

ELECCION DE FRUTO Y CONDUCTA DE ALIMENTACION DE AVES FRUGIVORAS EN OLIVARES Y ACEBUCHARS: UNA ESTRATEGIA OPTIMA BASADA EN LA RAZON BENEFICIO/TIEMPO DE MANIPULACION

Pedro J. REY * y José E. GUTIÉRREZ **

RESUMEN.—*Elección de fruto y conducta de alimentación de aves frugívoras en olivares y acebuchares: una estrategia óptima basada en la razón beneficio/tiempo de manipulación.* Este trabajo estudia los criterios de selección de frutos de olivo *Olea europaea* por parte de las dos especies de aves frugívoras más abundantes en olivares del sur de España (Curruca Capirotada *Sylvia atricapilla* y Zorzal Común *Turdus philomelos*). El estudio se aborda mediante una fase experimental (aves en condiciones de cautividad) y otra observacional. En la primera, las aceitunas se clasificaron en 4 categorías de tamaño y se ofrecieron a las aves por pares de elección (elección entre dos tamaños distintos). Se anotó el número de intentos de consumo que acabaron con éxito (fruto completamente ingerido) y el tiempo de manipulación necesario para conseguir un éxito. La fase observacional consistió en la comparación entre la frecuencia con que aparecían las semillas de aceituna en muestras de dieta de estos frugívoros en olivares (con grandes tamaños de fruto) y en acebuchares (con frutos de la misma especie pero con tamaños considerablemente menores). Además, en la fase observacional se comparó la distribución de tamaños de semillas consumidas con la distribución de tamaños de semillas del fruto disponible en el campo.

En el laboratorio las dos especies tenían a elegir los frutos de menor tamaño de cada par, especialmente las curruacas. Los criterios que determinaron la elección por las aceitunas de menor tamaño fueron: a) maximizar el beneficio energético obtenido por tiempo de manipulación del fruto hasta conseguir éxito; y b) minimizar la carga de semilla ingerida, con lo que las aves obtienen una doble ventaja: minimizan la cantidad absoluta de semilla que ocupa sitio en el tubo digestivo, y maximizan la cantidad de pulpa ingerida por cada unidad de masa indigerible de semilla.

En olivares y acebuchares las aves tenían a consumir los frutos de menor tamaño (al menos cuando estos frutos eran tragados completos, no picoteados) entre los disponibles. En las muestras de dieta procedentes de olivares, aunque aparecía gran cantidad de pulpa, apenas aparecían semillas (especialmente en el caso de las curruacas), mientras que éstas eran muy frecuentes en las muestras obtenidas en los acebuchares. Como explicación se establece la hipótesis de que en los olivares la escasez de frutos de tamaño suficientemente pequeño para su ingestión causa un incremento en el coste de obtención de los mismos disminuyendo el beneficio/tiempo de manipulación y originando el cambio hacia otra conducta de alimentación más rentable (picoteo de la pulpa) para explotar este alimento.

Palabras clave: elección de fruto, frugivoría, olivares, razón beneficio/coste, *Sylvia atricapilla*, *Turdus philomelos*.

SUMMARY.—*Fruit selection and foraging behaviour of frugivorous birds in wild olive shrublands and cultivated olive groves: an optimal strategy based on the benefit/handling time ratio.* This paper focuses on fruit choice criteria by the two most abundant frugivorous birds wintering in olive *Olea europaea* orchards in southern Spain. We analysed the choice of olive size by Blackcaps *Sylvia atricapilla* and Song Thrushes *Turdus philomelos* using both experimental and observational approaches. In the experimental approach, olives were classified in four different size classes and trials were conducted with captive individual birds by offering pairs of fruit sizes. We recorded the number of successful feeding attempts (those in which the whole fruit was swallowed) and the handling time necessary to achieve a successful attempt. For the observational approach, we compared the frequency of occurrence of olive seeds in bird diet samples from olive orchards (large-sized fruits) and from a wild olive shrubland (where olive fruits are considerably smaller). We also compared the frequency of seed sizes found in diet samples with the frequency of occurrence of seed sizes from fruits available in the field.

In the trials both bird species chose the smaller fruit class of each paired choice, this tendency being stronger for Blackcaps. Criteria leading to this choice were: a) to maximise the benefit obtained per hand-

* Dpto. Biología Animal, Vegetal y Ecología. Area de Ecología. Universidad de Jaén. E-23071 Jaén.

** Planificación de Recursos Naturales. C/ Cruz Roja, 2, 6º. E-23007 Jaén.

ling time necessary to achieve success; b) to minimise the ingested seed load. Both in olive orchards and in the wild olive shrubland birds tended to feed on small fruits (at least when fruits were swallowed whole, not pecked). In diet samples from olive orchards, we found a frequent presence of pulp alone, only rarely of seeds, whereas seeds occurred frequently in diet samples from the wild olive shrubland. We hypothesize that this pattern is due to the scarcity of olives small enough to be swallowed whole in olive orchards. This would cause a decrease in the benefit/cost ratio and a subsequent shift to a more profitable feeding behaviour (pecking of the pulp).

Key words: benefit/cost ratio, frugivory, fruit choice, olive orchards, *Sylvia atricapilla*, *Turdus philomelos*.

INTRODUCCIÓN

El olivar constituye un importante refugio invernal para muchas aves frugívoras en el sur de España (Muñoz-Cobo & Purroy, 1980; Suárez & Muñoz-Cobo, 1984; Rodríguez *et al.*, 1986; Rey, 1993). Estas aves, principalmente de los géneros *Sylvia* y *Turdus*, utilizan la aceituna como componente mayoritario de sus dietas cuando ocupan los olivares (Tejero *et al.*, 1983, 1984; Muñoz-Cobo, 1987; Soler *et al.*, 1988; Rey *et al.*, 1996). La ocupación con éxito de un medio tan alterado como el olivar y el uso de la aceituna como alimento es, sin embargo, un proceso complejo (Rey, 1992). Recientemente, una serie de artículos, que analizan los factores que posibilitan la invernada de aves frugívoras en olivares, han puesto de manifiesto la versatilidad de algunas de estas especies frugívoras. Utilizando algunos aspectos de su conducta, que les permiten invernar en matorrales naturales, estas aves han conseguido explotar un recurso (las aceitunas) que históricamente se ha vuelto superabundante en su área de invernada. Entre estos aspectos destacan: capacidad de rastreo de la disponibilidad espacio-temporal del fruto (Rey, 1995); plasticidad dietaria que permite un cambio considerable en la dieta invernal con respecto a su composición en hábitats naturales (Rey, 1992; Rey *et al.*, en prensa; Rey & Valera, obs. pers.); y cambio en la conducta de alimentación de ingerir el fruto tragándolo completo (forma usual de consumo de frutos silvestres por estas aves; véase, por ejemplo, Herrera, 1995) a picotear trozos de pulpa sin ingerir la semilla, que es la principal forma de consumo de la aceituna (Rey, 1992; Rey & Gutiérrez, 1996).

Este estudio analiza otro aspecto de importancia en la ecología trófica de las aves frugívoras que habitan los olivares: la selección de tamaños de aceituna que realizan. El análisis

de los criterios iniciales de consumo de fruto en olivares es necesario para la comprensión de la modificación de la conducta alimenticia de estas aves descrita recientemente (véase Rey & Gutiérrez, 1996).

Muchos estudios, tanto en condiciones naturales como en el laboratorio, han mostrado claras preferencias de las aves frugívoras por algunos tipos de frutos, habiéndose relacionado dichas preferencias con diversas características de los frutos, su accesibilidad, etc., (Howe & Vande Kerckhove, 1981; Denslow & Moermond, 1982; Stiles, 1982; Moermond & Denslow, 1983; Sorensen, 1984; Levey, 1987a, b; McPherson, 1988; Hedge *et al.*, 1991; Levey & Grajal, 1991; Avery *et al.*, 1993, entre muchos otros). En concreto, las dimensiones del fruto con respecto al tamaño del frugívoro, y en particular respecto a la anchura de la boca, constituyen uno de los primeros filtros limitantes del consumo de fruto por los frugívoros dispersantes (Bonaccorso, 1979; Moermond & Denslow, 1983; Jordano, 1984, 1987, 1992; Johnson *et al.*, 1985; Wheelwright, 1985; Lambert, 1989a, b, entre otros), de forma que para un adecuado aprovechamiento del fruto debe darse un cierto ajuste entre su diámetro y la morfología del pico de los frugívoros (Herrera, 1984a; Wheelwright, 1985; Martin, 1985; Jordano, 1987; Debussche & Iseemann, 1989). El olivar es un sistema especialmente interesante para el estudio de tales relaciones ya que las aceitunas, como consecuencia de la selección artificial realizada por el hombre, son en general de gran tamaño (Rey, 1992), comprometiendo la posibilidad de que sean ingeridas completas por los frugívoros. Por tanto, el tamaño de las aceitunas puede ser un factor limitante para su consumo por parte de las aves frugívoras. Podemos pues establecer la hipótesis de que las aceitunas serán elegidas según un criterio que maximice el beneficio obtenido por tiem-

po requerido para su manipulación (véase por ejemplo, Hedge *et al.*, 1991). Hipótesis alternativas establecerían criterios de selección basados en la masa total de la pulpa, razón pulpa-semilla, o tamaño de la semilla. Este estudio explora estos criterios de elección en el laboratorio y los compara con lo reflejado en el campo a partir de las semillas halladas en muestras de dieta.

MÉTODOS

Experiencias de selección de tamaños de aceituna en el laboratorio

Las experiencias se realizaron con currucas capirotadas y zorzales comunes capturados con redes japonesas en olivares. Las aves se mantuvieron en el laboratorio en jaulas de 40 x 40 x 40 cm alimentándolas con una dieta mixta consistente en alimento comercial para aves insectívoras, aceituna, frutos de acebuches *Olea europaea* var. *sylvestris* y lentisco *Pistacia lentiscus* y larvas de *Tenebrio molitor*.

Agua y alimento estuvieron disponibles *ad libitum*. El peso de las aves se revisó cada dos días para controlar una adecuada aclimatación a las condiciones de cautividad. Las condiciones de luz y temperatura en que se mantuvo a las aves fueron semejantes a las condiciones externas para ese período del año (otoño-invierno). Una vez estabilizadas en peso, las aves se trasladaban a jaulas de experimentación de 1 x 1 x 1 m. Estas jaulas llevaban adaptados dos soportes de frutos, a los que se accedía a través de una percha o posadero de madera (Fig. 1). Información adicional sobre el diseño de las jaulas, dirigido a evitar estrés a las aves durante los experimentos, se puede encontrar en Rey (1992).

La elección de aceitunas se analizó atendiendo a la anchura máxima del fruto. Las aceitunas se clasificaron en 4 categorías: a) frutos de tamaño zofairón (frutos partenocápicos, escasamente desarrollados, del olivo), con anchura máxima < 6 mm; b) frutos de tamaño acebuches (precursor silvestre del olivo), con anchura máxima de 6-10 mm; c) frutos de tamaño inframodal, con anchura

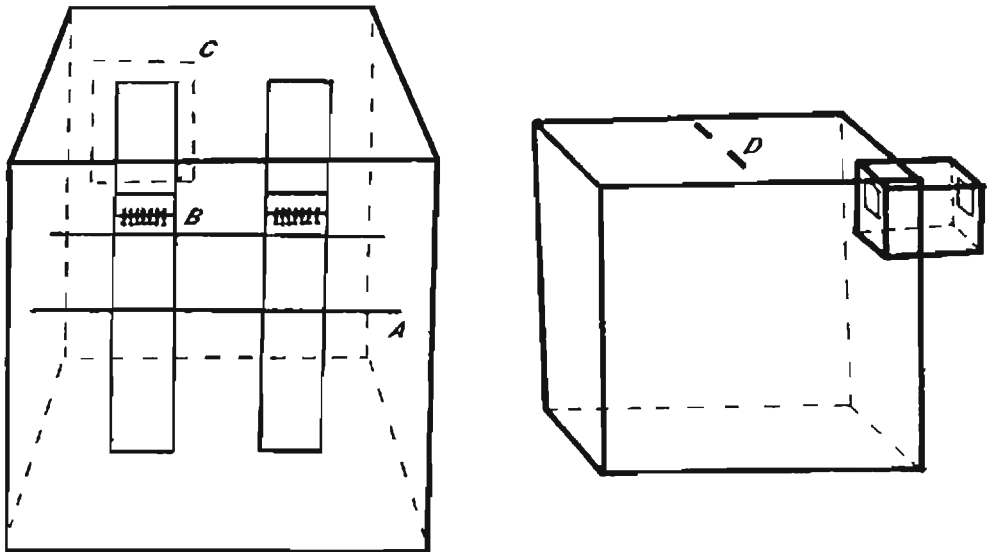


FIG. 1.—Diseño de las jaulas de experimentación. Se presenta una vista frontal y otra lateral. A = perchas, B = soportes de frutos, C = jaula «refugio» usada para el transporte de las aves desde las jaulas de mantenimiento a las de experimentación, D = ranuras de extracción de los soportes de frutos.

[Experimental cages. Frontal and lateral views of the cages are shown. A = perches, B = fruit holders, C = «refuge» cage used for moving birds from the maintenance cages to the experimental ones, D = slots for extraction of fruit holders.]

máxima de 11-14 mm; d) frutos de tamaño modal (en el rango de tamaños más frecuentes en el olivar), con anchura máxima > 14 mm (tamaño máximo usado en los experimentos: 25 mm). Los experimentos se diseñaron como pares de elección (Moermond & Denslow, 1983; Levey *et al.*, 1984) entre dos categorías de tamaño de fruto. Se consideró además un factor adicional, la posición (o tipo de sustrato) en la que el fruto era elegido: suelo o soporte (al que se accedía desde la percha). En cada experimento se colocaban ocho frutos de cada tamaño del par comparado en los soportes de fruto y en el suelo (por tanto en cada experimento el pájaro se enfrentaba a 32 frutos, 16 de un tamaño y 16 de otro, estando 16 de ellos situados en los soportes y 16 en el suelo). Los frutos de cada clase de tamaño eran colocados en soportes distintos. La posición de los frutos situados en el suelo fue la opuesta a aquella usada en los soportes. Una vez cogido un fruto (del soporte o del suelo), el pájaro normalmente acudía al posadero y allí manipulaba el fruto hasta su ingestión, después de lo cual, y tras una pausa más o menos prolongada, volvía a seleccionar un tipo de fruto y si lo cogía del suelo o de los soportes. Por tanto, la selección de cada tipo de fruto y sustrato fue, aparentemente, independiente de la elección anterior.

Las experiencias duraron dos horas y fueron rodadas con una cámara de vídeo. Posteriormente, se examinaban las cintas y se registraban los siguientes aspectos: a) intentos de consumo sobre cada clase de fruto y sustrato; b) éxitos y fracasos sobre cada clase y sustrato; c) tiempo de manipulación sobre cada clase y sustrato (definido como el período que va desde que el ave toma un fruto hasta que lo ingiere por completo, Hedge *et al.*, 1991; puesto que numerosos intentos implicaban un fracaso, la variable a considerar fue el tiempo de manipulación total dividido entre el número total de éxitos); d) secuencia en que los intentos se sucedían.

Los experimentos se realizaron con tres currucas capirotaadas y tres zorzales comunes. Con cada individuo se realizaron tres réplicas para cada par de tamaños comparado, en aquellos pares que implicaban dos categorías sucesivas (zofairón-tamaño acebuche; acebuche-inframodal, inframodal-modal). Mediante estas tres réplicas se examinaba para cada individuo

y especie la consistencia en la elección como el porcentaje de experiencias significantes que mostraron la misma preferencia. Conviene aclarar en este punto que se consideró que la elección reflejada por un individuo tras cada experimento era significativa si habían diferencias estadísticas entre el porcentaje de intentos en un tipo u otro de fruto (o sobre un tipo u otro de sustrato, soporte o suelo) a lo largo de ese experimento. Además se examinó mediante triplete la existencia de transitividad (si A es preferido a B y éste a C, entonces A ha de ser preferido a C), que implicó, además de las parejas de elección ya citadas, a los pares zofairón-inframodal, zofairón-modal y acebuche-modal. Consistencia y transitividad constituyen criterios necesarios y suficientes para asumir modelos de preferencia por el alimento (véase Moermond & Denslow, 1983, y referencias allí dadas). Sólo se realizó una experiencia de transitividad para cada ave y cada par de cada triplete de pares de elección comparados. Esto suma un total de 36 experiencias con currucas y 36 con zorzales. Las 36 experiencias por especie surgen del esquema siguiente:

Experiencias de consistencia: 3 aves \times 3 réplicas \times 3 pares de elección = 27.

Experiencias de transitividad: 3 aves \times 1 réplica \times 3 pares de elección = 9.

Para cada clase de fruto se calculó la masa seca de pulpa y de semilla y la razón pulpa/semilla. Para ello se mantuvieron en una estufa a 40 °C hasta alcanzar un peso constante 20 aceitunas de cada categoría. Posteriormente se extrajo toda la pulpa del fruto y se pesó la pulpa y la semilla (aproximación 0,1 mg). La cantidad de pulpa seca obtenida fue multiplicada por el rendimiento energético de la pulpa (Rey, 1992). A partir de las experiencias, y usando la información anterior, se calculó también la razón beneficio/tiempo de manipulación que fue expresada como kJ/s de manipulación de la aceituna.

Elección de la aceituna en el campo

Con el objeto de contrastar los modelos de preferencia encontrados en el laboratorio con lo que ocurre en los olivares, durante dos años se capturaron aves con redes japonesas en 4 parcelas de olivar, cada una perteneciente a un tipo de cultivar distinto (picual, picudo, lechín y

hojiblanca), y en un acebuchar, todos ellos situados en el Valle del Guadalquivir. Los pájaros capturados eran mantenidos en bolsas de tela donde defecaban y/o regurgitaban. Además, para obtener muestras más representativas de lo que el animal había consumido, se les realizaron lavados del tracto digestivo para obtener muestras de lo que éste contenía (véase Herrera & Jordano, 1981, para una descripción de la técnica). A partir de las muestras recogidas (de aquí en adelante las denominaremos muestras de dieta), se obtuvo la frecuencia de aparición de semillas de olivo o acebuche. En total se obtuvieron muestras de 756 currucas capirotadas y de 104 zorzales comunes. A las semillas encontradas en las muestras se les midió la anchura máxima. Para comparar el consumo con la disponibilidad se determinó también la distribución de anchuras máximas de semillas en el campo. Para ello se midieron frutos de 10-15 árboles (60 frutos por árbol) de cada zona de estudio donde se capturaron las aves.

Análisis estadísticos

En cada experiencia de elección de tamaños usamos los siguientes análisis estadísticos. 1)

Para la comparación de porcentajes de intentos alimenticios sobre cada pareja de clases de tamaño y/o sustrato en cada experimento se usó el test de igualdad de porcentajes (Sokal & Rohlf, 1969). En este caso sólo consideramos aquellos intentos realizados hasta que fue consumido todo el fruto de una clase. 2) En el examen de la interacción de tipo de fruto y sustrato se usó el test exacto de Fisher (Zar, 1984). 3) Para la comparación del porcentaje de éxitos entre clases de fruto se utilizó el test de la *U* de Mann-Whitney, usando el porcentaje de éxitos en cada experiencia. 4) Para comparar los tiempos de manipulación necesarios para obtener éxito en el consumo de los frutos se usó el test de la *U* de Mann-Whitney. Si no se indica otra cosa, la significación de las pruebas es de $P < 0,05$.

RESULTADOS

Elección de aceitunas en el laboratorio

Un alto porcentaje de experiencias de elección de tamaños (Tabla 1) resultó en elecciones estadísticamente significativas (90,32%, $n = 36$ experiencias con Curruca Capirotada, y

TABLA 1

Consistencias en la selección de tamaño. La consistencia se refleja como porcentaje medio de réplicas que mostraron la misma elección estadísticamente significativa. Entre paréntesis se indica, con la letra inicial de cada tamaño, a qué clase de tamaño corresponde el porcentaje de elecciones (z: zofairón, a: acebuche, i: inframodal). a) Resultados sobre cada par de elección que implicaba clases sucesivas; b) resultados para pares de elección de clases de tamaño usadas para analizar transitividad (corresponden a categorías de tamaño no sucesivas). Véase el apartado de métodos para los tamaños muestrales en cada caso.

[Size choice consistency. Consistency is expressed as mean percentage of replicates showing the same significant choice. The size class to which data refers is indicated in parenthesis (z: zofairón, a: acebuche, i: inframodal). a) Results of trials comparing successive size classes; b) results of trials comparing sizes classes used for analysing transitivity. See methods for sample sizes.]

a)	Zofairón-acebuche	Acebuche-inframodal	Inframodal-modal
Curruca Capirotada [Blackcap]	77,8 (z)	100,0 (a)	100,0 (i)
Zorzal Común..... [Song Trush]	22,2 (z) 22,2 (a)	66,7 (a)	88,9 (i)
b)	Zofairón-inframodal	Zofairón-modal	Acebuche-modal
Curruca Capirotada [Blackcap]	100,0 (z)	100,0 (z)	50,0 (a)
Zorzal Común..... [Song Trush]	100,0 (z)	100,0 (z)	100,0 (a)

75,00%, $n = 36$ con Zorzal Común). En el caso de las currucas, la elección fue siempre por la clase de aceituna de menor tamaño de cada par de elección, mientras que para los zorzales el 66,44% de las elecciones significativas fueron sobre el fruto de menor tamaño y el 5,56% sobre los frutos de mayor tamaño. En concreto, los zorzales mostraron menor proporción de elecciones significativas cuando se comparaban las dos clases de tamaño menores (zofairón-acebuche); la respuesta a este par de elección fue además contraria entre individuos: un zorzal no mostró preferencia significativa en ninguna de las tres réplicas, otro mostró preferencia por el zofairón en dos de las tres réplicas, mientras que el tercero mostró preferencia por el tamaño acebuche en dos de las tres réplicas. En la mayoría de las elecciones sobre otras parejas de tamaños, la elección hecha por los tres zorzales fue estadísticamente significativa, prefiriendo siempre la clase de menor tamaño.

Las elecciones fueron consistentes en la mayoría de las comparaciones, pues las réplicas mostraron un resultado similar al del primer experimento (Tabla 1a). De igual modo fue notable la existencia de transitividad, de

forma que si un fruto era preferido a otro de la categoría de tamaño inmediatamente mayor y éste era preferido a un tercero mayor, entonces el primero era preferido al tercero. Este resultado se obtuvo en 17 de las 18 (94%) experiencias realizadas con tripletes de transitividad (Tabla 1b).

Las dos especies de frugívoros mostraron también un alto porcentaje de elecciones estadísticamente significativas por el sustrato en el que se encontraba el fruto. En concreto el 64,40% ($n = 36$) de los experimentos con Curruca Capirotada denotaron preferencia significativa por un sustrato. Las currucas realizaban significativamente mayor número de intentos desde las perchas en el 38,71% de los experimentos, mientras que en el 25,81% prefirieron el suelo (Tabla 2). El porcentaje de experimentos con una elección significativa por un sustrato fue todavía mayor con los zorzales (94,44%, $n = 36$). Los zorzales preferían consumir el fruto situado en el suelo (en el 91,67% de los experimentos prefirieron este sustrato, mientras que sólo en el 2,78% prefirieron la percha). Esta preferencia de los zorzales por el suelo fue además altamente con-

TABLA 2

Consistencias en la selección por sustrato o posición. La consistencia se refleja como porcentaje medio de réplicas que mostraron la misma elección estadísticamente significativa. Entre paréntesis se indica, con la letra inicial de cada posición (p: percha, s: suelo), a qué posición corresponde el porcentaje de elecciones. **a)** Resultados sobre cada par de elección que implicaba clases de tamaño de aceituna sucesivas; **b)** resultados para pares de elección de clases de tamaño que implicaban clases no sucesivas. Véase el apartado de métodos para los tamaños muestrales correspondientes en cada caso.

[Place or substrate choice consistency. Consistency is expressed as mean percentage of replicates showing the same significant choice. The place class to which data refers is indicated in parenthesis (p: perch, s: ground). a) Results of trials comparing successive size classes of olives; b) results of trials comparing non-successive size classes. See methods for sample sizes.]

a)	Zofairón-acebuche	Acebuche-inframodal	Inframodal-modal
Curruca Capirotada	22,2 (p)	66,7 (p)	22,2 (p)
[Blackap]	11,1 (s)	16,7 (s)	44,4 (s)
Zorzal Común	0,0 (p)	0,0 (p)	0,0 (p)
[Song Trush]	88,9 (s)	100,0 (s)	77,8 (s)
b)	Zofairón-inframodal	Zofairón-modal	Acebuche-modal
Curruca Capirotada	66,7 (p)	66,7 (p)	0,0 (p)
[Blackap]	33,3 (s)	0,0 (s)	50,0 (s)
Zorzal Común	0,0 (p)	33,3 (p)	0,0 (p)
[Song Trush]	100,0 (s)	66,7 (s)	100,0 (s)

sistente tanto entre individuos como entre experimentos realizados con el mismo individuo (Tabla 2).

Cuando se analizó la interacción entre tipo de fruto y sustrato, en la mayoría de los casos (en concreto en el 78,00% de las experiencias, considerando ambas especies) no se obtuvo diferencias en el tipo de fruto en uno y otro sustrato (test exacto de Fisher, $P > 0,1$). En los casos en que sí hubo diferencias, los frutos pequeños preferentemente escogidos desde la percha, mientras que los grandes lo eran en el suelo.

En lo que respecta al porcentaje de intentos con éxito (aquellos que implicaban la ingestión del fruto), dos capirotadas no mostraron diferencias entre las clases zofairón y acebuche en porcentaje de éxitos (U de Mann-Whitney, $P > 0,5$ para ambos pájaros), mientras que la tercera obtuvo un mayor éxito sobre zofairón (U de Mann-Whitney, $P < 0,01$). Las currucas capirotadas realizaron pocos intentos de ingerir completos los frutos de tamaño inframodal o modal, que tuvieron además escaso o nulo éxito (Tabla 3). Por su parte, ningún zorzal mostró diferencias en porcentaje de éxito entre zofairón y acebuche (U de Mann-Whitney, $P > 0,05$ para cada pájaro). Solamente un individuo reflejó diferencias en éxito entre acebuche e inframodal (mayor porcenta-

je de éxitos con acebuche), mientras que en la comparación de zofairón-inframodal, dos zorzales tuvieron mayor éxito sobre zofairón (U de Mann-Whitney, $P < 0,05$ para ambos pájaros). Los intentos por parte de los zorzales de consumir frutos de tamaño modal fueron muy escasos y nunca acabaron en éxito (Tabla 3).

Un último aspecto de interés es el tiempo de manipulación. Dos de las tres currucas capirotadas mostraron diferencias significativas en los tiempos de manipulación con los tamaños zofairón y acebuche (U de Mann-Whitney, $P < 0,05$). En el caso de los zorzales, sólo uno de ellos invirtió significativamente menos tiempo en manipular el tamaño zofairón que el acebuche, dos zorzales invirtieron menos tiempo con el tamaño acebuche que con el inframodal y los tres invirtieron menos tiempo en manipular el zofairón que el inframodal (todas las diferencias fueron significativas; U de Mann-Whitney, $P < 0,05$). Aparentemente, el éxito medio obtenido por cada especie sobre cada categoría de tamaño estuvo inversamente relacionado con el tiempo total de manipulación por éxito (Fig. 2).

En resumen, para las dos aves frugívoras hubo con mayor frecuencia diferencias, entre clases de fruto, en los tiempos de manipulación que en el porcentaje de éxitos. Esto sugie-

TABLA 3

Porcentaje de intentos con éxito sobre cada clase de tamaño de aceitunas consideradas. Los resultados se expresan para cada individuo de cada especie experimentada. Los datos se expresan como porcentaje medio \pm desviación estándar.

[Percentage of successful attempts on each olive size class. Results are shown for each individual bird. Data are expressed as mean percentage \pm SD.]

	Zofairón	Acebuche	Inframodal	Modal
Curruca Capirotada [Blackup]				
Individuo 1.....	78,90 \pm 14,70	24,90 \pm 20,60	0,00	0,00
Individuo 2.....	78,20 \pm 35,00	58,70 \pm 39,70	10,00 \pm 22,40	0,00
Individuo 3.....	45,90 \pm 26,00	24,70 \pm 22,80	3,33 \pm 7,50	0,00
Zorzal Común [Song Trush]				
Individuo 1.....	37,50 \pm 22,40	52,70 \pm 20,00	36,60 \pm 25,90	0,00
Individuo 2.....	64,90 \pm 20,20	51,00 \pm 12,50	28,80 \pm 17,70	0,00
Individuo 3.....	77,80 \pm 29,80	66,40 \pm 14,20	24,10 \pm 21,30	0,00

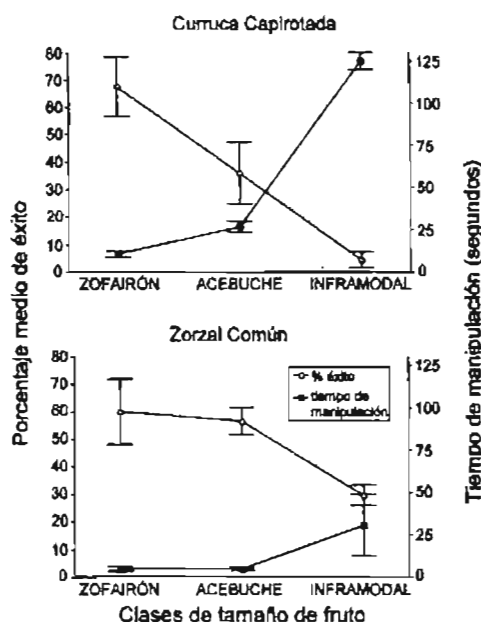


FIG. 2.—Relación entre porcentaje de éxito y tiempo de manipulación para diferentes clases de tamaño de fruto usadas por las aves frugívoras.

[Percentage of successful attempts and handling time for different olive size classes.]

re que el coste de manejo del fruto estuvo más influido por el tiempo de manipulación que por la razón éxito/fracaso.

Elección de aceituna en el campo

La frecuencia de aparición de semillas de *Olea europaea* en las muestras de dieta de curruca capirotada fue muy diferente en olivares y acebuchar (Tabla 4). Mientras que en el segundo caso las semillas aparecen en el 55,00% de las muestras, en olivares sólo aparecían semillas en el 3,92%, de las cuales la mayoría aparecían en el olivar de picual (con una frecuencia de aparición del 11,00%), olivar en el que hubo mayor cantidad de fruto de tamaño que podía ser ingerido completo por esta especie (Rey & Gutiérrez, 1996). Por contra, la frecuencia de aparición de semillas en las muestras tomadas en olivar fue bastante mayor en el caso del zorzal (48,27% en el caso del olivar de picual, único olivar donde se recabó suficiente información sobre la dieta de esta especie). Tanto para las capirotadas como para los zorzales, los frutos de *Olea europaea* constituían al menos el 40,00% del volumen de la dieta en olivares y acebuchares, siendo su componente más importante (Rey, 1992; Rey et al., 1996). Ello sugiere claramente que al menos las capirotadas consumieron las aceitunas principalmente por picoteo mientras que los frutos de acebuche eran ingeridos completos. Es, por tanto, interesante analizar si las capirotadas realizaban en el campo alguna selección por los tamaños de los frutos de acebuche.

TABLA 4

Frecuencia de aparición de semillas (número de muestras con 0-4 semillas) de *Olea europaea* en muestras de dieta. Se muestran los datos para el olivar de picual (aquel en el que el tamaño de las aceitunas era menor) y para el conjunto de muestras procedentes de olivares. En el caso de la Curruca Capirotada se indica también la frecuencia de aparición de semillas de acebuche en muestras procedentes del acebuchar.

[Frequency of occurrence of *Olea europaea* seeds (number of samples with 0-4 seeds) in diet samples. Data for picual (with the smallest olive size) and for the total samples coming from olive orchards are shown. For Blackcap the frequency of occurrence of wild olive seeds in the wild olive shrubland is also shown.]

	Curruca Capirotada [Blackcap]			Zorzal Común [Song Thrush]	
	Picual n = 170	Olivar n = 485	Acebuchar n = 271	Picual n = 87	Olivar n = 104
0 semillas	151	464	121	46	60
1 semilla	18	20	100	32	35
2 semillas	1	1	40	5	5
3 semillas	0	0	6	3	3
4 semillas	0	0	4	1	1

En la primera temporada de muestreo en el campo, la distribución de tamaños de las semillas de acebuche ingeridas por las capirotadas difirió de la distribución de tamaños disponibles en el campo ($\chi^2 = 2373,4$, g.l. = 2, $P \ll 0,001$). En este año las capirotadas consumieron los frutos de menor tamaño a pesar de su menor disponibilidad (Fig. 3). En el año siguiente, tampoco se encontró una relación entre disponibilidad de tamaños de fruto (basado en el tamaño de la semilla) y su consumo por las capirotadas ($\chi^2 = 28,1$, g.l. = 2, $P < 0,001$). Si bien durante este último año permanecía la tendencia a consumir frutos de pequeño tamaño, la clase modal disponible fue también la clase más consumida (Fig. 3).

DISCUSIÓN

Factores que determinan la elección de aceituna en el laboratorio

Los experimentos de laboratorio demuestran que, manteniendo constantes otras variables como la abundancia, calidad del fruto y accesibilidad (Denslow & Moermond, 1982; Moermond & Denslow, 1983), las aves elegían los frutos de menor tamaño para su consumo. Tanto las capirotadas como los zorzales realizaban mayor número de intentos sobre los frutos más pequeños de cada par de tamaños comparados, aunque esta tendencia era menos clara con los zorzales cuando se compararon las dos clases de aceituna más pequeñas (zofairón y tamaño acebuche). Nuestros resultados reflejan mayores diferencias entre clases de tamaño en lo que respecta a tiempos de manipulación que en porcentaje de éxitos, sugiriendo que las diferencias en intentos a favor de los frutos menores se debieron a que requerían menores tiempos de manipulación. No obstante, de acuerdo con Hedge *et al.* (1991), al menos tres factores adicionales podrían afectar a la elección: a) la cantidad total de pulpa ingerida (Johnson *et al.*, 1985); b) la razón pulpa/semilla (Howe & Vande Kerckove, 1979; Herrera, 1981); y c) la razón beneficio obtenido/tiempo de manipulación del fruto (Hedge *et al.*, 1991).

La cantidad de pulpa ingerida determina la cantidad de energía bruta incorporada por el pájaro (Johnson *et al.*, 1985). El orden opues-

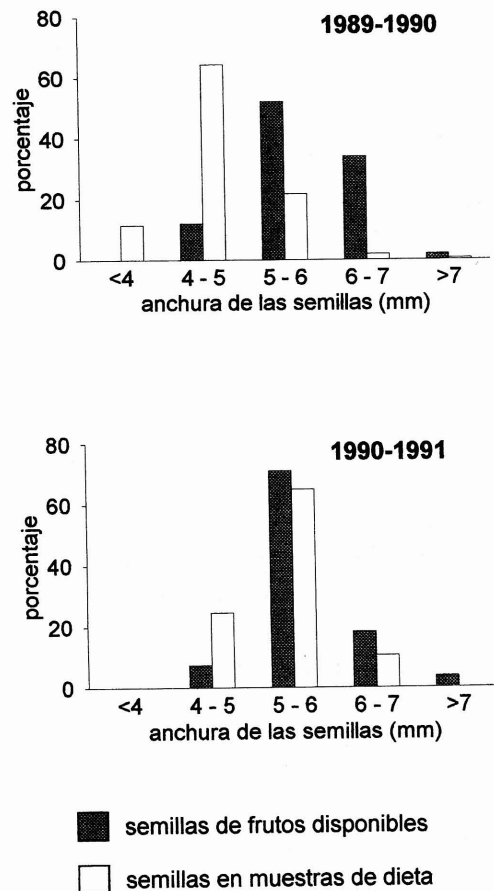


FIG. 3.—Comparación entre las frecuencias de tamaños de las semillas de acebuche disponibles en el campo y las de los frutos que consumían las curruacas capirotadas en el acebuchar estudiado.

[Comparison of the wild olive seed sizes available on the trees and the frequency distribution of seed sizes for fruits consumed by Blackcaps in the wild olive shrubland.]

to entre intentos de consumo y la cantidad total de pulpa (Fig. 4) parece descartar la masa de pulpa como variable determinante en la elección de la aceituna.

La razón pulpa/semilla introduce el efecto de la semilla como lastre no digerible, que además limita la cantidad de alimento que el ave puede incorporar en «asaltos de alimentación» inmediatos, mientras el tubo digestivo no se vacíe (Sorensen, 1984; Levey, 1986;

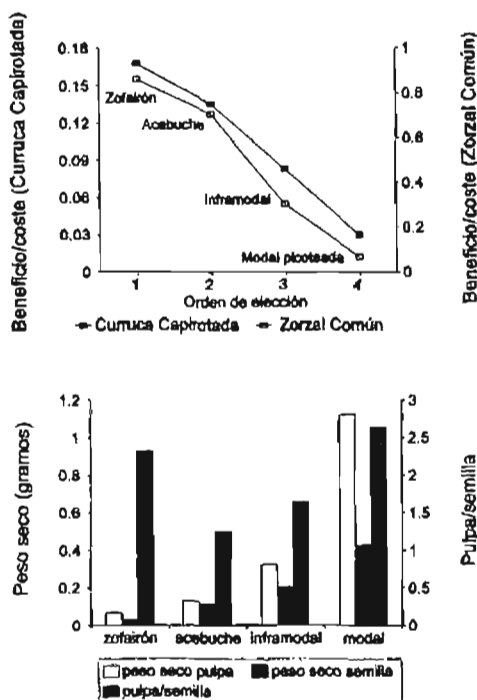


Fig. 4.—En la gráfica superior se representa la relación entre el orden de elección de las diferentes clases de tamaño de aceituna (datos de laboratorio) y la razón B/C (beneficio/coste, en kJ/s). Para el fruto de tamaño modal la razón B/C se estimó en función del tiempo de manipulación en el picoteo del fruto. Con los otros tres tamaños se hizo en función de la manipulación realizada hasta la ingestión completa de la aceituna. En la gráfica inferior se representan para cada clase de tamaño aquellos parámetros de diseño del fruto relevantes para los modelos de elección. Compárese la gráfica inferior con el orden de elección de los tamaños de aceituna.

[The upper graph shows the relationship between the fruit size choice ranking (laboratory trials) and the benefit/cost ratios (B/C, kJ/s). For the modal size class, the B/C was estimated as the handling time for pecking the olives. With the order three size classes, B/C was estimated as the handling time for swallowing the whole fruit. Fruit design features relevant for fruit choice are shown for each size class in the lower graph. Compare the upper and lower graphs.]

Worthington, 1989; Levey & Grajal, 1991). Nuestros resultados para la Curruca Capirotada y el Zorzal Común muestran que la razón pulpa/semilla de las distintas clases de tamaño

de aceituna no se ajusta al orden con que dichas clases eran elegidas (Fig. 4). Por contra, si existió un ajuste inverso entre el tamaño de semillas y el orden de elección de dichos tamaños. En consecuencia, los resultados parecen sugerir que los frugívoros en el olívar, y probablemente en acebuchares, se ven más afectados por el propio tamaño de la semilla que por la razón pulpa/semilla, de forma que la elección del fruto está negativamente asociada al tamaño de la semilla (véase también Jordano, 1995).

Otros estudios han sugerido que semillas grandes pueden limitar la tasa de entrada de alimento (Herrera, 1984; Sorensen, 1984; Levey, 1986, 1987a; Worthington, 1989; Levey & Grajal, 1991). Este puede ser el caso de frutos como la aceituna y el acebuche. En concreto, las semillas de acebuche son considerablemente grandes con respecto a la capacidad total del tubo digestivo de la Curruca Capirotada. En frutos drupáceos (como los de *Olea*) se puede derivar otra desventaja del tamaño de la semilla: el cociente pulpa/semilla disminuye al aumentar el peso de la semilla. Por tanto, las aves, al seleccionar los frutos más pequeños (con semillas más pequeñas), aunque disminuyen la masa total de pulpa ingerida por fruto manipulado, obtienen una doble ventaja: además de minimizar la cantidad absoluta de semilla que ocupa sitio en el tubo digestivo, maximizan la cantidad de pulpa ingerida por cada unidad de masa indigerible de semilla (Jordano, 1995).

La limitación de entrada de alimento, originado por el gran tamaño de la semilla, se puso de manifiesto en nuestras experiencias. Las capirotadas, una vez consumido un fruto de tamaño acebuche, solían reposar en la percha y no mostraban generalmente actividad hasta eliminar la semilla, tras lo que se dirigían de nuevo a consumir otro fruto. El tamaño de la semilla condiciona también su forma de eliminación. Las semillas grandes son normalmente regurgitadas (Herrera, 1984; Jordano, 1984; Sorensen, 1984; Levey, 1986). A lo largo de nuestras experiencias, tanto las curruccas capirotadas como los zorzales regurgitaban frecuentemente las semillas de acebuche (raramente las defecaban), con lo que eran más rápidamente procesadas.

La razón beneficio/coste de manipulación (B/C) considera el efecto que el tamaño del

fruto tiene sobre el coste de manipularlo hasta que el ave consigue tragarlo (Hedge *et al.*, 1991). Una elección basada en la razón B/C mostraría que las aves exhiben un criterio de preferencia acorde con las predicciones de la teoría de alimentación óptima (Pulliam, 1980; Pyke, 1984; Martin, 1985), de forma que tenderían a maximizar el beneficio obtenido por coste de manejo del alimento. El coste de manipulación de los frutos está íntimamente ligado a su tamaño con respecto al tamaño del frugívoro y, en concreto, a la anchura de su boca (Snow & Snow, 1988; Hedge *et al.*, 1991). En consecuencia, los frugívoros del olivar deberían preferir aquellos tamaños de aceitunas cuyas razones B/C estuvieran por encima de un cierto umbral (Schoener, 1979; Stephens & Krebs, 1986), traspasado el cual la dificultad de manipulación no haría rentable el consumo de aceitunas en esa clase de tamaño. Las aceitunas que muestran mayor razón B/C son precisamente las de menor tamaño (zofairones), pero además cuanto mayor es el tamaño del fruto menor es la razón B/C (esto sucede con ambas especies de frugívoros usadas en este estudio; ver Fig. 4). Puesto que el orden de elección de frutos para ambas especies se ajusta al orden de razones B/C, puede concluirse que esta variable parece ser importante en los modelos de elección de aceituna por ambos frugívoros. Nuestros resultados en este sentido corroboran lo hallado por Hedge *et al.* (1991) con *Solanum pubescens*.

Patrones de elección en el laboratorio y conducta de alimentación en olivares y acebuchares

Los datos obtenidos a partir de muestras de dieta indican que las dos especies frugívoras aquí consideradas se alimentan principalmente de aceituna en los olivares (véase también Muñoz-Cobo, 1987; Rey *et al.*, 1996). Sin embargo, la escasa presencia de semillas de aceituna en muestras de dieta de Curruca Capirotada procedentes de olivares, y la elevada presencia de semillas de acebuches en muestras procedentes de acebuchares, sugieren que esta especie raramente ingiere las aceitunas completas. La razón de ello es la escasez de aceitunas de tamaño adecuado para su ingestión completa por las capirotdadas (Rey &

Gutiérrez, 1996). Las experiencias de laboratorio muestran que uno de los criterios principales que rige la elección de aceituna por los frugívoros en el olivar es la maximización de la razón B/C. Por tanto, no es de extrañar que ante la ausencia de aceitunas de tamaño adecuado estas aves opten por consumir la pulpa de las aceitunas por picoteo, lo que será viable siempre y cuando esta conducta sea suficientemente rentable como para sufragar los gastos que acarrea, como realmente lo es (Rey & Gutiérrez, 1996).

El patrón reflejado a partir de las experiencias de laboratorio con aceitunas y de las muestras de dieta de olivares tiene su extensión a los acebuchares. Al menos las curruccas capirotdadas consumían acebuchinas de pequeño tamaño en una proporción mayor de lo que sería esperable a partir de su frecuencia en el campo. Un patrón opuesto se encontró con las acebuchinas más grandes.

Para terminar, este estudio muestra claramente la importancia de combinar experimentos detallados (como los que exploran los criterios de selección de fruto), que ponen de manifiesto mecanismos, con resultados observacionales (como los análisis de dieta) que revelan patrones. La combinación de información procedente de ambas aproximaciones es, probablemente, la única forma de desvelar los mecanismos de selección que causan los patrones que observamos en la naturaleza.

AGRADECIMIENTOS.—Queremos agradecer su colaboración en el trabajo de campo y en las experiencias de laboratorio a Esther Jiménez, Rafa Barrios, Alfonso M. Sánchez-Lafuente y Francisco Valera. Pedro Jordano nos dio útiles consejos para el análisis de las muestras de dieta y para el diseño de las experiencias de laboratorio. Julio Alcántara, Pedro Jordano, Francisco Valera y un revisor anónimo realizaron útiles revisiones de versiones anteriores de este manuscrito. Este trabajo fue realizado con la ayuda de una beca FPI de la Consejería de Educación y Ciencia de la Junta de Andalucía.

BIBLIOGRAFÍA

- AVERY, M. L., GOOCHER, K. J., & CONE, M. A. 1993. Handling efficiency and berry size preferences of Cedar Waxwings. *Wilson Bulletin*, 105: 604-611.

- BONACCORSO, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum*, 24: 359-408.
- DEBUSSCHE, M. & ISENMANN, P. 1989. Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos*, 56: 327-338.
- DENSLOW, J. S. & MOERMOND, T. C. 1982. The effect of accessibility on rates of fruit removal from Neotropical shrubs: an experimental study. *Oecologia*, 54: 170-176.
- HEDGE, S. G., GANESHAIAH, K. N. & SHAANKER, R. U. 1991. Fruit preference criteria by avian frugivores: their applications for the evolution of clutch size in *Solanum pubescens*. *Oikos*, 60: 20-26.
- HERRERA, C. M. 1981. Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. *Oikos*, 36: 51-58.
- 1984. Adaptation to frugivory of mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* 65: 609-617.
- 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: Ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 705-727.
- & JORDANO, P. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monographs*, 51: 203-221.
- HOWE, H. F. & VANDE KERCKHOVE, G. A. 1979. Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology*, 60: 180-189.
- & — 1981. Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology*, 62: 1093-1106.
- JOHNSON, R. A., WILLSON, M. F., THOMPSON, J. N. & BERTIN, R. I. 1985. Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant frugivorous birds. *Ecology*, 66: 819-827.
- JORDANO, P. 1984. *Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del área de Doñana*. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla. Sevilla.
- 1987. Frugivory, external morphology and digestive system in Mediterranean sylviid warblers *Sylvia* spp. *Ibis*, 129: 175-189.
- 1992. Fruits and frugivory. En, M. Fenner (Ed.): *Seeds: the ecology of regeneration in natural plant communities*, pp. 105-156. CAB International. Wallingford.
- 1995. Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb*. *Ecology*, 76: 2627-2639.
- LAMBERT, F. 1989a. Fig-eating by birds in a Malaysian lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 5: 401-412.
- 1989b. Pigeons as seed predators and dispersers of figs in a Malaysian lowland forest. *Ibis*, 131: 521-527.
- LEVEY, D. J. 1986. Methods of seed processing by birds and seed deposition patterns. En, A. Estrada & T.H. Fleming (Eds): *Frugivores and seed dispersal*, pp. 147-158. Junk. Dordrecht.
- 1987a. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *American Naturalist*, 129: 471-485.
- 1987b. Sugar-tasting ability and fruit selection in tropical fruit-eating birds. *Auk*, 104: 173-179.
- , MOERMOND, T. C. & DENSLOW, J. S. 1984. Fruit choice in Neotropical birds: the effect of distance between fruits on preference patterns. *Ecology*, 65: 844-850.
- & GRAJAL, A. 1991. Evolutionary implications of fruit-processing limitations of Cedar Waxwings. *American Naturalist*, 138: 171-189.
- MARTIN, T. E. 1985. Resource selection by tropical frugivorous birds: integrating multiple interactions. *Oecologia*, 66: 563-573.
- MCPHERSON, J. M. 1988. A field study of winter fruit preferences of Cedar Waxwings. *Condor*, 89: 293-306.
- MOERMOND, T. C. & DENSLOW, J. S. 1983. Fruit choice in Neotropical birds: effects of fruit type and accessibility on selectivity. *Journal of Animal Ecology*, 52: 407-420.
- MUÑOZ-COBO, J. 1987. *Las comunidades de aves de los olivares de Jaén*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense. Madrid.
- & PURROY, F. J. 1980. Wintering birds communities in olive tree plantations of Spain. *Proceedings of the VI International Conference on Bird Census Work*, pp. 185-199. Gottingen.
- PULLIAM, H. R. 1980. Do chipping sparrows forage optimally? *Ardea*, 68: 75-82.
- PYKE, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 523-575.
- REY, P. J. 1992. *Preadaptación de la avifauna frugívora invernante al cultivo del olivar*. Tesis doctoral. Universidad de Granada. Granada.
- 1993. The role of olive orchards in the wintering of frugivorous birds in Spain. *Ardea*, 81: 151-160.
- 1995. Spatio-temporal variation in fruit and frugivorous bird abundance in olive orchards. *Ecology*, 76: 1625-1635.
- & GUTIÉRREZ, J. E. 1996. Pecking of olives by frugivorous birds: a shift in feeding behaviour to overcome gape limitation. *Journal of Avian Biology*, 27: 327-333.
- , ALCÁNTARA, J. M., & SÁNCHEZ-LAFUENTE, A. M. 1996. Temporal variation in food availability and diet of Blackcaps in olive orchards. *Journal of Field Ornithology*, 67: 592-603.
- RODRIGUEZ, M., CUADRADO, M. & ARJONA, S. 1986. Variation in the abundance of Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) wintering in an olive (*Olea europaea*) orchard in Southern Spain. *Bird Study*, 33: 81-86.

- SCHOENER, T. W. 1979. Generalization of the size-distance relation in models of optimal feeding. *American Naturalist*, 114: 902-914.
- SNOW, B. K. & SNOW, D. W. 1988. *Birds and berries*. T. & A.D. Poyser, Calton.
- SOKAL, R. R. & RHOLF, F. J. 1969. *Biometry*. Freeman. San Francisco.
- SOLER, M., PÉREZ-GONZALEZ, J. A., TEJERO E. & CAMACHO, I. 1988. Alimentación del Zorzal Alirrojo (*Turdus iliacus*) durante su invernada en olivares de Jaén (Sur de España). *Ardeola*, 35: 183-196.
- SORENSEN, A. E. 1984. Nutrition, energy and passage time: experiments with fruit preference in European Blackbirds. *Journal of Animal Ecology*, 53: 545-557.
- STEPHENS, D. W. & KREBS, J. H. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press. Princeton. N.J.
- STILES, E. W. 1982. Fruit flags: two hypotheses. *American Naturalist*, 120: 500-509.
- SUÁREZ, F. & MUÑOZ-COBO, J. 1984. Comunidades de aves invernantes en cuatro medios diferentes de la provincia de Córdoba. *Doñana, Acta Vertebrata*, 11: 45-63.
- TEJERO, E., CAMACHO, I. & SOLER, M. 1983. La alimentación de la curruca cabecinegra (*Sylvia melanocephala*, Gmelin 1788) en olivares de la provincia de Jaén (otoño-invierno). *Doñana, Acta Vertebrata*, 10: 133-153.
- , SOLER, M. & CAMACHO, I. 1984. Alimentación del zorzal común (*Turdus philomelos* Brehm, 1831) en olivares de la provincia de Jaén (otoño-invierno). *Anales I.N.I.A. Serie Forestal*, 8: 9-32.
- WHEELWRIGHT, N. T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology*, 66: 808-818.
- WORTHINGTON, A. H. 1989. Adaptations for avian frugivory: assimilation efficiency and gut transit time of *Manacus vitellinus* and *Priap mentalis*. *Oecologia*, 80: 381-389.
- ZAR, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*, 2nd ed. Prentice-Hall. Englewood Cliffs, NJ.

[Recibido: 3.10.96]
[Aceptado: 16.1.97]