationships between morphological measurements and prey length of five species of insectivorous Passeriformes of northwestern Argentine Patagonia were analyzed. Considering individuals ( $n = 44$ ) of all species as a whole, we found: a) correlations between some of the morphological measurements and mean prey length; b) correlations between weight and the variance of prey length; and c) correlations between bill length and the variance of prey length. Considering each species separately, we found no significant correlations between mean values of morphological variables and mean prey length, excepting the Austral Negrito (*Lessonia rufa*), where bill length was highly correlated with prey length. We found correlations between mean weight, body length and bill height in each species, and the variance of prey length. We concluded that there are positive relationships between predator size and prey size, and between bill length and height and prey size. We also verified (as much for the total specimens as for each species separately), that larger bird species consume a wider range of prey sizes than smaller species.

**Resumen.** – Se analizaron las relaciones entre medidas morfológicas de cinco especies de Passeriformes insectívoras del noroeste de la Patagonia argentina y la longitud de las presas consumidas. Considerando los ejemplares ( $n = 44$ ) de todas las especies en conjunto encontramos: a) correlaciones entre algunas de las medidas morfológicas (peso, longitud del cuerpo y longitud y alto del pico) y la longitud media de las presas; b) correlaciones entre el peso y la varianza de la longitud de las presas; y c) correlaciones entre la longitud del pico y dicha varianza. Las correlaciones por especie entre los valores medios de las variables morfológicas y la longitud media de las presas no fueron significativas, excepto en el Sobrepuesto (*Lessonia rufa*) donde la longitud del pico estuvo altamente correlacionada con la longitud de las presas. Encontramos correlaciones entre las medias del peso, la longitud del cuerpo y el alto del pico de cada especie, y la varianza de la longitud de las presas. Concluimos que, para el conjunto de los individuos de las especies estudiadas, existe una relación positiva entre el tamaño del depredador y el tamaño de sus presas y entre la longitud y el alto del pico del depredador y el tamaño de las presas. También verificamos (para el total de individuos y para las especies por separado), que las aves de mayor tamaño consumen un rango más amplio de tamaños de presas que las aves más pequeñas. *Aceptado el 13 de Julio de 2007.*

**Key words:** Trophic ecology, Patagonian birds, predator size, prey size.

### INTRODUCCIÓN

La partición de recursos, entre ellos los tama-

ños de presas, se considera como un mecanismo que permite la coexistencia de especies relacionadas y condiciona la forma en que se estructuran las comunidades (Rosenzweig 1966, MacArthur 1972, Cody 1974, Schoener 1974, Hespeneide 1975, Wilson 1975).

<sup>1</sup>Correspondencia: Ana Trejo. E-mail: ana.r.trejo@gmail.com

Entre las generalizaciones sobre las relaciones de tamaño entre depredador y presa que se han enunciado en el marco de la ecología trófica de las aves, se encuentran las siguientes: 1) Las especies más grandes tienen picos más largos y comen presas de mayor tamaño que las especies de cuerpo pequeño (Newton 1967, Lack 1971, Pulliam & Enders 1971, Pulliam 1985); 2) El tamaño de las presas tiende a ser directamente proporcional al tamaño del depredador, con el consumo de un mayor rango de tamaños de presas por parte de las aves más grandes (Storer 1966, Newton 1967, Root 1967, Ashmole 1968, Holmes & Pitelka 1968, Hespeneide 1971, 1975; Willson 1971, Wheelwright 1985); 3) En las aves que comen de la misma manera, el tamaño medio de las presas se incrementa con el tamaño del cuerpo y con el tamaño del pico, pero hay mayor correlación con el tamaño del cuerpo (Hespeneide 1971).

No obstante el tiempo transcurrido desde su formulación, estas generalizaciones han sido puestas a prueba muy pocas veces en las aves de la región patagónica, lo que puede inferirse de la revisión de Jaksic & Simonetti (1987) acerca de los estudios sobre relaciones entre depredador y presa llevados a cabo en el sur de Suramérica. Como excepciones podemos citar los trabajos de Schlatter *et al.* (1980), Jaksic (1983), Jaksic & Jiménez (1986), Jaksic (1989), Iriarte *et al.* (1990), Castro & Jaksic (1995), Santibáñez & Jaksic (1999) y Trejo (2006).

En esta contribución nos propusimos verificar si las generalizaciones enunciadas son válidas para un ensamble de Passeriformes insectívoros, comunes en el noroeste de la Patagonia argentina.

## MÉTODOS

Los datos utilizados en este estudio provienen de una investigación sobre ecología trófica de aves Passeriformes del noroeste de la Patago-

nia argentina realizada entre 1972 y 1975 (Grigera 1975). Para este trabajo consideramos la información correspondiente a cinco especies: Rayadito (*Aphrastura spinicauda*, Furnariidae), Cachudito Pico Negro (*Anairetes parulus*), Fiofio Silbón (*Elaenia albiceps*) y Sobrepuesto Común (*Lessonia rufa*), las tres especies de la familia Tyrannidae, y Zorzal Patagónico (*Turdus falcklandii*, Turdidae), según la nomenclatura de Mazar Barnett & Pearman (2001).

La dieta de estas aves es primariamente insectívora, con aporte estacional de otras categorías alimentarias (Grigera 1982). Durante el período primavera-verano comparten el uso del suelo o los estratos inferiores de la vegetación como sustrato de alimentación, aunque el uso de sustratos puede variar durante el resto del año (Ippi & Trejo 2003, Becerra Serial & Grigera 2005). De acuerdo a las observaciones de Grigera (1982), Christie *et al.* (2004) y Becerra Serial & Grigera (2005) y a la clasificación de las maniobras de alimentación de Remsen & Robinson (1990), las cinco especies pertenecen al grupo de "recolectoras", puesto que obtienen el alimento de un sustrato próximo (en este caso el suelo) sin una extensión total de las patas o del cuello, ni realizando movimientos acrobáticos. El Rayadito también se alimenta insertando el pico debajo de la corteza de ramas y troncos, y el Fiofio suele capturar insectos mediante vuelos cortos desde una percha, a la cual regresa luego de haber obtenido a su presa.

Del conjunto de datos disponibles para las especies mencionadas, seleccionamos los obtenidos durante los meses de primavera y verano de 1972 y 1973, correspondientes a los ejemplares de un área marginal de bosques subantárticos ubicada entre los 71°20' y 71°14' W y los 41°04' y 41°13' S, en las cercanías del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. Esta área, contigua a la estepa patagónica, está ocupada por un mosaico de

TABLA 1. Número de ejemplares (N) y medidas de las aves estudiadas. N corresponde a ejemplares con registro de presas. Se indican los valores medios ( $\pm$  DS) del peso en g, y de la longitud total (LT), el largo del pico (LP) y el alto del pico (AP) en mm.

Especies	N	Peso	LT	LP	AP
Cachudito Pico Negro ( <i>Anairetes parulus</i> )	8	5,73 (0,31)	89 (1,31)	7 (0)	2 (0)
Rayadito ( <i>Aphrastura spinicauda</i> )	11	10,36 (0,95)	137,27 (6,66)	10,32 (1,27)	2,77 (0,47)
Sobrepuesto hembra ( <i>Lessonia rufa</i> )	4	12,38 (1,10)	114,75 (3,86)	8,13 (0,63)	2,38 (0,48)
Flófo Silbón ( <i>Elaenia albiceps</i> )	9	13,13 (2,22)	136,67 (9,85)	8,56 (0,68)	3,44 (0,39)
Sobrepuesto macho ( <i>Lessonia rufa</i> )	5	13,12 (0,40)	118,2 (5,17)	10 (0,71)	2,7 (0,27)
Zorzal Patagónico ( <i>Turdus falcklandii</i> )	7	84,86 (9,86)	241 (12,39)	21,58 (2,29)	7,75 (0,27)

vegetación en el que alternan bosques de ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) y radal (*Lomatia hirsuta*), matorrales de chacay (*Discaria chacaye*) y de espino negro (*Colletia hystrix*), y vegetación esteparia dominada por matas de coirones (*Stipa* spp., *Festuca* spp.) y de neneo (*Molinum spinosum*).

Para nuestros análisis utilizamos los siguientes datos: peso del cuerpo (PE) expresado en g; longitud total (LT) medida en mm, desde la punta del pico hasta el extremo de la cola del ejemplar con plumas; longitud del pico (LP) expresada como longitud en mm del tomium; y altura del pico (AP) medida en mm, desde la base del culmen expuesto hasta el borde inferior de la mandíbula inferior. PE y LT son las medidas más adecuadas como indicadores del tamaño del depredador con relación a la presa (Cohen *et al.* 1993), LP y AP están relacionadas con el tamaño y la dureza de las presas ingeridas (Cody 1974). A estas cuatro medidas las llamaremos “variables morfológicas”. Con respecto a las presas, consideramos sus longitudes (LOP) expresadas en mm. Calculamos el logaritmo decimal de estas medidas, a fin de estandarizar las curvas de distribución de los tamaños de presas consumidos por cada especie, de acuerdo a lo sugerido por MacArthur (1972).

Para detectar la existencia de diferencias entre las variables morfológicas de los distintos sexos de cada especie, se realizaron pruebas paramétricas (prueba de t) o no para-

métricas (prueba de Mann-Whitney con aproximación normal), según el caso (Zar 1996).

Se realizaron correlaciones de Pearson (Zar 1996) entre cada una de las variables morfológicas y las siguientes características de las presas ingeridas: LOP, varianza de la longitud (VLP) y amplitud del rango de tamaños (AM), definida como la diferencia entre el tamaño máximo y el mínimo de las presas consumidas. Para estos análisis consideramos solamente los datos correspondientes a los ejemplares con registro de presas consumidas.

Efectuamos las correlaciones mediante dos procedimientos: a) correlacionando el valor de las variables morfológicas de cada individuo (considerando a los ejemplares de todas las especies en conjunto), con LOP, VLP y AM; b) correlacionando estas características de las presas con el valor medio de las variables morfológicas de cada especie.

## RESULTADOS

En el Sobrepuesto se encontraron diferencias altamente significativas ( $t = -414$ ,  $P = 0,004$ ) entre sexos para la LP; esta variable es mayor en los machos (media = 10,00 mm, DS = 0,71,  $n = 5$ ) que en las hembras (media = 8,13 mm, DS = 0,63,  $n = 4$ ). En esta especie, también hay diferencias significativas entre la LOP (Mann-Whitney,  $Z = -4,716$ ,  $P < 0,01$ ), que es mayor en los machos (media = 6,19

TABLA 2. Características de las presas consumidas por las aves estudiadas. Para cada una de ellas se indica el número total de presas analizadas (N), la longitud media en mm (LOP), su varianza (VLP) y la amplitud del rango de los tamaños de las presas (AM).

Especies	Presas consumidas			
	N	LOP	VLP	AM
Cachudito Pico Negro	54	2,3	1	1,5
Rayadito	58	3,6	2,2	3,8
Sobrepuesto hembra	92	3,7	3,2	9,4
Fíofo Silbón	118	4,0	4	15,9
Sobrepuesto macho	66	6,3	12,6	48,0
Zorzal Patagónico	19	15,5	26,6	52

mm, DS = 6,40, N = 66) que en las hembras (media = 3,64 mm, DS = 1,65, n = 92). Como consecuencia de estos resultados los machos y hembras del Sobrepuesto fueron tratados por separado. En las demás especies (Cachudito, n = 8; Rayadito, n = 31; Fíofo, n = 31 y Zorzal, n = 10), no se encontraron diferencias significativas ( $P > 0,05$ ) entre sexos respecto de ninguna de las variables

morfológicas consideradas. Considerando a los ejemplares con registro de presas, tampoco se encontraron diferencias significativas entre sexos en cuanto al tamaño de las presas consumidas (Tablas 1 y 2).

Considerando el conjunto de los ejemplares de todas las especies, encontramos correlaciones altamente significativas ( $P < 0,01$ ) entre LOP y el valor de las siguientes variables morfológicas de cada individuo: PE ( $r = 0,951$ ), LT ( $r = 0,654$ ), LP ( $r = 0,735$ ) y AP ( $r = 0,903$ ). Fueron significativas las correlaciones entre VLP y PE ( $r = 0,466$ ,  $P = 0,014$ ) y entre VLP y LP ( $r = 0,407$ ,  $P = 0,043$ ) y no se encontraron correlaciones significativas ( $P > 0,05$ ) entre ninguna de las variables morfológicas y AM.

Las correlaciones entre los valores medios de las variables morfológicas de cada especie y LOP no fueron significativas ( $P > 0,01$ ), excepto en ambos sexos del Sobrepuesto para los que existe una correlación altamente significativa entre LP y LOP ( $r = 0,821$ ,  $P < 0,01$ ). También por especie, encontramos correlaciones significativas entre VLP y las

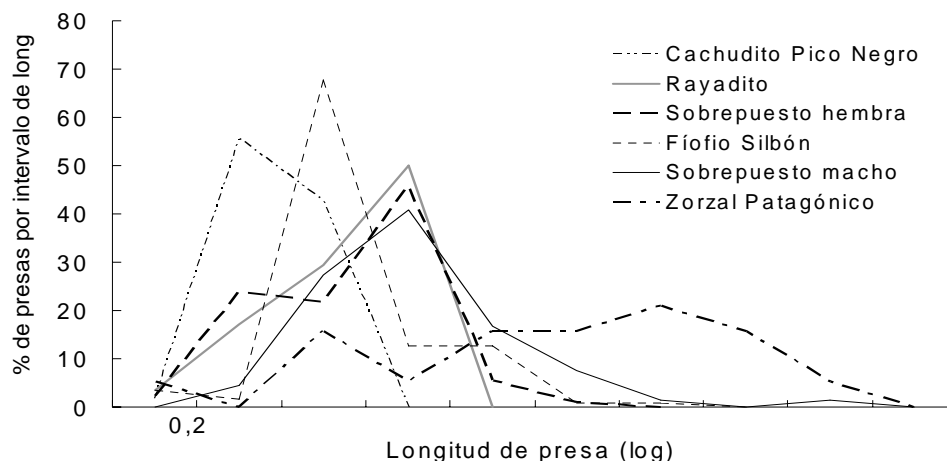


FIG. 1. Proporción de presas de distintos intervalos de longitud (expresada en escala logarítmica), consumidas por cinco especies de Passeriformes insectívoras del noroeste de la Patagonia argentina. La amplitud y la forma de las curvas de cada ave expresa la varianza de los tamaños de las presas.

medias de las siguientes variables: PE ( $r = 0,928$ ,  $P = 0,008$ ), LT ( $r = 0,876$ ,  $P = 0,022$ ) y AP ( $r = 0,909$ ,  $P = 0,012$ ), pero las correlaciones entre AM y las medias de las variables morfológicas no fueron significativas ( $P > 0,05$ ).

En la Figura 1 se puede apreciar la varianza de los tamaños de las presas en las aves estudiadas, así como el tamaño de presa más consumido por cada una de ellas. La curva de distribución de la longitud de las presas del Zorzal Patagónico, la especie de mayor porte, es la de mayor amplitud y la más achatada, expresando una mayor varianza y un uso más equitativo de los distintos tamaños. La curva del Sobrepuerto macho tiene similares características, aunque menos pronunciadas, mientras que las curvas de las demás aves tienen menores amplitudes y picos de frecuencias más altos, correspondiendo la menor amplitud al Cachudito de Pico Negro, la especie más pequeña.

## DISCUSIÓN

Todas las correlaciones individuo por individuo entre las variables morfológicas y la longitud media de las presas fueron positivas y significativas, no así cuando las correlaciones fueron hechas por especie, excepto en el caso del Sobrepuerto. Sin embargo, las correlaciones entre la varianza de la longitud de las presas y las dos variables morfológicas indicadores del tamaño del depredador fueron positivas y significativas, tanto por individuo como por especie. Es posible que estos resultados se deban a que el número de ejemplares por especie no sea lo suficientemente grande como para expresar la variación fenotípica intraespecífica.

Según Hespeneide (1975), la correlación positiva entre el tamaño del cuerpo y el tamaño medio de las presas justifica el supuesto de que las diferencias en los tamaños de los depredadores determinan que tengan

dietas diferentes, siendo así posible la coexistencia en ambientes competitivos. Sin embargo, Carlson (1992) probó en un grupo de Páridos que la partición de los recursos no se expresa por el tamaño de la presa por sí solo, sino que también depende de las frecuencias de tamaño consumidas, y del lugar y forma de obtención de la presa. Según nuestros resultados, el Sobrepuerto macho y el Zorzal consumen el mismo rango de tamaños de presas, pero con diferencias en las proporciones de uso de los distintos tamaños. Por otra parte, las presas que consumen en mayor proporción el Sobrepuerto hembra y el Rayadito son aproximadamente del mismo rango de tamaños, pero el Sobrepuerto explota un rango más amplio, y el Rayadito puede explorar otro sustrato trófico además del suelo mediante maniobras de alimentación alternativas a la recolección. Por lo tanto podemos inferir que las aves estudiadas despliegan varias estrategias para la partición de los recursos tróficos.

La relación que encontramos entre varianza de tamaños de presas y tamaño del depredador fue demostrada también en aves con hábitos diferentes de las que hemos estudiado y diferentes entre sí, tales como un grupo de aves vadeadoras (Lifjeld 1984) y otro de rapaces (Jaksic 1989). No haber encontrado correlación entre las variables morfológicas y la amplitud del rango de tamaños de las presas consumidas no afecta la validación de la generalización acerca de que los depredadores más grandes consumen presas de un mayor espectro de tamaños, debido a que la varianza refleja mejor que la amplitud la variación de los tamaños de presas en la dieta. Una amplitud alta acompañada de una varianza baja refleja el consumo ocasional de un ítem muy grande o muy chico, lo cual no es significativo en términos estadísticos ni efectivo en cuanto a la partición del nicho trófico.

Como resultado de una investigación sobre las relaciones entre el tamaño corporal

de diversos grupos taxonómicos de animales y la estructura de una variedad de tramas tróficas, Cohen *et al.* (1993) concluyen que los depredadores grandes consumen un rango más amplio de tamaños de presas que los depredadores pequeños. Esto fue explicado por Mac Arthur (1972) en el marco de la ecología trófica de aves, diciendo que para la mayoría de las especies los alimentos pequeños son comunes mientras que los muy grandes son raros, lo cual significa que un depredador grande, apto para comer presas grandes, comerá sobre el extremo del espectro de tamaños de presas, pero deberá comer un rango más amplio de alimentos que un depredador pequeño.

Así podemos concluir que las generalizaciones que nos propusimos verificar se cumplen para el conjunto de los individuos de todas las especies estudiadas, aunque no tan claramente cuando tratamos las especies por separado.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Fundación Bariloche, institución que financió la investigación que dio origen al presente trabajo, y al Dr. Fabián Jaksic por habernos alentado a su publicación.

## REFERENCIAS

- Ashmole, N. P. 1968. Body size, prey size, and ecological segregation in five sympatric tropical terns (Aves: Laridae). *Syst. Zool.* 17: 292–304.
- Becerra, R., & D. Grigera. 2005. Dinámica estacional del ensamble de aves de un bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*) norpatagónico y su relación con la disponibilidad de sustratos de alimentación. *Hornero* 20: 31–139.
- Carlson, A. 1992. Body size, prey handling efficiency and choice in diet in three coniferous forest tits (Paridae). *Biol. J. Linn. Soc.* 46: 299–308.
- Castro, S. A., & F. Jaksic. 1995. Great Horned and Barn owls prey differentially according to the age/size of a rodents in northcentral Chile. *J. Raptor Res.* 29: 245–249.
- Christie, M., E. Ramilo, & M. Bettinelli. 2004. Aves del noroeste patagónico. L.O.L.A., Buenos Aires, Argentina.
- Cody, M. L. 1974. Competition and structure of bird communities. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Cohen, J. E., S. L. Pimm, P. Yodzis, & J. Saldaña. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *J. Anim. Ecol.* 62: 67–78.
- Grigera, D. 1975. Ecología alimentaria de aves Passeriformes de la zona de Bariloche. Tesis Doc., Univ. Nac. La Plata, La Plata, Argentina.
- Grigera, D. 1982. Ecología alimentaria de algunas Passeriformes insectívoras frecuentes en los alrededores de San Carlos de Bariloche. *Ecología* 7: 67–84.
- Hespenheide, H. A. 1971. Food preference and the extent of overlap in some insectivorous birds, with special reference to the Tyrannidae. *Ibis* 113: 59–72.
- Hespenheide, H. A. 1975. Prey characteristics and predator niche width. Pp. 158180 in Cody, M. L., & J. M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Holmes, R. T., & F. A. Pitelka. 1968. Food overlap among coexisting sandpipers on northern Alaska tundra. *Syst. Zool.* 17: 305–318.
- Ippi, S., & A. Trejo. 2003. Dinámica y estructura de bandadas mixtas de aves en un bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*) del noroeste de la Patagonia argentina. *Ornitol. Neotrop.* 14: 353–362.
- Iriarte, J. A., W. L. Franklin, & W. E. Johnson. 1990. Diets of sympatric raptors in southern Chile. *J. Raptor Res.* 24: 41–46.
- Jaksic, F. M. 1983. The trophic structure of sympatric assemblages of diurnal and nocturnal birds of prey. *Am. Midl. Nat.* 109: 152–162.
- Jaksic, F. M. 1989. Tamaño corporal de depredadores como predictor de atributos tróficos: el caso de las aves rapaces. *Medio Ambiente* 10: 23–26.
- Jaksic, F. M., & J. E. Jiménez. 1986. Trophic structure and food-niche relationships of Nearctic and Neotropical raptors: an inferential

- approach. *Proc. Int. Ornithol. Congr.* 19: 2337–2349.
- Jaksic, F. M., & J. A. Simonetti. 1987. Predator/prey relationships among terrestrial vertebrates: an exhaustive review of studies conducted in southern South America. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 60: 221–244.
- Lack, D. 1971. *Ecological isolation in birds*. Blackwell, Oxford, UK.
- Lifjeld, J. T. 1984. Prey selection in relation to body size and bill length of five species of waders feeding in the same habitat. *Ornis Scand.* 15: 217–226.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology*. Harper & Row Publishers, New York, New York.
- Mazar Barnett, J., & M. Pearman. 2001. *Lista comentada de las aves argentinas*. Lynx Edicions, Barcelona, España.
- Newton, I. 1967. The adaptive radiation and feeding ecology of some British finches. *Ibis* 109: 33–98.
- Pulliam, H. R. 1985. Foraging efficiency, resource partition and the coexistence of sparrow species. *Ecology* 66: 1829–1836.
- Pulliam, H. R., & F. A. Enders. 1971. The feeding ecology of five sympatric finch species. *Ecology* 52: 557–566.
- Remsen, J. V., & S. K. Robinson. 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Stud. Avian Biol.* 13: 144–160.
- Root, R. 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecol. Mon.* 37: 317–350.
- Rosenzweig, M. L. 1966. Community structure in sympatric Carnivora. *J. Mammal.* 47: 602–612.
- Santibáñez, D. P., & F. M. Jaksic. 1999. Prey size matters at the upper tail of the distribution: a case study in northcentral Chile. *J. Raptor Res.* 33: 170–172.
- Schlatter, R. P., J. Yáñez, H. Núñez, & F. Jaksic. 1980. *Auk* 97: 616–619.
- Storer, R. W. 1966. Sexual dimorphism and food habits in three North American accipiters. *Auk* 83: 423–436.
- Weelwright, N. T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66: 808–818.
- Willson, M. F. 1971. Seed selection in some North American finches. *Condor* 73: 415–429.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. 4<sup>th</sup> ed. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

