

INFLUENCIA DE LOS DEPREDADORES DE AVES EN EL CONSUMO DE FRUTOS DE *CRATAEGUS MONOGYNA* POR ZORZALES Y MIRLOS

José GUITIÁN*, Ignacio MUNILLA* y Pablo GUITIÁN**

RESUMEN.—*Influencia de los depredadores de aves en el consumo de frutos de Crataegus monogyna por zorzales y mirlos.* Estudiamos el comportamiento de alimentación del Zorzal Alirrojo y el Mirlo Común cuando consumen frutos de *Crataegus monogyna* en dos setos del sur de Escocia. En uno de los dos setos (seto principal) las aves son molestadas por el paso continuo de personas (los «depredadores»). En este seto, los pájaros manipulan menos frutos por secuencia de alimentación, tiran menos frutos y transportan más frutos a los árboles que le sirven de refugio, que en un seto testigo cercano en donde son molestados con mucha menor frecuencia por aves rapaces. Se estudió también la caída de frutos y semillas a lo largo del seto principal en 1990 y 1992. Los resultados del primer año muestran que hay más semillas y frutos tirados por los pájaros bajo las zonas del seto más cercanas a los árboles que sirven de refugio a los frugívoros. En el segundo año, la distribución de frutos y semillas en el suelo parece estar más relacionada con la abundancia de frutos en el seto que con la posición de las plantas respecto al refugio.

Palabras clave: *Crataegus monogyna*, depredación, dispersión de semillas, Escocia, frutos, pájaros frugívoros.

SUMMARY.—*The influence of predators on the consumption of Crataegus monogyna fruits by blackbirds and thrushes.* The behaviour of Redwings and Blackbirds feeding on hawthorn berries along two hedgerows in southern Scotland was studied. Hedgerow A runs alongside a heavily frequented path, so that birds are continuously disturbed by people («predators»). Hedgerow B is undisturbed. Birds feeding along hedgerow A carried more fruits away to eat under the cover of nearby trees, and the mean number of fruits ingested in each feeding bout was lower. Fruit and seed fall along hedgerow A in 1990 and 1992 were also studied. In 1990, fruits and seeds were most abundant on the ground close to nearby trees (i.e. safe shelters). In 1992, however, the pattern of abundance of fruits and seeds on the ground reflected the pattern of abundance in the hedgerow, not the proximity of safe shelters.

Key words: Avian seed dispersal, *Crataegus monogyna*, fruits, predation, Scotland.

INTRODUCCIÓN

El riesgo de depredación sobre un animal que está alimentándose puede influir sobre la elección del lugar donde comer, sobre el momento adecuado para comer o sobre algunos aspectos del tratamiento dado al alimento, en especial, su traslado a lugar seguro (Valone & Lima, 1987 y referencias allí contenidas). Las relaciones entre las plantas productoras de frutos carnosos y las aves que consumen esos frutos pueden estar influidas de distintas maneras por la actividad de los depredadores sobre las aves. Desde la perspectiva de los frugívoros, la depredación puede modificar, por ejemplo, el número de frutos ingeridos

por «comida» y la duración de las visitas a las plantas (Howe, 1979; Snow & Snow, 1986); para las plantas, la depredación puede influir tanto en la elección de los pies visitados como en la elección de una u otra parte de la planta para comer frutos (Snow & Snow, 1986). Todo ello puede tener consecuencias sobre la cantidad relativa de semillas dispersadas y sobre el patrón de dispersión.

En este trabajo se muestran algunos de los cambios que puede originar la presión de depredación en un sistema en el que zorzales y mirlos (*Turdus* sp.) consumen los frutos de *Crataegus monogyna* (Rosaceae). En concreto, se trata de describir los cambios que se

* Área de Ecología. Departamento de Biología Fundamental.

** Departamento de Biología Vegetal. Universidad de Santiago. E-15706 Santiago de Compostela (La Coruña).

producen en el comportamiento de alimentación de las aves frugívoras bajo una presión de depredación muy elevada. Además, estudiamos el efecto de la depredación sobre la rapidez con que los frutos son consumidos en distintos pies de la planta en función de su situación con respecto a la vegetación próxima que sirve de refugio a los frugívoros.

AREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

La base de la información procede de un sistema seminatural, en donde las plantas productoras de frutos se alinean a lo largo de un seto artificial y en donde los frugívoros se ven constantemente molestados por el paso de personas (los «depredadores») a lo largo del seto.

Este seto (seto principal en adelante) está cerca de la ciudad de Annan, en el límite suroeste de Escocia, Islas Británicas. El estudio se realizó en los meses de octubre y noviembre de 1990 y 1992. Información adicional procede de 1988 y 1989 y se detalla más

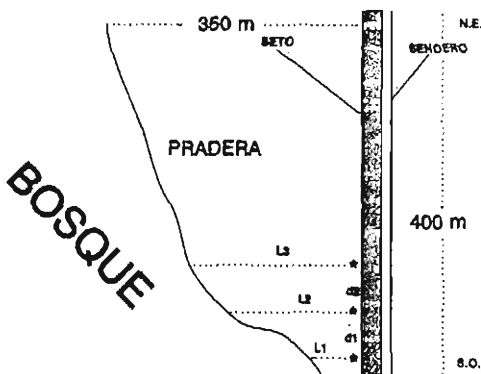


FIG. 1.—Esquema de la parcela principal de trabajo. Los muestreos en el suelo se distribuyeron a lo largo del seto en el sentido S.O.-N.E. (d1, d2, etc.) a distancias cada vez mayores del bosque refugio (L1, L2, etc.).

[Hedgerow A. Note that samples of fruit and seed on the ground were taken at sides (d1, d2, etc.) which were increasingly further from tree cover (L1, L2, etc.)]

adelante en cada caso. El paisaje es una campiña con praderas, setos y bosquetes.

El área de trabajo (Fig. 1) está compuesta por un seto de 400 m de longitud que bordea un prado limitado en el lado opuesto por una parcela de bosque caducifolio, de borde homogéneo a lo largo de toda la extensión del prado y del seto, en donde no hay especies productoras de frutos carnosos. El seto, típico del medio rural de Inglaterra y de algunas partes de Escocia, está formado básicamente por plantas de *Crataegus monogyna* con algunos ejemplares de *Ilex aquifolium*, *Sambucus nigra*, *Rubus* sp. y *Rosa* sp. La cantidad de frutos en el mes de octubre, estimada a partir del conteo de frutos en sectores de 5 m de longitud regularmente repartidos a lo largo del seto, fue de 110.000 frutos/100 m de seto (91% *Crataegus*) en 1988, 64.000/100 m (96% *Crataegus*) en 1989 y 46.000/100 m (85% *Crataegus*) en 1990.

A lo largo del seto, por su lado sur (Fig. 1), discurre un sendero que es recorrido durante todo el día en uno y otro sentido por personas a pie o en bicicleta, caminantes con perros, grupos familiares, etc. (media de paso = 6,07 personas o grupos/hora, dt = 4,19; n = 32 horas; para los años de muestreo de frutos y semillas: media en 1990 = 7, dt = 5,13; media en 1992 = 5,6, dt = 3,8). De acuerdo con nuestras observaciones preliminares, al paso de estos «depredadores», por lo general, las aves interrumpen sus secuencias de consumo de frutos y abandonan el seto refugiándose en el bosque que limita la pradera por el oeste. Las aves no suelen volar hacia el otro lado del seto debido a la ausencia de refugios apropiados. El efecto causado por el paso de una o varias personas tiene unas consecuencias aparentemente similares a la aparición de aves rapaces en las inmediaciones de las plantas: en ambos casos se paraliza la actividad y, por lo general, se abandonan los árboles.

Para saber qué aves eran responsables del consumo de frutos, realizamos observaciones durante 32 horas en los meses de octubre y noviembre de 1989, 1990 y 1992, anotando todas las especies que pudimos ver consumiendo frutos en los árboles del seto.

Estudiamos los cambios en el comportamiento de alimentación de los frugívoros, comparando secuencias de alimentación en el

TABLA 1

Diferencias en el comportamiento de alimentación, para las dos especies más importantes de frugívoros, entre el seto principal (Annan) y el seto testigo (Taynuilt). (dt): desviación típica. TM: *Turdus merula*, TI: *Turdus iliacus*.

[Differences in feeding behavior at hedgerows A (Annan) and B (Taynuilt). dt: standard deviation.]

	Localidad principal		Localidad testigo	
	TM	TI	TM	TI
Número de frutos por secuencia (dt) (Número de secuencias)	4.7(3.15)	4.0(2.80)	6.1(3.4)	5.22(3.12)
[Number of fruit per feeding bouts (dt) (Number of feeding bouts)]	(46)	(35)	(43)	(111)
% Secuencias de un fruto	17.3	20	4.6	9.9
[% of single-fruits bouts]				
Número de frutos/minuto (dt) (Número de secuencias)	8.16(2.4)	4.7(2.55)	7.49(3.83)	11.3(6.5)
[Number of fruits/minute (dt) (Number of feeding bouts)]	(5)	(17)	(13)	(41)
% Caídos sobre el total	6.95		14.69	
(Número total de frutos manipulados por ambas especies)	(460)		(776)	
[% of dropped fruit] [Total number of fruits removed by both species]				
% Transportados con el pico sobre el total	4.83		1.41	
(Número total de frutos manipulados por ambas especies)	(62)		(776)	
[% of fruits carried away] [Total number of fruits removed by both species]				

seto principal con secuencias recogidas en un seto similar (seto testigo en adelante), compuesto básicamente por plantas de *Crataegus monogyna*, en la localidad escocesa de Taynuilt (Grampian), 80 km al norte. El seto es similar en estructura y longitud al seto principal, con una abundancia de frutos de *Crataegus* de 31.000 frutos/100 m en 1988, 42.000 frutos/100 m en 1989, 175.000 frutos/100 m en 1990 y 120.000 frutos/100 m en 1992. En esta localidad, según nuestras observaciones durante los meses de otoño de 5 años (1988 a 1993), las aves no son molestadas mientras comen frutos, más que por causas naturales (agresiones entre y dentro de especies y apariciones esporádicas de aves rapaces; Tabla 2). Nuestras «secuencias de alimentación» no son necesariamente secuencias completas (ver Snow & Snow, 1988) sino todas las secuen-

cias, desde que el pájaro comienza a comer hasta que, por lo general, abandona el árbol o cambia claramente de emplazamiento en el mismo árbol, paralizando en ambos casos su actividad de alimentación. Durante estas observaciones anotamos el número de frutos engullidos, el número de frutos «manipulados» con el pico y caídos (en adelante «frutos tirados») y el número de frutos transportados en el pico. El número total de frutos por secuencia incluye a los tres tipos, aunque, obviamente, con el primer fruto transportado finaliza para nosotros la secuencia de alimentación. La velocidad se refiere al número de frutos totales manipulados en el tiempo que transcurre desde que el ave engulle o tira el primer fruto hasta que deja de alimentarse. En la tabla 1 se indica el tamaño de muestra para cada una de las comparaciones efectuadas.

Para evaluar el efecto que la «depredación» sobre los frugívoros puede originar en las plantas según su situación en el seto principal, estudiamos la lluvia de frutos y semillas bajo los árboles a lo largo del seto y nos basamos en que el bosque refugio está cada vez más distanciado del seto en el sentido suroeste-nordeste (Fig. 1: por ejemplo L1, L2, L3). Asumimos que las aves espantadas a lo largo del seto han de volar una distancia cada vez mayor para refugiarse y que habrá unas distancias (y consecuentemente unos sectores del seto) preferidas. Nuestra hipótesis es que las aves prefieren los sectores de seto más cercanos al bosque-refugio y, por tanto, que los frutos de estas plantas van a ser consumidos antes que los de sectores del seto más alejados del refugio.

Investigamos esta posibilidad midiendo indirectamente la intensidad de la actividad de las aves en los diferentes sectores, para lo que examinamos el suelo bajo los árboles a lo largo del seto desde el punto más próximo al bosque-refugio al más lejano, es decir, en el sentido suroeste-nordeste. Para ello contamos el número de frutos con marcas del pico (manipulados por los pájaros) y el número de semillas regurgitadas o depositadas en excrementos, en muestras situadas a intervalos de 5 m en esa dirección (d1, d2, etc., Fig. 1), a lo largo de un transecto de 140 m (octubre 1990), 300 m (noviembre 1990) y 240 m (octubre y noviembre de 1992). La longitud recorrida varió por la presencia de zonas inundadas en la pradera. Cada muestra consistió en 4 cuadrados de suelo de 30 cm x 30 cm bajo los árboles. Para los análisis se utilizan las cifras totales obtenidas en las 4 muestras.

Las diferencias en la actividad de las aves a lo largo del seto, pueden estar causadas por el efecto de nuestra hipótesis de partida o simplemente por diferencias en la abundancia de frutos a lo largo del seto, esto es, porque los frugívoros acuden con más frecuencia a los sectores con más fruto (e. g. Sallabanks, 1992, para *Turdus migratorius* y la misma especie de planta). Para tratar de aislar este efecto, anotamos también en cada muestra el número de frutos, sin marca y con pedúnculo; estos frutos caen de las plantas por otras causas (básicamente por el viento) y suponemos que su abundancia en el suelo está rela-

cionada simplemente con la abundancia de frutos en los árboles.

El muestreo se repitió cada año en octubre y noviembre para tratar de comprobar si los resultados obtenidos se mantenían hacia el comienzo y el fin del período de máximo consumo de frutos de *Crataegus monogyna*. Este período coincide con el paso de los migrantes otoñales del género *Turdus* (datos propios para el período 1988-93 en esa comarca), aspecto que se trató de asegurar en 1990 siguiendo el consumo en 10 ramas de 10 árboles con un total de 1.300 frutos. Las ramas se revisaron con periodicidad aproximada de 30 días, entre el 16 de agosto y el 3 de diciembre. Este mismo muestreo, en el que se anotaba también el estado de los frutos, permitió comprobar que no había diferencias entre árboles en cuanto a la maduración. De existir tales diferencias, la actividad de los pájaros podía estar guiada simplemente por la mayor presencia de frutos maduros en un sector del seto. Desde finales de septiembre, el 100 % de los frutos de los 10 árboles estaban completamente maduros.

RESULTADOS

Características del consumo de frutos y efecto de la depredación sobre el comportamiento de alimentación

De acuerdo con los datos recogidos en 1990, la mayor parte de los frutos son consumidos entre septiembre y octubre (Fig. 2). Las especies consumidoras son, por orden de importancia, *Turdus merula* (463 frutos durante las observaciones de 1989, 1990 y 1992), *Turdus iliacus* (379), *Turdus philomelos* (24), *Turdus viscivorus* (21) y *Turdus pilaris* (14). El total de frutos por secuencia de alimentación es menor en el seto principal que en el seto testigo para las dos especies responsables de la mayor parte del consumo (Mirlo Común, $Z = -1,88$; $P < 0,05$; Zorzal Alirrojo, $Z = -1,91$; $P < 0,05$; prueba de Mann-Whitney; Tabla 1). El porcentaje de secuencias de un solo fruto (es decir, secuencias claramente interrumpidas) es superior en el seto estudiado que en el testigo para las dos especies (17,3 frente a 4,6 para el Mirlo Común y 20 frente a 9,9 para el Zorzal Alirrojo) y las

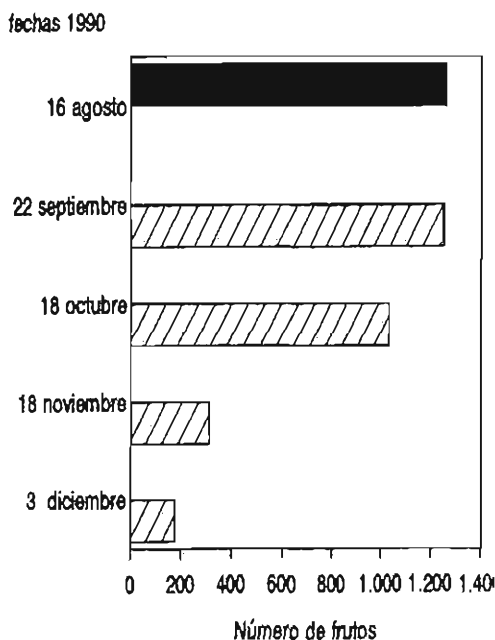


FIG. 2.—Evolución del consumo de frutos en el seto principal entre agosto y diciembre de 1990. En negro, frutos verdes; rayado, frutos maduros. [Changes in fruit consumption at the hedgerow *A* between August and December 1990. Black bar, unripe fruits; striped bars, ripe fruits.]

diferencias, en cuanto a secuencias de un fruto frente a secuencias de más de un fruto, son significativas para el Mirlo (Chi-cuadrado = 3,61; $P = 0,05$) y marginalmente significativas para el Zorzal Alirrojo (Chi-cuadrado = 3,12; $P = 0,07$). Para el conjunto de las especies que consumen los frutos, la fracción frutos tirados/frutos engullidos es muy superior en la localidad testigo (0,17 frente a 0,07) y las diferencias son significativas para las dos especies más importantes consideradas en conjunto (tirados frente a no tirados: Chi-cuadrado = 16,58; $P < 0,001$). Por el contrario la fracción transportados/engullidos + tirados, es muy superior en el seto principal (0,05 frente a 0,01).

La velocidad con la que el Zorzal Alirrojo manipula frutos (incluyendo a los que engulle, tira o transporta) es menor en el seto principal que en el seto testigo ($Z = 4,1$; $P < 0,001$, prueba de Mann Whitney), mientras

que para el Mirlo no han aparecido diferencias importantes.

En resumen, en el sistema sometido a interrupciones más frecuentes causadas por «depredadores», las aves manipulan (consumen y tiran) menos frutos por secuencia y lo hacen (en el caso del Zorzal Alirrojo al menos) más despacio, pierden menos frutos, transportan con el pico fuera de las plantas más frutos e interrumpen más veces las secuencias.

Variaciones del consumo en función de la posición de las plantas

Para que nuestro método de estima de actividad sea válido debemos probar que el número de frutos que tiran las aves y aparecen en el suelo, después de ser marcados con el pico, es una buena estima de su actividad en los árboles. Las aves tiran entre el 7 % en el seto principal y el 15 % en el seto testigo, de los frutos que manipulan (Tabla 1) y lógicamente cuantas más secuencias de alimentación hay en los árboles, más frutos son tirados al suelo (para las dos especies principales combinadas, $r = 0,99$; $P = 0,001$, $n = 25$ en el seto principal y $r = 0,99$; $P = 0,001$, $n = 100$ en el seto testigo).

A continuación, si nuestra hipótesis de variación espacial es cierta, la actividad de los pájaros debería disminuir a lo largo del seto en sentido suroeste-nordeste, es decir, según aumenta la distancia al refugio; esto significaría que deberíamos encontrar menos frutos tirados con marca de pico en el suelo, a medida que nuestro transecto avanza en ese sentido. También deberíamos probar que la abundancia de frutos en los árboles a lo largo del seto no está influyendo en los resultados.

Hemos indagado sobre nuestra hipótesis de dos formas: (1) correlacionando la distancia al comienzo del seto con la cantidad de frutos y semillas encontrados en cada muestra y (2) comparando la cantidad de frutos y semillas de las muestras correspondientes a las mitades cercana y lejana al bosque refugio, de cada uno de nuestros transectos. Los resultados son distintos en cuanto a valoración estadística en los dos años de muestreo, aunque el patrón general es similar (Fig. 3). En 1990 hemos encontrado una correlación

TABLA 2.—Frecuencia de ataques de depredadores sobre frugívoros en distintas localidades y para distintas especies de aves y plantas. TI: *Turdus iliacus*, TP: *Turdus pilaris*, TM: *Turdus merula*, SV: *Sturnus vulgaris*, TV: *Turdus viscivorus*. Los datos propios corresponden al período 1988 a 1993. [Rate of disturbance («predation») suffered by frugivores at the different locations; several bird and plant species are involved.]

Localidad [Location]	Especie de ave [Bird species]	Especie de planta [Plant species]	Horas de observación [Watching time] [hours]	Ataques/ tiempo [Attack rate]	Fuente [Source]
Bonard Bridge (Escocia)	TI, TP	<i>S. aucuparia</i>	74	1/18.5 h	Datos propios
Crianlarich (Escocia)	TI, TP	<i>S. aucuparia</i>	20	0	Datos propios
Taynuilt (Escocia)	TI, TP, TM	<i>C. monogyna</i>	52	1/52 h	»
Bronaber (Gales)	TI, TP, SV	<i>S. aucuparia</i>	40	1/10 h	»
El Bierzo (León)	TM, TI	<i>C. monogyna</i>	46.5	0	»
Ancares (Lugo)	TI	<i>S. aucuparia</i>	96	1/48 h	»
Ancares (Lugo)	TI	<i>I. aquifolium</i>	37	1/37 h	»
Cazorla (Jaén)	TM, TV, otras especies	<i>Prunus mahaleb</i>	152	1/2.85 h	Jordano (datos no publicados, años 1988 y 1989)
Aylesbury (Inglaterra)	Varias especies	Varias especies	113	1/3.4 h	Snow & Snow (1988)
Annan (Escocia)	TM, TI, TP	<i>C. monogyna</i>	32	1/10 minutos	Presente nota

negativa significativa entre la distancia al comienzo del transecto (y, por lo tanto, al refugio) y el número de frutos tirados y marcados por el pico de las aves por unidad de muestreo ($r = -0,612$, $P < 0,01$, $n = 21$, en octubre; $r = -0,536$, $P < 0,05$, $n = 15$, en noviembre). Esta relación no se debe a una mayor abundancia de frutos a medida que se avanza a lo largo del seto, como lo prueba la falta de correlación entre distancia y abundancia de frutos no marcados en el suelo para ambos meses ($r = 0,157$, $P = 0,49$, en octubre y $r = 0,199$, $P = 0,46$ en noviembre). En este mismo sentido no existe correlación entre el

número de frutos no marcados y marcados a lo largo del seto ($r = 0,050$; $P = 0,83$ en octubre y $r = 0,443$; $P = 0,09$ en noviembre). La abundancia de frutos marcados está correlacionada positivamente con la abundancia de semillas regurgitadas o depositadas en excrementos ($r = 0,679$; $P < 0,01$, para octubre; el escaso número de semillas encontrado en noviembre no permite el análisis), lo que refuerza la idea de que el número de frutos marcados en el suelo es un buen estimador de la actividad de los pájaros en los árboles. Unos resultados bastante similares se obtienen comparando las dos mitades del transecto

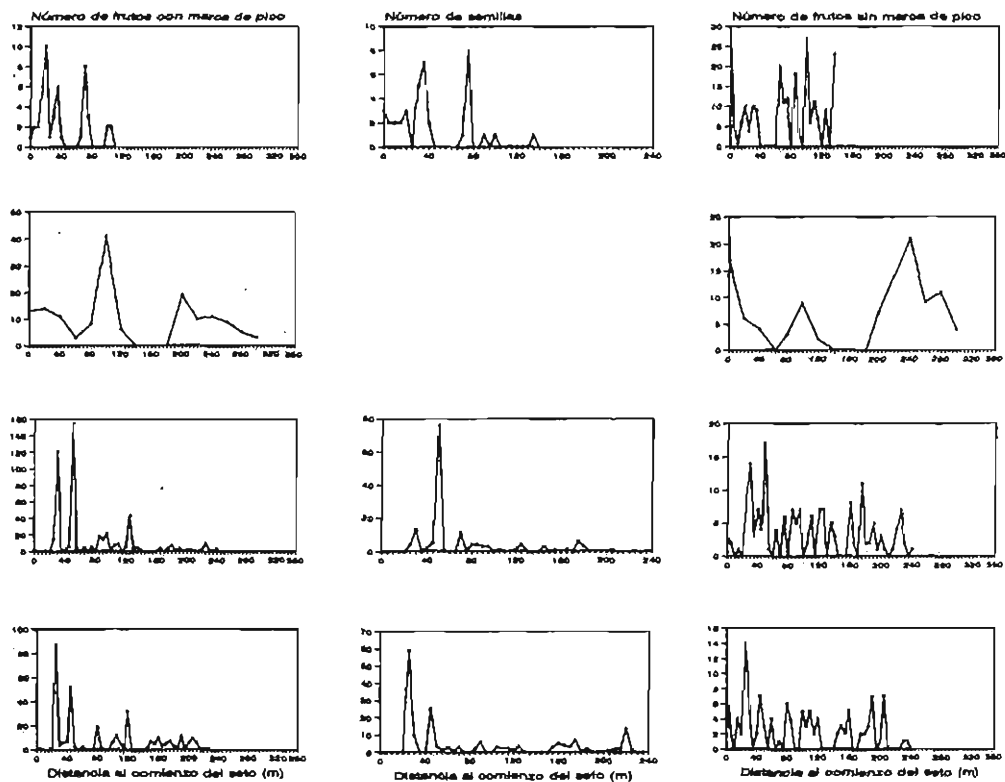


FIG. 3.—Frutos tirados con marca, frutos no marcados y semillas en cada uno de los 4 muestreos. Téngase en cuenta las longitudes del transecto: octubre 1990 (gráficas superiores), 140 m, noviembre 1990 (gráficas segunda fila), 300 m y octubre (tercera fila) y noviembre (cuarta fila) de 1992, 240 m. [Fruit (with and without bill marks) and seed fall in each year of study. Note that transect length differed between years: October 1990 (first top row), 140 m; November 1990 (second row), 300 m. October (third row) and November (bottom row) 1992, 240 m.]

bajo el seto: en el mes de octubre, en la primera mitad hay más frutos marcados que en la segunda ($U=25,5$; $P=0,03$, prueba de Mann-Whitney) pero no hay diferencia para los no marcados ($U=40$; $P=0,31$), mientras que en noviembre no existen diferencias suficientes en frutos marcados ($U=19$; $P=0,3$) aunque hay más frutos sin marca en la segunda mitad ($U=13$; $P=0,09$).

En 1992 no aparecen relaciones significativas entre distancia y abundancia de frutos marcados en ninguno de los dos meses ($r=-0,238$; $P=0,061$ para octubre y $P=0,238$; $P=0,17$ para noviembre). Tampoco la abundancia de frutos caídos por otras causas sigue ningún patrón claro a lo largo

del seto ($r=-0,158$; $P=0,33$ y $r=-0,284$; $P=0,11$). Si aparece en cambio, en ambos meses, una relación clara entre frutos marcados y no marcados ($r=0,658$; $P<0,001$ y $r=0,418$; $P<0,01$). Si las comparaciones se realizan entre las dos mitades del transecto bajo el seto (próxima y lejana al refugio) no aparecen en ningún caso diferencias significativas.

DISCUSIÓN

Este trabajo muestra, en cierta medida, los resultados de un experimento natural en donde se han «manipulado» las tasas de mo-

lestias a los frugívoros que comen en los árboles. La primera cuestión que debemos plantear es lo representativo que puede ser el sistema estudiado frente a otros sistemas naturales en cuanto a la frecuencia de visitas de depredadores. La tabla 2 resume la frecuencia de ataques de aves rapaces sobre aves frugívoras en distintas localidades de las Islas Británicas y de la Península Ibérica. Salvo en los casos de Snow & Snow (1988) y Jordano (com. pers.), se trata de ataques contra aves del género *Turdus* que están consumiendo frutos de *Sorbus aucuparia* o de *Crataegus monogyna* durante la migración otoñal. En el caso de *Ilex aquifolium* son observaciones de otoño e invierno. La frecuencia de ataques parece ser muy variable pero es siempre muy inferior a la cifra de un «ataque» cada 10 minutos o 6 ataques/hora, que encontramos en el seto estudiado. Las cifras más próximas (1 ataque/2,85 h) son de Cazorla (Sur de Iberia) con 6 especies de falconiformes implicadas (en especial *Accipiter nisus*, *Hieraaetus pennatus* y *Buteo buteo*, Jordano, com. pers.). Aunque no disponemos de réplicas de las situaciones descritas, la utilización de refugios o perchas como lugares seguros donde procesar los frutos después de una secuencia de alimentación, es común en zorzales y mirlos que consumen frutos durante la migración de otoño y la invernada en Europa occidental (Snow & Snow, 1988; datos propios) y en otras especies de frugívoros de pequeño tamaño (referencias en Schupp, 1993); en el seto principal estudiado, la diferencia está en la frecuencia con que se abandonan las plantas, no sólo para procesar lo comido, sino también para huir de la presencia directa de «depredadores». La frecuencia de las secuencias de un solo fruto frente al seto testigo puede dar una idea de ello.

La segunda diferencia importante es que en nuestro sistema no existe una respuesta numérica por parte de los depredadores al aumentar el número de frugívoros en los árboles. Si el número de frugívoros que acuden a las plantas está relacionado con la abundancia de frutos (por ejemplo, Sallabanks, 1992) y los depredadores responden a esta abundancia de frugívoros, podría suceder que, en último término, los pájaros escapan con más frecuencia de las plantas que producen cosechas abundantes. Estas cir-

cunstancias pueden tener efectos importantes en el patrón de dispersión de las semillas (ver Howe, 1979, para una aproximación teórica).

En cuanto a los cambios en el comportamiento, *Turdus iliacus* parece consumir los frutos más lentamente en el seto principal. La presión de depredación puede exigir una atención suplementaria a las aves y causar un descenso en la velocidad con la que se consume el alimento (Lima, 1991; Lima & Dill, 1990). Los resultados de Sallabanks (1993) muestran que individuos de *Turdus migratorius*, los cuales defienden territorios con frutos de la misma especie de planta, comen más lentamente que individuos intrusos. La interpretación dada en este caso está fundada en que los propietarios tienen que vigilar la llegada de intrusos.

El número de frutos por secuencia, para las dos especies más importantes, es menor en el sistema sometido a más interrupciones, lo que podría interpretarse por la tendencia a disminuir la duración de las secuencias de alimentación para evitar el tiempo de exposición en lugar no seguro (Howe, 1979) y también, más sencillamente, por la frecuencia con que el ave deja de comer por la aparición de un «depredador». La mayor proporción de frutos transportados al refugio, frente al seto testigo, concuerda con lo documentado para otras especies que se alimentan bajo presión de depredadores (Lima *et al.*, 1985; Lima, 1985); con todo, el porcentaje de frutos transportados es muy bajo a pesar de la elevadísima tasa de «depredación». Esto pone en duda que el aumento del transporte de frutos causado por un alto riesgo de depredación pueda contribuir a incrementar el éxito de dispersión de semillas, en aves y frutos como los que intervienen en este sistema. Las posibles mejoras en la dispersión causadas por el aumento del riesgo de depredación deben estar basadas en la expulsión de semillas de frutos ya ingeridos, en un lugar seguro (ver Howe, 1979; Courtney & Sallabanks, 1992); el coste del transporte para un alimento (un solo fruto) tan poco rentable, puede forzar a los frugívoros a aguantar más tiempo comiendo en las plantas (ver Valone & Lima, 1987).

Desde la perspectiva de las plantas, la distribución de frutos y semillas en el suelo no es uniforme a lo largo del seto ni al comienzo

ni hacia el fin del período de consumo y parece claro que unas plantas se visitan más frecuentemente que otras. Si el seto es uniforme, parece razonable sugerir que la razón está en la proximidad del refugio. Ante esto, aparecen dos cuestiones clave: (1) en sistemas como este, con una tasa extrema de «depredación», los frutos (y semillas) de las plantas «mejor situadas» estarán expuestos durante menos tiempo al ataque de cualquier tipo de depredadores y patógenos, lo que puede mejorar la eficacia de la dispersión frente a plantas cuyos frutos son consumidos más tarde; (2) bajo una elevada presión de depredación, los pájaros interrumpen muchas veces sus actividades de alimentación, refugiándose en los árboles y volviendo de nuevo al seto. Para rentabilizar este comportamiento también parece razonable que los pájaros busquen un refugio cercano. La lluvia final de semillas podría estar entonces polarizada bajo el refugio y bajo las plantas (ver Howe, 1979); en cualquier caso, relativamente cerca de estas. Por añadidura, si este comportamiento se mantiene hasta que los pájaros agotan la cosecha de esas plantas preferidas (datos de noviembre en nuestro caso), la variación en los tipos de microhábitats en donde caen y han de germinar las semillas puede ser muy baja.

En 1992, la variación espacial de la actividad de los pájaros en las plantas pareció responder más a la abundancia de frutos en los árboles que a la posición de estos frente al refugio. Si nuestra estima de abundancia es válida, parece que los árboles del seto con más frutos son los más visitados —ver Sallabanks & Courtney (1993) para *Turdus migratorius* consumiendo frutos de la misma especie— y si existe algún efecto de la proximidad al refugio, éste no puede separarse, al menos con los datos disponibles, del que produce la variación en la abundancia de frutos.

Está claro que los resultados de los dos años no permiten una conclusión firme con respecto a la importancia de la situación de las plantas con respecto al refugio, pero sí adelantan que, al menos en casos extremos, esta puede ser un factor clave. Necesitamos más información para comprobar: (1) que la utilización del borde del bosque como refugio es común en localidades templadas con estos frugívoros y estas plantas, y (2) que una

parte importante de la lluvia de semillas está centrada bajo este tipo de refugios. Si esto es así, sería interesante indagar sobre el papel que puede estar jugando el miedo a los depredadores en la instalación de comunidades de orlas de espinos (y muy especialmente de *Crataegus monogyna*), que tienen su óptimo precisamente en estos ecotones (ver Rackham, 1980, para Inglaterra y Rivas-Martínez, 1987 para España).

AGRADECIMIENTOS.—Nos gustaría dar las gracias a Teresa Bermejo, Belén López, Javier Guitián, Luis Navarro y Asier Rodríguez por su ayuda en distintas fases del estudio. Pero Jordano y Anna Traveset han mejorado el manuscrito original, poniendo de manifiesto, además, algunas de sus limitaciones. Pedro nos proporcionó, con su amabilidad de siempre, sus datos de Cazorla. La información se recogió en el curso del proyecto PB86-0453 financiado por la DGICYT.

BIBLIOGRAFÍA

- COURTNEY, S. P. & SALLABANKS, R. 1992. It takes guts to handle fruits. *Oikos*, 65: 163-166.
- HOWE, H. 1979. Fear and frugivory. *American Naturalist*, 114: 925-931.
- LIMA, S. L. 1985. Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators: a trade-off in the black-capped chickadee. *Oecologia (Berlin)*, 66: 60-67.
- 1991. Energy, predation and the behavior of feeding hummingbirds. *Evolutionary Ecology*, 5: 220-230.
- & DILL, L. M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation; a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 619-640.
- LIMA, S. L., VALONE, T. J. & CARACO, T. 1985. Foraging-efficiency-predation-risk trade-off in the grey squirrel. *Animal Behavior*, 33: 155-165.
- RACKHAM, O. 1980. *Ancient Woodland*. Edward Arnold (Publishers) Ltd. London.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. 1987. *Memoria del mapa de las series de vegetación de España*. ICONA. Ministerio de Agricultura. Serie Técnica. Madrid.
- SALLABANKS, R. 1992. Fruit fate, frugivory, and fruit characteristics: a study of the hawthorn, *Crataegus monogyna* (Rosaceae). *Oecologia*, 91: 296-304.
- 1993. Fruit defenders vs. fruit-thieves: winter foraging behavior in american robins. *Journal of Field Ornithology*, 64(1): 000-000.

- & COURTNEY, S. P. 1993. On fruit-frugivore relationships: variety is the spice of life. *Oikos*, 68: 567-570.
- SCHUPP, E. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. En T. H. Fleming y A. Estrada (Eds.): *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*, pp. 15-29. Kluwer Academic Publishers.
- SNOW, D. W. & SNOW, B. K. 1986. Some aspects of avian frugivory in a north temperate area relevant to tropical forest. En A. Estrada y T. H. Fleming (Eds.): *Frugivores and seed dispersal*, pp. 159-167. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- 1988. *Birds and berries*. T. & A. D. Poyser. Calton.
- VALONE, T. J. & LIMA, S. L. 1987. Carrying food items to cover for consumption: the behavior of ten bird species feeding under the risk of predation. *Oecologia* (Berlín), 71: 286-294.

[Recibido: 28.2.94]

[Aceptado: 9.6.94]