

Prou. T. 13 / 78

T
14
76

UNIVERSIDAD DE GRANADA

FACULTAD DE CIENCIAS EXPERIMENTALES. JAEN.

Departamento de Biología Animal y Ecología.

***PREADAPTACION DE LA AVIFAUNA
FRUGIVORA INVERNANTE AL CULTIVO
DEL OLIVAR***



Pedro Rey Zamora

TESIS DOCTORAL

1992



UNIVERSIDAD DE GRANADA
Facultad de Ciencias
Fecha 24 ABR. 1992
ENTRADA NUM. 801

UNIVERSIDAD DE GRANADA

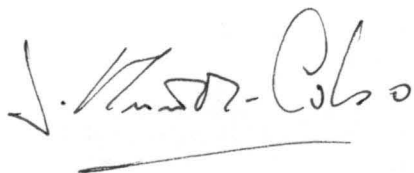
FACULTAD DE CIENCIAS EXPERIMENTALES. JAEN.

Departamento de Biología Animal y Ecología.

***PREADAPTACION DE LA AVIFAUNA
FRUGIVORA INVERNANTE AL CULTIVO
DEL OLIVAR***

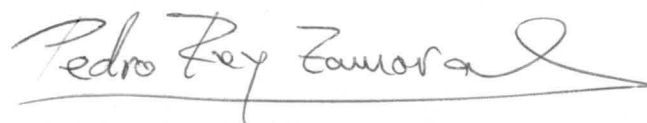
Memoria presentada por Pedro Rey Zamora para optar al Grado de
Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad de Granada.

El Director



Fdo. Joaquín Muñoz-Cobo Rosales

El Doctorando



Pedro Rey Zamora

A mis padres

A Esther.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a JOAQUIN MUÑOZ-COBO que aceptara dirigir esta Tesis Doctoral, aún antes de que me fuera concedida una beca del F.P.I. Asimismo siempre estuvo dispuesto a facilitar todos aquellos materiales, desplazamientos... que hicieron falta para realizar este estudio y a comentar aspectos de interés sobre el tema de Tesis.

Un reconocimiento muy especial merece Esther Jiménez por su continuo apoyo y colaboración a lo largo de la realización de este estudio. Su predisposición para acompañarme al campo, siempre que le fue posible, fue de lo más alentador en las "largas" semanas de soledad durante los muestreos de campo por tierras de Jaén, Córdoba y Sevilla. Me resulta difícil recordar algún aspecto de este estudio en el que no haya participado activamente. Cedió además información sobre la producción de frutos de esparraguera y su maduración y pérdidas en olivares, así como de observaciones de alimentación de frugívoros en setos en olivar.

Particular reconocimiento merece también Jose Eugenio Gutiérrez. En concreto, las experiencias sobre selección de fruto en laboratorio, que serán mostradas en esta memoria, son fruto de una estrecha colaboración con el autor. Su "especial intuición" e ingenio han sido de lo más útil para conseguir el mantenimiento adecuado de las aves y para establecer los diseños adecuados (tanto de jaulas como de soportes de fruto) para realizar las experiencias. Compartió además conmigo la "frustración" causada por el fracaso de las experiencias sobre selección realizadas en una primera temporada. Fruto de esta colaboración es una entrañable amistad.

Antonio José Linares, Rafa Barrios y Miguel Marmol nos ayudaron a montar jaulas de aviario, y en ocasiones nos acompañaron al campo (consecuencia de su tremenda aficción) para capturar las aves que iban a ser mantenidas en el

laboratorio. Linares proporcionó además estomagos de zorzales de la parcela de picual mediante sus contactos con pajareros.

Paco Valera ha mantenido conmigo una trayectoria paralela en la realización de la tesis, de forma que ambos hemos sacado útil provecho de mutuas consultas, comentarios de diseños, intercambio de bibliografía, y colaboración en muy diversos aspectos. Creo que ello ha sido fundamental en la elaboración de los resultados.

Alfonso M. Sanchez-Lafuente estuvo siempre dispuesto a solucionar "numerosos" problemas con el ordenador, explicar el funcionamiento de programas... El mismo me elaboró algunos programas de ordenador muy útiles en diversos aspectos. Fue también frecuentemente fuente de consultas e intercambio de opiniones sobre planteamientos estadísticos.

Quiero mostrar también mi agradecimiento a Carlos Fernández quien siempre estuvo dispuesto a colaborar, responder a cualquier consulta o ceder todo tipo de material útil. M^a Angeles Peinado me aconsejó y cedió material para montar las preparaciones microscópicas de epicarpio de frutos que sirvieron como patrón de comparación para los análisis de dieta.

El personal del Area de Fisiología Animal (Dpto. Biología Animal y Ecología) de la Facultad de Ciencias de Granada, mostró siempre buena disposición y me facilitó la realización de los análisis de la composición nutritiva de las aceitunas. Vaya mi agradecimiento en particular para Ana Sanz

Quiero agradecer también a "Roca" y especialmente a Regino Zamora su orientación en muy diversos aspectos consultados. Regino siempre estuvo dispuesto a escuchar mis "problemas de planteamiento" y a sugerir soluciones a ellos. En ocasiones sus comentarios tuvieron el efecto de una "luz entre un mar de tinieblas".

Igualmente, Pedro Jordano atendió mis consultas, cedió bibliografía y

trabajos inéditos. Su orientación fue fundamental para los análisis de las muestras de dieta, y realizó útiles comentarios sobre cómo enfocar determinados aspectos de la selección de fruto en el laboratorio y centrar el tema de tesis. Además, se ofreció amablemente a revisar la memoria una vez completada ésta. Desde mis primeros contactos con él, en Cursos organizados por el CSIC en la Estación del Ventorrillo, las conversaciones que hemos mantenido han sido muy fructíferas para mí.

Esta memoria se halla poderosamente influida por la obra de Carlos Herrera y Pedro Jordano, y ello es causa que provoca una pequeña "frustración" en el autor al no haber tenido oportunidad de analizar interacciones de mutualismo, ya que en el olivar se pierde la perspectiva de la planta.

Finalmente mis padres y el resto de mi familia siempre me han apoyado a lo largo de los años que me ha llevado este estudio. Espero que esta memoria sea gratificante para ellos.

INDICE

	pags.
INTRODUCCION	1
I. AREA DE ESTUDIO	7
II. MATERIAL Y METODOS	9
2.1. Selección de las variedades y parcelas de estudio	9
2.2. Estructura de la vegetación	10
2.3. Patrones fenológicos, y cosechas y características morfológicas y nutritivas de los frutos.	11
- <u>Fenología de maduración del fruto.</u>	11
- <u>parámetros morfológicos de los frutos.</u>	13
- <u>Composiciones nutritivas de los frutos.</u>	13
2.4. Comunidades de aves.	14
2.5. Análisis de la dieta.	14
2.6. Muestreo de artrópodos.	16
2.7. Selección y procesamiento del fruto.	16
- Selección del fruto.	
- Procesamiento del fruto.	16
- Picoteo del fruto.	18
- Respuesta al estado del fruto.	18
2.8. Consideraciones metodológicas. Problemas de pseudoreplicación	19
RESULTADOS	
III. EL FRUTO.	21
3.1. Diseño y composiciones nutritivas de los frutos.	22
- Valor estructural del fruto y relación pulpa-semilla	23
- Composiciones nutritivas de las aceitunas.	25
3.2. Frecuencias de tamaños adecuados para los frugívoros.	26

- Comparaciones interanuales.	27
3.3. Patrones fenológicos de maduración de las aceitunas.	27
- Comparaciones interanuales.	28
3.4.. Cosechas.	29
- Variaciones interanuales.	29
- Frecuencia de otros frutos	30
3.5. El fruto del olivo en el contexto de los frutos mediterráneos.	31
3.6. Discusión.	33
- Diseño y composición nutritiva de los frutos.	33
- Fenologías de maduración.	34
- Variaciones en las cosechas.	35
- El fruto del olivo en el ámbito de los frutos mediterráneos.	36
- Consideraciones finales.	38
IV. EL PAPEL DEL OLIVAR EN LA INVERNADA DE AVES FRUGIVORAS.	39
4.1. Descripción general.	40
4.2. Evolución general de la abundancia de frugívoros.	41
4.3. Diferencia en abundancia de frugívoros.	42
4.4. Variaciones interanuales.	44
4.5. Comparaciones con matorrales mediterráneos productores de frutos o acebuchares.	
4.6. Discusión.	47
4.7. Variaciones interanuales	50
V. DISPONIBILIDAD DE FRUTO Y ABUNDANCIA DE FRUGIVOROS.	54
5.1. Metodología específica.	54
- Respuesta de los frugívoros al cosechado parcial	

del olivar	55
5.2. Disponibilidad de fruto y demandas energéticas de los frugívoros.	55
- Abundancia de fruto disponible.	55
- evolución de la oferta energética en frutos y demanda energética de los frugívoros.	57
5.3. Disponibilidad de fruto y abundancia de frugívoros.	
- Análisis intravarietal	57
- Disponibilidad de fruto y abundancia de frugívoros a lo largo del Valle del Guadalquivir.	58
- Abundancia de frutos de tamaño adecuado y abundancia de frugívoros.	60
- Composición del fruto y abundancia de frugívoros.	62
5.4. Respuesta de los frugívoros al cosechado parcial de l olivar.	62
5.5. Discusión.	
- Respuesta de los frugívoros al cosechado parcial del olivar.	68
- Disponibilidad de tamaños de fruto y abundancia de frugívoros.	69
- Comparación con acebuchares y matorrales.	71
VI. ANALISIS DE LA DIETA.	72
6.1. Disponibilidad de artrópodos.	72
6.2. La dieta de <u>S. atricapilla</u>	74
- Representación de las diferentes fracciones en la dieta	74
- Evolución queincenal de la dieta.	75
- Diversidad de frutos consumidos.	76
6.3. La fracción de <u>Olea</u> en la dieta de <u>S. atricapilla</u>.	77
- Relaciones entre la fracción de fruto en la dieta y patrones productivos.	78

6.4. Variaciones de la dieta entre olivares, acebuchares y matorrales.	79
6.5. Balance en la dieta de <u>S. atricapilla</u> .	81
6.6. Dietas de otros frugívoros.	83
6.7. Discusión.	85
- Disponibilidad de recursos y consumo.	85
- Balance de la dieta.	87
VII. SELECCION DE FRUTO.	94
7.1. Metodología específica.	95
7.2. Selección de tamaños.	97
- Análisis de lassecuencias de elección.	98
- Exito-fracaso en los intentos alimenticios.	99
7.3. El picoteo de la aceituna.	100
7.4. La selección de <u>Olea</u> en el campo.	103
7.5. Discusión.	105
- Factores que determinan la selección de aceituna.	105
- El picoteo de la aceituna como pauta adaptativa al olivar.	108
- Algunos aspectos sobre la selección de <u>Olea europaea</u> en el campo.	109
VIII. DISCUSION GENERAL. LA PREADAPTACION DE LOS FRUGIVOROS AL CULTIVO DEL OLIVAR.	112
CONCLUSIONES	121
BIBLIOGRAFIA.	124

INTRODUCCION

La presente memoria analiza relaciones de frugivoría que se dan en los olivares en el área Mediterránea, y las compara con las que se dan en medios menos degradados (acebuchares y matorrales). En el cultivo se ha perdido la interacción mutualista planta productora de frutos-frugívoros dispersantes de semillas ya que el manejo del medio por el hombre, destinado a mejorar la producción y el cosechado, suprime la posibilidad de desarrollo de las plántulas. Además el tamaño superdesarrollado del fruto, como consecuencia de la selección humana, no está acorde con el tamaño de los potenciales dispersantes de semillas que habitan en el área Mediterránea, limitando en gran medida el conjunto de especies que podría realizar alguna actividad dispersora y en consecuencia el número de semillas que son movilizadas. Este fracaso en la movilización de semillas contrasta intensamente con el enorme gasto que para la planta representan las cuantiosas producciones. Por decirlo de algún modo "la planta ya no trabaja para sí, sino para el hombre". Sin embargo, la ocupación del olivar por parte de los frugívoros debe fundamentarse sobre aquellas relaciones establecidas con las plantas productoras de frutos en el matorral mediterráneo (ver por ejemplo HERRERA, 1982a; 1984 a,b,; 1985a,b; JORDANO, 1984a), ya que la planta cultivada procede de la selección sobre un elemento natural característico del matorral, el acebuche (*Olea europaea* var. *sylvestris*). Por ello consideramos interesante introducir algunas nociones sobre el avance en la investigación del mutualismo planta-frugívoro dispersante.

El mutualismo de dispersión de semillas

La relaciones de mutualismo *planta productora de frutos carnosos vertebrado frugívoro dispersante de semillas*, han recibido considerable atención por parte de los estudiosos de las interacciones planta-animal (ver ESTRADA Y FLEMING, 1986; HOWE y WESTLEY, 1988; JORDANO, 1991 para recientes revisiones). Las plantas con frutos carnosos (frutos en adelante) invierten energía y recursos en producir recompensas atractivas para los vertebrados que los ingieren y a cambio dispersan las semillas lejos de la planta madre (SNOW, 1971; MACKAY, 1975; HOWE, 1986). Mediante la dispersión las plantas pueden situar a las semillas en un lugar adecuado para su germinación y el posterior desarrollo de las plántulas (JANZEN, 1975; HOWE y ESTABROOK, 1977); establecen una vía de escape a las predadores (JANZEN, 1970, 1972); colonizan nuevos parches y hábitats (LIVINGSTON, 1972; SMITH, 1975); y establecen una vía de flujo de genes (LEVIN y KERSTER, 1974).

Han sido numerosos los estudios que han analizado diferentes atributos,

tanto de las plantas como de los frugívoros, relacionados con la interacción, llegándose a la conclusión de que existen adaptaciones mutuas en tendencias relevantes para la dispersión, que refuerzan el beneficio mutuo de la interacción. En consecuencia existiría potencial para cambio evolutivo en los participantes en respuesta a la interacción mutualista. En este contexto diversos atributos de las plantas y frugívoros relacionados con la dispersión y frugivoría se interpretaron inicialmente como manifestaciones de coevolución (HOWE, 1977; HOWE y ESTABROOK, 1977; STILES, 1980; HERRERA, 1982a). Sin embargo, en la actualidad se reconoce la dificultad del establecimiento de sistemas coevolutivos (JANZEN y MARTIN, 1982; WHEELWRIGHT y ORIAN, 1982; HERRERA, 1985a; 1986; 1988a).

En cualquier caso, la dispersión de semillas por un animal es una etapa fundamental en el ciclo reproductivo de muchas plantas, constituyendo junto con la polinización sus dos fases dispersivas. Puesto que la interacción del frugívoro con la planta tiene lugar en la etapa final del ciclo reproductivo, desempeña un papel de "criba" de forma que puede anular el resultado de eventos previos como el crecimiento, la floración y la polinización la planta (HERRERA, 1988a; JORDANO, 1989a; 1991). Además la selección y combinación de frutos en ingestas mixtas por parte de los frugívoros puede modelar la evolución de la comunidad de plantas (HERRERA, 1985b; HOWE et al. 1985; KATUSIC-MALMBORG y WILLSON, 1988; WILLSON, 1988).

Por otra parte, hay una gran diversidad de vertebrados frugívoros dispersantes. Para la mayoría de las plantas que utilizan como sistema de dispersión de sus semillas la endozoocoría, los vectores dispersantes son fundamentalmente aves y mamíferos (murciélagos, primates, ungulados, carnívoros) (JANZEN, 1983; MARSHALL, 1983; HOWE, 1986; FLEMING, 1986; HERRERA, 1989), aunque también pueden serlo reptiles e incluso peces (HOWE, 1986). Se han descrito síndromes de dispersión según el grupo fundamental de vertebrados dispersantes (WILLSON et al. 1987). Así se reconocen síndromes de dispersión por aves, por vertebrados carnívoros y por mamíferos en general (VAN DER PIJL, 1982; KNIGHT y SIEGFRIED, 1983; GAUTIER-HION et al. 1985; WILLSON et al. 1987; HERRERA, 1989; DEBUSSCHE e ISENMANN, 1989). En concreto en el área Mediterránea los únicos dispersantes conocidos son aves y mamíferos (fundamentalmente carnívoros) (HERRERA, 1989; DEBUSSCHE e ISENMANN, 1989), mientras que en las zonas tropicales la dispersión es también en gran medida llevada a cabo por primates y quirópteros (por ejemplo, HARDING, 1981; HLADIK, 1981, FLEMING, 1982; 1986).

Se han descrito complejas asociaciones de *plantas productoras de frutos-*

frugívoros dispersantes en los trópicos fundamentalmente (HOWE y STEVEN, 1979; HOWE y VANDE KERCKHOVE, 1979; 1980; HOWE, 1981, 1986 entre muchos otros), pero también en zonas templadas (THOMPSON y WILLSON, 1979; HERRERA, 1982a, 1984 a,b; 1985b; HERRERA y JORDANO, 1981); habiéndose mostrado notables paralelismos, en las tendencias relacionadas con la dispersión. Inicialmente se consideró que los frutos tropicales eran más recompensantes que los de las zonas templadas (SNOW, 1971; WHITE, 1974) y que por ello en estas últimas raramente se establecían sistemas coadaptados plantas-frugívoros (SNOW, 1971; HOWE y ESTABROOK, 1977). Sin embargo, posteriormente se han establecido asociaciones complejas en el área Mediterránea (HERRERA, 1984 a, b; 1985b; JORDANO, 1984a; 1987 a,b), y HERRERA (1981a) ha demostrado que los frutos tropicales, si bien más nutritivos que los de zonas templadas, no eran por ello más recompensantes, al menos en lo referente a frutos mediterráneos.

Se han descrito también patrones estacionales en las relaciones planta-frugívoro, más marcados en las zonas templadas, habiéndose encontrado en estas que los mayores picos de fructificación se dan en las épocas de paso migratorio otoñal (STILES, 1980; HERRERA, 1982a; JORDANO, 1985; WHEELWRIGHT, 1986, SNOW y SNOW, 1988). Sin embargo, las investigaciones de numerosos autores sugieren que si bien los modelos de fructificación estacional tienen un importante efecto sobre los ciclos anuales de muchos frugívoros, los animales tienen un efecto muy limitado sobre el modelo de abundancia temporal de frutos (JORDANO, 1991 y referencias allí dadas).

Del mismo modo se han reflejado ajustes entre las necesidades de los frugívoros en cada estación y las composiciones de los frutos, de forma que las plantas tratan de atraer a los frugívoros localizando en sus frutos la recompensa adecuada a sus demandas estacionales (SNOW, 1971; HERRERA, 1982a; SNOW y SNOW, 1988, ver no obstante JOHSON et al. 1985). Así en este sentido los frutos invernales mediterráneos parecen estar adaptados a las demandas energéticas de los frugívoros invernantes en el área Mediterránea (HERRERA, 1982a). En concreto en este ambiente y a lo largo de todo el Valle del Guadalquivir las relaciones de dependencia planta-frugívoro se polarizan, de forma que hay una dos especies de plantas que son consumidas por todos los frugívoros, mientras que las plantas raras son consumidas exclusivamente por unas pocas especies frugívoras con alta dependencia por los frutos como alimento, que las incluyen en su dieta con el fin de equilibrarla (HERRERA, 1984 a; 1985 b; JORDANO, 1984a, 1988). Una de estas especies de plantas que polarizan durante la invernada la interacción planta-

frugívoro es precisamente Olea europaea var. sylvestis.

El olivar en el marco de la frugivoría en el área Mediterránea.

El cultivo del olivar ocupa grandes extensiones en el área Mediterránea (más de 1 millón de has sólo para Andalucía). Este cultivo se ha desarrollado a partir de la selección que el hombre ha realizado durante milenios por el fruto del acebuche (uno de los elementos naturales más característicos del matorral mediterráneo).

Las zonas actualmente ocupadas por el olivar y otros cultivos estuvieron ocupadas ancestralmente por el matorral, caracterizado por la elevada presencia de especies productoras de frutos otoño-invernales (HERRERA, 1983; 1985b; JORDANO, 1984a). Estos matorrales se constituían como cuarteles de invernada de aves frugívoras (JORDANO, 1985). Al ser sustituido en gran parte los matorrales por el olivar, algunas de las especies que ocupan aquellos han sido capaces de instalarse en los olivares. Así, este cultivo se consitutye en la actualidad como cuartel de inveranda de grandes contingentes de individuos de estas especies (MUÑOZ-COBO, 1987) mientras que otros frugívoros del matorral no han sido capaces de adaptarse al cultivo, no presentándose en éste o bajando drásticamente sus abundancias (MUÑOZ-COBO y PURROY, 1980; RODRIGUEZ, et al. 1986, MUÑOZ-COBO 1987). De lo expuesto deducimos que algunas de las especies frugívoras que pueblan los olivares durante el otoño e invierno han podido verse preadaptadas al cultivo merced a una serie de características semejantes entre el matorral y los olivares, semejanzas que conciernen fundamentalmente a los frutos.

Por otra parte existen distintas variedades cultivadas en Andalucía (BARRANCO y RALLO, 1984; LOPEZ ONTIVEROS, 1982), que mantienen niveles de productividad, tamaños, forma y fenología de maduración diferentes. Son asimismo distintas sus distribuciones en Andalucía y la evolución en la progresión de su recolección.

Por tanto las variedades de aceituna consitutyen un potencial campo de ensayo para contrastar las posibles adaptaciones de los frugívoros al olivar.

OBJETIVOS

A lo largo de este trabajo desarrollamos como objetivos más importantes:

1. Esclarecer el papel de las Variedades de olivar en la invernada de aves frugívoras.
2. Analizar las relaciones entre la abundancia de frugívoros y abundancia de fruto disponible.
3. Determinar la influencia del cosechado parcial del olivar en los niveles

de abundancia y distribución de los frugívoros.

4. Determinar los modelos de selección trófica realizada por los frugívoros.

5. Analizar las condiciones de supervivencia de los frugívoros en el olivar en relación a acebuchares y matorrales.

6. Esclarecer los principales patrones preadaptativos seguidos por las aves frugívoras que ocupan los olivares durante la época otoño-invernal.

HIPOTESIS DE TRABAJO

La hipótesis general sobre la que se centra el estudio establecería que:

* Determinadas especies de aves frugívoras otoño-invernales que ocupan el matorral mediterráneo están preadaptadas al cultivo del olivar.

Otras hipótesis de trabajo serían las siguientes:

* **Hipótesis:** Los frugívoros se distribuyen en el olivar en función de la disponibilidad de fruto. **Predicciones:** se establecerán relaciones con la disponibilidad de fruto que se darán tanto a escala local como a una escala de orden superior que comprende el Valle del Guadalquivir. Estas relaciones en los olivares guardan una fuerte relación con el grado de vecería y la diferente fenología de maduración de las variedades. Los frugívoros mostraran abundancias superiores en aquellos olivares con mayores frecuencias de frutos de tamaño adecuado para su ingestión completa. Los frugívoros responden al cosechado parcial del olivar concentrándose en los parches cosechados, siendo esta concentración cada vez mayor conforme avanza la recolección.

* **Hipótesis:** Los frugívoros ajustan su dieta a la disponibilidad de frutos y artrópodos como recurso alternativo, siendo éste último un suplemento en la dieta. **Predicciones:** La aceituna constituirá una mayor fracción en la dieta en aquellos momentos en que haya mayor disponibilidad. Asimismo, en las mismas fechas será mayor su representación en aquellos olivares con mayor cantidad de fruto disponible. Las relaciones con la disponibilidad de aceituna serán mayores que aquellas que se establezcan con la disponibilidad de artrópodos u otros recursos. La diversidad de frutos consumidos será mayor en acebuchares y matorrales que en olivares.

* **Hipótesis:** La selección de fruto realizada por los frugívoros obedece básicamente, en el caso de las aceitunas, a los tamaños que ellos pueden ingerir completamente, jugando la calidad del fruto (calidad varietal y el estado de la aceituna) un papel posterior. **Predicciones:** Los frugívoros consumirán

preferentemente aquellos frutos que pueden manipular más fácilmente. El picoteo de la aceituna puede ser una pauta de consumo habitual en los olivares, ante la ausencia de suficientes frutos de tamaño adecuado para la ingestión completa por los frugívoros. La consistencia por la elección del tamaño de fruto será mayor que aquella por la calidad del mismo.

* **Hipótesis:** El olivar es un medio subóptimo para los frugívoros como consecuencia de su escasa diversidad de frutos y sus tamaños limitantes. **Predicciones:** Las diferentes especies frugívoras y el conjunto de ellas serán más abundantes en matorrales y acebuchares que en olivares. La variabilidad relativa de los frugívoros de mayor tamaño entre olivares y los medios naturales será menor que la de aquellos de pequeño tamaño. La inclusión en la dieta de otros recursos no fruto será mayor en olivares que en acebuchares y en estos que en matorrales. El balance energético, proteico y mineral serán inferiores en olivares para un mismo esfuerzo alimenticio, reflejándose en la condición corporal.

I. AREA DE ESTUDIO

El presente estudio se ha desarrollado en el valle del Guadalquivir, donde el cultivo del olivo alcanza su máxima representación (véase figura 1.1.). La Depresión del Guadalquivir se extiende a lo largo de los bordes escarpados de la meseta castellana, limitada al sur por las serránias Béticas. Se trata de una llanura de forma triangular que se alarga en dirección ENE y OSO y se abre al Océano Atlántico donde desemboca el río Guadalquivir. Hacia su parte oriental la llanura se va estrechando, mientras que se ensancha considerablemente en el extremo más occidental. Se trata de un gran territrio hundido como consecuencia de los movimientos alpinos, relleno por sedimentos terciarios (del Mioceno) de origen casi exclusivamente marino (MACHADO y ARROYO, 1982), con materiales muy finos, lo que repercute en las formas suavemente onduladas del relieve general. La altitud media de la Depresión del Guadalquivir es de 150 metros, sobresaliendo en la llanura escasos relieves. En general dominan las colinas suavemente onduladas, propias de los terrenos margosos, entre los que se encajan anchos valles fluviales rodeados de terrazas, más extensas a medida que avanza el curso del río. Sin embargo, la campiña de Jaén, con una cota media de 450 metros de altitud, ofrece un relieve mucho más accidentado que el resto de la campiña Bética (MACHADO y ARROYO, 1982).

En concreto, las zonas de estudio fueron seleccionadas en función del predominio del olivar sobre otros cultivos, abarcando desde localidades orientales (en la provincia de Jaén) a otras bastante más occidentales (en las provincias de Córdoba y Sevilla), y ubicadas en el corazón del cultivo de diferentes variedades.

La región de estudio posee un clima mediterráneo (según EMBERGER et AL. 1963; PAPADAKIS, 1966, En ELIAS y RUIZ, 1977). Su característica principal se refiere a la acumulación de las precipitaciones durante otoño e invierno (noviembre-abril), originando un periodo estival muy cálido. Según la clasificación de RIVAS MARINEZ, 1981), el olivar estudiado se encuadra dentro de los pisos Mesomediterráneo (fundamentalmente en los olivares de Jaén) y Termomediterráneo en los olivares de Córdoba y Sevilla.

En general, todo el valle del Guadalquivir presenta condiciones climatológicas muy apropiadas para el cultivo, con temperaturas invernales que raras veces bajan por debajo de los -7°C y precipitaciones anuales superiores a los 500 mm (HIGUERAS, 1961; ELIAS Y RUIZ, 1977).

En el capítulo de material y métodos se da información adicional sobre la

localización de las parcelas de estudio según comarcas olivareras.

II. MATERIAL Y METODOS

2.1. SELECCION DE LAS VARIEDADES Y PARCELAS DE ESTUDIO.

Puesto que este estudio trata de esclarecer las relaciones de frugivoría que se dan en los olivares, escogimos aquellas variedades (cultivares) de aceituna (*Olea europaea* var. *europaea*) destinadas a molino más extensamente cultivadas en Andalucía. Estas variedades ordenadas por ranking de extensión de su cultivo son *Picual*, *Hojiblanca*, *Lechín* y *Picudo* (ver BARRANCO Y RALLO, 1984), que constituyen cerca del 80 % del olivar andaluz. Por otro lado para afrontar este estudio escogimos al *acebuche* (*Olea europaea* var. *silvestris*, elemento característico del matorral y precursor silvestre de las variedades de olivo cultivadas, como patrón natural con el que contrastar qué pautas preadaptativas podrían estar facilitando el masivo asentamiento en el olivar de determinadas especies de aves frugívoras. Otros cultivares ocupan extensiones relevantes en Andalucía, por ejemplo *Manzanilla*, *Gordal*, *Verdial*..., pero su aprovechamiento para aderezo causa generalmente su recolección en "verde", por lo que son denominadas variedades de "verdeo". Puesto que los frugívoros en general consumen el fruto en estado maduro, en el caso de la aceituna cuando ésta alcanza el color negro, no son de interés para nuestro estudio. A continuación se indica la extensión ocupada por cada variedad en Andalucía así como las provincias en las que mayoritariamente se ubica su cultivo.

<u>Variedad</u>	<u>Superficie (Has.)</u>	<u>% del olivar Andaluz</u>	<u>Area principal de cultivo</u>
picual	589443	44.19 %	Jaén y Córdoba.
hojiblanca	217433	16.30 %	Córdoba Y Málaga.
lechín	185432	13.90 %	Sevilla y Granada.
picudo	60441	4.53 %	Córdoba.
Total	1052749	78.92 %	

Ver BARRANCO y RALLO (1984) para descripción de árbol y fruto en cada variedad, así como para aclaración sobre las muy diversas sinonimias utilizadas para nombrar cada variedad según áreas de cultivo.

Una vez escogidas las variedades sobre las cuales se centraría el estudio se procedió a la selección y caracterización de las parcelas de cada variedad. En cada caso se eligió una parcela en la que se mantenían constantes, en la medida de lo posible, los parámetros estructurales respecto a las parcelas del resto de las variedades. En particular se tendió a homogenizar entre parcelas el estado de crecimiento y edad del olivar (MUÑOZ-COBO, 1987; 1991), y el marco de plantación. La selección de dichas parcelas se efectuó también en función de rasgos tales como la pureza del cultivo, lo que implica grandes extensiones y ausencia de ecotonías. En este sentido la principal dificultad fue la mezcla de

variedades que se dan en algunas zonas. En concreto, la mezcla que se da entre *picudo* y *hojiblanca* en las zonas de mayor abundancia de ambas, y la mezcla de *lechín* con *verdial* y otras en las zonas de mayor abundancia de *lechín*. Las parcelas elegidas se hallaban en el corazón del cultivo de cada variedad y sus extensiones fueron de tamaño considerable, al menos 3 Kms de lado, lo que representa 900 hectáreas continuas de cultivo (9 Km²). Estaban, además, inmersas en olivares que ocupaban normalmente miles de hectáreas.

La distribución definitiva de las parcelas según comarcas olivareras (LOPEZ ONTIVEROS, 1982) fue la siguiente:

Variedad picual: Comarca Jaén-Martos (provincia de Jaén). Población más cercana Torredonjimeno (a 10-15 Kms.). Marco de plantación 12x12 a 14x14. Olivos de tercer a cuarto estado de crecimiento. Cobertura del arbolado 20-25 %. Número de pies arbóreos/olivo 2-3.

Variedad hojiblanca: Comarca Campiña y Penibética (provincia de Córdoba). Población más cercana Lucena (a 5 Kms.). Marco de plantación 12x12 a 14x14. Olivos de tercer estado de crecimiento. Cobertura arbórea 20-30 %. Número de pies arbóreos/olivo 3-4.

Variedad lechín: Comarca Campiña (provincia de Sevilla). Población más cercana La Puebla de Cazalla (a 3 Kms.). Marco de plantación 12x12 a 15x15. Olivos de tercer y cuarto estado de crecimiento. Cobertura arbórea 20-30%. Número de pies arbóreos/olivo 1.

Variedad picudo. Comarca Campiña y Penibética (provincia de Córdoba). Población más cercana Castro del Rio (a 3-5 Kms.). Marco de plantación 12x12. Olivos de tercer y cuarto estado de crecimiento. Cobertura arbórea 20-30%. Número de pies arbóreos/olivo 2.

Acebuchar. Situado en las estribaciones de Sierra Morena (provincia de Córdoba). Población más cercana Alcolea (a 5-7 Kms.). Altamente dominado por *Olea europaea var. sylvestris*. Frecuente, aunque con mucha menor cobertura, *P. lentiscus*.

Todos los seguimientos que se llevan a cabo en esta memoria fueron efectuados en la mismas parcelas, manteniéndose éstas en las dos temporadas de estudio.

2.2. ESTRUCTURA DE LA VEGETACION.

Un medio tan simplificado y "estereotipado" como el olivar requiere poco esfuerzo en la determinación de la estructura del hábitat, al menos en lo que se refiere al arbolado y en los rasgos relevantes para nuestro estudio. Nosostros atendimos fundamentalmente a las siguientes características:

Los marcos de plantación (distancia entre olivos dentro de una misma fila y entre filas) eran establecidos durante la selección de las parcelas mediante el conteo de pasos (de 1 metro de longitud). El número de pies por olivo era determinado por anotaciones en cada parcela a lo largo de los múltiples muestreos de aves. La altura de los olivos fue determinado por un procedimiento de triangulación (ver JAMES y SHUGART, 1970; REY, 1991). La cobertura arbórea aproximada fue calculado asumiendo forma circular en la proyección de la copa de los olivos y midiendo el radio de los mismos. Simultáneamente se consideraba el

marco de plantación. La cobertura resultante era la superficie ocupada por copa de olivo sobre el cuadrado imaginario formado por cuatro olivos (dos de una fila y otros dos de la fila contigua). El estado de crecimiento era determinado siguiendo a MUÑOZ-COBO y PURROY (1980) y MUÑOZ-COBO (1987).

En el caso del acebuchar su diferente estructura y complejidad requirieron procedimientos diferentes. Sin embargo sólo se le prestó atención a la cobertura arbustiva, cobertura arbórea, cobertura constituida por Olea europaea y Pistacia lentiscus; número de especies totales en fruto; frecuencia de aparición de acebuches arbustivos y arbóreos y frecuencia de aparición de lentisco en transectos de 100 metros por 20 de lado.

Las diferentes variables estimadas únicamente fueron usadas para caracterizar y homogenizar las diferentes parcelas de estudio, y no serán usadas en los análisis a lo largo de esta memoria.

2.3. PATRONES FENOLOGICOS, COSECHAS Y CARACTERISTICAS MORFOLOGICAS Y NUTRITIVAS DE LOS FRUTOS.

Fenología de maduración del fruto

Ramas de olivos individuales de cada variedad eran marcadas antes de que se produjera la ocupación del olivar por los frugívoros. 4 ramas, generalmente en direcciones perpendiculares, eran marcadas en 10 olivos de cada variedad durante 1989-90. En el caso del acebuchar se marcaron sólo 6 acebuches en dicha invernada debido a la dificultad de encontrar acebuches con fruto próximos. En la temporada siguiente fueron marcadas 4 ramas en 20 olivos por variedad y 12 acebuches. El número de frutos de cada rama era clasificado en base a 4 categorías de maduración de la aceituna: verde, pintoná, violetas no disponibles y negras (maduras). A lo largo de los análisis las tres primeras categorías eran agrupadas en la categoría de fruto no maduro (no disponible). La evolución de la maduración se siguió cada quincena para todos los árboles marcados.

En estas ramas se anotó simultáneamente el número de frutos que desaparecían (normalmente caídos en olivar, y caídos o sustraídos en acebuchar), y el número de frutos deteriorados (atacados por insectos, secos, con efectos de heladas...). También se contó y retiró el fruto de los ruedos de olivos marcados (sólo durante la temporada 1989-90).

Determinación de las cosechas.

Las cosechas se determinaron mediante encuestas a cuadrillas de aceituneros en labor de recolección, las cuales eran siempre realizadas al jefe de la cuadrilla (manijero). Eran descartadas las encuestas a comienzos de la

recolección ya que normalmente los encuestados tenían dificultades en precisar las producciones. El encuestado normalmente daba una idea de la producción total del terreno y del número de olivos que tenía (era traducido a Kg/olivo) o hacía directamente una estima en Kg/olivo. En este último caso normalmente ajustaban a un intervalo de 5 o 10 Kgr, y el valor considerado fue el punto medio del intervalo. En frecuentes ocasiones durante la segunda temporada, los jefes de cuadrilla suministraron información sobre la producción exacta de la misma finca el año anterior. Durante la temporada 1989-90, y con la aceituna en verde, se realizaron estimas sobre el número de frutos por hectárea, a partir de transectos de 48 m de longitud y anchura de 6m, progresando a través del centro de la "calle" entre dos hileras de olivos. La longitud de los transectos equivale a la distancia entre 4 olivos seguidos, y la anchura de 6m es la distancia del tronco al centro de la calle. Ambos procedimientos permiten la traducción de la cosecha a número de frutos por hectárea y son por tanto comparables. Sin embargo, las estimas procedentes de transectos, y su traducción a Kg/ha en base al peso medio del fruto, infraestimaban la cosecha respecto al procedimiento anterior. La ventaja que tenía el procedimiento de la encuesta era que permitía rastrear mucho mejor la variabilidad de cosechas entre "parches" dentro de la misma parcela, que en ocasiones fue muy acusada (ver posteriormente en capítulos de resultados), y además era mucho menos costoso. A lo largo del presente estudio han sido utilizados los datos procedentes de las encuestas. No obstante, en la temporada 1989-90 el olivar de hojiblanca no cargó y el escaso fruto producido no fue recolectado. En consecuencia durante esta temporada la cuantificación del fruto se hizo a partir de los transectos.

Por otro lado la valoración de la producción de fruto en el acebuchar hubo de hacerse necesariamente a partir de transectos en las dos temporadas. Se realizaron recorridos de 100 metros por 1.5 metros de ancho en la temporada 1989-90. La muy superior producción de 1990-91 obligó a reducir dichos muestreos a una longitud de 50 metros. En ellos se contaban todos los frutos observados y las especies a las que pertenecían. Los datos eran traducidos a número de frutos/ha. y a Kgr/ha. En la tabla 2.1.a. se indica el número de transectos o número de encuestados para estima de la cosecha.

Por otra parte una vez comenzada la recolección, se estimó también la cantidad de fruto que permanecía en el campo en aquellos parches ya cosechados. Estas estimas se realizaron a partir de transectos similares a los de valoración de las cosechas, pero en este caso su longitud fue de 60 metros, distancia que

Tabla 2.1.a. Esfuerzo de muestreo para estimación de las cosechas. Ver texto para descripción de los transectos.

	<u>Encuestas</u>		<u>Transectos</u>	
	1989-90	1990-91	1989-90	1990-91
PICUAL	10	12	5	--
PICUDO	21	12	5	--
LECHIN	13	10	6	--
HOJIBL	--	10	10	--
ACEBUCHE	--	--	20	15

Tabla 2.1.b. Esfuerzo de muestreo para la estima del fruto que queda en el campo tras la recolección de la aceituna. Los muestreos fueron exclusivamente realizados en la temporada 1989-90 para picual, picudo y lechín y en 1990-91 para hojiblanca.

	<u>PICUAL</u>	<u>PICUDO</u>	<u>LECHIN</u>	<u>HOJIBLANCA</u>
nº de Transectos	10	9	9	10

equivale a la separación existente entre cinco olivos seguidos (véase tabla 2.1.b. para esfuerzo de muestreo).

Parámetros morfológicos de los frutos.

Se cogieron frutos maduros de al menos 15 olivos en cada variedad en la temporada 1989-90. Se estimaron una serie de parámetros de las aceitunas sobre 100 frutos. El **peso en fresco** del fruto entero y de la semilla fueron medidos a la aproximación de 0.01 gr. **Longitud y anchura máxima del fruto y la semilla** se midieron con un calibre a la aproximación de 0.05 mm. 50 frutos de los anteriores eran introducidos en una estufa a 40-50 °C hasta peso constante y a partir de ellos se estimó el peso seco del fruto entero. A los otros 50 frutos se les sustraía la semilla, se limpiaba bien de restos de pulpa y se introducían en la estufa a la misma temperatura. Así se estimó el **peso seco de la semilla**. **Peso fresco y seco de la pulpa**, se determinados por diferencia entre peso de fruto entero y peso de la semilla de cada fruto individual, tras efectuar ajustes mediante rectas de regresión (ver JORDANO, 1984a; 1987a para un procedimiento similar). En la temporada 1990-91 se cogieron frutos de 8 a 10 olivos de cada variedad. Para cada árbol individual se realizaron estimas de peso fresco del fruto entero, diámetro menor y diámetro mayor del fruto. Estos datos fueron utilizados para explorar la variabilidad tanto intra como interindividual en características externas del fruto. Otros parámetros morfológicos eran considerados para el conjunto como la temporada anterior.

Composiciones nutritivas de los frutos.

Se han realizado análisis bromatológicos de aceitunas, acebuchinas y frutos abortados de olivo (pulpa + epicarpio), para ambas temporadas de estudio, mediante métodos convencionales (HIDALGO, 1988) en la Unidad de Fisiología Animal del Dpto. de Biología Animal y Ecología de la Facultad de Ciencias de Granada. Entre dos y tres réplicas fueron consideradas para cada estima. La composición de los frutos era realizada sobre materia seca. Las proteínas fueron determinadas mediante digestión micro-Kjeldahl. El contenido de N obtenido era multiplicado por 6.25 (factor de conversión) para su traducción a proteínas. El contenido en lípidos se determinó por extracción Soxhlet. El contenido mineral se determinó como porcentaje de cenizas obtenidas tras ser quemada la muestra con un "horno mufla" a 600 °C durante 24 horas y dejando enfriar otras 24 horas. Los carbohidratos se calcularon por diferencia.

A partir de la composición obtenida para los frutos se realizó su traducción a contenido energético mediante los factores de conversión 9.45, 5.65

y 4.10 kcal/g para lípidos, proteínas y carbohidratos respectivamente (PAINE, 1971; KLIEBER, 1972).

2.4. COMUNIDADES DE AVES

Como método de censo se ha utilizado el taxiado (PALGEM, 1930; MERIKALIO, 1946; 1958; JARVINEN y VAISANEN, 1975). Este método se aplica sobre itinerarios de censo en los que el observador anota cuantos contactos (auditivos o visuales) obtiene con aves en una banda arbitrariamente delimitada a ambos lados del observador. En nuestro caso la banda fue de 30 metros de ancho a cada lado de la línea de progresión. Esta anchura que viene a coincidir con las tres hileras de olivos más próximas a la línea de progresión cuando el observador avanza a través del centro de una "calle" entre olivos. Los muestreos se aplicaron en unidades de 20 minutos (TELLERIA, et al. 1983; TELLERIA, 1986) sobre los que se contabilizaba mediante pasos la distancia recorrida. Con el fin de dotar a los taxiados de una cierta independencia, cada uno estuvo separado del siguiente al menos por 200 metros de distancia. Los censos eran realizados a primeras horas de la mañana, habitualmente entre las 9 y 13 horas.

Durante la temporada 1989-90 se realizaron entre 8 y 14 censos cada quincena en cada variedad desde la segunda quincena de octubre hasta la primera quincena de marzo (ambas inclusive). El esfuerzo de muestreo en censos disminuyó la segunda temporada a 6 por quincena y variedad, comenzando en la primera quincena de noviembre y finalizando en la la primera de marzo (ver tabla 2.2.). Un total de 757 taxiados fueron realizados en total entre las dos temporadas de estudio, que permiten caracterizar perfectamente la evolución temporal y espacial de los frugívoros.

2.5. ANALISIS DE LA DIETA

Las muestras de dieta eran obtenidas a partir de aves capturadas con redes "japonesas". 4 redes permanecían abiertas desde primeras horas de la mañana a últimas horas de la tarde. Las aves capturadas eran pesadas y mantenidas individualmente en sacas de tela. Con el fin de obtener muestras del contenido del tracto gastrointestinal se les realizó a los frugívoros un lavado mediante una fina sonda conectada a una jeringa. La solución introducida era de ClNa al 1% (MOODY, 1970; BRENSING, 1977; HERRERA y JORDANO, 1981). La solución era calentada y mantenida en un termo en el campo a fin de no enfriar al pájaro. Las muestras obtenidas, junto a los restos defecados eran depositadas en pequeños sobres de papel de filtro, donde se anotaba la procedencia y fecha. Las muestras así preparadas se dejaban secar al aire y se mantenían intactas durante muchos

	PICUAL				PICUDO				LECHIN				HOJIBL				ACEBUCHE			
	n	d	has	t	n	d	has	t	n	d	has	t	n	d	has	t	n	d	has	t
OCT2	14	9.4	56.2	4.7	14	9.6	57.3	4.7	9	5.6	33.5	3.0	9	6.1	36.6	3.0	13	7.6	45.4	4.3
NOV1	14	9.5	56.9	4.7	10	5.9	35.5	3.3	10	6.4	38.6	3.3	9	5.9	35.6	3.0	12	6.6	39.3	4.0
NOV2	9	5.6	34.6	3.0	9	5.8	34.7	3.0	10	6.7	40.1	3.3	8	5.3	31.6	2.7	10	5.5	32.8	3.3
DIC1	11	7.1	42.7	3.7	9	5.9	35.5	3.0	12	7.5	45.0	3.7	9	6.2	37.4	3.0	14	8.4	50.2	4.7
DIC2	13	8.3	49.7	4.3	9	6.0	35.9	3.0	10	6.4	38.2	3.3	9	6.2	36.9	3.0	12	6.5	39.1	4.0
ENE1	12	7.6	45.4	4.0	10	6.4	38.7	3.3	9	5.5	33.1	3.0	10	6.7	40.1	3.3	10	5.8	34.6	3.3
ENE2	12	7.6	45.8	4.0	11	6.9	41.3	3.7	10	6.2	37.0	3.3	10	6.3	37.7	3.3	9	4.7	28.4	3.0
FEB1	10	6.1	36.8	3.3	10	6.2	37.0	3.3	10	6.2	37.3	3.3	10	6.1	36.5	3.3	10	5.7	34.1	3.3
FEB2	11	7.2	42.9	3.7	10	6.3	38.0	3.3	9	5.6	33.9	3.0	10	6.1	36.1	3.3	12	7.0	42.0	4.0
MAR1	10	6.4	38.6	3.3	10	6.4	38.3	3.3	10	6.5	38.9	3.3	10	6.5	38.9	3.3	10	5.8	34.7	3.3
TOTAL	116	74.9	449.6	38.7	102	65.4	392.3	34.3	99	62.6	375.5	33.0	94	61.3	367.4	31.3	112	63.4	380.7	37.3

Tabla 2.2.a. Esfuerzo de muestreo en censo durante la temporada 1989-90. n = nº de unidades de muestreo (taxiados), d = distancia recorrida en muestreos expresada en kilómetros. Has = superficie censada en hectáreas. t = tiempo efectivo de censo expresado en horas.

	PICUAL				PICUDO				LECHIN				HOJIBL				ACEBUCHE			
	n	d	has	t	n	d	has	t	n	d	has	t	n	d	has	t	n	d	has	t
NOV1	6	3.6	21.8	2.0	6	3.6	21.9	2.0	6	3.4	20.6	2.0	6	3.9	23.4	2.0	6	3.0	17.7	2.0
NOV2	6	3.9	23.1	2.0	6	3.8	22.7	2.0	6	3.8	22.7	2.0	6	3.8	22.6	2.0	6	3.2	19.2	2.0
DIC1	6	3.7	22.2	2.0	6	4.0	23.8	2.0	6	4.0	23.9	2.0	6	3.8	22.6	2.0	6	3.2	19.0	2.0
DIC2	6	4.0	24.0	2.0	6	3.8	22.8	2.0	6	3.7	22.0	2.0	6	3.6	21.8	2.0	6	3.1	18.7	2.0
ENE1	6	3.9	23.7	2.0	6	3.9	23.3	2.0	6	3.8	22.7	2.0	6	3.8	22.7	2.0	6	3.2	19.0	2.0
ENE2	6	4.0	23.8	2.0	6	3.9	23.6	2.0	6	3.8	22.7	2.0	6	4.0	23.9	2.0	6	3.0	18.1	2.0
FEB1																				
FEB2	6	4.3	26.0	2.0	6	3.9	23.1	2.0					6	3.9	23.6	2.0	6	3.1	18.6	2.0
MAR1	6	3.8	23.0	2.0	6	3.9	23.5	2.0	6	3.9	23.1	2.0	6	4.0	23.8	2.0	6	3.2	19.2	2.0
TOTAL	48	31.2	187.6	16.0	48	30.8	184.7	16.0	42	26.4	157.7	14.0	48	30.8	184.4	16.0	48	25.0	149.5	16

Tabla 2.2.b. Esfuerzo de muestreo en censo durante la temporada 1990-91. n = nº de unidades de muestreo (taxiados), d = distancia recorrida en muestreos expresada en kilómetros. Has = superficie censada en hectáreas. t = tiempo efectivo de censo expresado en horas.

meses hasta el momento de su análisis. El procedimiento no causa mayor perjuicio al ave (HERRERA y JORDANO, 1981; JORDANO y HERRERA, 1981). La mortandad provocada por el procedimiento rondó el 3%, agravada por pérdidas mayores en aquellas primeras fases de estudio causada por la inexperiencia del autor. Esta mortandad está próxima al 1% obtenido por los autores anteriores, y es inferior a la mostrada por MOODY (1970).

Otras muestras de dieta, especialmente de T. philomelos, proceden de estómagos recabados a pajareros encontrados en las parcelas de estudio, o cogidas de aves capturadas con cepos. En particular el contacto con un pajarero suministró la mayor parte de las muestras de zorzal que proceden de la parcela de picual considerada en este estudio.

Para proceder a su análisis las muestras se humedecen para ablandar los tejidos vegetales y separarlos de restos animales (RALPH et al. 1985) Una vez hecho esto se separó la fracción animal, la fracción vegetal no fruto (MVNF) y la fracción de fruto y se estimó su representación visualmente con una aproximación de un 10% (HERRERA y JORDANO, 1981; JORDANO y HERRERA, 1981; JORDANO, 1984a, 1988 entre otros). Puesto que las semillas son procesadas más rápidamente que la pulpa (LEVEY, 1986) y debido los cortos tiempos de tránsito del alimento por el tubo digestivo de las especies frugívoras (HERRERA, 1984a), la identificación de los especies de frutos consumidas considerando únicamente las semillas infraestimaría claramente la diversidad de frutos consumidos (JORDANO, 1988). Por ello se realizaron preparaciones microscópicas de cada muestra fecal a fin de identificar los trozos de epicarpio de fruto presentes en ellas. Para ello empleamos la solución de Hertzwing (BAUMGARTNER y MARTIN, 1939) que pone de manifiesto al microscopio las paredes celulares. Estas muestras eran comparadas con preparaciones microscópicas realizadas previamente por el autor a partir de frutos procedentes de la zonas de estudio, y permite identificar las especies por forma y tamaño de las células, presencia de tricomas, estomas... (por ejemplo HERRERA y JORDANO, 1981; JORDANO y HERRERA, 1981; JORDANO, 1988).

Cuando en las muestras aparecían semillas, se contaban el número de ellas y se identificaba la especie. En el caso de semillas de Olea europaea se medían además su longitud y anchura máxima.

En la tabla 2.3. se refleja el número de muestras analizadas separadas por variedad y especie. Se obtuvieron también muestras de dieta de especies, que no han sido consideradas en este estudio como Parus major, Parus caeruleus, Phoenicurus ochrurus, Phylloscopus collybita, Cyanopica cyanus y Turdus merula,

Tabla 2.3. Número de muestras de dieta analizadas. La mayoría de ellas proceden de lavados del tracto digestivo, a excepción de la mayoría de las obtenidas para T. philomelos en picual, que proceden de análisis de contenidos estomacales de pájaros muertos por cepos o escopeta recabados en la parcela de estudio. De similar origen son algunas muestras de E. rubecula en esta misma parcela. En este estudio sólo fueron considerados los resultados para S. atricapilla, S. melanocephala, E. rubecula y T. philomelos.

1989-90

	<u>PICUAL</u>	<u>PICUDO</u>	<u>LECHIN</u>	<u>HOJIBL</u>	<u>ACEBUCH</u>	<u>TOTAL</u>
<u>S. atricapilla</u>	129	33	22	59	182	425
<u>S. melanocephala</u>	10	--	--	4	10	24
<u>E. rubecula</u>	38	6	2	6	35	87

1990-91

	<u>PICUAL</u>	<u>PICUDO</u>	<u>LECHIN</u>	<u>HOJIBL</u>	<u>ACEBUCH</u>	<u>TOTAL</u>
<u>S. atricapilla</u>	41	109	44	48	89	331
<u>S. melanocephala</u>	2	1	6	3	2	14
<u>E. rubecula</u>	42	15	8	5	3	73

Ambas temporadas

	<u>PICUAL</u>	<u>PICUDO</u>	<u>LECHIN</u>	<u>HOJIBL</u>	<u>ACEBUCH</u>	<u>TOTAL</u>
<u>S. atricapilla</u>	170	142	66	107	271	756
<u>S. melanocephala</u>	12	1	6	7	12	38
<u>E. rubecula</u>	80	21	10	11	38	160
<u>T. philomelos</u>	87	12	3	2	5	109
<u>P. major</u>	2	3	5	9	4	23
<u>P. caeruleus</u>	--	--	--	--	4	4
<u>P. ochrurus</u>	2	1	1	1	2	7
<u>P. modularis</u>	--	--	--	1	2	3
<u>C. cyanus</u>	--	--	--	--	2	2
<u>T. merula</u>	--	--	--	--	1	1
<u>P. collybita</u>	2	--	--	3	4	9
<u>M. alba</u>	--	--	--	1	--	1
<u>C. brachydactyla</u>	--	7	7	--	--	14
TOTAL	355	187	98	142	345	1127

Prunella modularis, Motacilla alba, Certhia brachydactyla detectándose en la mayoría de ellas restos de Olea europaea.

2.6. MUESTREO DE ARTROPODOS.

La disponibilidad de artrópodos fue muestreada a 3 niveles: suelo, ramas principales del olivo y ramas periféricas.

Los muestreos de artrópodos de suelo se efectuaron mediante vasos enterrados de forma que la boca quedara a nivel de superficie. El líquido utilizado fue agua con formol y detergente para disminuir la tensión superficial y evitar que los insectos caídos escapen. Los vasos eran colocados al anochecer y eran recogidos a las 24 horas. Solamente se colocaron vasos en el acebuchar y en el olivar de picual.

Los muestreos sobre ramas principales y periféricas del olivo se realizaron sobre una base quincenal en cada variedad cultivada y en el acebuchar, y consistieron de observaciones directas de abundancia de artrópodos por unidad de tiempo. Aquellos sobre ramas periféricas se realizaron en la temporada 1989-90, llevándose a cabo 6 muestreos de 10 minutos (un muestreo sobre un olivo) por quincena y variedad. En la temporada 1990-91 se realizaron los muestreos sobre ramas principales, que fueron 12 por variedad y quincena, cada uno de ellos de 5 minutos de duración y efectuado sobre 12 olivos diferentes.

Tanto en los muestreos sobre ramas principales y periféricas se contaban aquellos insectos con tamaño mayor de 1 mm de longitud (CARRASCAL y TELLERIA, 1989). El esfuerzo de muestreo total fue de 50 horas de observación en ramas periféricas y 40 horas sobre ramas principales.

2.7. SELECCION Y PROCESAMIENTO DEL FRUTO

El estudio de este aspecto de la memoria ha sido completada prácticamente en aviarios y se ha realizado para S. atricapilla y Turdus philomelos. Comenzó en la temporada de invernada 1990-91 y se ha completado en la temporada 1991-92. Aves capturadas con redes japonesas, ya establecidas en el olivar, o bien capturadas durante el período de paso con reclamos, eran mantenidas en *jaulas de mantenimiento* de 40x30x40 cms construidas para tal fin. Las jaulas se recubrían de tela por todas las caras expuestas a excepción de aquella de entrada a la jaula con el fin de que el pájaro se sintiera más refugiado. El suelo de la jaula se recubrió de tierra con el fin de mantener una mayor higiene. Las aves eran mantenidas con una dieta consistente en alimento universal para insectívoros, fruto (fundamentalmente aceituna y acebuches) y larvas de Tenebrio molitor. Agua y alimento estuvieron disponibles ad libitum. En estas jaulas se seguía en los

periodos iniciales de estancia el peso de los pájaros cada uno o dos días para observar la evolución de cada uno de ellos y su adaptación a la jaula. Una vez estabilizado el peso de los individuos, el control del mismo se realizó a intervalos de tiempo más largos. Los zorzales eran situados en las jaulas individualmente, mientras que las capirotadas lo eran en grupos de dos o individualmente. Además de capirotadas y zorzales comunes se consiguió mantener exitosamente petirrojos y cabecinegras.

Selección del fruto

Se han considerado dos aspectos generales: por un lado la selección de tamaño y por otro la selección de la calidad del fruto. Para tal fin se construyeron 3 *jaulas de experimentación* de 1x1x1 metros. Estas jaulas llevaban acopladas en una pared otra pequeña *jaula "refugio"* donde el ave se aquerenciaba y a través de la cual se podía realizar el intercambio cuando se fuera a someter al pájaro a experiencia. Si bien las tres jaulas eran iguales, en realidad dos de ellas actuaron como jaulas de adaptación, mientras que en la tercera se llevaron a cabo todas las experiencias de selección. Al igual que las *jaulas de mantenimiento* éstas tenían las paredes recubiertas de tela y el fondo fue de tierra. Las aves una vez adecuadamente establecidas en las *jaulas de mantenimiento* y ya dispuestas para experiencia eran trasladadas a las *jaulas de experimentación* (las capirotadas a una jaula y los zorzales a la otra), de forma que cuando se le fuera a someter al experimento el ave no extrañara su nueva estancia. Estas últimas jaulas llevaban adaptadas unos soportes para frutos, que se diseñaron de forma que pudieran introducirse o extraerse a través de unas ranuras en la parte superior de la jaula sin necesidad de abrir ésta. Se prepararon 2 soportes para cada jaula, a los que se accedía necesariamente a través de una "percha" de madera (véase figura 2.1.). Cada soporte estuvo diseñado para mantener colgando 8 frutos. La distancia a la que los frutos quedaban de la percha era variable, teniendo dos posiciones, una adecuada para el acceso al fruto de S. atricapilla y otra adecuada para T. philomelos.

La metodología específica para las experiencias de selección se indica en el capítulo correspondiente (capítulo 6). Las experiencias se rodaron con cámara de video.

Procesamiento del fruto

Se analizaron tiempos de paso de la pulpa y evacuación de la semilla para S. atricapilla y T. philomelos, mediante observación con cámara de video. Se construyeron 4 jaulas para este fin con dimensiones de 40x40x40 cms, recubiertas

de tela y cuyo fondo era una bodega extraible de aluminio que iba recubierta de papel filtro. Cada pájaro fue situado individualmente en una de estas jaulas, donde se le colocaba un fruto individual en el suelo de la jaula, y permanecían bajo observación durante dos horas. Cuando el pájaro defecaba el papel de filtro se manchaba y era fácilmente observable en la pantalla. Igualmente se observaba fácilmente la defecación o regurgitación de la semilla, siendo controlados los tiempos por el cronómetro del video. Los tiempos considerados fueron desde la ingesta (o primera ingesta en caso de picoteo de fruto) hasta la primera defecación de pulpa. También se consideró la última defecación.

Al pájaro que iba a ser sometido a la experiencia se le retiraba la comida la noche anterior y se le dejaba en ayunas las dos o tres primeras horas de la mañana para garantizar que el tracto digestivo del ave estuviera vacío.

Picoteo del fruto

El análisis del picoteo del fruto se siguió tanto en las experiencias de tiempo de tránsito, como en experiencias complementarias, realizadas siempre en las últimas jaulas descritas. Se consideraron secuencias de picoteo (una secuencia implicaba todos aquellos picotazos seguidos hasta que el pájaro se desinteresaba por el fruto), tiempo de duración de la secuencia y número de picotazos dados en esa secuencia. Puesto que observaciones previas de comportamiento de los pájaros en las *jaulas de mantenimiento* mostraban que el ave era reacia a comenzar el picoteo si el fruto no estaba previamente abierto (sobre todo las capirotadas), las aceitunas se le colocaban al pájaro ligeramente abiertas para inducirlo a picotear. El fruto en experiencia era previamente pesado, y una vez completado el experimento los restos del fruto (no heces) eran también pesados. Por diferencia se extrajo la cantidad de pulpa fresca ingerida, que era posteriormente traducida a cantidad de materia seca y contenido energético total ingerido. Puesto que el fruto abierto pierde más rápidamente agua, se efectuaron correcciones para estas pérdidas a partir de frutos que permanecían abiertos dos horas, pesándose antes y después de este periodo.

Las experiencias eran rodadas con video y durante el examen de las películas se anotaban las series de picoteo (una serie era aquella secuencia de picotazos sucesivos hasta que el ave se desinteresaba por el fruto), el número de picotazos efectuados y la duración de cada serie.

Respuesta al estado del fruto

Con el fin de ver si S. atricapilla y T. philomelos respondían selectivamente desechando frutos con algún tipo de deterioro (predados,

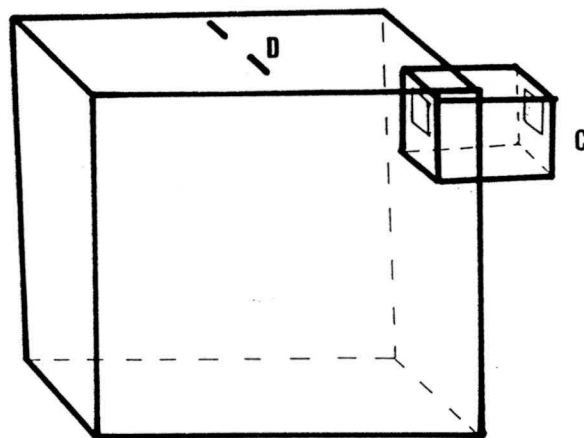
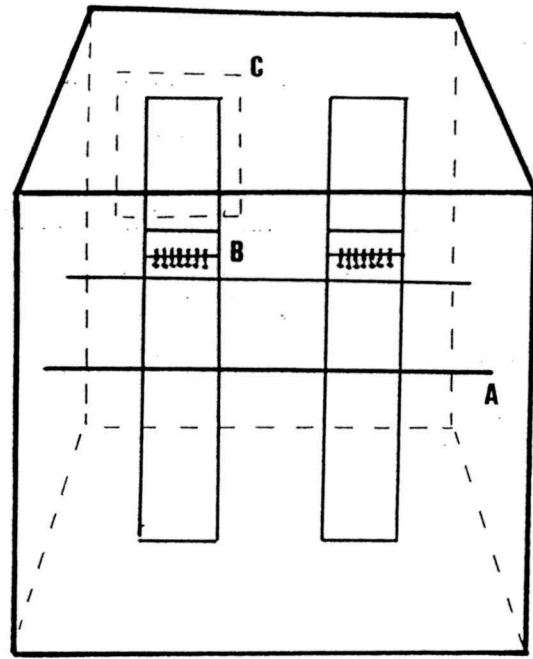


Figura 2.1. Diseño de las jaulas de experimentación. Se presentan una vista frontal y otra lateral. A = perchas, B = soportes de frutos, C = jaula "refugio", D = ranuras de extracción de los soportes de frutos.

desecados, con algún tipo de deformación), se le colocó a cada ave en las jaulas de mantenimiento un dispositivo en el que se engancharon 20 frutos de acebuches (10 sin alteración y 10 con algún tipo de deterioro situados alternando un tipo y otro). Tras dos horas se contaban los frutos de cada clase que habían desaparecido.

2.8. CONSIDERACIONES METODOLOGICAS. PROBLEMAS DE PSEUDOREPLICACION.

Un estudio como el realizado por nosotros presenta los problemas de inferencia estadística que surgen como consecuencia de estudiar ecosistemas completos. Esto es, la dificultad de establecer un número adecuado de réplicas para cada tratamiento efectuado (LIKENS et al. 1970; HURLBERT, 1984; LIKENS, 1985; CARPENTER, 1989). Como HURLBERT (opus cit) comenta, a lo que puede llegarse de muestreos en unidades experimentales únicas (en nuestro caso diferentes muestreos en la misma fecha y en diferentes fechas en una parcela de cada cultivar) es a concluir sobre diferencias existentes o no entre localizaciones, pero en ningún momento a diferencias debidas a tratamientos (en nuestro caso variedades). Esto añade un problema de difícil solución para nuestro estudio, pues nos resultó imposible multiplicar el nº de parcelas de cada variedad y efectuar en ellas todos los seguimientos que se llevaron a cabo. Sin embargo, lo que pretendemos es, precisamente, resaltar que existen diferencias a lo largo del conjunto del olivar del Valle en cuanto a distribución de tamaños, niveles productivos, fenologías, alternancia de cosechas, etc, que provocan diferentes respuestas en los frugívoros. Por tanto, cuando a lo largo del texto nosotros establezcamos diferencias entre variedades, estaremos aludiendo, en realidad, a diferencias entre las parcelas de estudio, que podrían deberse a la distinta naturaleza de las variedades. En cualquier caso, si esas diferencias son un efecto o no de las variedades es de interés secundario, más aún, cuando éstas se hallan regionalmente localizadas y restringidas.

Diferentes autores han sugerido soluciones para estudios de ecosistemas completos, que se concluyen en la denominada estadística de intervención (RIAS) (CARPENTER et al. 1989), por la cual se toman muestras antes y después de efectuar un tratamiento, tanto en zona tratada como no tratada. Nosotros, a lo largo del estudio, pensamos en aplicar esta metodología de forma que la zona no tratada fuera un acebuchar o matorral no degradado, la tratada fueran las diferentes parcelas de olivar consideradas y lo que se analizaba era el efecto que sobre los frugívoros tuvo la alteración del matorral y su sustitución por olivar. Sin embargo, como ya hemos comentado el método requiere muestrear en la

zona no tratada (matorral), antes y después del tratamiento, esto es en nuestro caso antes y después de la implantación del olivar. Lógicamente esto es imposible cronológicamente.

HULBERT (1984) sugirió para evitar problemas de pseudoreplicación que los resultados debían expresarse mediante gráficos y tablas a partir de los cuales realizar inferencias no estadísticas. Sin embargo, posteriormente STEWART-OATEN et al. (1986), en una crítica a parte del trabajo del autor anterior, indicaban que ninguna de las objeciones de HULBERT contra el uso de la estadística inferencial, en el contexto de la pseudoreplicación, se resuelve por la presentación de gráficos y tablas, e incluso las conclusiones erróneas pueden verse acentuadas.

Una dificultad adicional surge como consecuencia del tratamiento temporal que se le da a nuestro estudio (evoluciones quincenales). El planteamiento temporal, a la hora de comparar la evolución de las diferentes características productivas, fenológicas, etc., y abundancias de frugívoros entre parcelas, origina una cierta falta de independencia entre los valores obtenidos en cada quincena que pueden originar pseudoreplicación de tipo "temporal" (HULBERT, 1984). No obstante dicha falta de independencia resulta algo cuestionable en el marco de nuestro estudio ya que en absoluto está clara la estabilidad de las poblaciones de frugívoros en el olivar. Así, por ejemplo, en estudios de evoluciones temporales han sido utilizados en ocasiones diseños de medidas repetidas para establecer diferencias en abundancia de fruto y frugívoros, como es el caso del estudio de LEVEY (1988a). Este tipo de diseño será utilizado por nosotros a lo largo de la presente memoria en los análisis temporales.

RESULTADOS

III. EL FRUTO

Olea europaea var. sylvestris Brot. es el precursor silvestre de los olivos (Olea europaea var. europaea L.) que son extensivamente cultivados en la cuenca mediterránea. La variedad silvestre es una planta característica en el matorral mediterráneo del Sur de España. Está muy relacionada con O. crhysophylla Lam. y con O. laperrini Batt y Trab. que crecen en las montañas de Hoggar, Argelia (ZOHARY y SPIEGEL-ROY, 1975; CEBALLOS y RUIZ, 1979).

El fruto en la variedad silvestre es una drupa de unos 8 mm. de diámetro que cuando alcanza la madurez presenta un color negro brillante. Contiene una semilla única con un endocarpio muy duro. El período de maduración, típicamente invernal, se extiende desde finales de octubre a mediados de marzo (JORDANO, 1987a). La pulpa del fruto en estado maduro es muy rica en lípidos, variando los niveles de éstos considerablemente en el curso de la maduración (LOUSSERT y BROUSSE, 1980). Los frutos de Olea europaea var. sylvestris constituyen junto con los de Pistacia lentiscus, el grueso de la dieta de la avifauna frugívora invernante en el sur de Europa (HERRERA, 1982a; 1984b; JORDANO, 1984a; 1987a; 1988; 1989; JORDANO y HERRERA, 1981).

El fruto de la variedad cultivada (la aceituna) es asimismo una drupa, con forma elipsoidal u ovoidal, cuyas dimensiones dependen fundamentalmente del cultivar de qué se trate (BARRANCO y RALLO, 1984). No obstante, el tamaño del fruto varía también según las condiciones ambientales, siendo el déficit hídrico y la carencia de nitrógeno los factores que más influyen en su desarrollo (LOUSSERT y BROUSSE, 1980). Numerosos cultivares diferentes de olivo se desarrollan en la cuenca mediterránea (PANTANELLI, 1934; ORTEGA-NIETO, 1955, 1963; LOUSSERT y BROUSSE, 1980; RALLO, y BARRANCO, 1983; BARRANCO, y RALLO, 1984). Las principales variedades cultivadas en nuestro país producen frutos con pesos medios comprendidos entre 1 y 12 grs. (correspondientes a la variedad arbequina y Gordal respectivamente) (LOUSSERT y BROUSSE, 1980; BARRANCO y RALLO, 1984).

Las aceitunas constituyen asimismo el grueso de la dieta de las aves frugívoras que se asientan en los olivares (JORDANO y HERRERA, 1981; TEJERO, et. al. 1983, 1984; SOLER, et al. 1986; 1987; MUÑOZ-COBO, 1987).

Determinadas características de los frutos influyen en cualquier interacción frutos-frugívoros dispersantes, motivado porque el fruto ha de ser "capturado", manipulado, ingerido y eficientemente procesado y digerido como objetivos alimenticios individuales (JORDANO, 1991). Por tanto entre las características relevantes de los frutos desde la perspectiva de la alimentación

animal se incluyen diseño (tamaño, número y tamaño de semillas, masa de pulpa con respecto a la masa del fruto...), contenido de nutrientes (cantidades relativas de lípidos, proteínas, carbohidratos, y minerales por unidad de masa de fruto procesado), y compuestos secundarios (HERRERA, 1981a 1982b; JOHNSON, et al. 1985; MARTIN, 1985; IZHAKI y SAFRIEL, 1989, 1990; ver también JORDANO, 1991 para una reciente revisión).

En los olivares surgen complicaciones particulares con respecto a la interacción fruto-frugívoros, consecuencia de los tamaños superdesarrollados de las aceitunas respecto a los frutos silvestres mediterráneos.

A lo largo de este capítulo pretendemos mostrar la variabilidad que existe en el Valle del Guadalquivir entre las aceitunas en cuanto a composición nutritiva y diseño del fruto, fenologías, cuantías de cosechas, etc., relevantes para los pájaros frugívoros que se asientan en el olivar. Asimismo se pretende establecer las relaciones entre el fruto del olivo, su precursor silvestre y los frutos invernales mediterráneos.

3.1. DISEÑO Y COMPOSICIONES NUTRITIVAS DE LOS FRUTOS.

Los parámetros morfológicos de fruto analizados están relacionados con la forma y tamaño de la aceituna y de la semilla y con la relación entre ambos. Así, son considerados el diámetro menor y mayor del fruto y semilla, el peso fresco del fruto entero y de la pulpa, peso de la semilla y la relación peso pulpa/semilla (como peso seco pulpa/peso fresco fruto, o peso fresco pulpa/semilla). Importancia especial se presta al diámetro menor y mayor y al valor estructural del fruto (HERRERA, 1981a).

Diámetros menor, mayor y peso del fruto.

En la figura 3.1 se muestran la distribución media de frecuencias de tamaños en base a su anchura máxima, obtenida a partir de 10 olivos en cada variedad. A primera vista se observa que la mayor variabilidad en estos parámetros fue obtenida en el caso del olivar picual estudiado. Más homogeneidad se observa en lechín y picudo. Puede observarse también que las aceitunas del olivar lechín son las de menor tamaño, manteniéndose esto en general para los tres parámetros aquí considerados. Por el contrario las más grandes son picual y picudo.

No obstante esta distribución general de tamaños de fruto en cada una de las variedades estudiada, es interesante también analizar la variabilidad individual en estos parámetros dentro de cada variedad. Un análisis de Chi

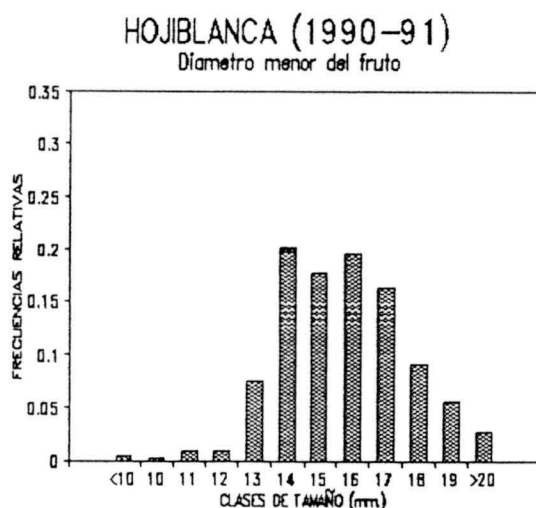
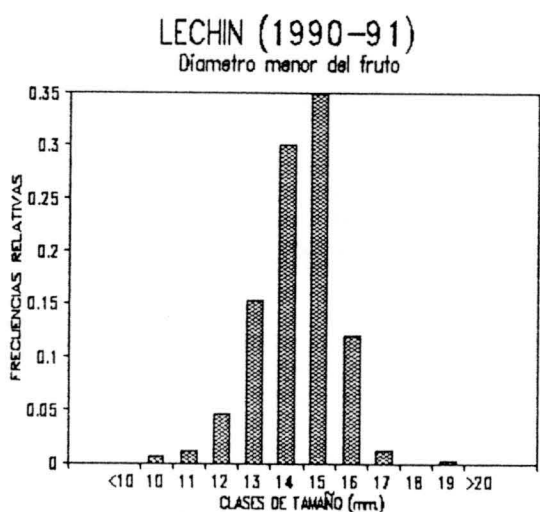
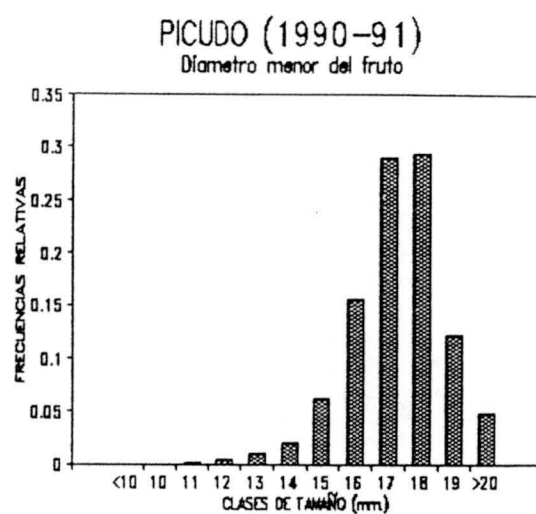
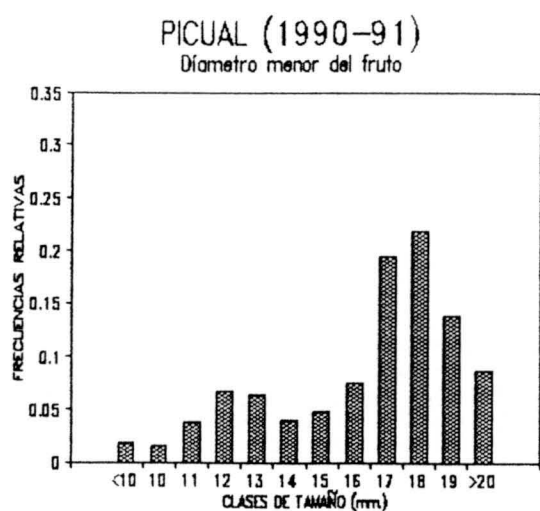


Figura 3.1.a. Distribución de frecuencias de tamaños de fruto en función del diámetro menor (anchura máxima) para las 4 variedades cultivadas consideradas. Cada nº de clase indica el límite inferior del intervalo.

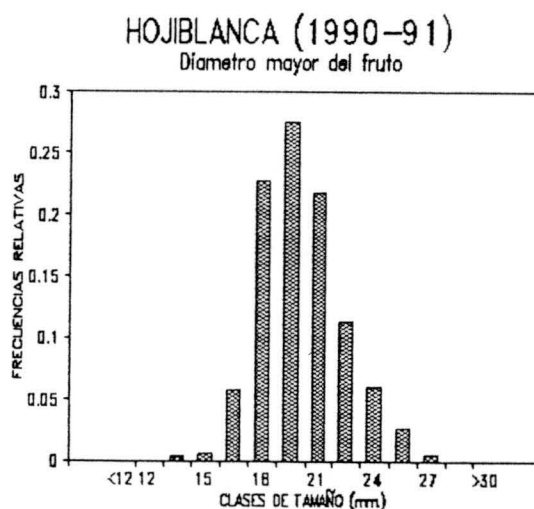
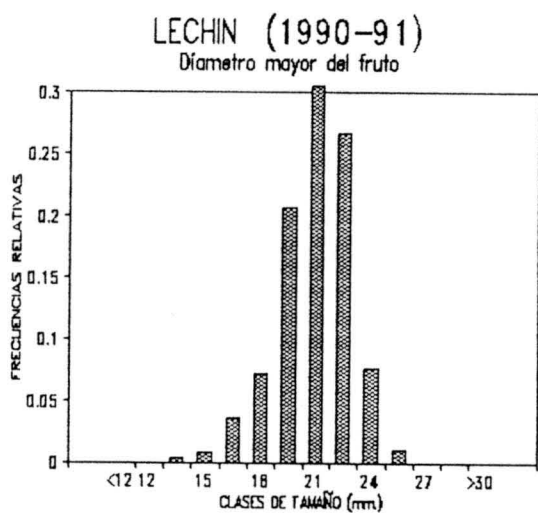
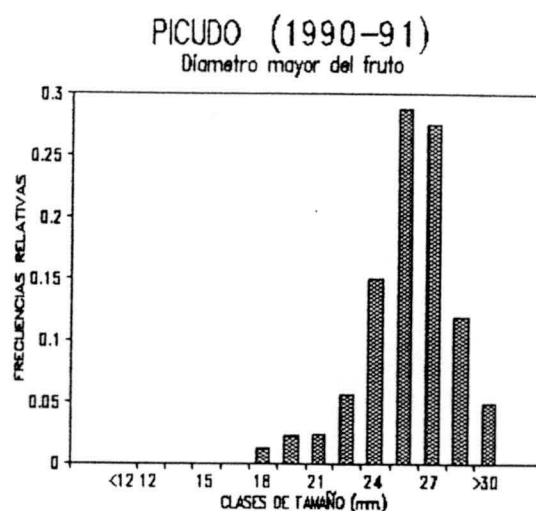
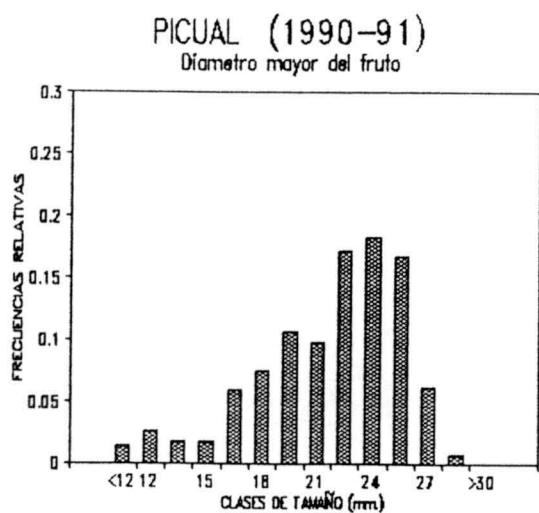
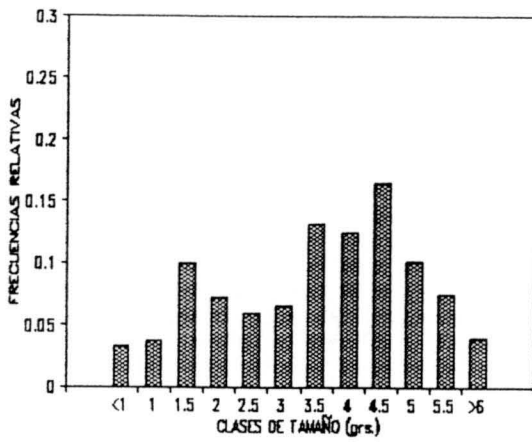
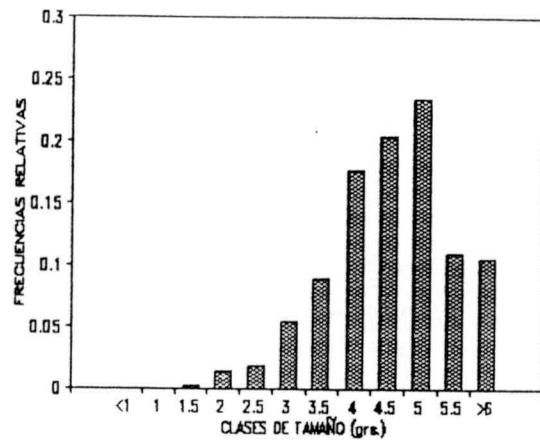


Figura 3.1.b. Distribución de frecuencias de tamaños de fruto en función del diámetro mayor (longitud máxima) para las 4 variedades cultivadas consideradas. Cada nº de clase indica el límite inferior del intervalo.

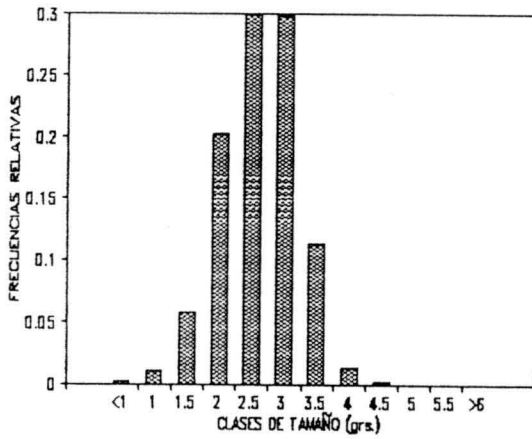
PICUAL (1990-91)
Peso húmedo del fruto



PICUDO (1990-91)
Peso húmedo del fruto



LECHIN (1990-91)
Peso húmedo del fruto



HOJIBLANCA (1990-91)
Peso húmedo del fruto

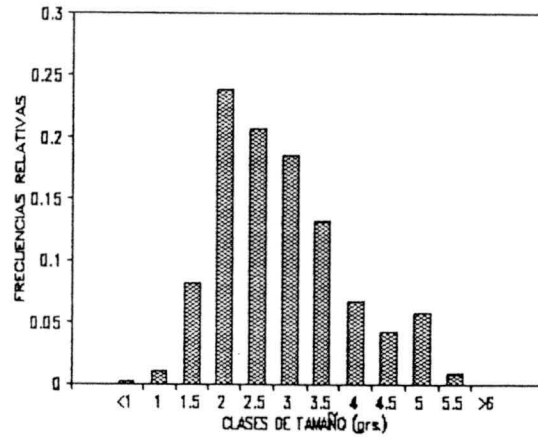


Figura 3.1.c. Distribución de frecuencias de tamaños en función del peso total del fruto para las 4 variedades cultivadas consideradas. Cada nº de clase indica el límite inferior del intervalo.

cuadrado de heterogeneidad mostró para los 4 cultivares y para el acebuche variabilidad interindividual significativa en la frecuencia de cada clase establecida, tanto para el diámetro menor y mayor del fruto (los dos parámetros considerados en este análisis) (Chi^2 ; $p < 0.001$). Esto sugiere que cada olivo puede mostrar tamaños diferentes a otros árboles del mismo olivar, lo cual puede sumar para una importante variabilidad en los tamaños que se pueden encontrar a escala local (ver también MUÑOZ-COBO, 1987).

Con el objeto de ver si el "ranking" de frecuencias de clases de tamaño de cada variedad era similar se realizó un análisis de concordancia de Kendall para estimar acuerdo, considerando los 10 individuos muestreados de cada cultivar. Tanto para el diámetro mayor como menor se obtuvo concordancia significativa (tabla 3.1.) en todos los casos a excepción del diámetro menor de las acebuchinas, sugiriendo que la variabilidad interindividual era máxima en este último caso.

Posteriormente a este análisis se desarrolló un test de concordancia para estimar acuerdo entre grupos (en este caso variedades) mediante el procedimiento de SCHUCANY y FRAWLEY (1973) (ZAR, 1984). En la tabla 3.2. a,b se muestran los valores del coeficiente de concordancia entre pareja de variedades. La hipótesis nula establece que no hay acuerdo en el ranking tanto dentro de cada grupo y entre grupos. El coeficiente de concordancia puede en este caso tomar valores entre 1 (acuerdo completo tanto dentro de variedades como entre variedades) y -1 (señalando acuerdo completo dentro de cada variedad pero ranking completamente opuesto entre variedades).

En el caso del diámetro menor del fruto, los resultados muestran diferencias en la distribución de clases de diámetro menor para lechín con picual y picudo, aunque no con hojiblanca. El mayor acuerdo se obtiene entre picual y picudo y entre lechín y hojiblanca. Al considerar el diámetro mayor del fruto se obtienen diferencias en la distribución de clases de tamaño de picudo con el resto de variedades. Estas diferencias son más acusadas para lechín y picudo, como muestran sus valores de concordancia, que reflejan además ranking de distribución de diámetros mayores fuertemente opuestos a los de picudo.

Valor estructural del fruto y relación pulpa-semilla.

En la tabla 3.3. se muestran, para tres temporadas, los valores medios obtenidos de una serie de parámetros relacionados con la cantidad de pulpa que puede ser obtenida del fruto por el pájaro: balance relativo o valor estructural del fruto, esto es la cantidad de pulpa seca que es obtenible a partir del peso

variedad	PICUAL	PICUDO	LECHIN	HOJIBLANCA	ACEBUCHÉ
Diámetro menor	0.45	0.72	0.78	0.49	0.18 n.s.
Diámetro mayor	0.47	0.83	0.79	0.59	0.54

Tabla. 3.1. Resultados del análisis de concordancia de Kendall para estimar acuerdo entre árboles dentro de cada variedad. Se analizan los rankings en las frecuencias de clases de tamaños de los diámetros mayor y menor del fruto. Todos los valores del coeficiente obtenidos son significantes a $p < 0.001$, a excepción del indicado por n.s. Para cada variedad eran considerados entre 8 y 10 individuos.

	PICUAL	PICUDO	LECHIN	HOJIBLANCA
PICUAL		0.41 ***	-0.117 n.s.	0.26 ***
PICUDO			-0.248 n.s.	0.31 ***
LECHIN				0.374 ***
HOJIBL.				

Tabla 3.2.a. Acuerdo entre variedades en el ranking de frecuencia de las clases de tamaños para el diámetro menor del fruto.
 *** = $p < 0.001$; n.s. = no significativo ($p > 0.05$).

	PICUAL	PICUDO	LECHIN	HOJIBLANCA
PICUAL		-0.156 n.s.	0.25 ***	0.068 n.s.
PICUDO			-0.526 n.s.	-0.723 n.s.
LECHIN				0.561 ***
HOJIBL.				

Tabla 3.2.b. Acuerdo entre variedades en el ranking de frecuencia de las clases de tamaños para el diámetro mayor del fruto.
 *** = $p < 0.001$; n.s. = no significativo ($p > 0.05$).

	PFRE	PSEP	PSES	PCAP	VE	PULSEM	DIAM
PICUDO 88-89	4.05 (22.96)	1.22 (22.47)	0.474 (21.03)	64.80 (1.76)	0.302 (5.11)	6.126 (13.42)	16.7
HOJIBL 88-89	3.04 (24.63)	1.05 (17.47)	0.419 (28.64)	59.39 (3.91)	0.344 (8.16)	5.737 (20.30)	16.29
ACEBUC 88-89	0.599 (27.41)	0.14 (29.32)	0.146 (28.08)	66.14 (5.34)	0.240 (11.72)	2.513 (21.18)	8.24
PICUAL 89-90	2.8 (24.96)	0.99 (31.31)	0.375 (27.45)	58.15 (5.90)	0.354 (9.18)	5.708 (17.06)	13.32
PICUDO 89-90	3.6 (33.21)	1.29 (29.62)	0.416 (23.93)	57.18 (5.61)	0.368 (6.90)	6.399 (17.72)	15.29
LECHIN 89-90	2.6 (25.12)	0.93 (25.45)	0.335 (25.85)	56.87 (7.41)	0.360 (10.85)	5.348 (25.82)	12.74
HOJIBL 89-90	4.83 (26.58)	1.61 (23.81)	0.517 (27.08)	61.07 (5.96)	0.333 (10.75)	6.498 (34.96)	17.78
ACEBUC 89-90	0.461 (55.53)	0.09 (77.99)	0.151 (37.09)	65.57 (16.60)	0.188 (37.33)	1.296 (42.40)	7.30
PICUAL 90-91	3.8 (39.13)	1.24 (35.14)	0.474 (26.72)	62.17 (5.07)	0.326 (10.50)	6.143 (21.18)	17.11
PICUDO 90-91	4.84 (18.47)	1.71 (23.55)	0.468 (23.15)	60.12 (5.30)	0.353 (8.80)	7.871 (16.86)	17.82
LECHIN 90-91	2.87 (17.32)	0.92 (25.13)	0.334 (26.10)	56.90 (23.06)	0.360 (7.35)	5.362 (24.01)	14.81
HOJIBL 90-91	3.05 (18.90)	1.05 (17.23)	0.42 (27.12)	59.40 (27.27)	0.344 (5.13)	5.761 (20.18)	16.31
ACEBUC 90-91	0.479 (24.63)	0.10 (32.70)	0.144 (25.34)	66.23 (10.76)	0.209 (24.57)	1.621 (33.07)	8.83

Tabla. 3.3. Valores medios y coeficiente de variación (entre paréntesis) para parámetros relacionados con la cantidad de pulpa que puede ser obtenida del fruto. Para significado de las abreviaturas de las variables ver apéndice 3.1.

en fresco de un fruto (HERRERA, 1981a); diámetro transversal máximo del fruto; la relación pulpa/semilla; el peso seco total de pulpa y semilla; y el porcentaje de humedad de la pulpa.

Similares valores estructurales se obtienen del fruto de las 4 variedades cultivadas (variaciones de 0.30 a 0.368), considerando las tres temporadas. Resulta, además, poco variable entre frutos de la misma variedad (los coeficientes de variación apenas llegan al 10%). Sin embargo, la diferencia es más fuerte con respecto al acebuche (0.19 y 0.21 para cada temporada), indicando inferiores balances de pulpa obtenible a partir del fruto.

Se observan mayores variaciones entre las variedades en el peso seco total de pulpa por fruto, siendo además bastante más variable dentro de cada variedad (obsérvese los C.V.).

Con respecto a la relación pulpa/semilla, los máximos se dan en picudo y picual, siendo por el contrario lechín la de valores mínimos. No obstante, esta razón es varias veces mayor en las 4 variedades cultivadas que en el acebuche. Por tanto en el acebuche la semilla representa un parte del fruto sustancialmente mayor que en los 4 cultivares. De nuevo, este parámetro es más variable dentro del acebuche que en cada una de las variedades.

Son también, en general, observables fluctuaciones en estas características del fruto entre años, sobre todo en lo que se refiere al peso seco de la pulpa y a la relación pulpa/semilla. Esto resulta especialmente evidente en el cultivar de hojiblanca, lo que pudo estar relacionado con tamaños de fruto considerablemente mayores en la primera temporada provocado por una ausencia generalizada de fruto en los árboles.

Para analizar qué variables contribuyen de forma más significativa al valor estructural de las aceitunas (VE) realizamos un análisis de regresión múltiple escalonado (DIXON, 1988) en el que las variables independientes fueron diámetro transversal máximo (DIAM) y peso fresco del fruto (PFRE); peso seco de la semilla (PSES), peso seco de la pulpa (PSEP), y el porcentaje de agua de la pulpa. Los casos fueron las aceitunas de picual, picudo, lechín y hojiblanca para las temporadas 1989-90 y 90-91, y picudo y hojiblanca para 1988-89. En la tabla 3.4. se muestran los resultados del análisis. 4 variables eran incluidas en la regresión (valores de F de entrada superiores a 4), explicando el 97.42% de la varianza en VE (ver R^2). El VE de las aceitunas se vio negativamente influido, sobre todo, por el grado de humedad de la pulpa y el peso seco de la semilla; aunque también por el peso total del fruto. La única variable que influye

PASO	VARIABLE INCLUIDA	R ²	ri	Coficiente
1.	PCAP	0.7025	-0.888	-0.388
2.	PSEP	0.8218	0.940	0.133
3.	PSES	0.9347	-0.896	-0.188
4.	PFRE	0.9742	-0.859	-0.013

Valor mínimo de la F de entrada de cada variable = 4.
R² de la regresión múltiple 0.9742; F = 47.14 p = 0.0004.
La ordenada en el origen es = 0.609.

Tabla 3.4. Regresión múltiple escalonada para el valor estructural de las aceitunas (VE). Las abreviaturas de las variables se explican en el texto.

positivamente en el valor estructural es el peso seco de la pulpa.

Composiciones nutritivas de las aceitunas

En la tabla 3.5. se refleja la composición sobre materia seca de cada una de las variedades cultivadas estudiadas y del precursor silvestre. Asimismo se muestran los valores obtenidos para fruto abortado o zofairón recogido de olivos picual. Se presentan datos para las dos temporadas de estudio. Quizás lo más resaltante es la homogeneidad encontrada tanto entre años como entre variedades. La composición del acebuche y del zofairón resultó por el contrario, más variable entre temporadas. Destacan los altos niveles de lípidos encontrados en las aceitunas (en general entre 50 y 60%), próximos a los máximos obtenidos en frutos (en concreto en lentisco) y superiores a lo mostrado por el acebuche en éste y otros estudios (JORDANO, 1987a; HERRERA, 1987a). También destacan los bajos niveles de proteína (entre un 2.5 y un 6%). La fracción mineral fue superior a la obtenida por los autores mencionados.

Síntesis.

Hay heterogeneidad interindividual en las clases de tamaño tanto para el DME como para el DMA del fruto de todas las variedades, indicando esto fuerte variabilidad individual entre olivos dentro de las 4 variedades. No obstante esta variabilidad, hay acuerdo en el ranking de clases de tamaño para los dos parámetros entre olivos en cada variedad, manifestando la inexistencia de diferencias interindividuales en qué clase de tamaño son más y/o menos frecuentes. Sin embargo no hay acuerdo en el ranking en el caso del diámetro menor de la acebuchina, lo que sugiere mayor variabilidad individual en el acebuche que en olivos.

Sin embargo, entre variedades se observan patrones distintos para el diámetro menor y mayor del fruto. La variabilidad en tamaño entre las 4 variedades se refleja sobre todo en diámetros menores diferentes (más pequeños) en lechín que en el resto y diámetros mayores distintos (más grandes) en Picudo que en el resto. Esto mostraría, en definitiva, que las 2 variedades más diferentes en estos parámetros son lechín y picudo.

En lo que respecta a características propias del diseño del fruto, encontramos que la variación entre variedades atiende fundamentalmente a la cantidad de pulpa, tanto en términos absolutos como relativos (pulpa seca total y relación pulpa/semilla).

Existen en estas características diferencias con respecto al acebuche, que no son enteramente explicables por diferencias de tamaño. En el fruto de

Tabla 3.5. Composiciones de las variedades de Olea europaea consideradas en las dos temporadas de estudio. Se dan también los valores para el fruto abortado o zofairón en la variedad picual. LIP = % de lípidos; PRO = % de proteínas; CAR = % de carbohidratos (fibra+ carbohidratos no estructurales); CEN = % de cenizas; HUM = % de humedad de la pulpa. Los valores de lípidos, proteínas, carbohidratos y cenizas reflejan porcentajes sobre materia seca.

	1989-90					1990-91				
	LIP	PRO	CAR	CEN	HUM	LIP	PRO	CAR	CEN	HUM
PICUAL	56.47	2.54	37.78	3.23	58.15	52.20	2.83	42.03	2.94	62.17
PICUDO	56.49	3.44	36.48	3.60	57.17	55.12	6.02	36.22	2.58	60.12
LECHIN	60.79	3.72	32.11	3.39	56.87	52.19	3.38	40.90	3.53	56.90
HOJIBLANCA	52.34	2.69	45.52	2.44	61.07	51.61	3.05	42.59	2.74	59.39
ACEBUCHE	32.81	3.29	59.60	4.30	65.58	49.04	4.20	43.39	3.37	66.23
ZOFAIRON	39.95	2.42	55.11	2.59		66.15	3.28	28.59	1.98	59.00

acebuche la semilla representa una porción mucho mayor del fruto que en las variedades. Estos parámetros son además mucho más variables dentro del acebuche que en cada una de las variedades.

El valor estructural de las aceitunas está positivamente relacionado con el peso seco de la pulpa y negativamente con el peso seco de la semilla y la humedad de la pulpa.

En lo referente a la composición nutritiva, es resaltable la homogeneidad de las aceitunas entre temporadas y variedades, y los superiores contenidos lipídicos con respecto a las acebuchinas.

3.2. FRECUENCIAS DE TAMAÑOS ADECUADOS PARA LOS FRUGIVOROS.

El fruto del olivo ha sido seleccionado por el hombre obteniéndose tamaños de fruto considerablemente superiores al fruto silvestre. Como consecuencia de ello, en los olivares está muy mermada la disponibilidad de tamaños adecuados para su ingestión por los pájaros frugívoros dispersantes. En este apartado pretendemos analizar dicha disponibilidad para cada una de las especies frugívoras más frecuentes en estos cultivos.

La frecuencia de tamaños adecuados se estableció a partir de aquellos frutos cuyo diámetro menor se ajustaba a la anchura bucal (gape) de la especie de frugívoro en concreto (WHEELWRIGHT, 1985). Las medidas de la anchura de la boca fueron tomadas de HERRERA (1984a) y JORDANO (1984a).

Hemos obtenido ya patrones de distribución de frecuencias de aceituna diferentes entre variedades en base a su diámetro menor. Debido a esto se establecerán comparaciones entre cultivares, siendo considerada también la frecuencia de tamaños adecuados para dichas especies en acebuches.

En la tabla 3.6. se muestran la frecuencia media de tamaños en cada variedad adecuados para cada especie frugívora considerada.

Había diferencias significativas respecto a la frecuencia de tamaños adecuados para T. philomelos (KRUSKALL-WALLIS, $H = 16.97$, $p < 0.001$) (datos de la temporada 1990-91). Una comparación múltiple no paramétrica de Dunn (ZAR, 1984), para tamaños de muestra distintos. mostraba que las diferencias se establecían de forma que picudo tenía menor frecuencia de dichos tamaños que lechín y picual, las cuales tienen igual frecuencia de frutos adecuados para T. philomelos. No se pudo concluir sobre hojiblanca.

Bastante menos frecuentes resultaron los tamaños de aceitunas adecuados para la ingestión completa por T. iliacus. Se obtuvo además variabilidad significativa entre olivares en estas frecuencias ($H = 13.90$, $p < 0.01$), siendo en

	PICUAL		PICUDO		LECHIN		HOJIBL		ACEBUCHE	
	89-90	90-91	89-90	90-91	89-90	90-91	89-90	90-91	89-90	90-91
<i>S. melanocephala</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	58	13.25 (13.45)
<i>S. atricapilla</i>	1	1.78 (2.63)	-	-	2.0	-	-	0.34 (0.07)	88	58.05 (34.08)
<i>E. rubecula</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	79	35.07 (25.41)
<i>T. iliacus</i>	12	6.88	1	0.18	17	16.45	-	1.34	95	100
<i>T. philomelos</i>	58	19.80 (26.40)	18	1.40 (2.00)	74	21.80 (16.40)	2	9.5 (10.80)	100	100
<i>Sturnus spp.</i>	93	28.74 (26.78)	42	9.44 (9.03)	97	86.72 (10.33)	7	47.43 (38.02)	100	100

Tabla. 3.6.a. Porcentaje medio de frutos de tamaño adecuado (por diámetro menor) a la anchura bucal de cada una de las especies frugívoras más representativas en olivares. Entre paréntesis se indica la desviación estándar (sólo para la temporada 1990-91).

	PICUAL		PICUDO		LECHIN		HOJIBL		ACEBUCHE	
	89-90	90-91	89-90	90-91	89-90	90-91	89-90	90-91	89-90	90-91
<i>S. melanocephala</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	14227	54677
<i>S. atricapilla</i>	10458	9358	-	-	24297	-	-	6617	21586	241406
<i>E. rubecula</i>	-	-	-	-	12149	-	-	-	19379	144720
<i>T. iliacus</i>	125502	36171	6312	982	206529	73881	-	27247	23304	412660
<i>T. philomelos</i>	604607	104097	113612	7635	899010	97909	996	184992	24530	412660

Tabla. 3.6.b. Abundancia media de frutos (frutos/Ha.) de tamaño adecuado (por diámetro menor) a la anchura bucal de cada una de las especies frugívoras más representativa en los olivares.

concreto más abundante en picual que en picudo, aunque no se puede concluir sobre las otras dos variedades (Test de Dunn; ZAR, 1984) (datos para la temporada 1990-91).

Sturnus spp. es la especie con hábito frugívoro de mayor tamaño entre las que pueblan los olivares, si bién, como se verá en capítulos posteriores no es detectada en los censos, debido a su gregarismo y asociación a los caseríos. No obstante los estorninos son consumidores habituales de aceituna (BERNIS, 1960; TUTMAN, 1969; HERRERA, 1983; FEARE, 1984; MUÑOZ-COBO, 1987). Los estorninos son además los frugívoros capaces de ingerir una gama de tamaños más amplia. De igual modo que para las especies anteriores, se obtuvo variabilidad significativa entre olivares en la frecuencia de tamaños adaptables a la anchura bucal de los estorninos ($H = 18.78$, $p < 0.001$), siendo además la frecuencia en lechín y hojiblanca similar y menor que en picudo. No se puede concluir sobre picual (Test de Dunn).

Respecto a S. atricapilla, los tamaños adecuados son escasísimos en el olivar (ver no obstante MUÑOZ-COBO, 1987). Así, por ejemplo en los olivares de picudo no se encontró en los muestreos ningún fruto ajustable a la anchura bucal de esta especie, y lo mismo ocurrió para lechín en la temporada 1990-91. En el caso de mayor frecuencia de tamaños adecuados para esta especie apenas se llegó al 2% del total de los frutos.

Tanto para S. melanocephala como para E. rubecula los frutos de tamaño ajustable a la anchura de la boca fueron prácticamente inexistentes en los 4 cultivares y en las dos temporadas en las que se llevó a cabo el estudio.

Comparaciones interanuales

La existencia de variabilidad interanual en el tamaño del fruto en cada variedad origina asimismo diferencias entre las dos temporadas en la frecuencia de tamaños adecuados para cada especie (tabla 3.6.).

3.3. PATRONES FENOLOGICOS DE MADURACION DE LAS ACEITUNAS.

La fenología de maduración del fruto constituye, junto con la cosecha, uno de los factores determinantes de la disponibilidad de fruto en un momento determinado.

La figura 3.2. muestra la fenología de maduración de las 5 variedades consideradas en las dos temporadas de estudio. En ella se observan claras variaciones en la evolución quincenal del % de fruto maduro. Picual y lechín muestran fenologías adelantadas respecto a picudo y hojiblanca (obsérvese para esta variedad la figura correspondiente a la temporada 1990-91 en la que hubo

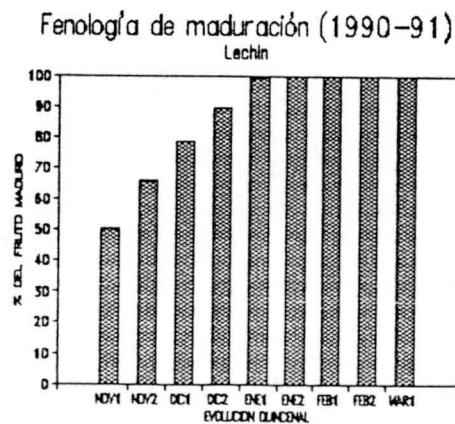
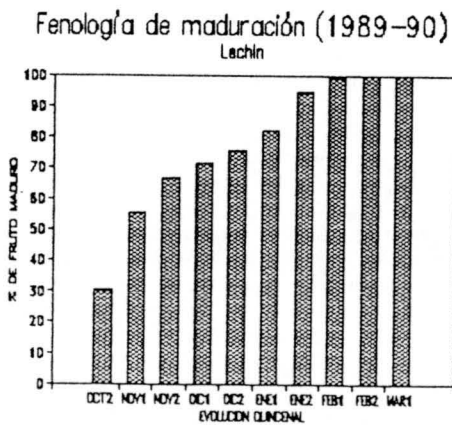
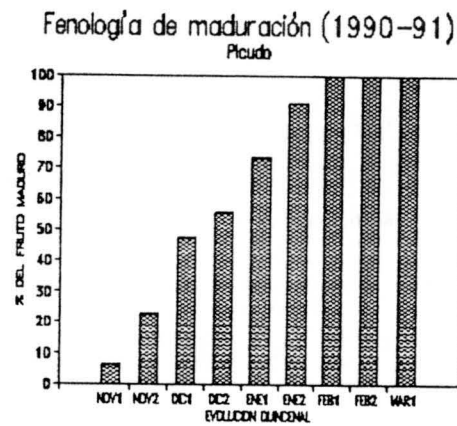
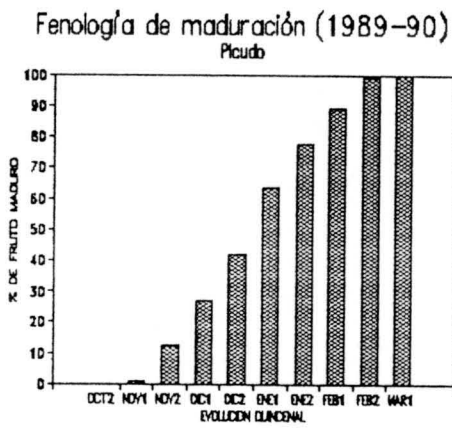
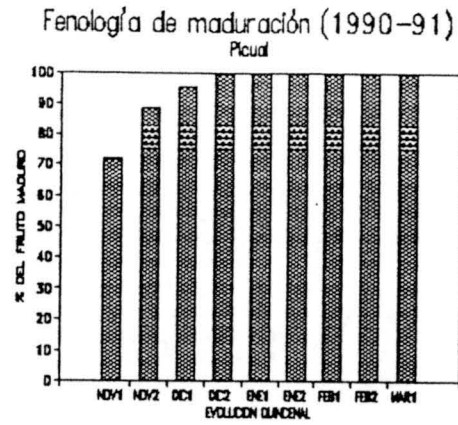
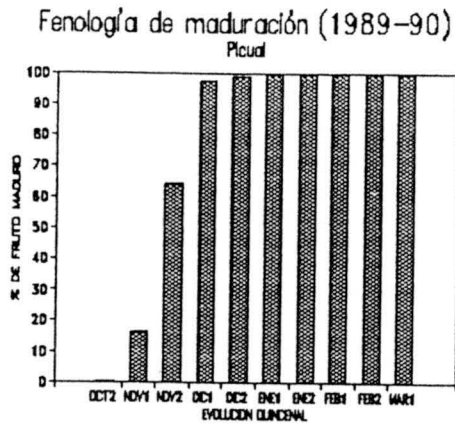
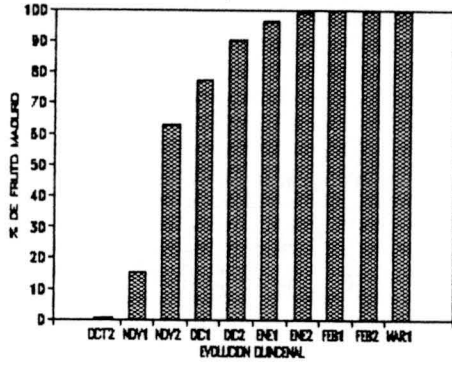
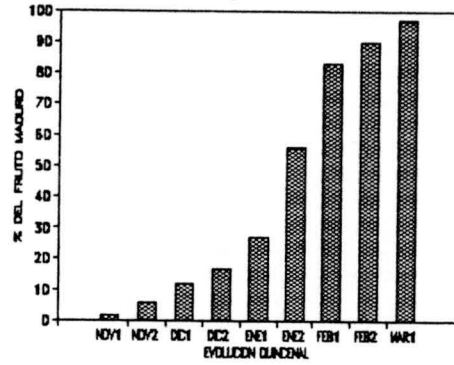


Figura 3.2. Fenología de maduración del fruto de cada variedad en las dos temporadas de estudio. Obsérvese las gráficas en dirección vertical para la comparación intervarietal y horizontalmente para la comparación interanual.

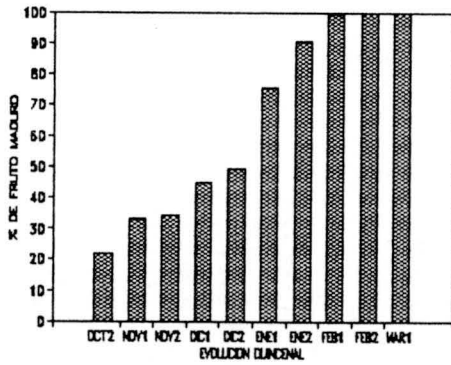
Fenología de maduración (1989-90)
Hojiblanca



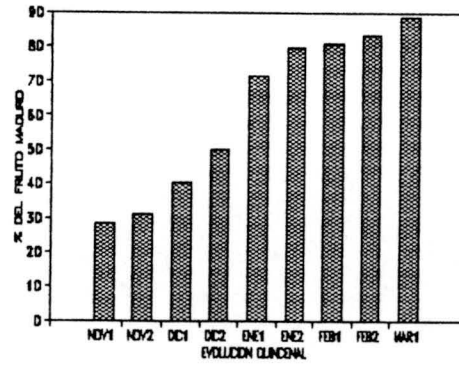
Fenología de maduración (1990-91)
Hojiblanca



Fenología de maduración (1989-90)
Acebuchar



Fenología de maduración (1990-91)
Acebuchar



	PICUAL	PICUDO	LECHIN	HOJIBL	ACEBUCE
1989-90	108.3 (6.2)	63.5 (17.05)	111 (33.42)	99.5 (14.75)	89.67 (41.24)
1990-91	130.8 (21.2)	81.58 (19.34)	116 (32.67)	49.75 (10.35)	81.08 (46.22)
P	0.0008	0.136	0.944	0.00001	0.887

Tabla. 3.7. Duración en días del período en el que los olivos tuvieron más del 50% del fruto maduro. Se considera como fecha límite el 15 de marzo (final de la primera quincena de marzo). Se dan valores medios y desviaciones estándar (entre paréntesis). Se indica también el valor de la p asociada al test de la U de Mann-Whitney para la comparación interanual en cada variedad.

abundante cosecha). El acebuche muestra fenología intermedia.

Esta variabilidad fenológica queda bien reflejada si consideramos que en DIC1 (1989-90) en picual más del 95% del fruto estaba maduro y por contra en picudo, en la misma fecha, había menos del 30%, no obteniéndose dicho nivel hasta FEB2 (algo así como dos meses de desfase).

Más extremo es el desfase fenológico entre picual y hojiblanca en 1990-91 (año en que cargó hojiblanca en la zona de estudio). Así en picual en DIC1 aproximadamente el 90% del fruto estaba maduro mientras que en hojiblanca apenas llega al 10%, no alcanzándose aquellos niveles hasta FEB2.

Estos desajustes fenológicos son refrendados cuando se analizan las diferencias en el período de duración de más del 50% de fruto maduro (considerándose hasta final de la primera quincena de Marzo, en la que los frugívoros abandonan el olivar) (véase tabla 3.7.). Así hubo variabilidad significativa en este período en las dos temporadas (KRUSKAL-WALLIS, $H = 14.73$; $p < 0.01$ para 1989-90 y $H = 56.76$; $p < 0.001$ para 1990-91). Comparaciones múltiples no paramétricas de DUNN (ZAR, 1984) muestran que en la primera temporada la duración del período para picudo fue menor que para los otros 3 cultivares, no pudiéndose concluir sobre acebuche.

En 1990-91 la duración de más del 50% de fruto maduro fue semejante en picual y lechín (las dos variedades más adelantadas) y diferente a picudo y hojiblanca (las más retrasadas). Picudo se mostró en este sentido similar al acebuchar estudiado, pero algo más adelantado que hojiblanca.

Comparaciones interanuales.

La figura 3.2. puede servir también para analizar las variaciones fenológicas en la maduración de cada olivar entre los dos años de estudio. Se observa una gran similitud en la evolución quincenal en cada variedad. Por tanto, en las comparaciones interanuales se obtiene constancia en la duración del período con más del 50% de fruto maduro para lechín, acebuche (test de la U de Mann-Whitney, $p = 0.94$ y $p = 0.88$ respectivamente) y picudo ($p > 0.1$). Sin embargo, picual muestra variabilidad interanual en dicha estima (test de la U; $p < 0.001$), debido a que el fruto maduró antes en la segunda temporada, afectando esto fundamentalmente a la proporción de fruto maduro hasta diciembre. Sin embargo, a partir de aquí, fue muy costante para los dos años. Esto es, en la segunda temporada se adelantó la maduración en picual.

Donde se encontró una mayor variabilidad interanual fue en el cultivar de hojiblanca, en el que se obtuvieron dos patrones diferentes. Así se obtiene alta

significación al comparar las dos temporadas (test de la U; $p < 0.001$). La explicación probablemente esté en las cosechas, ya que el primer año (fenología muy adelantada) los árboles hojiblanca apenas cargaron (< 1000 frutos por olivo). En el segundo la cosecha fue cuantiosa y la maduración se retrasó considerablemente. Por lo tanto, para los años que esta variedad (muy vecera) carga, la fenología probablemente se asemeja a la del segundo año. Observaciones personales en esta variedad refrendan esta consideración, ya que en aquellos pocos olivos que sí cargaron, la maduración iba muy retrasada respecto a aquellos no cargados, y muy pareja a la observada en la segunda temporada.

3.4. COSECHAS.

La tabla 3.8. refleja la producción total de fruto en cada olivar en las dos principales temporadas de estudio. Se puede observar cosechas muy diversas con rangos desde los 6000 kgr/ha obtenidos en hojiblanca en 1990-91, hasta valores inferiores a los 250 kgr obtenidos para la misma variedad en la temporada anterior. Sin embargo, en la mayoría de los casos las cosechas suelen superar con creces los 2000 kgr/ha. Estas fuertes variaciones se dan tanto a nivel de diferentes olivares como interanualmente.

Se obtuvo heterogeneidad significativa intranual en las cosechas entre cada uno de los olivares escogidos para ambas temporadas (KRUSKAL-WALIS, $H = 17.11$, $p = 0.00067$ para 1989-90 y $H = 18.92$ $p = 0.00028$ para 1990-91).

En la tabla 3.8. también se representa la producción de fruto en el acebuchar estudiado.

Comparaciones de cada olivar con el acebuchar en cuanto a la producción de fruto en la temporada 89-90 reflejan diferencias significativas (test de la U, $p < 0.01$) para la parcela de picual, picudo y lechín, pero no así para hojiblanca (tanto para biomasa de frutos como para frutos/ha).

En la temporada 1990-91 también se obtuvo diferencias significativas en la producción de fruto entre cada olivar y el acebuchar, pero en este caso la variabilidad atendió sólo a biomasa total de fruto producido, que no a producción de frutos/ha (test de la U, $p < 0.01$ en el primer caso y $p > 0.1$ en el segundo). Sí se encontró diferencia significativa en la producción de frutos/ha en esta temporada entre el acebuchar y la parcela de olivar hojiblanca (test de la U; $p < 0.01$).

Variaciones interanuales.

Se detectaron grandes variaciones interanuales de cosecha, sobre todo en el caso de hojiblanca y en el acebuchar (test de la U; $p < 0.001$). También se

Tabla 3.8. Cuantificación de las cosechas de fruto Olea en las parcelas de estudio, en las dos principales temporadas de estudio. Se muestran valores medios y desviaciones estándar (entre paréntesis).

	PICUAL	PICUDO	LECHIN	HOJIBL	ACEBUCHE
A) Kgrs/ha.					
1989-90	3179.4 (2089.5)	2253.3 (1281.7)	3486.7 (1304.8)	227.65	11.31 (17.75)
1990-91	1997.9 (893.8)	2639.6 (1517.6)	1284.5 (900.38)	5936 (1000.21)	247.60 (262.81)
B) Frutos/ha.					
1989-90	1045855	631176	1214878	49814	24530
1990-91	525763	545372	449125	1946229	412660

Tabla 3.9. Cosechas de *A. acutifolius* en un olivar de regadío (Esther Jiménez, com. pers). Se indican el número de pies productores, frutos verdes y frutos que alcanzan la madurez. Asimismo se refleja la proporción de frutos que maduraron.

	1989-90	1990-91
n pies productores/ha.	10.20	12.12
producción de frutos verdes/ha.	1016.74	803.58
frutos maduros/ha.	270.30	117.30
% de frutos que maduraron	26.58	14.60
Area considera (has).	5.20	5.20

Tabla 3.10. Abundancia de frutos (frutos/ha.) en el acebuchar. Se indica asimismo la d.e. (entre paréntesis) y su frecuencia de aparición en transectos.

	<i>P. lentiscus</i>	<i>A. albus</i>	<i>C. monogyna</i>	<i>P. terebinthus</i>	<i>O. europaea</i>
1989-90	111823 (170446) 9/20	3183 (12152) 2/20	3467 (15503) 1/20	5780 (23193) 2/20	24530 (38510) 13/20
1990-91	59773 (133768) 4/15	1467 (5680) 1/15	--	--	412660 (438017) 15/15

observó fluctuación interanual significativa en lechín ($p < 0.001$). Por el contrario no hubo variación significativa en los olivares picual y picudo estudiados.

No obstante, estos resultados pueden enmascarar patrones de variación interanual debido a una amortiguación de las cosechas según parches de olivar. Así en picudo aunque no ocurría una fluctuación interanual en la cosecha total, sí hubo clara variación en la producción por parches, como revela la relación entre las cosechas 1990-91/1989-90, obtenida de encuestas a cuadrillas que aportaron datos para las dos temporadas (datos para los mismos olivos).

Picudo 90-91/89-90 = 0.25; 10; 0.77; 1.54; 1.8; 0.11.

Esto muestra que dentro de la misma parcela hubo un desajuste interanual en la producción, originándose un mosaico con fuertes variaciones de cosecha para cada año. Esto es una consecuencia del carácter vecero de la variedad manifestado en agotamiento de las reservas de la planta en un año de buena producción respecto al año siguiente. Esta tendencia no se observó para el resto de los cultivares en los que la relación cosecha 90-91/89-90 fue siempre en la misma dirección.

Presencia de otros frutos.

Por lo general los olivares manifiestan una ausencia casi total de otros frutos en la estación otoño-invernal. Quizás la especie que puede ser encontrada con mayor frecuencia en fruto sea Asparagus acutifolius, siempre a pie de los olivos. Sin embargo su presencia en el conjunto del olivar muestreado resulta escasa e impredecible debido a diferentes tratamientos del suelo. No obstante, es posible encontrar en ciertos olivares apreciables cosechas de esta especie (Esther Jiménez com. pers.; véase tabla 3.9.). En ciertas zonas (por ejemplo en el olivar de lechín en la provincia de Sevilla) A. acutifolius es sustituido o coexiste con A. albus.

Estas dos especies pueden también situarse en los ya escasísimos setos y linderos que aparecen en algunos olivares. Junto a estas especies, se establecen en los setos otras productoras de frutos como Crataegus monogyna, Rosa spp., Olea europaea var. sylvestris, Pistacia lentiscus, Pistacia terebinthus, Osyris alba, Solanum nigra, Jasminum fruticans, Phillyrea angustifolia, Prunus spinosa, Smilax aspera, Rubia peregrina, Rhamnus lyciodes, Daphne gnidium, Lonicera spp., y Arum italicum.

Finalmente puede también aparecer Viscum cruciatum como hemiparásito sobre ramas de olivos (esta especie fue detectada en olivares hojiblanca en Lucena, en la provincia de Córdoba).

Más frecuente es la aparición de otros frutos en el acebuchar (a pesar del alto grado de degradación en el caso del estudiado por nosotros). Aparecen fundamentalmente como otros frutos: P. lentiscus, P. terebinthus, Asparagus albus, Crataegus monogyna, Rosa spp. Smilax aspera, Myrtus communis, Rubia peregrina, Phillyrea angustifolia, Jasminum fruticans. En la tabla 3.10. se dan datos de abundancia de los frutos más frecuentes en el acebuchar, así como la frecuencia de su aparición en transectos. Se puede observar que el recurso fruto fue fundamentalmente Olea europaea var. sylvestris, y Pistacea lentiscus. Bastante menos frecuente resultaba Asparagus albus. El resto de los frutos eran escasísimos, y en la mayoría de los casos no aparecieron en los transectos en alguna de las dos temporadas de muestreo.

3.5. EL FRUTO DEL OLIVO EN EL CONTEXTO DE LOS FRUTOS MEDITERRANEOS.

Las aceitunas tienen una serie de características propias de los frutos invernales del matorral mediterráneo, mientras que en otros aspectos, relacionados fundamentalmente con el tamaño, la selección realizada por el hombre sobre este fruto ha originado unas notables diferencias (MUÑOZ-COBO, 1987).

Para indagar sobre esta cuestión realizamos un análisis factorial sobre las características de diseño de frutos mediterráneos de maduración otoño-invernales, incluyendo las 4 variedades de olivar estudiado. De forma similar, fue efectuado otro análisis incluyendo las características nutritivas de los frutos. Ambos grupos de variables determinan la aprovechabilidad inherente del fruto por el pájaro (HERRERA, 1981a; 1982a), independientemente de otra serie de factores como son la eficiencia asimilativa y la velocidad de procesamiento de la carga de semillas por parte del pájaro (HERRERA op. cit., SORENSEN, 1984; WORTHINGTON 1989, JORDANO, 1991; MARTIN, 1985).

Las variables incluidas en el análisis del diseño de los frutos fueron: diámetro transversal máximo del fruto (DIAM), peso fresco del fruto (PFRE), peso seco de la semilla (PSES), peso seco pulpa (PSEP), número de semillas por fruto (NSEM), porcentaje de agua de la pulpa (PCAP), valor estructural del fruto (VE= peso seco de la pulpa/peso fresco del fruto). Las cinco primeras fueron transformadas logarítmicamente, mientras que a PCAP se le aplicó la transformación angular. La información para las 4 variedades de aceituna proceden de este estudio, mientras que las del resto de frutos se obtuvieron de JORDANO (1984a) y HERRERA, (1987a).

Los tres primeros factores del análisis agrupan el 93.3% de la varianza. En la tabla 3.11. se muestra la matriz de correlación de los factores. F1 (60.7%

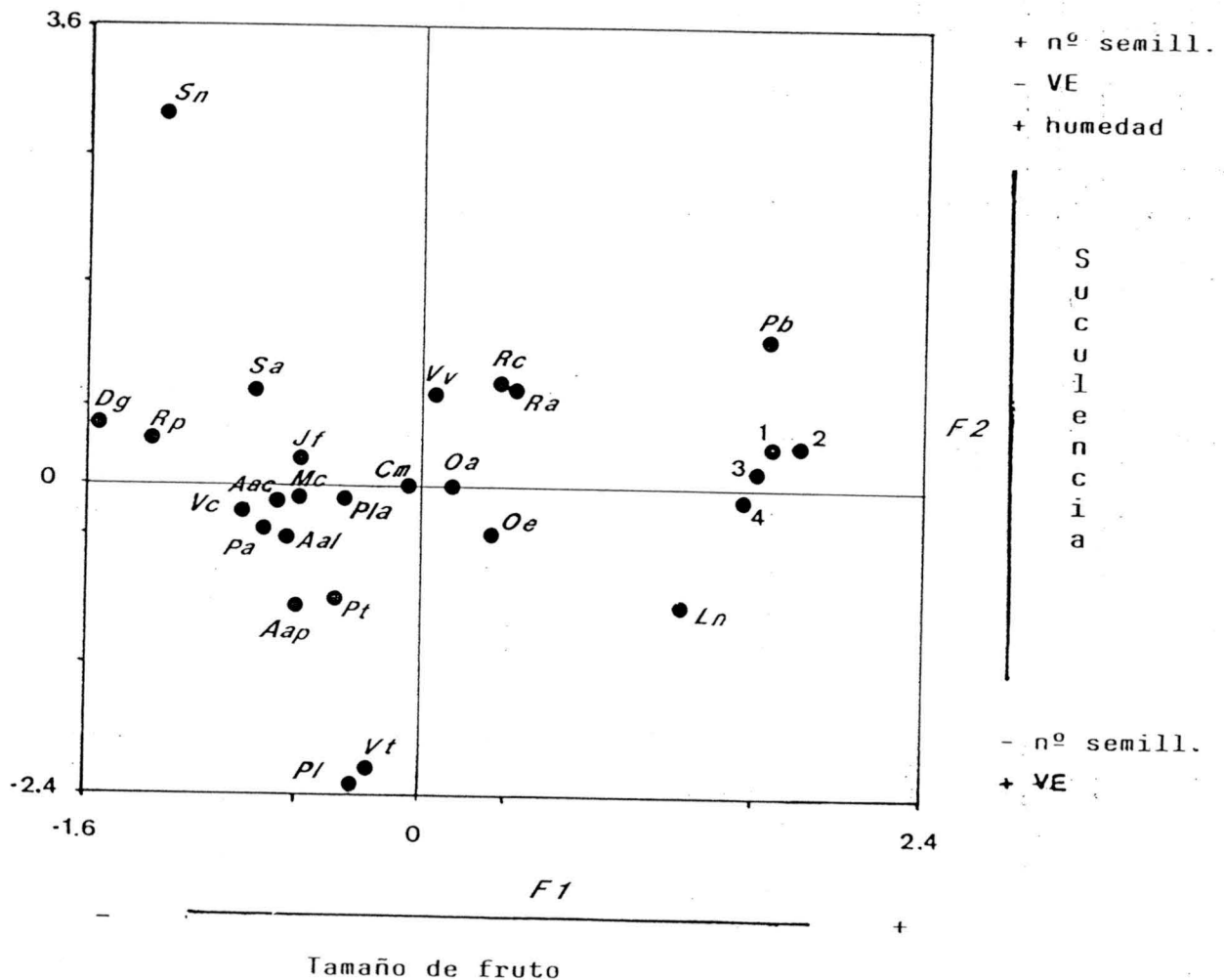


Figura 3.3. Distribución, sobre el plano factorial formado por los dos primeros factores, de las especies de fruto consideradas en el análisis factorial de la estructura de frutos mediterráneos con fenología de maduración otoño-invernal. VE alude al valor estructural del fruto (ver texto).

1, 2, 3, 4 corresponde a las 4 variedades de aceituna consideradas.
 D g = Daphne gnidium; R p = Rubia peregrina; S n = Solanum nigra; V c = Viscum cruciatum; S a = Smilax aspera; A ac = Asparagus acutifolius; A al = Asparagus albus; A ap = Asparagus aphyllus; P a = Phillyrea angustifolia; P la = Phillyrea latifolia; M c = Myrtus communis; J f = Jasminum fruticans; P l = Pistacia lentiscus; P t = Pistacia terebinthus; V t = Viburnum tinus; C m = Crataegus monogyna; O a = Osyris alba; O e = Olea europaea var. sylvestris; V v = Vitis vinifera; R c = Rosa canina; R a = Ruscus aculeatus; L n = Laurus nobilis; P b = Pyrus bourgaena.

de la varianza) representa un gradiente de tamaño del fruto directamente relacionado con mayores cantidades totales de pulpa, mayores valores estructurales y también mayores cargas absolutas de semillas. El extremo positivo de este gradiente está ocupado por las variedades de aceitunas (figura 3.3.). F2 (21.5%) define un gradiente de succulencia de frutos. Frutos succulentos (con mayor porcentaje de humedad en la pulpa) tienen menor valor estructural y mayor nº de semillas. Las aceitunas y las acebuchinas están entre los frutos poco succulentos y con mayor valor estructural de los otoño-invernales. F3 (12% de la varianza) establece un gradiente relacionado con el número de semillas por fruto.

Por tanto las variedades estarían entre los frutos más grandes, poco succulentos y con mayor valor estructural de los que pueden encontrarse en la invernada en el Valle del Guadalquivir. La variedad silvestre (el acebuche) y Laurus nobilis son los frutos más próximos a las aceitunas en estas características. Las diferencias que resultan del tamaño entre las aceitunas y el resto de los frutos, son más grandes que las que derivan de la succulencia y valor estructural del fruto. Todo esto apoya la idea de que las diferencias principales de diseño del fruto derivan fundamentalmente del gran tamaño de las aceitunas como caracter seleccionado por el hombre.

En el análisis de la composición nutritiva de los frutos fueron incluidas como variables la humedad de la pulpa, y los porcentajes sobre materia seca representados por lípidos, proteínas, hidratos de carbono y minerales (cenizas). A todas estas variables se les aplicó la transformación angular. El análisis generó dos gradientes marcados por los dos factores con autovalores mayores que 1. Estos dos factores (F1 y F2) explican en conjunto el 68.5 % de la varianza (tabla 3.12.). F1 (45.3 %) establece un gradiente entre frutos ricos en lípidos y aquellos otros pobres, pero por contra con altos niveles en carbohidratos. Estos últimos tienen a su vez mayores contenidos de agua y cenizas en la pulpa. Las aceitunas están situadas en el extremo de riqueza lipídica del gradiente próximos a Pistacia lentiscus, Pistacia terebinthus, Olea europaea var. sylvestris, y Laurus nobilis (figura 3.4.). F2 (23.1 %) está relacionado principalmente con el contenido proteico de los frutos, y también con el contenido en minerales. Sitúa en un extremo a los frutos con mayores contenidos proteicos y mayor cantidad de minerales y en el otro a los más pobres. Las aceitunas ocupan situaciones bajas en este gradiente.

Tabla. 3.11. Matriz de correlación de los factores, para el análisis factorial del diseño de frutos mediterráneos de maduración otoño-invernal. Se indican además los autovalores y la varianza explicada por cada factor. Se muestran sólo las correlaciones mayores de 0.3

	FACTOR 1	FACTOR2	FACTOR3
DIAM	0.929	0.333	
PFRE	0.939	0.321	
PSES	0.920		
PSEP	0.984		
PCAP	-0.418	0.732	-0.466
NSEM		0.663	0.715
VE	0.691	-0.541	
AUTOVALOR	4.25	1.50	0.78
VARIANZA (%)	60.7	21.50	11.20
VAR. ACUM. (%)	60.7	82.10	93.30

Tabla 3.12. Matriz de correlación de los factores, para el análisis factorial de la composición de frutos mediterráneos de maduración otoño-invernal. Se indican además los autovalores y la varianza explicada por cada factor. Se muestran sólo las correlaciones mayores de 0.3.

	FACTOR 1	FACTOR2
LIPIDOS	-0.969	
PROTEINAS		0.865
CARBOHIDRATOS	0.950	
CENIZAS	0.457	0.502
HUMEDAD	0.428	0.344
AUTOVALOR	2.266	1.157
VARIANZA (%)	45.3	23.1
VAR. ACUM. (%)	45.3	68.5

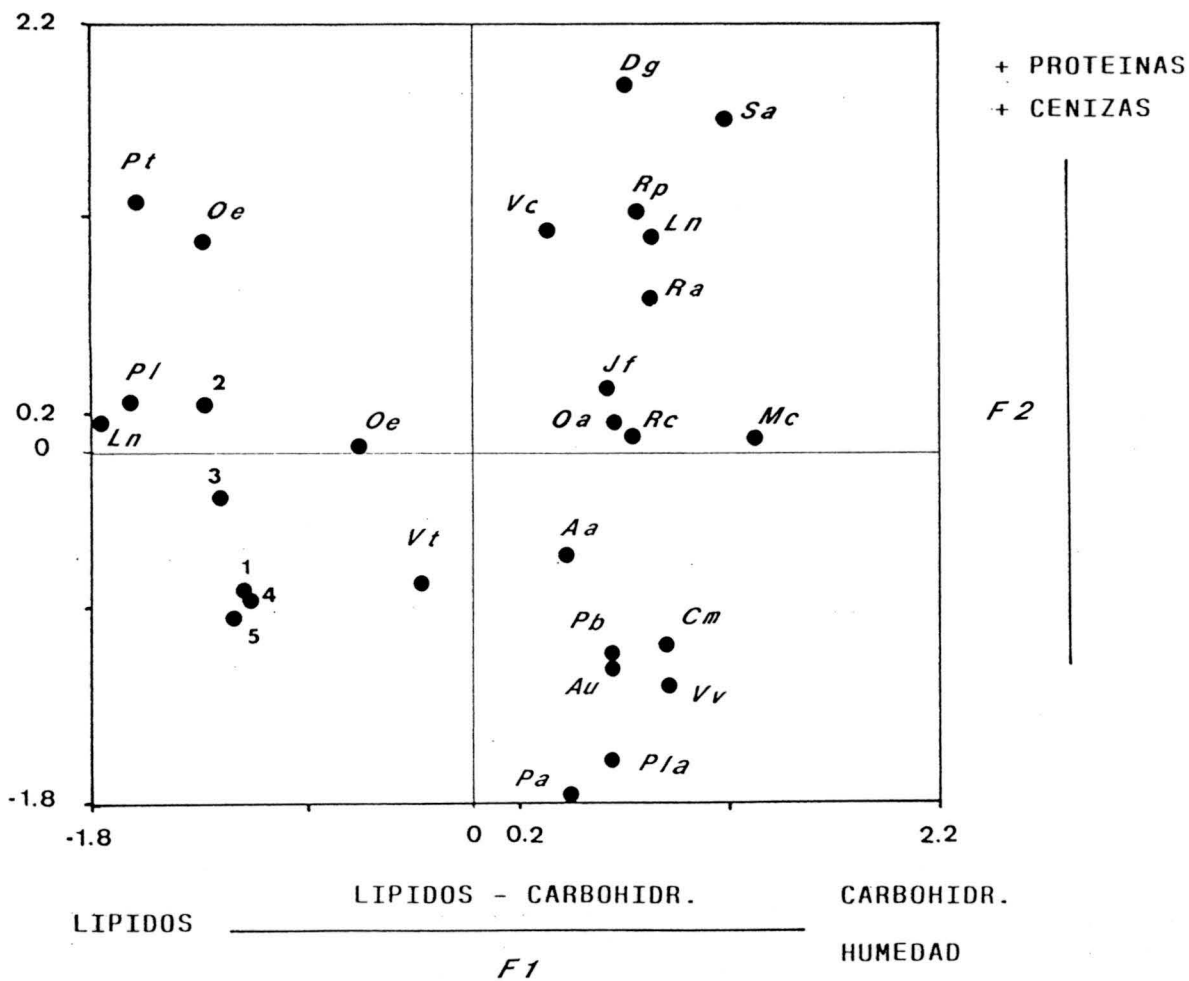


Figura 3.4. Distribución, sobre el plano factorial formado por los dos primeros factores, de las especies de fruto consideradas en el análisis factorial de la composición nutritiva de frutos mediterráneos con fenología de maduración otoño-invernal.

1, 2, 3, 4, corresponde a las 4 variedades de aceituna consideradas. 5 = zofairón (fruto abortado del olivo).

Dg = *Daphne gnidium*; Rp = *Rubia peregrina*; Vc = *Viscum cruciatum*; Sa = *Smilax aspera*; Au = *Arbutus unedo*; Aa = *Asparagus albus*; Pa = *Phillyrea angustifolia*; Pla = *Phillyrea latifolia*; Mc = *Myrtus communis*; Jf = *Jasminum fruticans*; Pl = *Pistacia lentiscus*; Pt = *Pistacia terebinthus*; Vt = *Viburnum tinus*; Cm = *Crataegus monogyna*; Oa = *Osyris alba*; Oe = *Olea europaea var. sylvestris*; Vv = *Vitis vinifera*; Rc = *Rosa canina*; Ra = *Ruscus aculeatus*; Ln = *Laurus nobilis*; Pb = *Pyrus bourgaena*.

3.6 DISCUSION.

Diseño y composición nutritiva de los frutos.

Las distribuciones de tamaño obtenidas para cada olivar reflejan variabilidad en los tamaños de aceituna existentes en el conjunto del cultivo, que se dan tanto a nivel local como regional. Esta variabilidad, en determinadas zonas y temporadas, puede aún ser mayor de lo mostrado en este estudio (MUÑOZ-COBO, 1987). Las diferencias, como ha sugerido MUÑOZ-COBO (opus cit.), puede ser decisiva a la hora de determinar los niveles poblacionales de cada especie de frugívoro, y puede estar conectada con la propia variabilidad de tamaños existente en el acebuche (JORDANO, 1987a, y datos pertenecientes al presente estudio).

Por otro lado la propia naturaleza de las variedades origina calidades nutritivas algo distintas en el conjunto del olivar que puede incidir en diferentes aprovechabilidades del fruto por el pájaro (HERRERA, 1981a).

Poco variable entre variedades resulta el valor estructural del fruto. El acebuche muestra valores estructurales inferiores a las aceitunas y valores de calidad nutritiva de la pulpa en el rango de las aceitunas. Esto origina que la aprovechabilidad del fruto del acebuche sea inferior a las del cultivo. Sin embargo, esto es más bien un artefacto ya que en la mayoría de los casos las aceitunas no podrán ser ingeridas completamente.

Frecuencias de tamaños adecuados para el ave.

Es conocido que uno de los factores determinantes del consumo de fruto por los frugívoros dispersantes es el tamaño con respecto al tamaño del frugívoro y en concreto respecto a la anchura bucal (BONACCOROSO, 1979; MOERMOND y DENSLow, 1983; WHEELWRIGHT, 1985; JOHNSON et al. 1985; JORDANO, 1984a, 1987c, 1991; LAMBERT 1989 a,b entre otros), de forma que para un adecuado aprovechamiento del fruto, ha de darse un ajuste entre su diámetro y la morfología del pico y boca de los frugívoros disponibles durante la época de fructificación de dicha especie (ver por ejemplo JORDANO, 1983a; 1984).

En el olivar se da respecto a estas características una situación particular ya que el fruto del olivo ha sido seleccionado durante siglos para conseguir, entre otras cosas, aceitunas de mayor tamaño. Esto debe imponer limitaciones en la explotación del fruto por los frugívoros que se asientan en los olivares, lo cual se acentuará más aún en especies de pequeño tamaño, originando como veremos en capítulos siguientes, pautas de consumo de frutos no legítimas. No obstante estas consideraciones, conviene aquí hacer referencia a situaciones particulares que pueden observarse en ciertos olivares. Se trata de

la presencia local de frutos abortados denominados zofairón o agracejo (MUÑOZ-COBO, 1987), frutos carentes de semilla viable, y que aunque llegan a madurar, son mucho más chicos que el fruto normal (incluso considerablemente más chicos que las acebuchinas) presentando además forma esférica. Estos frutos se ajustan perfectamente al tamaño que los frugívoros más pequeños pueden ingerir completamente y son de fácil manipulación para el ave (MUÑOZ-COBO, 1987 y observación personal en aviario). La distribución de este fruto resulta muy local, y su abundancia muestra fuertes fluctuaciones interanuales (ver HARTMAN y PANETSOS, 1962; MAGHERINI, 1971; MORETTINI, 1972 para causas que originan su aparición). A lo largo de nuestro estudio, prácticamente no fue detectado en ninguna de las parcelas de estudio, aunque sí se controló en otras zonas su presencia (sólo en olivar picual). El consumo de estos frutos por los frugívoros más pequeños del olivar, *S. atricapilla* y *S. melanocephala*, ha sido ya mencionado en otras ocasiones (TEJERO et al. 1983; SOLER et al. 1986; MUÑOZ-COBO, 1987).

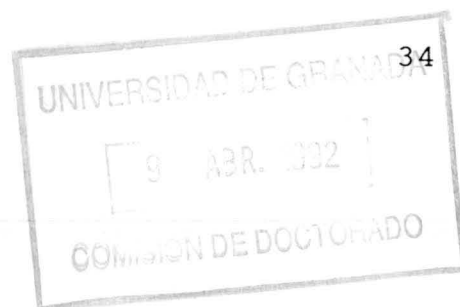
Otros frugívoros como zorzales y estorninos encuentran una mayor abundancia y gama de tamaños que ingerir completamente, no obstante se detectan variaciones interanuales, locales y regionales en la abundancia de fruto de tamaño adecuado para esta especie, que igualmente puede repercutir en pautas de consumo de fruto diferentes. Además muchos de estos frutos, considerados de tamaño adecuado para estas aves, pueden presentar grandes dificultades de manipulación para ellas que pueden originar, como será puesto de manifiesto en capítulos siguientes, elevado fracaso en la ingestión completa del fruto (SNOW, 1977; MOERMOND Y DENSLOW, 1983, 1985; LEVEY, 1987a; HEDGE et al. 1991; JORDANO, com. pers. sobre *P. mahaleb*).

Tanto para petirrojos, currucas y zorzales, la frecuencia de tamaños adecuados es mucho mayor en acebuches que en olivos, a pesar de ser el fruto del acebuche grande comparado a otros frutos otoño-invernales mediterráneos (lentiscos, terebintos, durillos, phillyreas, esparragueras, etc).

Fenologías de maduración.

La fenología de maduración de las aceitunas y acebuches entra de lleno en el rango de fenologías de los frutos otoño-invernales del matorral esclerófilo mediterráneo (HERRERA, 1984b; JORDANO, 1984a; GUITIAN y GUITIAN, 1990). Esto origina que el período de máxima disponibilidad de fruto maduro coincida con los momentos centrales de la invernada de aves frugívoras en el área mediterránea (JORDANO, 1984a, 1985; SUAREZ y MUÑOZ-COBO 1984, MUÑOZ-COBO, 1987)

Por otra parte, las fuertes similitudes interanuales en la fenología de maduración dentro de cada variedad, pero diferentes entre ellas, sugieren



patrones característicos en cada caso. No obstante, se requieren estudios a más largo plazo y réplicas de parcelas de cada variedad para confirmar esto. De todas formas algunas de estas apreciaciones, coinciden con lo expuesto en la literatura agronómica en lo referente a la época de máxima maduración de cada cultivar (BARRANCO y RALLO, 1984; 1986; PORRAS, 1987; BARRANCO et al. 1988), donde se considera, por ejemplo, a picual y lechín como variedades de maduración temprana y a picudo y hojiblanca como tardías.

La presencia de olivos de distintas variedades en la misma zona aporta información adicional que refrenda lo dicho. Nuestras observaciones personales muestran, por ejemplo, olivos picual con maduración adelantada a los picudo en zonas de cultivo mayoritario de este último. Sin embargo, cuando hay árboles picudo en zona de hojiblanca, las diferencias de maduración no son tan acusadas (ambas son variedades tardías).

Las variaciones comentadas en fenologías de maduración de la aceituna, que en algunos casos pueden llegar a representar desajustes de más de dos meses, pueden condicionar la abundancia de frugívoros en diferentes zonas del olivar del Valle del Guadalquivir, o incluso en los matorrales próximos (RODRIGUEZ et al. 1986), más aún si se demuestra una dependencia real de los frugívoros por las aceitunas en el olivar. Tales dependencias y rastreamientos de fruto maduro han sido detectados en diferentes áreas (WHEELWRIGHT, 1983; JORDANO, 1985; MUÑOZ-COBO, 1987) y serán tratadas en capítulos posteriores.

Variaciones en las cosechas.

El olivar es dentro del área mediterránea el medio que alcanza mayores valores en producción de fruto por hectárea (MUÑOZ-COBO, 1987), tanto en kilogramos como en nº total de frutos. Las altas producciones de frutos del matorral en años de buenas cosechas (JORDANO, 1984a; HERRERA, 1984 b, 1985b; FUENTES, 1991) se acercan a los niveles del cultivo en cuanto a frutos/ha, llegándose hasta 1.4×10^6 o incluso en años excepcionales a más de 3×10^6 ; pero en absoluto a la biomasa total de fruto producido. Así las mayores producciones encontradas hasta la fecha en el matorral mediterráneo son del orden de 100-300 kgr/ha peso seco (HERRERA, 1984b ;JORDANO, 1985; 1991), mientras que determinados olivares pueden llegar a producir bastante más de 4000 kgr/ha. (véase MUÑOZ-COBO, 1987 y presente estudio).

No obstante estas elevadas producciones, en el olivar se dan variaciones extremas en la producción entre zonas y años. Estas variaciones son debidas al fuerte carácter vecero de los olivos (LOUSSERT y BROUSSE, 1980; VLASIC, 1981;

POLI; 1986 a, b), propiedad común a muchos de los arbustos del matorral mediterráneo (JORDANO, 1984a; HERRERA, 1984b; FUENTES, 1991) y en concreto muy marcada en los acebuches (JORDANO, 1987a). Este carácter vecero parece manifestarse de forma diferente en cada cultivar, y origina desajustes productivos en el conjunto del olivar del Valle del Guadalquivir. Las variaciones anuales extremas en la producción de frutos parece ser una característica común a muchas especies en muy diferentes regiones (DAVIES, 1976; FOSTER, 1977; FOSTER, 1982; JORDANO, 1985; HERRERA, 1988b, entre otros).

Las repercusiones de las variaciones locales y regionales en cosechas sobre la abundancia de los frugívoros han sido un tema tratado en estudios de frugivoría (LEIGHTON Y LEIGHTON, 1984; JORDANO, 1985; LEVEY, 1988 a,b; LOISILLE, 1988; LOISILLE y BLAKE, 1991) y será abordado en nuestro estudio en capítulos posteriores. Sin embargo, el brusco cambio en abundancia de fruto, que se produce en el olivar como consecuencia de la recolección, introduce un elemento de impredecibilidad en la abundancia del recurso, una vez que los frugívoros están "establecidos" en una zona determinada, que confiere al olivar un carácter singular respecto a otros medios productores de frutos.

Igualmente singular resulta la escasez de otras especies de frutos en el olivar que pueden condicionar el establecimiento de determinadas especies frugívoros, así como los niveles poblacionales de las mismas. Estas y otras cuestiones relacionadas serán abordadas posteriormente a lo largo de este estudio.

El fruto del olivo en el ámbito de los frutos mediterráneos.

HERRERA (1982a) estableció que las características nutritivas de los frutos variaban estacionalmente para ajustarse a las demandas estacionales de sus principales dispersantes, como ya había sido sugerido por SNOW (1971). HERRERA (opus cit) obtiene una tendencia significativa de incremento progresivo en aprovechabilidad de proteínas y lípidos desde especies que maduran en verano a especies que maduran en invierno, alcanzando el máximo en estas últimas. Como él señala esta tendencia es particularmente mencionable para los lípidos. Además el fuerte incremento estacional en la aprovechabilidad lipídica conforme progresa las estaciones se debe fundamentalmente al importante aumento en la riqueza de los lípidos en la pulpa, y solamente secundariamente al ligero incremento en riqueza relativa de los frutos en peso seco de materia nutritiva. Los frutos de Olea europaea se inscriben claramente dentro de estos frutos invernales. Así los mayores contenidos lipídicos encontrados en frutos mediterráneos corresponde a

frutos invernales: Pistacia lentiscus, Pistacia therebintus, Laurus nobilis, Olea europaea (tanto variedades silvestres como cultivadas) (HERRERA, 1983, 1987a). Estos frutos están además entre los que proporcionan mayor recompensa nutritiva al ave en el sentido de HERRERA (1981a), que considera tanto la cantidad de lípidos+proteína obtenible por unidad de materia seca, como el valor estructural del fruto.

Vemos por tanto que los frutos de Olea europaea están entre los más recompensantes nutritivamente, respondiendo a las características típicas de los frutos dominantes en el matorral mediterráneo durante la estación invernal. Esto se ve acentuado en el caso de las aceitunas, con similares valores de aprovechabilidad para lípidos+proteínas pero con superiores valores estructurales de fruto respecto al acebuché. Sucede además que las especies dominantes (aquellas con mayor cobertura vegetal) en el matorral mediterráneo del Sur de España son aquellas de maduración invernal, con alto contenido lipídico (HERRERA, 1984b; JORDANO, 1984a). Esto viene provocado porque los principales dispersantes invernales introducen en sus dietas más frecuentemente las especies más recompensantes de frutos de invierno, mientras que se alimentan solo marginalmente de frutos más pobres simultáneamente disponibles (HERRERA 1981b; JORDANO Y HERRERA, 1981).

Como HERRERA (1985b) ha sugerido el carácter altamente recompensante de estos frutos ha originado que los frugívoros hayan modelado y sigan modelando en cierta forma estos matorrales favoreciendo con su acción dispersora selectiva la dominancia en éste de unas pocas especies de frutos altamente recompensantes como Pistacia lentiscus, Olea europaea y Viburnum tinus.

Tres claras diferencias surgen en el olivar respecto a la situación de los matorrales: 1) el gran tamaño del fruto impone fuertes limitaciones a su ingestión completa para los frugívoros, siendo esto especialmente mencionable para especies como S. atricapilla, S. melanocephala, y E. rubecula, como ya fue comentado anteriormente. 2) la capacidad modeladora del hábitat por parte del frugívoro es totalmente inexistente, debido a que el laboreo del olivar impide la germinación y desarrollo de las plántulas que surgirían, y debido, de nuevo, a las restricciones que el tamaño de la aceituna impone a la ingestión completa de frutos. 3) la inexistencia casi total de diversidad de frutos condiciona notablemente la dieta de los frugívoros en este medio.

Por otra parte las características productivas del olivar guardan cierta semejanza con las del matorral mediterráneo. Muchas de las plantas que componen

el matorral producen frutos carnosos de maduración otoño-invernal. Las cosechas de estos arbustos en años de climatología adecuada son cuantiosas, sobre todo de las especies dominantes (HERRERA, 1984b; 1988b; JORDANO, 1985, 1987a). El acebuche como elemento integrante de esta vegetación también posee estas características (JORDANO, 1987a), y la variedad cultivada, el olivo, en su región de origen lógicamente las mantiene.

Las cosechas del matorral productor de frutos carnosos se encuentran sometidas a fuertes variaciones interanuales (HERRERA, 1984b, 1988b; JORDANO, 1985, 1987a). Estas variaciones también se manifiestan en el olivar, como se ha remarcado a lo largo de este capítulo, aunque con diferentes tratamientos el hombre logra en algunos casos paliarlo (POLI, 1986 a,b).

Consideraciones finales.

A lo largo de este capítulo hemos tratado de mostrar las características de diseño, composición nutritiva de las aceitunas, fenología de maduración y cosechas como factores que pueden influir sobre el consumo de fruto por los frugívoros. Hemos intentando además mostrar una panorámica de la variabilidad que en el Valle del Guadalquivir muestra el olivar en estas características, a través de las variedades más extensivamente cultivadas. Las claras variaciones entre estas características en el conjunto del olivar del Valle originan condiciones de disponibilidad espacial y temporal diferentes que los frugívoros pueden rastrear. El olivar del Valle del Guadalquivir se vislumbra, por tanto, como una gran masa continua en la que, sin embargo, hay considerables desajustes en abundancia de fruto, estado de maduración, distribución de tamaños, etc, que entre otras cosas pueden permitir y originar movimientos de los frugívoros tanto a escala local como a macroescala, siguiendo a la prácticamente única fuente de recurso fruto existente en este medio. Esta variabilidad, aunque influida por diferencias climatológicas (no excesivamente pronunciadas) y de suelos, parece estar determinada por la heterogeneidad entre las variedades cultivadas. Por otra parte, puede estar conectada (salvando las considerables diferencias de tamaños de fruto entre olivos y acebuches) con la ya de por sí considerable variabilidad interindividual existente entre los acebuches (JORDANO, 1987a).

***IV. EL PAPEL DEL OLIVAR
EN LA INVERNADA DE AVES
FRUGIVORAS***

Tras un largo período en que las investigaciones se concentraban sobre todo en los episodios reproductivos, en las últimas décadas ha comenzado a prestársele la atención que merece a determinados acontecimientos no reproductivos, entre los que son particularmente mencionables los períodos migratorios y la invernada. En efecto, actualmente se reconoce el papel fundamental que estos períodos del ciclo anual juegan en la regulación de las poblaciones de pájaros (FRETWELL, 1972; GREENBERG, 1980, 1985; HERRERA, 1980, JORDANO, 1984a; TELLERIA, 1987) y con ello la importancia que la Península Ibérica tiene como centro de recepción de pájaros invernantes dentro del Paleártico occidental (MOREAU, 1953, 1956; BERNIS, 1962; FINLAYSON, 1981; JORDANO, 1985; MUÑOZ-COBO, 1987; TELLERIA, 1987; HERRERA, 1987b).

De forma similar en la actualidad se reconoce el papel fundamental que los olivares tienen para la recepción de individuos invernantes de determinadas especies frugívoras (MUÑOZ-COBO y PURROY, 1987; HERRERA, 1983; RODRIGUEZ et al. 1986; MUÑOZ-COBO, 1987).

A lo largo de este capítulo pretendemos reflejar las abundancias con que las aves frugívoras son capaces de establecerse durante el período invernal en los olivares del Valle del Guadalquivir, tanto a nivel general de grupo trófico como a nivel de especies. Asimismo será objeto de consideración la representación que estas especies alcanzan en toda la comunidad ornítica. Pretendemos, además, dar una visión general de la situación de los frugívoros a través del estudio de olivares diferentes, situados en el corazón del cultivo de las 4 variedades de molino más importantes de Andalucía. Serán también analizadas las fluctuaciones temporales (tanto intraestacionales como interanuales) que experimentan dichas especies. Aunque se siguió la abundancia de todas las especies de la comunidad, no entraremos, a lo largo de este estudio, en el análisis de aquellas especies que no se engloban en el grupo de los frugívoros dispersantes.

Finalmente las abundancias de frugívoros serán comparadas con las de acebuchares (datos procedentes tanto de nuestro estudio como de otros autores) y matorrales mediterráneos productores de frutos otoño-invernales. Estos tres tipos de formaciones constituyen tres estadios en la degradación desde matorral a olivar, de forma que el estudio comparativo puede reflejar las repercusiones que sobre las aves han tenido y tienen las transformaciones humanas (MUÑOZ-COBO, et al. (ined).

4.1. DESCRIPCIÓN GENERAL.

En la tabla 4.1. se refleja el seguimiento quincenal de los frugívoros en el acebuchar y cada uno de los cultivares estudiados. Dos especies, S. atricapilla y Turdus philomelos dominan la comunidad en todas los cultivares y en prácticamente todas las quincenas plenoinvernales. Estos resultados corroboran las ya conocidas capacidades de estas especies para ocupar los olivares en la península (MUÑOZ-COBO, 1979; MUÑOZ-COBO y PURROY, 1980; SUAREZ y MUÑOZ-COBO, 1984; RODRIGUEZ et al. 1986; MUÑOZ-COBO, 1987).

Algo diferente es la situación respecto al acebuchar, aquí si bien sigue dominando la comunidad S. atricapilla, T. philomelos no está, al menos frecuentemente, entre las dos especies mayoritarias en la comunidad, siendo desplazada en ocasiones por E. rubecula, y en otras por Fringilla coelebs o Carduelis chloris (ver también TELLERIA, 1981; CUADRADO, 1986).

En general tanto las abundancias totales, el número de especies y la diversidad de frugívoros es inferior en cualquier olivar que en acebuchares, siendo por el contrario mayor la dominancia para las dos especies mayoritarias (tabla 4.2). Así por ejemplo mientras que la diversidad de frugívoros dispersantes está en la mayoría de las quincenas en torno a 2, en olivares es en general inferior a 1.5. Respecto al número de especies frugívoras, mientras que en olivares el número detectado en cada quincena oscila entre 3 y 5, en acebuchares está entre 6 y 9 (ver tabla 4.1). Similares esfuerzos de muestreo dentro de cada temporada entre las 4 cultivares y el acebuchar, y elevado número de contactos con frugívoros en todos los casos, favorecen que dichos resultados no sean un artefacto de la superficie o nº de individuos considerados (JAMES y RHATBUN, 1981).

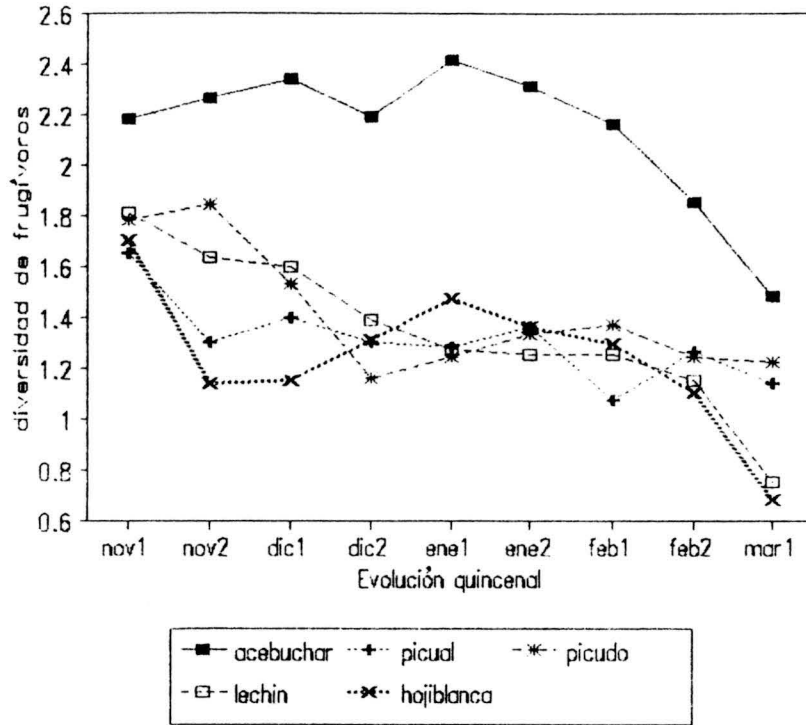
En particular no aparecen en los olivares Cyanopica cyanus, Turdus viscivorus, Turdus merula, (al menos en la banda principal de muestreo), mientras que Sylvia undata es escasísima, y Phoenicurus ochruros aparece exclusivamente pegado a los setos con piedras (ver apéndice). No obstante, estas dos últimas especies tampoco son abundantes en acebuchares, siendo además especies de un hábito más marcadamente insectívoro que las anteriores durante el período invernal (HERRERA, 1978a, 1984a; JORDANO, 1984a; 1987d).

Por otra parte no se aprecian diferencias resaltables en cuanto a la diversidad o al número de especies frugívoras que aparecen por quincena entre las dos temporadas de estudio. En la figura 4.1. se representa la evolución quincenal de la diversidad de frugívoros en las 5 variedades para las dos temporadas de estudio.

	1989-90										1990-91							
	OCT2	NOV1	NOV2	DIC1	DIC2	ENE1	ENE2	FEB1	FEB2	MAR1	NOV1	NOV2	DIC1	DIC2	ENE1	ENE2	FEB2	MAR1
Acebuchar																		
Frugiv.	74.9	96.8	66.0	67.5	50.9	43.8	67.9	57.2	50.8	19.0	91.5	69.5	78.8	92.9	86.0	103.4	111.8	111.9
No frugiv.	20.7	36.6	47.9	67.9	62.1	48.0	82.8	44.2	31.7	17.9	43.5	72.5	49.4	37.9	41.6	44.7	42.6	43.2
Dens. total	95.6	133.4	113.9	135.4	113.0	91.8	150.7	101.4	82.5	36.9	135.0	142.0	128.3	130.8	127.6	148.1	154.4	155.1
Div. frugiv.	2.2	2.2	2.3	2.3	2.2	2.4	2.3	2.2	1.8	1.5	2.3	1.9	2.0	1.6	1.6	1.9	1.9	1.8
% S.a.+T.p.	24.6	30.8	26.9	29.5	28.3	28.9	29.6	33.4	43.5	2.4	27.2	28.7	44.4	52.4	55.3	51.5	56.2	55.5
% frugiv.	78.3	72.6	58.0	49.9	45.1	47.7	45.0	56.4	61.6	51.5	67.8	48.9	61.4	71.0	67.4	69.8	72.4	72.2
picual																		
frugiv.	13.6	22.1	42.6	49.8	46.8	38.0	41.9	42.5	22.0	20.9	44.5	30.6	32.2	36.0	38.2	30.6	29.3	27.3
no frugiv.	17.6	16.1	21.4	11.2	15.7	14.1	15.3	34.3	27.5	37.6	24.8	20.3	21.1	19.2	18.4	28.0	38.3	47.8
dens. total	31.2	38.3	64.0	61.0	62.5	52.1	57.2	76.8	49.5	58.5	69.3	50.9	53.3	55.2	56.6	58.6	67.6	75.1
div. frugiv.	1.8	1.6	1.3	1.4	1.3	1.28	1.4	1.1	1.3	1.1	1.5	1.7	1.5	1.3	1.6	1.0	1.1	1.2
% S.a.+T.p.	26.6	48.3	63.4	75.0	70.7	68.2	68.7	53.1	42.6	34.7	53.7	50.6	53.8	59.8	57.1	26.3	42.8	35.1
% frugiv.	43.6	57.8	66.5	81.6	74.9	72.9	73.3	55.4	44.4	35.7	64.2	60.1	60.4	65.2	67.5	52.2	43.4	36.3
picudo																		
frugiv.	19.5	20.4	28.1	29.3	26.5	30.6	35.2	26.5	14.5	3.1	43.1	36.4	41.1	36.9	37.5	38.7	30.0	29.7
no frugiv.	24.4	20.3	13.8	15.6	22.6	32.8	31.0	38.1	40.8	34.4	30.6	14.5	14.3	9.6	14.2	30.2	22.8	51.1
dens. total	43.9	40.7	41.9	44.9	49.1	63.4	66.2	64.6	55.3	37.5	73.7	50.9	55.4	46.5	51.7	68.9	52.8	80.8
div. frugiv.	1.6	1.8	1.8	1.5	1.2	1.2	1.3	1.4	1.2	1.2	1.7	1.3	1.7	1.1	1.2	1.1	1.2	1.2
% S.a.+T.p.	14.1	38.1	48.9	57.5	52.4	44.9	49.5	37.6	24.8	6.4	37.8	68.1	61.7	77.6	68.2	52.4	53.5	35.3
% frugiv.	44.4	50.2	67.0	65.3	54.0	48.2	53.2	41.0	26.2	8.3	58.4	71.5	74.2	79.3	72.5	56.2	56.8	36.8
lechín																		
frugiv.	46.7	42.6	55.8	70.3	64.4	63.8	53.6	42.5	35.2	8.8	70.5	45.6	50.8	54.7	39.1	41.1	36.3	
no frugiv.	20.3	9.6	15.8	28.8	28.0	36.0	37.8	58.2	34.2	32.9	21.3	17.2	20.5	33.2	42.4	85.3	94.8	
dens. total	67.0	52.2	71.6	99.1	92.4	99.8	91.4	100.7	69.4	41.7	91.8	62.8	71.3	87.9	81.5	126.4	131.1	
div. frugiv.	1.8	1.8	1.6	1.6	1.4	1.3	1.2	1.2	1.1	0.7	2.0	1.8	1.8	1.7	1.5	1.5	1.3	
% S.a.+T.p.	26.6	58.2	65.3	61.4	63.8	59.6	54.7	40.0	49.4	18.7	40.1	57.4	54.1	51.2	42.1	28.6	25.6	
% frugiv.	69.7	81.6	78.0	70.9	69.7	63.9	58.6	42.2	50.7	21.1	76.8	72.7	71.2	62.2	48.0	32.5	27.7	
hojiblanca																		
frugiv.	32.6	18.7	26.4	23.5	27.8	28.2	18.6	19.2	18.4	2.8	42.9	39.9	36.5	41.7	44.7	62.6	55.4	49.4
no frugiv.	33.9	26.4	35.1	38.9	34.1	32.4	55.7	49.9	57.4	52.4	22.6	19.0	19.5	25.2	9.7	19.3	38.7	68.5
dens. total	66.5	45.1	61.5	62.4	61.9	60.6	74.3	69.1	75.8	55.2	65.5	58.9	56.0	66.9	54.4	81.9	94.0	117.9
div. frugiv.	1.8	1.7	1.1	1.1	1.3	1.5	1.4	1.3	1.1	0.7	1.8	1.9	1.5	1.5	1.4	1.3	1.2	1.2
S.a.+T.p.	21.5	26.6	40.5	34.6	40.9	40.7	23.3	25.6	24.0	0.9	43.0	50.4	56.3	54.2	75.6	71.3	55.9	39.9
% frugiv.	49.0	41.4	42.9	37.6	44.9	46.5	25.0	27.8	24.3	5.1	65.5	67.7	65.2	62.3	82.2	76.5	59.0	41.9

Tabla 4.2. Parámetros comunitarios, con especial referencia a la fracción frugívora, en las 5 parcelas durante las dos temporadas de estudio.
frugiv. = Densidad de frugívoros; **no frugiv.** = Densidad de no frugívoros; **dens. total** = Densidad total de aves; **div. frugiv.** = Diversidad de frugívoros; **% S.a.+T.p.** = % de la densidad total representada por *S. atricapilla* y *T. philomelos*; **% frugiv.** = % de la densidad representada por los frugívoros.

1989-90



1990-91

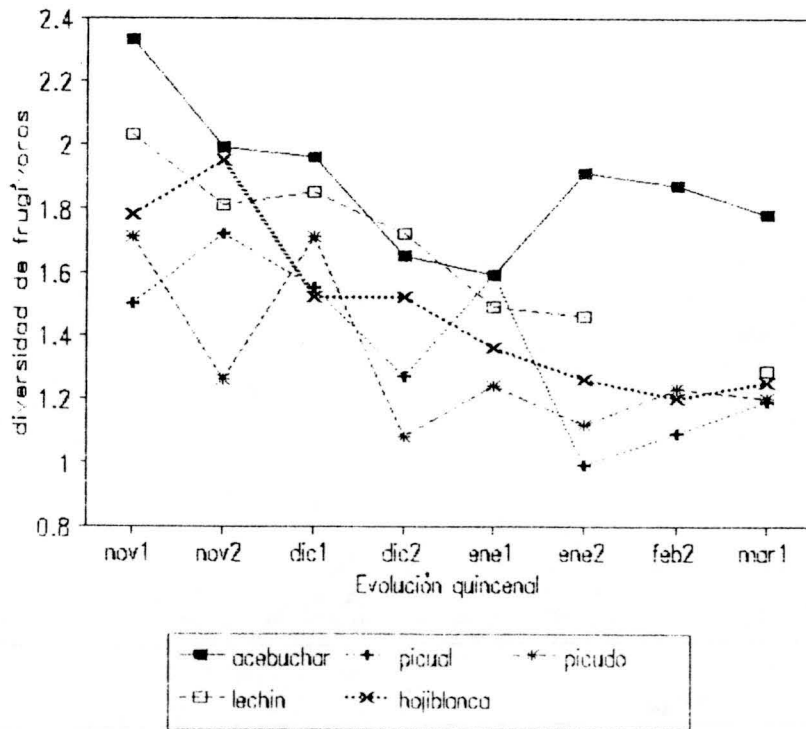


Figura 4.1. Evolución quincenal de la diversidad de frugívoros en las 5 parcelas de estudio.

En cualquier caso la representación de los frugívoros tanto en acebuchares como olivares es muy acusada constituyendo el grupo trófico mejor representado en estos medios. Así los frugívoros representan entre 24.3 y 82.2 % en olivares y entre 45.0 y 78.3 % en acebuchares (no considerando el mes de marzo) (tabla 4.2.).

4.2. EVOLUCION TEMPORAL DE LA ABUNDANCIA DE FRUGIVOROS.

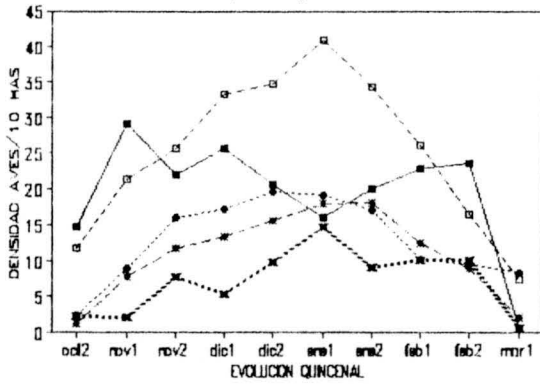
La mayoría de las especies frugívoras que se asientan en el olivar son especies con status temporal, esto es con períodos de residencia en el área de estudio (Valle del Guadalquivir) que abarcan solamente una época del año, en este caso la estación otoño-invernal (aves en migración post-nupcial e invernada). Es el caso de Sylvia atricapilla, Turdus philomelos, Turdus iliacus, Phoenicurus ochruros, y Erithacus rubecula. Especies con status sedentario serían Sylvia melanocephala y Sylvia undata. En el acebuchar se añaden a estas especies Cyanopica cyanus, Turdus viscivorus y Turdus merula.

Sin embargo, todas las especies frugívoras de los olivares permanecen en estos exclusivamente durante la estación invernal. Así, Sylvia melanocephala y Sylvia undata no nidifican normalmente en olivares (MUÑOZ-COBO, 1979; 1987; 1991; VALERA, en realización). Por el contrario estas dos especies, y las otras tres sedentarias citadas anteriormente, sí crían en acebuchares y matorrales del sur de la península (HERRERA y SORIGUER, 1977; JORDANO, 1984a; 1985; CUADRADO, 1986; REY, 1990).

La ocupación temporal del olivar por parte de las especies anteriormente citadas, origina una periodicidad en la fenología de los frugívoros en el cultivo. Esto conlleva la existencia de un período de entrada, una fase de establecimiento y una época de salida del olivar que se repite de forma más o menos constante entre años, y que queda reflejada en la figura 4.2. a y b (ver también MUÑOZ-COBO, 1987). La época de entrada de los frugívoros al olivar comprende desde la segunda quincena de octubre a la primera quincena de noviembre. Ya en la segunda quincena de noviembre estas especies están "establecidas" en los olivares, dándose el abandono paulatino y generalizado a partir de la segunda quincena de febrero. No obstante, como se verá en capítulos posteriores, esto está muy influido por la fenología y velocidad de progreso del cosechado, directamente conectado a la fenología de maduración de la aceituna, cuyas diferencias regionales fueron ya establecidas en el capítulo anterior. Indudablemente este ciclo marca considerablemente todo aquello que pueda decirse sobre la evolución quincenal en la invernada de estas especies.

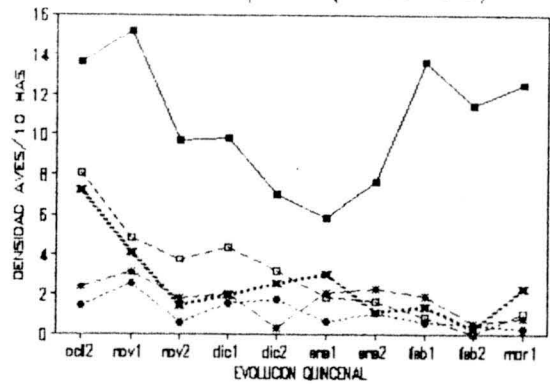
Figura 4.2.a. Evolución quincenal de la densidad de las principales especies frugívoras en las 5 parcelas durante la temporada 1989-90.

S. atricapilla (1989-90)



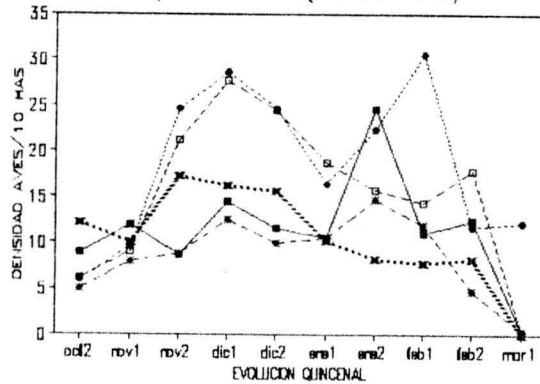
■ ACEBUCHAR ♦ PICUAL ▲ PICUDO
 □ LECHN ● HOJIBLANCA

S. melanocephala (1989-90)



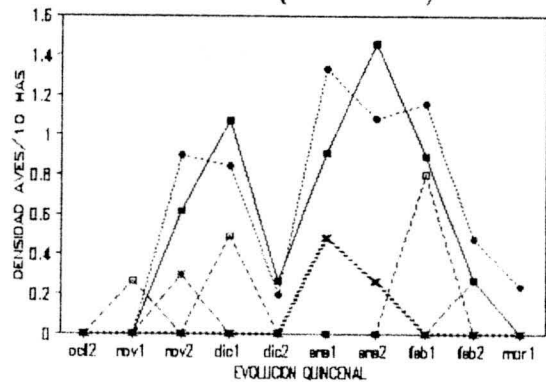
■ ACEBUCHAR ♦ PICUAL ▲ PICUDO
 □ LECHN ● HOJIBLANCA

T. philomelos (1989-90)



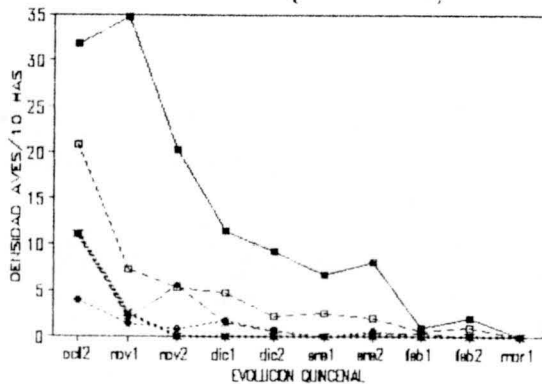
■ ACEBUCHAR ♦ PICUAL ▲ PICUDO
 □ LECHN ● HOJIBLANCA

T. iliacus (1989-90)



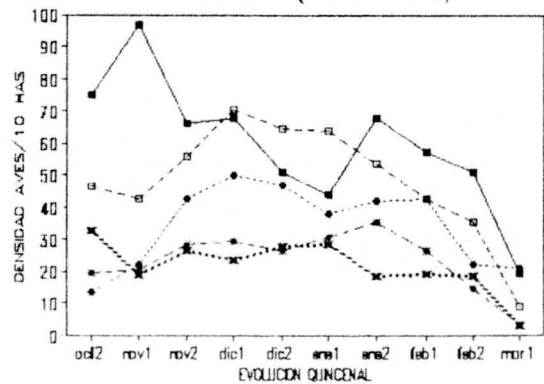
■ ACEBUCHAR ♦ PICUAL ▲ PICUDO
 □ LECHN ● HOJIBLANCA

E. rubecula (1989-90)



■ ACEBUCHAR ♦ PICUAL ▲ PICUDO
 □ LECHN ● HOJIBLANCA

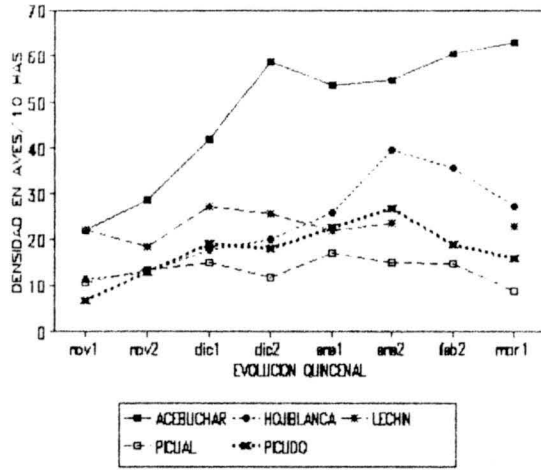
FRUGIVOROS (1989-90)



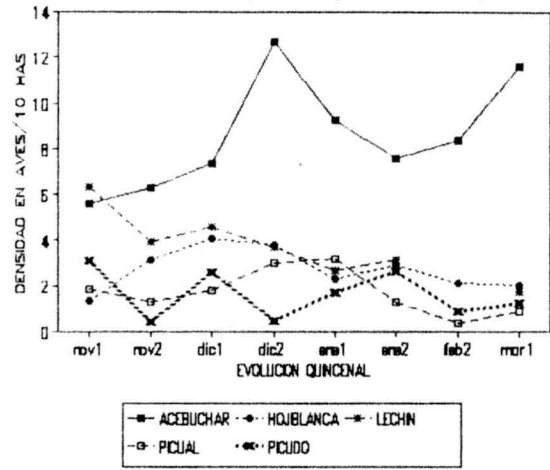
■ ACEBUCHAR ♦ PICUAL ▲ PICUDO
 □ LECHN ● HOJIBLANCA

Figura 4.2.b. Evolución quincenal de la densidad de las principales especies frugívoras en las 5 parcelas durante la temporada 1990-91.

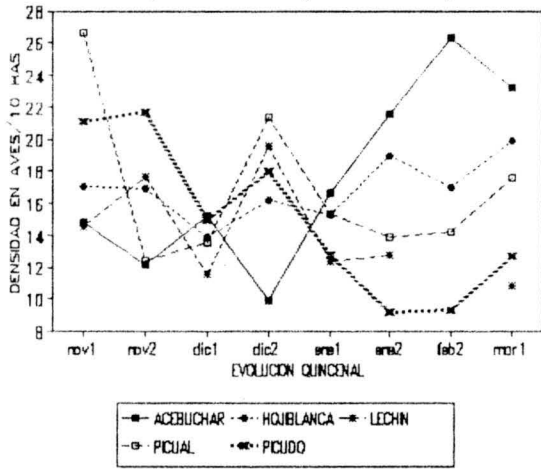
S. atricapilla (1990-91)



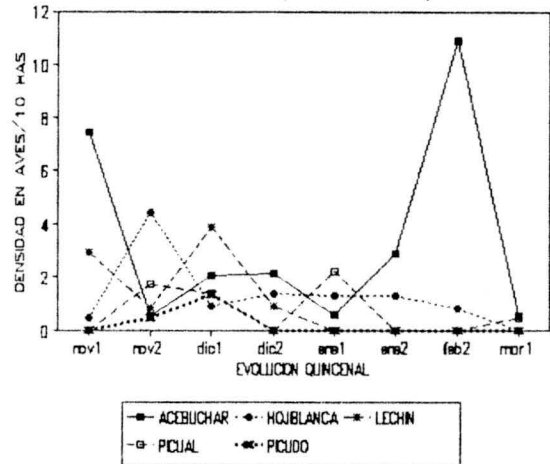
S. melanocephala (1990-91)



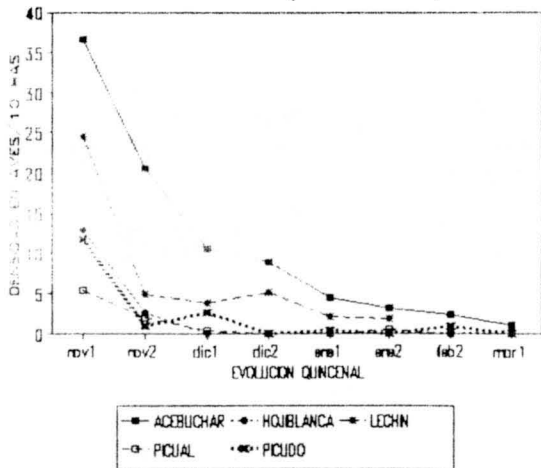
T. philomelos (1990-91)



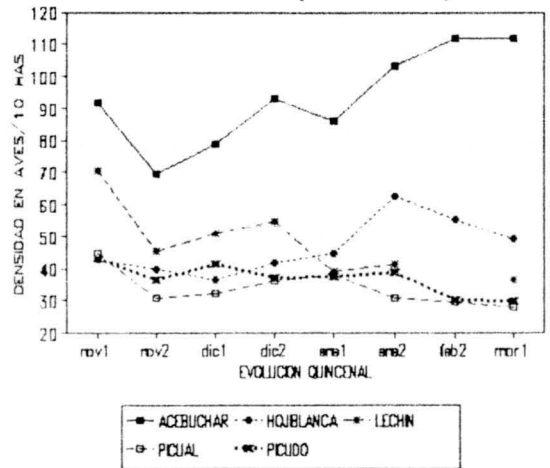
T. iliacus (1990-91)



E. rubecula (1990-91)



FRUGIVOROS (1990-91)



Si se analiza con detenimiento la figura 4.2. a y b puede apreciarse además de la evolución quincenal en la densidad de cada especie, las diferencias existentes tanto entre frugívoros dentro de la misma variedad, como para el mismo frugívoro entre los diferentes olivares y la variedad silvestre (nótese para ello la diferente escala en la ordenada de cada gráfico de la figura).

De dicha figura se pueden obtener las siguientes consideraciones.

a) La fase de entrada al olivar puede darse como una entrada masiva, bajando posteriormente las densidades hasta alcanzar unos valores plenoinvernales más "estables", o por el contrario la abundancia va subiendo hasta la "estabilización".

b) E. rubecula, entra masivamente en el olivar en la época del paso migratorio, bajando drásticamente sus densidades desde OCT2 a NOV2, llegando incluso en ocasiones a desaparecer del olivar en invernada avanzada. Un patrón similar es observado para esta especie en la variedad silvestre, aunque aquí mantiene siempre niveles superiores.

c) Se detectan claras variaciones de abundancia en los frugívoros mayoritarios tanto entre variedades en la misma temporada, como entre años para la misma variedad.

d) Los niveles de abundancia superiores son siempre para S. atricapilla y T. philomelos.

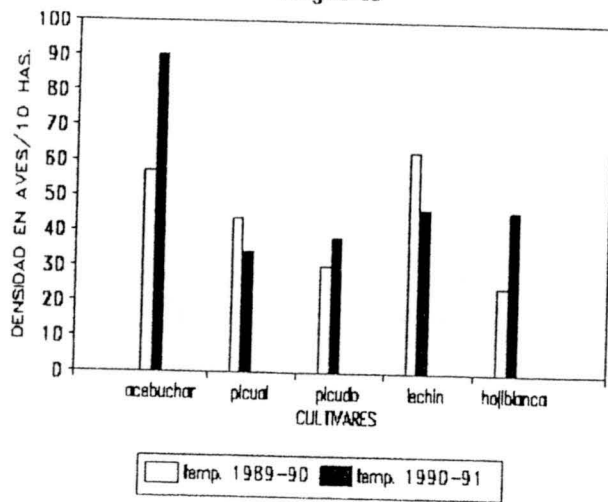
e) En general los niveles de abundancia de las especies frugívoras son superiores en acebuchares que en olivares. La especie que parece establecer menores diferencias es T. philomelos.

f) Determinadas especies frugívoras que se dan en el acebuchar, no ocupan el olivar.

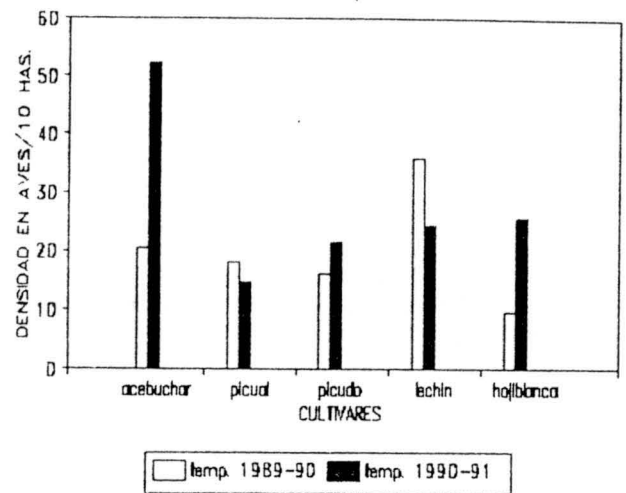
4.3. DIFERENCIAS EN ABUNDANCIAS DE FRUGIVOROS.

A lo largo de los apartados anteriores se ha sugerido la existencia de claras variaciones entre las parcelas de cada olivar estudiado en cuanto a densidad de las diferentes especies frugívoras. En este apartado pretendemos profundizar en ello. Todos los análisis que se realizan tratan de mantener el componente temporal en que se enmarca este estudio como un pilar importante para las diferencias en abundancia que surgen en olivares. Como consecuencia de ello, aplicamos un diseño estadístico no paramétrico de medidas repetidas, el análisis de la varianza de Friedman (una extensión del test de signos de Wilcoxon para más de dos niveles) (ZAR, 1984; DIXON, 1988), en el que las comparaciones se establecen por bloques, siendo cada bloque cada una de las quincenas de muestreo,

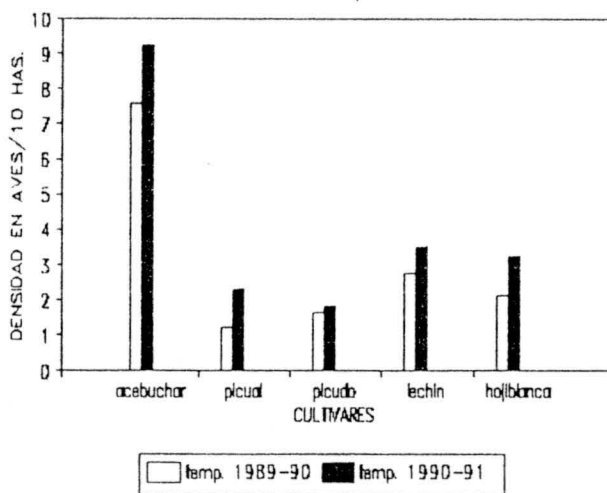
Comparación entre temporadas
Frugívoros



Comparación entre temporadas
S. atricapilla



Comparación entre temporadas
S. melanocephala



Comparación entre temporadas
T. philomelos

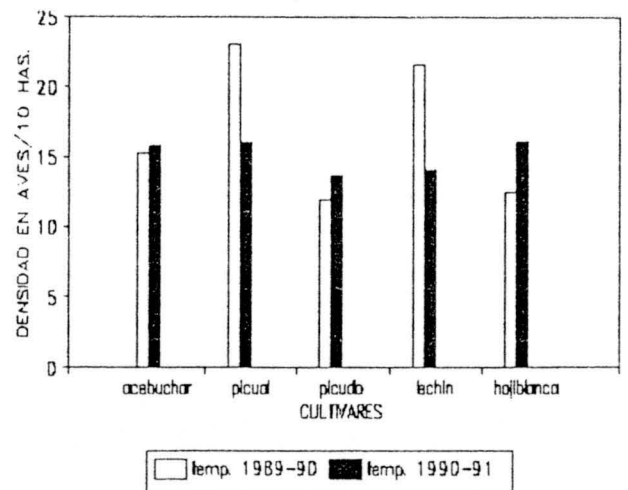


Figura 4.3. Comparación entre temporadas de la abundancia de los frugívoros mayoritarios. Los valores de densidad en cada caso representan la densidad media en los 2 meses centrales de invernada (diciembre y enero).

y cada nivel está constituido por cada variedad de olivar estudiada. Un diseño similar han sido utilizado por LEVEY (1988a) para establecer diferencias en abundancia de frugívoros y frutos, considerando evoluciones mensuales, entre diferentes condiciones de bosque neotropical.

El análisis de la varianza de Friedman fue efectuado individualmente para cada especie y el total de los frugívoros en cada temporada. Comentaremos a continuación los resultados por especie.

* Sylvia atricapilla. La abundancia de esta especie en la temporada 1989-90 mostró diferencias significativas entre las 5 parcelas consideradas ($p < 0.001$). Por comparaciones múltiples aplicadas al test de Friedman (ZAR, 1984) se obtuvo que en esta temporada las densidades de la especie fueron similares entre lechin y acebuchar, y mayores en estos que en hojiblanca, picudo y picual. La abundancia entre picudo y hojiblanca fue por otra parte semejante no pudiéndose concluir respecto a picual. Sin embargo test de Wilcoxon mostraban diferencias significativas entre estas variedades.

Igualmente, se obtuvo heterogeneidad significativa en la abundancia de S. atricapilla entre las 5 parcelas durante la temporada 1990-91 ($p < 0.001$). La densidad en el acebuchar fue superior a la densidad en los cultivares (test de signos y rangos de Wilcoxon, $p < 0.05$).

* Sylvia melanocephala. En la temporada 89-90 se obtuvieron diferencias significativas entre las 5 parcelas de estudio ($p < 0.001$). Las comparaciones múltiples mostraron que la densidad en acebuchares era diferente a la densidad en los cultivares. No hubo diferencias significativas en la abundancia de esta especie entre picual, picudo y hojiblanca.

En la temporada 90-91 también hubo diferencias significativas ($p < 0.001$). Todos los cultivares mostraron abundancias para esta especie inferiores al acebuchar (test de Wilcoxon, $p < 0.05$).

* T. philomelos. Reflejó diferencias significativas entre las 5 parcelas para 1989-90 ($p < 0.001$). No obstante no hubo diferencias entre lechin y acebuche, que mostraron diferencias significativas con picudo y hojiblanca. No se pudo concluir sobre la abundancia en picual. Sin embargo no hubo diferencias para esta especie en la temporada 1990-91 (test de Friedman, $p > 0.1$).

* T. iliacus. Durante la temporada 1989-90 hubo variabilidad significativa en las densidades de esta especie entre las 5 parcelas (test de Friedman, $p < 0.01$). por comparaciones múltiples sólo se pudo concluir que había diferencias en la densidad de esta especie entre picual y hojiblanca.

En la temporada 1990-91 no hubo variabilidad significativa en su abundancia entre los 4 cultivares (test de Friedman; $p > 0.05$). Sin embargo había en general diferencias significantes entre la abundancia de esta especie entre los cultivares y el acebuchar (test de Wilcoxon, $p < 0.05$).

* E. rubecula. Mostró variabilidad significativa entre las 5 parcelas de estudio (test de Friedman; $p < 0.001$) en la temporada 89-90. Sin embargo por comparaciones múltiples se obtuvo que las diferencias se centraban en el acebuchar, con densidad superior para esta especie. Las parcelas de picual, picudo y hojiblanca no mostraron diferencias significativas entre si. El test resultó ambiguo para la densidad de la especie en Lechin (donde frecuentemente esta especie era habitualmente más detectada que en el resto de los olivares, vease tabla 4.1.). Test de Wilcoxon mostraron diferencias entre la densidad de esta especie entre la parcela de Lechin y el resto de los cultivares ($p < 0.05$).

Similares resultados son obtenidos para esta especie en la segunda temporada.

* Finalmente el análisis sobre la abundancia total de frugívoros reveló variaciones significantes entre las cinco parcelas de estudio durante ambas temporadas (Test de Friedman, $p < 0.001$). Sin embargo las comparaciones multiples mostraron una situación diferente entre ambas. En la primera la densidad de frugívoros no mostró diferencias entre acebuchar y lechín, ambas con densidades superiores a picudo y hojiblanca. No se pudo concluir sobre picual.

Por el contrario en la temporada 1990-91 la densidad en el acebuchar fue diferente a todos los cultivares (véase figura 4.2. a y b).

4.4. VARIACIONES INTERANUALES.

A lo largo del apartado anterior han quedado claramente evidenciadas la existencia de variabilidad en la abundancia de cada especie frugívora y del conjunto de frugívoros en diferentes olivares del Valle del Guadalquivir, diferencias que se establecen incluso considerando el componente de la evolución temporal intraestacional de las densidades. Asimismo se insinúan variaciones interanuales al obtenerse para ciertas especies situaciones diferentes entre las dos temporadas de estudio. En este apartado pretendemos reflejar más claramente la existencia de variaciones interanuales en la abundancia de frugívoros que se presentan en cada localidad de estudio.

La figura 4.3. trata de mostrar una primera imagen de la comentada variabilidad interanual para las especies frugívoras mayoritarias. Para ello se refleja la densidad media de los frugívoros en los dos meses centrales de la invernada (diciembre y enero, meses en los que las aves están establecidas en los

olivares y en los que en general la actividad de cosechado no está muy avanzada). De dicha figura se pueden extraer las siguientes consideraciones.

a) Tanto para el conjunto de frugívoros, como para cada especie en concreto, los valores más altos no caen siempre del mismo lado, esto es, abundancias mayores para un año de una especie frugívora en un olivar no se corresponde con abundancias mayores ese mismo año, respecto al segundo, en el resto de los olivares.

b) Las variaciones mayores parecen darse en el acebuchar y en hojiblanca.

c) Tanto en el acebuchar como en hojiblanca la especie principal responsable de estas fuertes fluctuaciones interanuales es S. atricapilla, con aumentos de densidad que doblan con creces los valores obtenidos para la segunda temporada. Las otras dos especies mayoritarias T. philomelos y S. melanocephala fluctúan menos entre las dos invernadas. Obsérvese en particular la similar densidad alcanzada por T. philomelos en el acebuchar en ambas invernadas.

Con el objeto de establecer el grado de variación interanual en la abundancia de las diferentes especies se desarrollaron test de la t apareados. Los resultados se reflejan en la tabla 4.3.

Las abundancias de los frugívoros fueron mayores en la temporada 1990-91 que en la anterior en los cultivares de picudo y hojiblanca y en la variedad silvestre (t apareada de una cola; $p < 0.01$ en los tres casos), pero no en picual y lechín que no mostraron variación interanual ($p > 0.05$, test de 2 colas). Estas diferencias se deben a las existentes para los frugívoros mayoritarios S. atricapilla y Turdus philomelos, quienes muestran similares fluctuaciones para picudo, hojiblanca, y acebuche ($p < 0.01$ en los tres casos para S. atricapilla; $p < 0.05$ para picudo y hojiblanca, y $p < 0.1$ para acebuche en el caso de T. philomelos). Tampoco ninguno de los dos frugívoros mayoritarios mostró diferencias interanuales significativas para picual (probablemente por la mayor constancia interanual de la cosecha en esta variedad, ver capítulo anterior). Sin embargo, la tendencia en lechín fue contraria a la de las otras variedades: ambos frugívoros disminuyeron sus abundancias en 1990-91 con respecto a la temporada anterior ($p < 0.05$ para S. atricapilla y $p < 0.01$, para T. philomelos), probablemente conectado a la disminución de fruto en la segunda temporada.

Con respecto a los frugívoros minoritarios hay una mayor constancia interanual en sus abundancias, sobre todo en el caso de E. rubecula ($p > 0.1$ para todas las variedades) y S. melanocephala (esta última sólo muestra variación significativa en lechín, donde fue más abundante en 1990-91 -- $p < 0.01$, test de

	PICUAL	PICUDO	LECHIN	HOJIBLANCA	ACEBUCHAR
<u>S. atricapilla</u>	0.86 n.s.	-3.32 *	3.26 *	-4.82**	-3.65 **
<u>S. melanocephala</u>	-1.81 n.s.	0.08 n.s.	-3.17 *	-1.03 n.s.	0.80 n.s.
<u>T. philomelos</u>	0.51 n.s.	-2.70 *	1.65 n.s.	-2.43 *	-1.83 n.s.
<u>T. iliacus</u>	-0.36 n.s.	-0.89 n.s.	-2.06 (*)	-2.57 *	-1.98 (*)
<u>E. rubecula</u>	-0.70 n.s.	-0.58 n.s.	-1.10 n.s.	-1.31 n.s.	0.798 n.s.
Total de frugív.	0.39 n.s.	-4.71 **	1.06 n.s.	-5.16 **	-3.099 *

Tabla 4.3. Variaciones en densidades de cada especie entre las dos temporadas de estudio (89-90 y 90-91). Se muestran los valores obtenidos para el test de la t con muestras apareadas (todos los valores corresponden al test de dos colas).
 (*) = $p < 0.1$; * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; n.s. = no significativo.

una cola). T. iliacus es la especie frugívora con mayor variación interanual, mostrando diferencias significativas para lechín, hojiblanca y acebuche (más abundante en 1990-91; $p < 0.05$, test de 1 cola). Sin embargo ésta es una especie con fuertes fluctuaciones interanuales en el sur de España, que pueden depender más de variaciones climáticas que de las condiciones tróficas (HOPE JONES, 1961; ASHMOLE, 1962; SANTOS, 1980; ZINK 1981; MUÑOZ-COBO, 1987).

4.5. COMPARACIONES CON MATORRALES MEDITERRANEOS PRODUCTORES DE FRUTOS INVERNALES.

Con el objeto de dar una visión más completa del papel de los olivares como receptores de especies invernates frugívoras, realizamos un análisis factorial, considerando como casos 25 formaciones censadas en invierno entre las que se encuentran una serie de olivares estudiados por diferentes autores, incluyendo los del presente estudio, así como otra serie de medios entre los que se incluyen matorrales mediterráneos del sur de España y otros tipos de formaciones, de latitudes más norteñas, con sotobosque productor de frutos invernales (ver figura 4.4. para relación de estudios considerados). Las variables considerados fueron la representación proporcional de cada uno de los frugívoros mayoritarios: T. philomelos, T. merula, T. iliacus, T. viscivorus, E. rubecula, S. melanocephala, S. atricapilla, y Turdus spp. (fundamentalmente T. torquatus). Igualmente eran consideradas otras dos variables: la proporción de especies e individuos frugívoros en el total de la comunidad. A todas las variables les fue aplicada la transformación angular.

Se consideraron en los resultados los 4 primeros factores (autovalores > 1) que en conjunto explicaban el 69.4% de la varianza. Los factores 3 y 4 fueron rotados por el procedimiento Varimax (BHATTACHARYYA, 1981). F1 (25.1% de varianza) está relacionado con la distribución de frugívoros de pequeño tamaño, la representación de T. merula y la proporción de especies frugívoras en la comunidad, como contrapuesto a la representación de zorzales y S. atricapilla (tabla. 4.4). Establece un gradiente entre los matorrales, situados a un extremo, con mayores representaciones de S. melanocephala, E. rubecula, T. merula... y mayor proporción de especies frugívoras; y los olivares con mayor representación de S. atricapilla, T. philomelos, y en menor medida T. iliacus. Los acebuchares y formaciones norteñas quedan en posiciones intermedias respecto a este gradiente (ver figura 4.4). F2 (19.9% de la varianza) guarda relación con la representación de los frugívoros más mediterráneos y la proporción de individuos frugívoros en el conjunto de la comunidad, como contraposición a la representación de T. iliacus y T. viscivorus. Establece un gradiente entre las formaciones de cariz

	FACTOR 1	FACTOR 2	FACTOR 3	FACTOR 4
TPHILOM	0.484 *	-0.539 **		
TMERULA	-0.795 ***			
TILIAC		0.433 *		-0.646 ***
TVISCIV		0.459 *	0.390 (*)	
ERUBEC	-0.837 ***			
SMELANO	-0.415 *	-0.483 *		
SATRICAP	0.405 *	-0.585 **		
TURDUSSPP			0.859 ***	0.333 (*)
INDIVFRUG		-0.753 ***	0.532 **	-0.347 (*)
ESPECFRU	-0.744 ***			
AUTOVALOR	2.51	1.99	1.38	1.06
% VARIANZA	25.1	19.9	13.8	10.6
% VAR. ACUM.	25.1	45.0	58.8	69.4

Tabla 4.4. Factores de carga para el análisis factorial realizado sobre la composición relativa de frugívoros en comunidades de matorral, acebuchares, olivares y otras formaciones con sotobosque productor de frutos invernales.

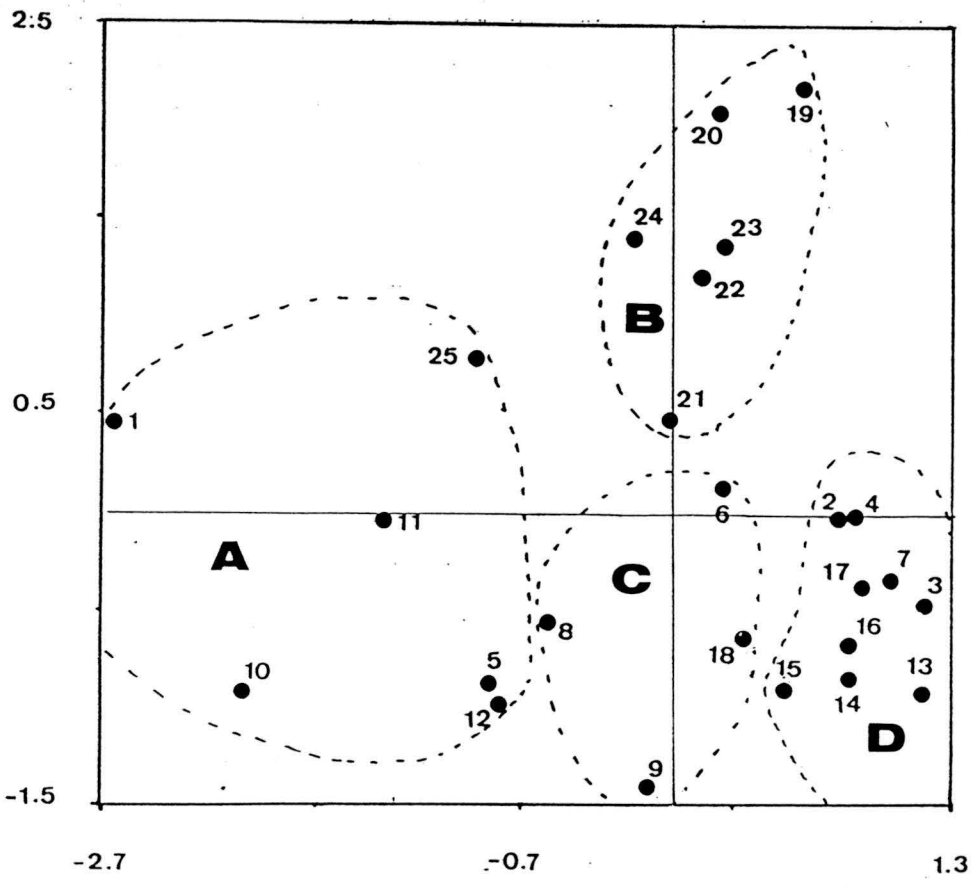
TPHILOM: *T. philomelos*; TMERULA: *T. merula*; TILIAC: *T. iliacus*; TVISCIV: *T. viscivorus*; TURDUSSPP: Otras especies del género *Turdus*; ERUBEC: *E. rubecula*; SMELANO: *S. melanocephala*; SATRICAP: *S. atricapilla*; INDIVFRUG: proporción de frugívoros en el total de la comunidad; ESPECFRU: proporción de especies frugívoras en la comunidad.
 (*) = $p < 0.1$; * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$

Figura 4.4. Distribución, sobre el plano factorial formado por los dos primeros factores, de las diferentes formaciones ibéricas consideradas en el análisis factorial de la composición de frugívoros de la comunidad.

A = matorrales esclerófilos mediterráneos; B = Formaciones norteñas o altimontanas; C = acebuchares; D = olivares.

A continuación se indican los estudios de los que procede la información.

1 = matorral esclerófilo en HERRERA y SORIGUER (1977); 2 = olivar del Valle del Ebro (MUÑOZ-COBO y PURROY, 1980); 3 = olivar de Castilla (MUÑOZ-COBO y PURROY, 1980); 4 = olivar de Andalucía (MUÑOZ-COBO y PURROY, 1980); 5 = matorral en ARROYO y TELLERIA (1983). 6 = acebuchar en CUADRADO (1986). 7 = olivar en SUAREZ y MUÑOZ-COBO (1984); 8 = acebuchar en SUAREZ y MUÑOZ-COBO (1984). 9 = lentiscar en LUIS y PURROY (1981). 10 = matorral en JORDANO (1984a). 11 = matorral montano en (HERRERA, 1984c); 12 = matorral de llanura en HERRERA (1984c). 13 = olivar desarrollado en MUÑOZ-COBO (1987). 14 = olivar de picual (presente estudio); 15 = olivar de picudo (presente estudio). 16 = olivar de lechín (presente estudio); 17 = olivar de hojiblanca (presente estudio). 18 = acebuchar (presente estudio). 19 = bosque húmedo con acebos en GUITIAN (1983). 20 = sabinar en SANTOS et al. (1982); 21 = enebro en ZAMORA (1990). 22 = eucaliptal en TELLERIA y GALARZA. (1990); 23 = pinar en TELLERIA y GALARZA. (1990); 24 = bosque caducifolio en TELLERIA y GALARZA (1990); 25 = alcornocal con abundante sotobosque, en SANTOS et al. (1990)



x T. iliacus
 x T. viscivorus

F2

x E. rubecula
 x S. melanocephala
 x T. merula
 x especies frugiv.

x S. atricapilla
 x T. philomelos

T. philomelos
S. melanocephala
S. atricapilla
 x individuos frugiv.

F1

más termófilo, como son los matorrales esclerófilos mediterráneos, y las formaciones más norteñas y con mayor desarrollo arbóreo. Las primeras tienen superiores representaciones de T. philomelos, S. atricapilla y S. melanocephala, y mayor proporción de frugívoros, mientras que en el otro extremo hay mayor representación por parte de T. iliacus y T. viscivorus. Los olivares quedan en posiciones intermedias en este gradiente, aunque bastante más próximos a los matorrales que al otro extremo.

F3 (13.8% de varianza) está relacionado con la abundante presencia de T. iliacus y la exigua representación de S. atricapilla en los acebales; mientras que F4 (10.6%) con la abundancia de T. torquatus.

En definitiva se observa un gradiente según el cual los matorrales tendrían mayor proporción de especies frugívoras, y mayor representación de frugívoros de pequeño tamaño (S. melanocephala, S. undata, E. rubecula...) que los acebuchares y estos más que los olivares. En estos los zorzales (T. philomelos y T. iliacus adquieren superiores representaciones relativas). T. merula está similarmente mejor representado en matorrales que en acebuchares y es muy infrecuente en olivares. La proporción de individuos frugívoros resulta más similar entre estos 3 tipos de formaciones, pero mayor en ellas que en formaciones con mayor desarrollo de arbolado o de latitudes más norteñas, donde además las especies mejor representadas son del género Turdus, fundamentalmente T. iliacus, T. viscivorus y T. torquatus, siendo muy infrecuentes especies frugívoras de pequeño tamaño (en este caso el mejor representado es E. rubecula).

4.6. DISCUSION.

La cuenca del Mediterráneo juega un papel fundamental como cuartel de invernada de numerosas especies de pájaros procedentes de Europa central y septentrional (MOREAU, 1961, 1972; BERNIS, 1962; BLONDEL, 1969; JORDANO, 1984a; 1985; MUÑOZ-COBO, 1987; TELLERIA, 1987), que constituyen así un grupo de migrantes "circum-mediterráneos" frente al amplio grupo de migrantes transaharianos (MOREAU, 1972). Muchas de estas especies, pertenecientes fundamentalmente a los géneros Turdus, Sylvia, Sturnus y Erithacus, desarrollan hábitos frugívoros invernales o al menos mantienen dietas mixtas con elevada proporción de frutos (HERRERA, 1978b; 1981 b,c; JORDANO y HERRERA, 1981; JORDANO, 1981, 1984a, 1988; DEBUSSCHE e ISENMANN, 1983; 1985 a, b; CALVARIO y FRATICELLI, 1986); mientras que otras muchas incluyen pequeñas cantidades de frutos en la dieta en períodos migratorios o invernales (JORDANO, 1987d). A estas se le puede añadir también otras especies residentes que también desplazan, en gran medida,

su dieta invernal hacia el consumo de frutos, como son S. melanocephala, Turdus merula y Cyanopica cyanus (HERRERA, 1981c, 1984b; JORDANO, 1984a; 1989 a,b).

Todas estas especies se instalan durante la estación otoño-invernal en el matorral mediterráneo, aprovechando su alta capacidad de producción de frutos altamente recompensantes energética y nutritivamente (HERRERA, 1981a; 1984b). Se constituye así un proceso de interacción mutualista entre los pájaros que ingieren frutos completos y las plantas del matorral que producen frutos con una recompensa nutritiva para el vector animal, que al ingerirlos le dispersa la semilla lejos de la planta madre (SNOW, 1971; MCKEY, 1975; HOWE y ESTABROOK, 1977). La existencia y mantenimiento de esta interacción, conjunto de plantas-conjunto de frugívoros, durante milenios puede haber originado un proceso de coevolución difusa "sensu" JANZEN (1980) (HERRERA, 1982a, 1983, 1984a, 1985b; ver sin embargo, WHEELWRIGHT y ORIAN, 1982; HERRERA, 1985a; 1988a) que en conexión con la benignidad climática y una relativa abundancia de artrópodos activos (BLONDEL, 1969; HERRERA, 1980; FINLAYSON, 1981) ha posibilitado el establecimiento de los matorrales esclerófilos mediterráneos como cuarteles de invernada de estas especies de pájaros frugívoros.

La degradación, eliminación y sustitución por campos de cultivo a que se ha visto sometido el matorral (TOMASELLI, 1976; QUEZEL; 1981), junto con la implantación del olivar, en aquellos lugares que ocupaba ancestralmente el matorral, viene configurando en los últimos siglos un panorama bien distinto para todas aquellas especies invernantes que arriban al área mediterránea. Así, en la actualidad los olivares se han constituido como cuartel principal de invernada de grandes contingentes de individuos pertenecientes a diversas especies de frugívoros anteriormente mencionadas (MUÑOZ-COBO, 1979; MUÑOZ-COBO y PURROY, 1984; SUAREZ y MUÑOZ-COBO, 1984; MUÑOZ-COBO, 1987; HERRERA, 1983). Esto se debe, sin duda, a que el olivar constituye un cultivo productor de frutos con características semejantes a determinados frutos otoño-invernales del matorral mediterráneo del que procede, hallándose por otra parte perfectamente integrado en su ambiente natural (HERRERA, 1983; MUÑOZ-COBO, 1987; JORDANO, 1987a).

En efecto, este estudio refleja una abundancia importante de frugívoros en olivares extendidos por las zonas más olivareras del Valle del Guadalquivir, mantenidas a lo largo de todo el período invernal que, considerando la enorme extensión que en él alcanza el cultivo (cerca de 1 millón de has.), da idea del papel que este juega como receptor de invernantes de estas especies en el sur de España. Por otra parte, el olivar ocupa en la Península extensiones importantes

fuera del Valle del Guadalquivir (2.1 millones de hectáreas para la península), y en otras regiones mediterráneas (fundamentalmente en Italia, Grecia, Tunes, etc.), lo que sugiere el papel fundamental del cultivo en la invernada en el área mediterránea.

Una situación peculiar parece darse en los olivares del Valle del Guadalquivir respecto a otros olivares estudiados en la península. Mientras que en olivares de Castilla, Valle del Ebro... la dominancia corresponde fundamentalmente a T. philomelos (MUÑOZ-COBO y PURROY, 1980), en el Valle del Guadalquivir esta dominancia es compartida con Sylvia atricapilla (ver también MUÑOZ-COBO, 1979; SUAREZ Y MUÑOZ-COBO, 1984 MUÑOZ-COBO, 1987). Esto es probablemente consecuencia de que ésta gran área se constituye como la principal zona de invernada para esta especie en la Península Ibérica, como han señalado WILLIAMSON (1974), LANGSLOW (1979) y FOUARGE (1981 a,b) entre otros, en base al análisis de las recuperaciones de aves anilladas, o en consonancia con estudios sobre las comunidades invernantes en olivares y matorrales esclerófilos, (LUBIAN, 1968; MUÑOZ-COBO y PURROY, 1980; HERRERA, 1983, 1984b; JORDANO, 1984a; RODRIGUEZ et al., 1986; MUÑOZ-COBO, 1987). De hecho, nuestro estudio refleja que S. atricapilla supera claramente a la anterior especie prácticamente en todos los olivares de estadíos avanzados en el Valle.

Llama también la atención la constancia específica encontrada a lo largo del área de estudio, apareciendo en todos los olivares muestreados las mismas especies de pájaros frugívoros con representaciones relativas similares, faltando además en todos los lugares y tras un considerable esfuerzo de muestreo en dos temporadas, especies como Turdus merula, Turdus viscivorus, Cyanopica cyanus y prácticamente Sylvia undata. Esta homogeneidad resalta el papel del olivar del Valle como una unidad funcional en la recepción de invernantes, e insinúa restricciones de tipo estructural, trófico y/o ecomórfológico para la ocupación exitosa del mismo por parte de determinadas especies frugívoras.

No obstante la homogeneidad específica encontrada, nuestros resultados reflejan la existencia de variaciones entre los diferentes olivares del Valle en los niveles de abundancia, tanto para el conjunto de los frugívoros como para determinadas especies. En capítulos posteriores serán analizadas las relaciones que estas variaciones tienen con la disponibilidad de fruto, pero baste ahora señalar que parecen responder a niveles de abundancia de fruto diferentes, consecuencia próxima de las cuantías de las cosechas producidas, claramente variables entre olivares. Estas variaciones de cosechas junto a diferentes

patrones fenológicos deben tener un papel amortiguador fundamental para garantizar la existencia de un recurso trófico en fruto predecible para los frugívoros en el Valle del Guadalquivir.

Sin embargo, no conviene olvidar en este sentido el papel diseñador de los niveles poblacionales de aves invernantes atribuible al clima (TELLERIA, 1987; TELLERIA, et al. 1987). Como estos autores sugieren la temperatura puede ser un excelente descriptor de la distribución y niveles poblacionales invernales en la Península de muchas aves, existiendo una correlación directa entre temperaturas invernales y densidades, que trae como consecuencia que los pisos bioclimáticos más fríos (RIVAS MARTINEZ, 1981) muestren también abundancias inferiores de aves, debido a las menores productividades vegetales y niveles inferiores de fauna invertebrada activa (SANTOS y TELLERIA, 1985; TELLERIA y SANTOS, 1985). Esta situación, más palpable en regiones más frías como la Eurosiberiana (TAYLOR, 1974), y que origina aumentos claros de densidad en las zonas costeras más atemperadas (TELLERIA, 1983 a y b; TELLERIA Y SANTOS, 1985; LANGSLOW, 1979; LEACH, 1981; ELKINS, 1983), se manifiesta también, sin embargo, en la región mediterránea (TELLERIA et al., 1987), donde tras el efecto limitante principal que la sequía estival tiene sobre la productividad (MOONEY, 1981), el fotoperiodo y las bajas temperaturas se convierten en el principal factor limitante de la productividad en invierno (KUMEROV et al. 1981), y en consecuencia de la distribución invernal de muchas aves.

Los olivares estudiados por nosotros se ubican en los pisos mesomediterráneo inferior y termomediterráneo (fundamentalmente en este último), los dos pisos más cálidos en la Península, por lo que no son previsibles grandes variaciones en nuestros resultados atribuibles a efectos de temperatura o clima. No obstante las mayores abundancias de frugívoros, hasta la fecha, han sido obtenidas en el piso termomediterráneo apreciándose dentro de la península un claro gradiente en la distribución invernal de estas especies (ver JORDANO, 1985).

Variaciones interanuales.

Han sido documentadas fuertes fluctuaciones interanuales en la cosechas de frutos carnosos (FOSTER, 1977; FOSTER, 1982; JORDANO, 1985; HERRERA, 1984 b, 1988b). Sin embargo, pocos estudios han analizado simultáneamente variaciones interanuales en poblaciones de pájaros frugívoros y frutos (HERRERA, 1984b, 1988b; JORDANO, 1985) y ningún estudio de este tipo ha sido anteriormente documentado para olivares, a excepción de estimas procedentes de capturas con

redes para S. atricapilla (RODRIGUEZ et al. 1986). Algunos de estos estudios han reflejado cambios en la abundancia de frugívoros de un año a otro asociados con fluctuaciones en la abundancia de fruto (HERRERA, 1984b, JORDANO, 1988; RODRIGUEZ, et al. 1986) Sin embargo, HERRERA (1988b), en un estudio de 10 años en la Sierra de Cazorla, no encuentra relación entre las fluctuaciones de cosechas de varias especies de frutos y abundancia S. atricapilla y Erithacus rubecula, habituales consumidores de dichas especies. Esta ausencia de relación, como el autor discute, podría deberse a fluctuaciones poblacionales en las áreas de cría que originasen la llegada de menores contingentes a los cuarteles de invernada. Asimismo sugiere como otra posible causa, no excluyente, la mayor adversidad climática de las localidades de montaña, en las que las variaciones climatológicas entre años pueden repercutir probablemente de forma más definitiva que en el Valle en las poblaciones de frugívoros.

Con respecto a las variaciones climatológicas interanuales en los cuarteles de invernada ARROYO y TELLERIA (1983) han señalado la importancia de las lluvias otoñales y el normal desarrollo de las lluvias invernales en la configuración de la invernada de cada año al proporcionar a los invernantes condiciones adecuadas para su instalación, de forma que modificaciones, en años de precipitaciones tardías o escasas, producen notables cambios en la distribución y abundancia de las aves invernantes (SANTOS, 1980). No obstante la impredecibilidad es típica de las áreas de invernada (ALERSTAM y ENCKELL, 1979)

Las diferencias interanuales observadas en este estudio, con respecto a la abundancia de frugívoros, no parecen deberse a niveles de invernada diferentes, al menos totalmente, ya que en otros olivares la situación fue contraria para los dos años. Esto es al menos válido para S. atricapilla y Turdus philomelos. S. melanocephala (especie residente) sí mostró en todos los lugares diferencias interanuales que fueron siempre en la misma dirección, aunque éstas no excesivamente pronunciadas. Nuestros resultados sugieren, como anteriormente comentamos, un efecto amortiguador de los diferentes niveles de cosecha que se producen en el Valle del Guadalquivir, de forma que los desajustes anuales en cosechas entre olivares deben ser adecuadamente rastreados cada año por los contingentes de frugívoros que llegan a invernar al Valle, pudiendo además, como han sugerido RODRIGUEZ et al. (1986), atraer a frugívoros de matorrales cercanos en los años en los que se dé en éstos mala cosecha.

En relación con lo expuesto, los autores que han estudiado los movimientos irruptivos de frugívoros que habitualmente invernán en Norte y Centroeuropa han

documentado la capacidad de estas especies para rastrear las fluctuaciones de las cosechas de frutos (ULFSTRAND, 1963, TYRAVAINEN, 1970, 1975; KOLUNEN Y VIKBERG, 1978).

Sin duda hacen falta un mayor número de trabajos que abarquen un margen de años más amplio y simultaneen el estudio en diferentes biotopos para acercarse al entendimiento de las relaciones entre fluctuaciones de cosechas de frutos y abundancia de frugívoros.

Comparación de la invernada de frugívoros en olivares con otros medios productores de frutos invernales.

La singularidad de los olivares como fuente de recursos en fruto, en cuanto a grandes niveles de cosecha, tamaños superdesarrollados y nula diversidad en especies de frutos, plantea una situación particularmente interesante a la hora de comparar las poblaciones de frugívoros respecto a otros medios ricos en frutos silvestres invernales.

Otros autores han realizado revisiones comparativas de los niveles de frugívoros entre formaciones de naturaleza muy diferente, tanto en época de invernada (SANTOS y TELLERIA, 1985; MUÑOZ-COBO, 1987; TELLERIA et al. 1987), como en todo el ciclo anual (JORDANO, 1984a; 1985). Estos estudios han revelado ya la existencia de claras diferencias entre las formaciones de pinares, caducifolios, encinares, sabinares, páramos, landas, estepas campos de cultivo, matorrales esclerófilos..., en cuanto a representación de frugívoros. Se reconoce hoy también la existencia de un gradiente latitudinal y climatológico en la distribución de los niveles de abundancia y composición específica de los frugívoros (TELLERIA et al. 1987). Estos trabajos han revelado que los matorrales esclerófilos mediterráneos y medios afines del termomediterráneo se configuran como los medios más ricos tanto en abundancia como en riqueza y diversidad de frugívoros (JORDANO, 1985).

Los trabajos examinados por nosotros se caracterizan por haber sido desarrollados sobre formaciones donde predominan las plantas productoras de frutos carnosos invernales o hay un sotobosque en el que son frecuentes plantas que los producen. Demuestra, asimismo, la existencia de un gradiente a niveles latitudinales y pisos bioclimáticos similares (principalmente mesomediterráneo inferior y termomediterráneo) entre matorrales, acebuchares y olivares, que conducen a una pérdida de representación de los frugívoros de menor tamaño S.

undata, S. melanocephala, E. rubecula, merced al favorecimiento de frugívoros de mayor tamaño como T. philomelos y en menor medida T. iliacus. Esto puede estar provocado por la disponibilidad de tamaños que aparece en los olivares, que ha de dificultar y limitar la explotación del fruto por pequeños frugívoros (HOWE y VANDE KERCKHOVE, 1980; WHEELWRIGHT, 1985; JORDANO, 1987c; LEVEY, 1987a). No obstante se produce además un empobrecimiento merced a la pérdida de especies como T. merula, T. viscivorus, C. cyanus, de tamaño grande que pueden tener restricciones de tipo estructural en los olivares.

La importancia de las especies frugívoras en las comunidades de de estos medios es superior a las de formaciones ubicadas en la región eurosiberiana, donde la cantidad y variedad de arbustos que fructifican durante el invierno es más limitada (Ilex, Hedera, etc; véase GUITIAN, 1984,1987).

El análisis realizado por nosotros trabaja exclusivamente con representaciones relativas de las especies frugívoras y no con abundancias absolutas. La existencia de diferencias absolutas a favor de matorrales situados en el piso termomeditarráneo ha sido reflejada en otros estudios (FINLAYSON, 1981; ARROYO y TELLERIA, 1984; SANTOS y TELLERIA, 1985; JORDANO, 1985), y en nuestro trabajo se demuestra, como ejemplo más claro, en la superior abundancia de S. atricapilla en acebuchares que en olivares (en buenas condiciones de cosecha en ambos medios), aunque la representación relativa de esta especie sea menor en acebuchares. Similares resultados se obtienen si se comparan olivar y acebuchar del presente estudio con las abundancias obtenidas por JORDANO (1985). Por tanto en el gradiente entre matorral-acebuchar-olivar hay también una pérdida en densidad de frugívoros y concretamente de los frugívoros más abundantes en matorrales y olivares del Valle del Guadalquivir (S. stricapilla, E. rubecula y S. melanocephala), lo cual puede deberse al efecto conjunto de los tamaños y la nula diversidad de frutos.

***V. DISPONIBILIDAD DE
FRUTO Y ABUNDANCIA DE
FRUGIVOROS***

En capítulos anteriores hemos mostrado la existencia de variabilidad en la abundancia de fruto, en la fenología de maduración de las aceitunas y en la abundancia de frugívoros, y se ha insinuado la existencia de relaciones entre la evolución de la disponibilidad y la densidad de frugívoros. En este capítulo pretendemos profundizar en este aspecto, aproximándonos a la disponibilidad de fruto maduro (apto para el consumo por los frugívoros). Igualmente para otros cálculos se considerará como influye en la densidad de estas especies la disponibilidad de tamaños de fruto adecuados y la composición nutritiva de las aceitunas.

Por otra parte, la recogida de la aceituna origina en el olivar un mosaico en cuanto a disponibilidad, cuya relación con la distribución de los frugívoros será también objeto de análisis.

5.1. METODOLOGIA ESPECIFICA.

Hemos considerado interesante introducir un apartado de metodología en el formato de este capítulo que ayude a la comprensión del mismo.

Disponibilidad de fruto, ofertas y demandas energéticas.

En el capítulo 3 reflejábamos la existencia de diferencias en las cuantías de las cosechas y fenologías de maduración del fruto entre los olivares considerados. Estos dos factores condicionan la disponibilidad de fruto maduro en cada momento de la invernada (JORDANO, 1984a). Otros factores adicionales fueron considerados para aproximarnos a la disponibilidad. Por un lado, la proporción de olivar recogido en cada momento y la cantidad de fruto que permanecía en el campo tras el cosechado (MUÑOZ-COBO, 1987), por otro, la cantidad de fruto estropeado (desechados, dañados por heladas o predados por microorganismos o insectos) (JANZEN, 1977; HERRERA, 1982b; 1984 d,e; MANZUR Y COURTNEY, 1984; JORDANO, 1987a; BOROWICZ, 1988a; BUCHHOLZ y LEVEY, 1990).

Se obtuvo una estima quincenal de la disponibilidad de fruto maduro para cada parcela mediante la expresión:

$$A \times B \times C \times D + (E \times F)$$

donde A = cosecha B = proporción de fruto maduro C = proporción no estropeado D = proporción de olivar no recogido E = proporción de olivar recogido y F es la cantidad de fruto que permanece en las zonas recogidas.

A partir de las abundancias medias quincenales de aves en cada olivar estudiado, y considerando las necesidades energéticas para cada especie, extraídas a partir de KENDEIGH et al. (1977), hemos obtenido la evolución de la

demanda energética para los niveles poblacionales de los frugívoros encontrados en cada variedad.

La oferta energética fue calculada a partir de la disponibilidad de fruto en cada quincena y parcela de estudio, considerando el valor estructural del fruto, o sea la proporción de peso seco de la pulpa respecto al peso entero del fruto, y multiplicándolo por las kcal/gr de materia seca que rendía cada fruto.

Relación entre la disponibilidad de fruto y la abundancia de frugívoros

El análisis de este aspecto se enfocó desde dos perspectivas, por un lado la relación que existía en cada variedad (escala local) entre la evolución de la disponibilidad de fruto y la abundancia de cada especie frugívora. Posteriormente se examinó la relación considerando todas las variedades y quincenas en el mismo análisis, con objeto de indagar sobre la respuesta de los frugívoros frente a diferentes disponibilidades de aceituna en el Valle del Guadalquivir (macroescala).

Respuesta de los frugívoros al cosechado parcial del olivar.

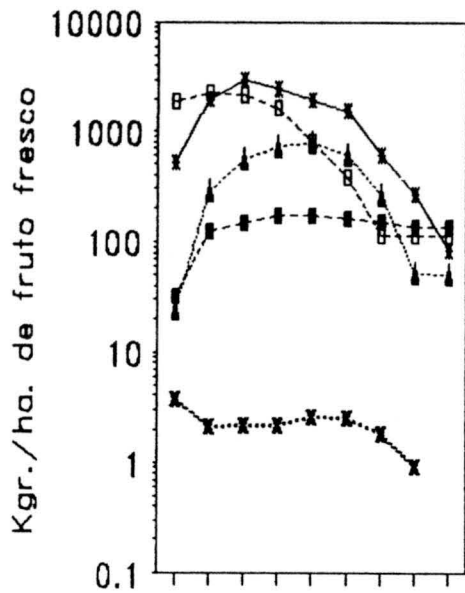
Se siguió el cosechado del olivar sobre una base quincenal. Conforme se realizaban los censos de aves se contaban pasos y se observaba si los olivos de las 3 hileras más próximas a ambos lados de la línea de progresión del observador estaban o no recolectados. La distancia de banda considerada (30 metros a cada lado del observador) era adecuada para determinar con exactitud si los olivos estaban todavía cargados. Esta banda coincidía además con la banda de muestreo de aves, y permitía la relación entre ambos. De esta forma, en el recorrido de cada taxiado era obtenida, junto a la densidad de cada frugívoro, una estima de la proporción de olivar recolectado. El promedio de cada recorrido era considerado como la proporción de olivar cosechado en cada quincena. Asimismo, a partir de cada taxiado era obtenida una estima de densidad en parches recogidos y no recogidos

5.2. DISPONIBILIDAD DE FRUTO Y DEMANDAS ENERGETICAS DE LOS FRUGIVOROS.

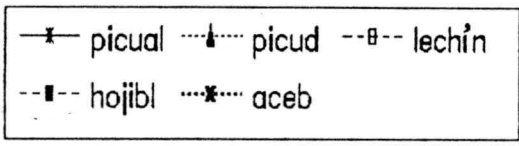
Abundancia de fruto disponible.

En la figura 5.1. se representa la evolución quincenal en cada variedad de la disponibilidad de fruto para cada una de las temporadas. Pueden observarse en dicha figura considerables diferencias entre variedades en las fechas de máxima disponibilidad de fruto, directamente influido por la fenología de maduración y recogida de la aceituna. En lechín la máxima disponibilidad de fruto se da en NOV2, en picual en DIC1, en picudo en ENE1 y para hojiblanca la quincena de máxima disponibilidad es FEB2. Hay además, en este aspecto, una fuerte constancia

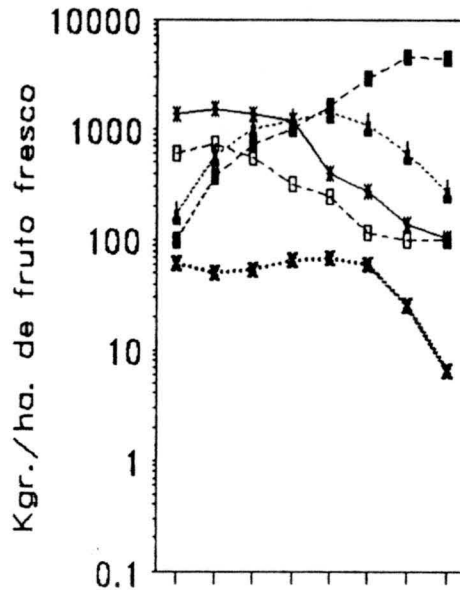
Disponibilidad 1989-90



EVOLUCION QUINCENAL



Disponibilidad 1990-91



EVOLUCION QUINCENAL

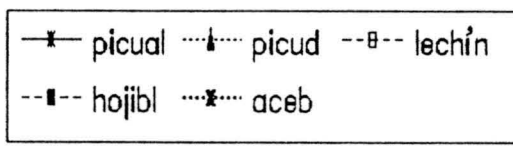


Figura 5.1. Evolución quincenal de la disponibilidad de fruto en kilogramos/hectárea. Nótese la escala logarítmica en la ordenada. Las quincenas fueron desde NOV1 (primera quincena de noviembre) hasta MAR1 (primera de marzo). En la temporada 1990-91 no se representa FEB1 (primera de febrero). Ver texto para método de estimar la disponibilidad de fruto.

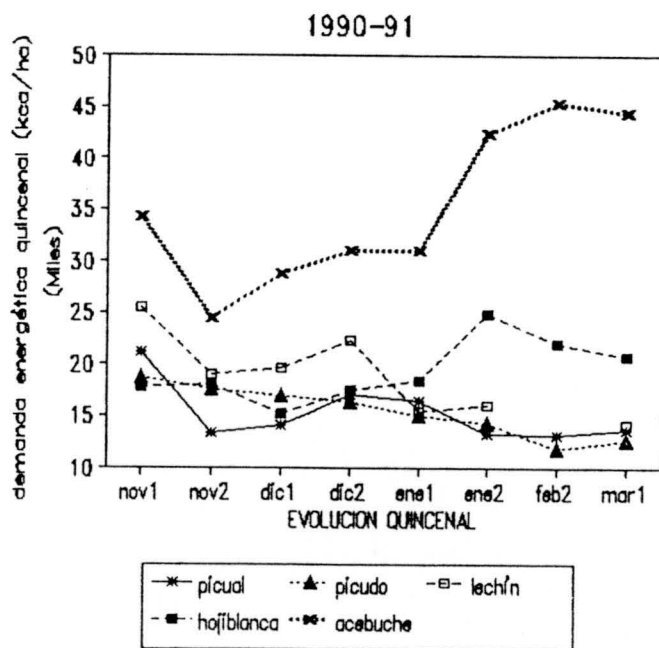
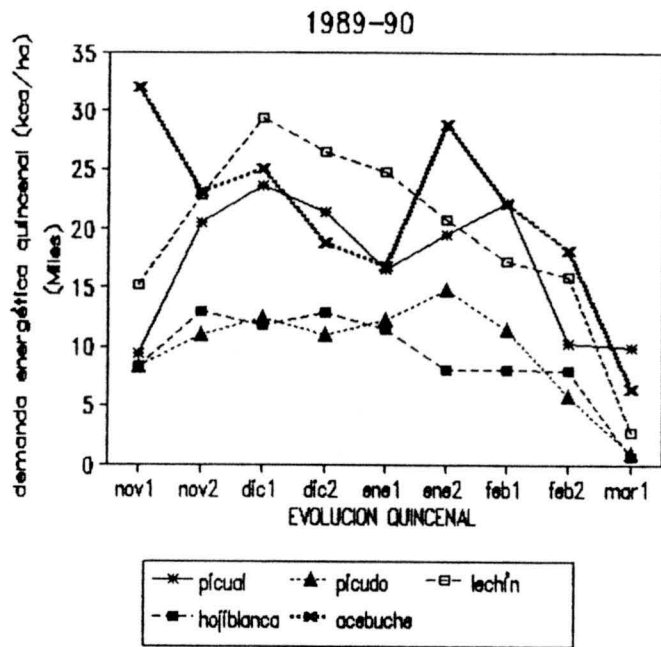


Figura 5.2. Evolución quincenal de las demandas energéticas en cada parcela de estudio. Las demandas son expresadas como kilocalorías/hectárea a lo largo de toda la quincena.

entre los dos años de estudio, repitiéndose la quincena de máxima disponibilidad en todos los casos si exceptuamos la parcela de hojiblanca, que en la primera temporada refleja los máximos niveles en ENE1, circunstancia ésta explicable por su escasa cosecha y maduración adelantada con respecto al segundo año.

Directamente influido por los niveles de cosecha alcanzados en cada olivar encontramos, además, fuertes fluctuaciones en los niveles de disponibilidad de fruto entre variedades. Así los máximos entre las dos temporadas oscilan entre 174.32 y 4504.99 kgrs/ha., ambos extremos para la variedad hojiblanca, extremadamente vecera. Si exceptuamos el año de nula cosecha para esta variedad los máximos oscilaron entre 728.81 y 4504.99 kgrs/ha para picudo y hojiblanca respectivamente. Por tanto son apreciables niveles máximos de fruto considerablemente variables tanto entre temporadas como entre olivares, siendo además muy diferente el momento de máxima disponibilidad.

En el caso del acebuchar se introdujo, como factor añadido a la disponibilidad, el % de fruto no consumido hasta ese momento por los frugívoros puesto que aquí es de considerable importancia el fruto que va desapareciendo a consecuencia del consumo por aves. Esto era determinado indirectamente a partir de la desaparición de acebuchinas de las ramas marcadas.

Los niveles productivos mucho más bajos para el acebuchar (al menos en biomasa de fruto producido) repercuten en inferiores niveles de fruto disponible en cualquier temporada y quincena. Los máximos niveles se obtienen en enero en 1990-91, mientras que en la temporada anterior el máximo se dió en NOV1, a pesar de los bajos niveles de maduración alcanzados en ese momento (algo más del 30% del fruto). Posteriormente los niveles de superior disponibilidad se dieron a lo largo de enero (figura 5.1). Esto puede deberse a que en NOV1 la abundancia de frugívoros fue máxima, especialmente para S. atricapilla y E. rubecula. El consumo del acebuche por los frugívoros bajó drásticamente su disponibilidad en quincenas siguientes, a pesar de aumentar los niveles de fruto maduro, puesto que la cosecha era muy baja. La disponibilidad de fruto no se recuperó hasta que se alcanzaron altos niveles de maduración (a partir de enero, con 75-90 % fruto maduro).

Estos datos hacen referencia a la cantidad de fruto de acebuche disponible exclusivamente. Sin embargo, Pistacia lentiscus es también abundante. Si bien, a lo largo de este estudio no se siguió la maduración de esta especie, ni la de Asparagus albus, sí observamos que en las dos temporadas la gran mayoría de los frutos de P. lentiscus no llegaron a madurar. Esta circunstancia parece bastante

	<u>Demanda 1989-90 (kcal/ha y 15 días)</u>					<u>oferta energética en pulpa (kcal/hectárea)</u>				
	PICUAL	PICUDO	LECHIN	HOJIB	ACEB	PICUAL	PICUDO	LECHIN	HOJIB	ACEB
nov1	9409.2	8300.2	15208.3	8307.1	31992.8	1188251.3	61791	4466886	77375.9	4019.0
nov2	20501.4	10960	22823	12994.1	23124.8	4546563.4	717991.3	5273490	294358.7	2301.5
dic1	23670.4	12416.3	29358.3	11786.3	25119.5	6784897.7	1421119	5197445	353704.5	2360.6
dic2	21442.6	10988.3	26533.9	12904.8	18812.1	5696163.4	1851368	3868131	410097	2368.5
ene1	16569.9	12288.4	24778.1	11507.2	16882.9	4437745.2	2041451	1913866	420052	2821.9
ene2	19550	14891.9	20816.9	8095.4	28881.8	3529157.3	1518725	919870.5	391427.7	2728.4
feb1	22189.3	11428.6	17323.9	8024.5	22152	1378156.6	657917.7	262717	363563.3	1965.1
feb2	10261.1	5864.2	15966.6	8004.2	18255.2	617995.5	130079.7	262717	325019.9	996.7
mar1	9961.9	981.1	2691.5	702.9	6461.5	191346	129273.4	262717	325019.9	8.3

	<u>Demanda 1990-91 (kcal/ha y 15 días)</u>					<u>oferta energética en pulpa (kcal/hectárea)</u>				
	PICUAL	PICUDO	LECHIN	HOJIB	ACEB	PICUAL	PICUDO	LECHIN	HOJIB	ACEB
nov1	21128.6	18658.2	25505.9	17767.8	34294.8	2991085.5	422405.1	1359959	238169.8	68070.5
nov2	13328	17562.4	18933	18091.7	24465.4	3434340	1443699	1692441	869988.7	55483.4
dic1	14053.1	16936.5	19554.2	15195.3	28764.1	3033104.3	2527634	1238098	1717977	60178.3
dic2	17050.1	16369.9	22299.8	17472.3	31007.2	2727195.3	3000070	714570.3	2393266	72334.7
ene1	16432.3	15060.9	15335.2	18344.2	31039.4	899626.5	3538276	548599.2	3805306	75839.6
ene2	13312.6	14329.3	16038.2	24853.6	42325.1	610973.7	2740686	263833	6691192	66195.6
feb2	13095.6	11824.5		21985.7	45312.5	310671.1	1501732		10546101	28368.1
mar1	13678.9	12693.1	14114.8	20761.8	44411.2	232506.4	699296.7	223988.2	10323293	7165.8

Tabla 5.1. Demandas energéticas del conjunto de frugívoros y ofertas energéticas en pulpa de *Olea europaea* durante las dos temporadas de estudio.

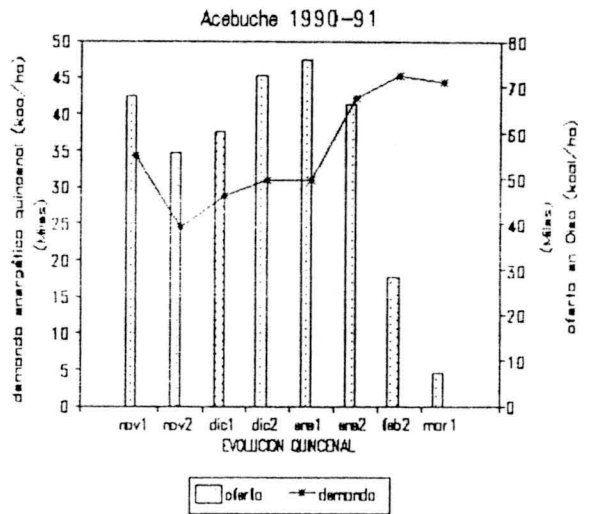
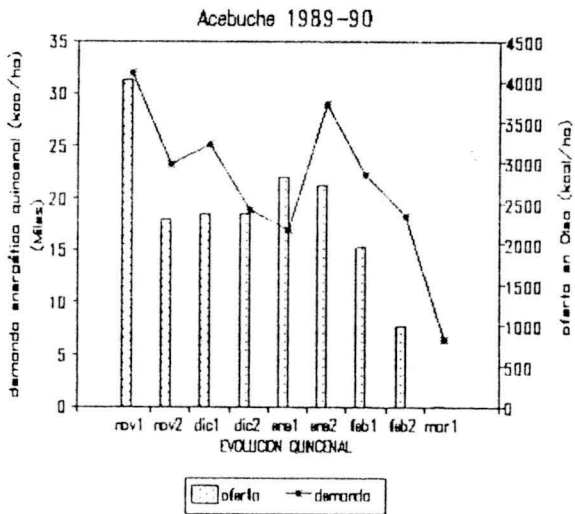
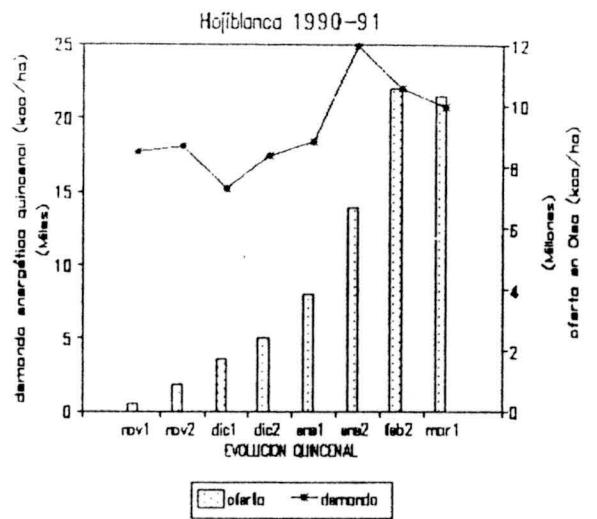
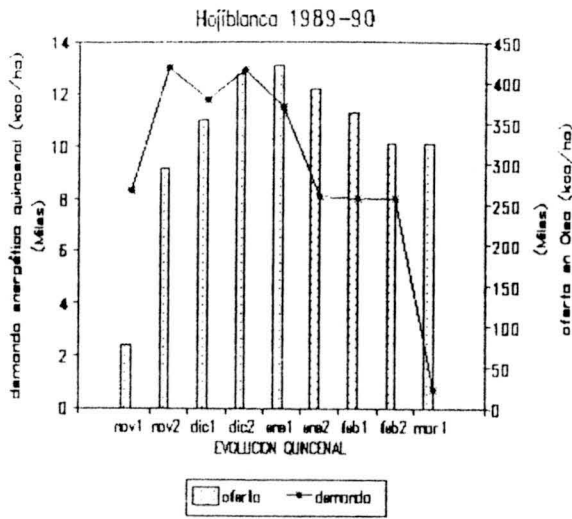
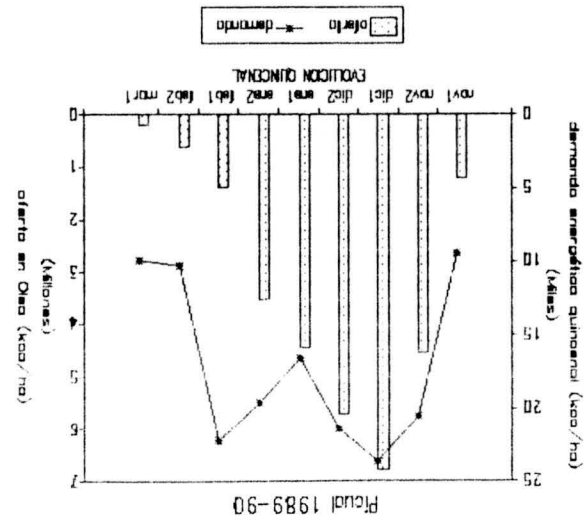
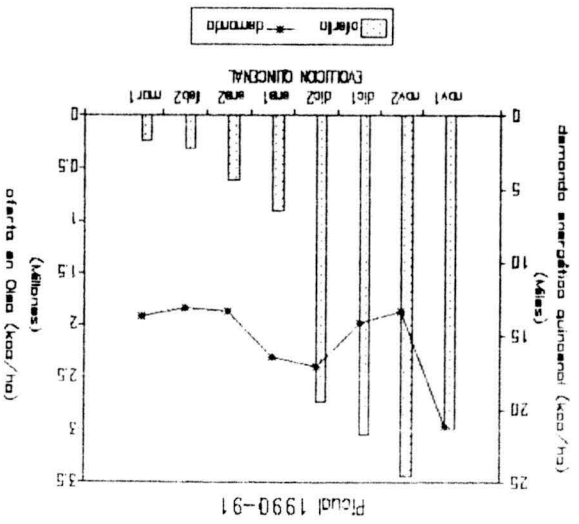
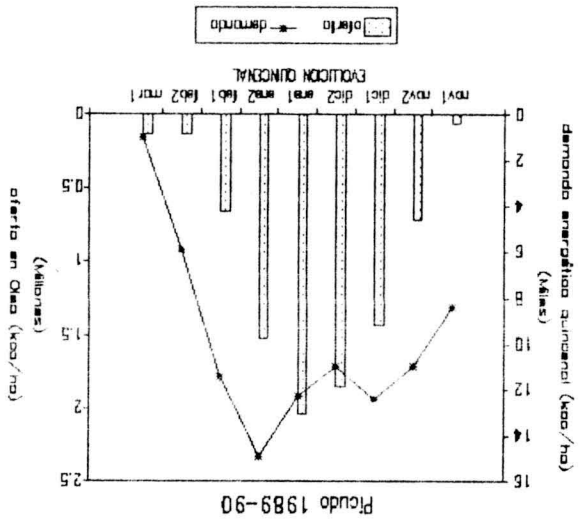
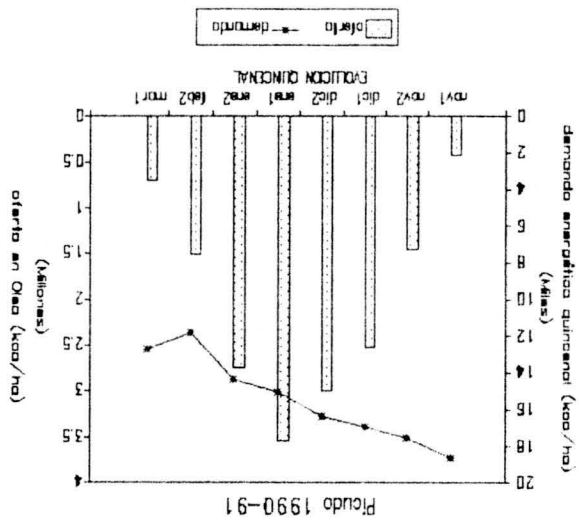
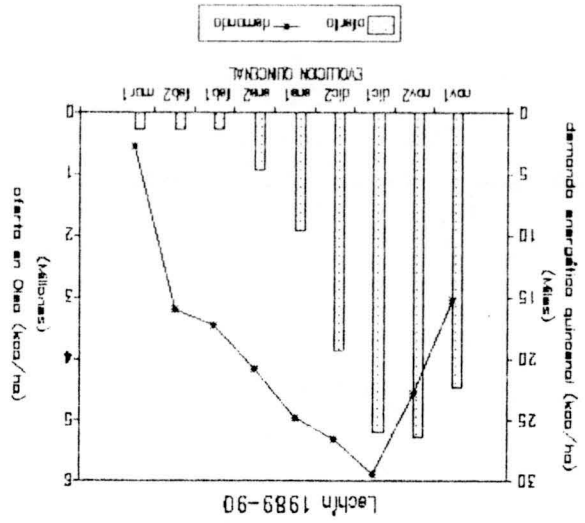
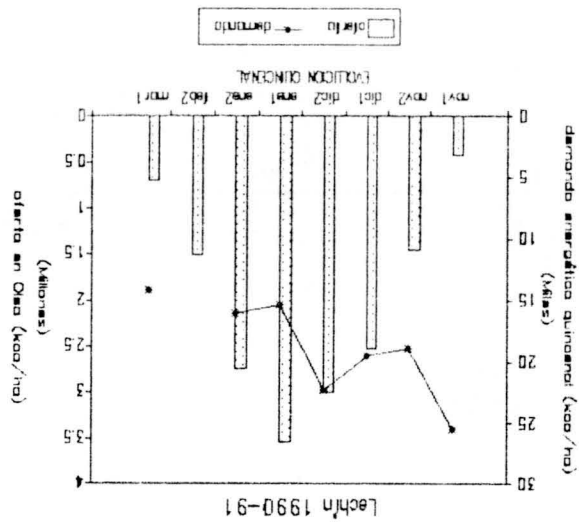


Figura 5.3. Relación entre la evolución quincenal de las demandas energéticas y la evolución en la oferta energética en *Olea europaea*. La oferta se estima en relación al fruto disponible que hay en cada quincena. Nótese las diferentes escalas para las dos ordenadas.



habitual en los matorrales del sur de España (JORDANO, 1984a), aunque sus frutos "verdes" (de color rojo) son también consumidos habitualmente por las aves frugívoras (HERRERA, 1983; JORDANO, 1984a; 1988).

Evolución de la oferta energética en frutos y demanda energética de los frugívoros.

Este subapartado pretende reflejar hasta qué punto la oferta en Olea europaea sacia las necesidades energéticas de los frugívoros que se asientan en cada medio. Los resultados son reflejados en la figura 5.2. y tabla 5.1. Las mayores demandas se dan en general en el acebuchar (ver tabla 5.1), que muestra superiores abundancias globales de frugívoros en ambas temporadas.

La oferta energética era enormemente inferior en el acebuchar que en el cultivo.

Concretamente en 1989-90 las demandas fueron muy superiores a la oferta en el acebuchar. Esto provocó que en esta temporada fuera superior el consumo de P. lentiscus y materia animal por S. atricapilla (ver capítulo 6.). En la temporada 1990-91 la oferta en Olea europaea saciaba por sí sola las demandas energéticas de los frugívoros (si exceptuamos las dos últimas quincenas), a pesar de que ésta fue superior a la anterior invernada.

Realmente en el cultivo no hay problemas en cuanto a biomasa de fruto disponible y por consiguiente en el stock energético asequible al frugívoro. Sin embargo esto no significa que no haya problemas a la hora de equilibrar las demandas energéticas, pues como se mostrará en capítulos posteriores la aceituna constituye un recurso de difícil explotación.

En cualquier caso, a pesar de los grandes excedentes energéticos que hay en cualquier olivar, parece haber una buena relación entre la evolución de la oferta en fruto y las demandas energéticas del conjunto de frugívoros que pueblan los olivares (ver figura 5.3.).

5.3. DISPONIBILIDAD DE FRUTO Y ABUNDANCIA DE FRUGIVOROS.

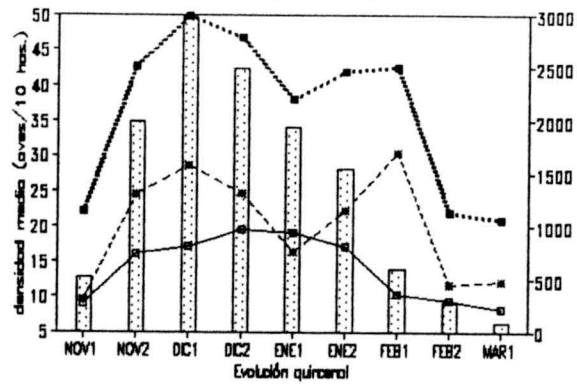
Análisis intravarietal.

En la figura 5.4. se representa, con finalidad orientativa, la evolución quincenal de la abundancia de cada especie frugívora y de la disponibilidad de fruto para las dos temporadas.

En la temporada 89-90 S. atricapilla mostró correlación significativa con la disponibilidad de fruto para picual y picudo (r_s , $p= 0.014$; $p= 0.009$ respectivamente) y marginalmente significativa con hojiblanca (r_s , $p = 0.058$) (véase tabla 5.2).

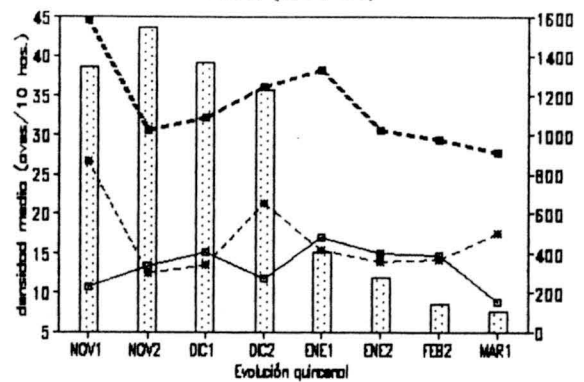
S. melanocephala sólo mostró correlación significativa con la

RELACION FRUGIVOROS-FRUTO DISPONIBLE
PICUAL (1989-90)



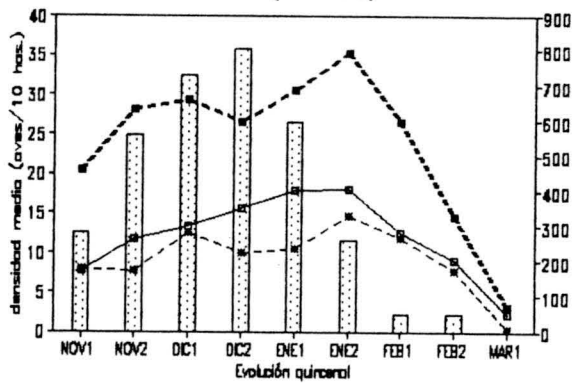
fruto disponible S. atricapilla T. phibmbs frugivoros totales

RELACION FRUGIVOROS-FRUTO DISPONIBLE
PICUAL (1990-91)



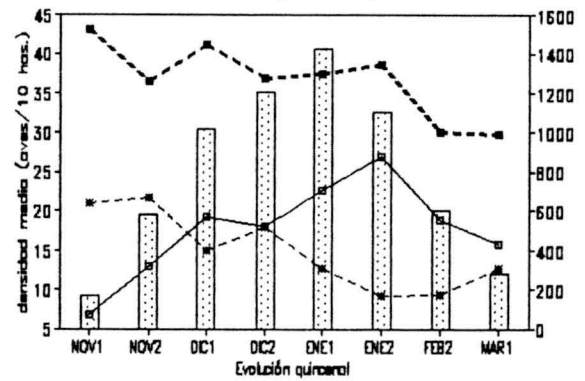
fruto disponible S. atricapilla T. phibmbs frugivoros totales

RELACION FRUGIVOROS-FRUTO DISPONIBLE
PICUDO (1989-90)



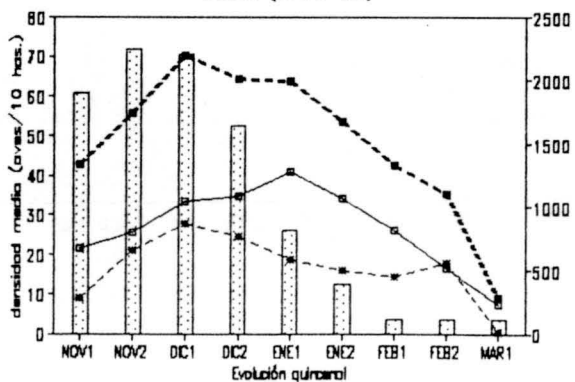
fruto disponible S. atricapilla T. phibmbs frugivoros totales

RELACION FRUGIVOROS-FRUTO DISPONIBLE
PICUDO (1990-91)



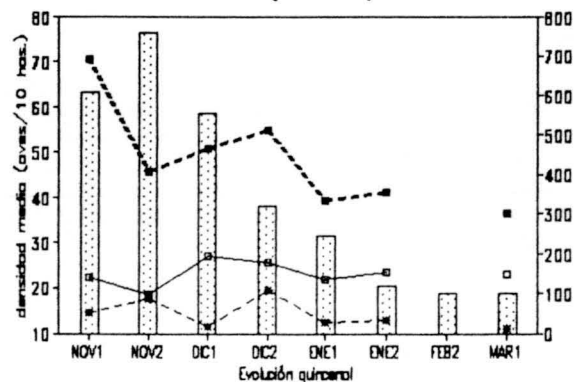
fruto disponible S. atricapilla T. phibmbs frugivoros totales

RELACION FRUGIVOROS-FRUTO DISPONIBLE
LECHIN (1989-90)



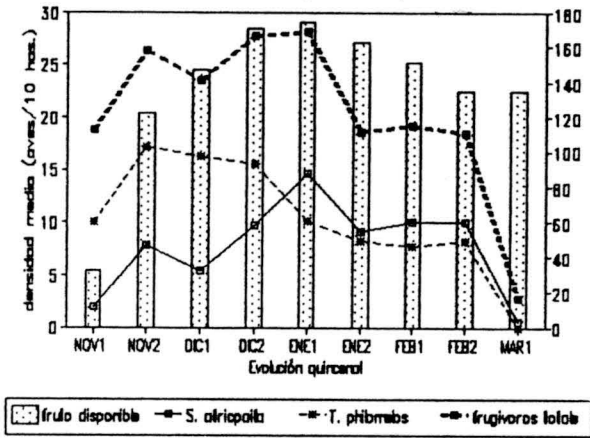
fruto disponible S. atricapilla T. phibmbs frugivoros totales

RELACION FRUGIVOROS-FRUTO DISPONIBLE
LECHIN (1990-91)



fruto disponible S. atricapilla T. phibmbs frugivoros totales

RELACION FRUGIVOROS-FRUTO DISPONIBLE
HOJIBLANCA (1989-90)



RELACION FRUGIVOROS-FRUTO DISPONIBLE
HOJIBLANCA (1990-91)

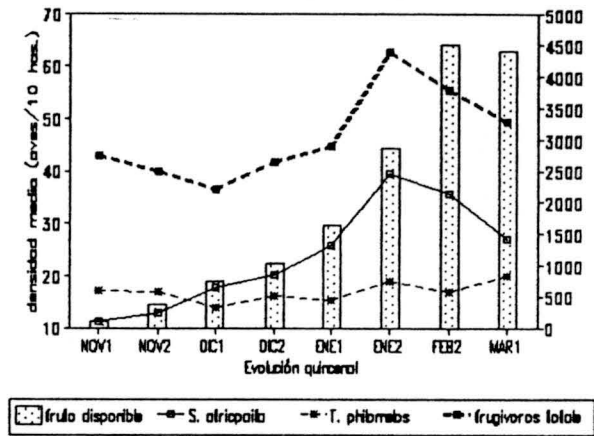


Figura 5.4. Relación entre la abundancia quincenal de frugívoros y la disponibilidad de fruto dentro de cada variedad y temporada. El fruto disponible se expresa en Kilogramos/hectárea para las 4 variedades cultivadas. En el caso de la variedad silvestre la disponibilidad se expresa en nº de frutos disponibles por cada hectárea.

Tabla 5.2. Correlaciones de Spearman entre la disponibilidad de fruto y abundancia de frugívoros.

a) Correlaciones intravarietales. Se dan las relaciones entre la evolución quincenal de disponibilidad de aceituna y la abundancia de frugívoros. n = 9 para 1989-90; n = 8 para 1990-91. (*) = p<0.1; * = p<0.05; ** = p<0.01.

	<u>S. atricapilla</u>		<u>S. melanocephala</u>		<u>T. philomelos</u>		<u>T. iliacus</u>		<u>E. rubecula</u>		<u>Frugívoros</u>	
	1989-90	1990-91	1989-90	1990-91	1989-90	1990-91	1989-90	1990-91	1989-90	1990-91	1989-90	1990-91
PICUAL	0.87 *	0.17	0.57	0.38	0.67 (*)	-0.33	0.24	0.33	0.60 (*)	0.63 (*)	0.93 **	0.61 (*)
PICUDO	0.92 **	0.79 *	-0.17	-0.12	0.65 (*)	-0.29	-0.18	-0.09	-0.10	-0.46	0.75 *	0.09
LECHIN	0.29	-0.29	0.92 **	0.86 *	0.61 (*)	0.57	0.08	0.70 (*)	0.91 **	0.82 *	0.75 *	0.71 (*)
HOJIBLAN	0.67 (*)	0.62 (*)	0.02	0.24	0.03	-0.24	0.64 (*)	0.31	-0.55	-0.79 *	0.49	0.45

b) Relaciones a lo largo del Valle del Guadalquivir, n = 36 para 1989-90 (9 quincenas por 4 variedades); n = 32 para 1990-91 (8 quincenas por 4 variedades).

	<u>S. atricapilla</u>	<u>S. melanocephala</u>	<u>T. philomelos</u>	<u>T. iliacus</u>	<u>E. rubecula</u>	<u>Frugívoros</u>
1989-90	0.736 ***	0.236 n.s.	0.64 ***	0.42 *	0.41 *	0.786 ***
1990-91	0.37 *	0.06 n.s.	0.20 n.s.	0.20 n.s.	-0.31 n.s.	0.32 (*)

disponibilidad de fruto en lechín (r_s , $p= 0.0096$), mientras que T. philomelos reflejó relación marginalmente significativa en picual, picudo y lechín (r_s , $p<0.1$). T. iliacus, muy escaso en dicha temporada, sólo presentó correlación marginal en hojiblanca (r_s , $p= 0.06$). Por último, E. rubecula mostró correlación altamente significativa en lechín, el único olivar donde era detectado prácticamente a lo largo de toda la invernada (r_s , $p= 0.009$), mientras que era marginalmente significativa la correlación en picual (r_s , $p= 0.089$).

Cuando todos los frugívoros eran agrupados existía correlación significativa en los olivares picual (r_s , $p= 0.008$), picudo (r_s , $p= 0.05$) y lechín (r_s , $p= 0.035$).

Los resultados para la temporada 1990-91 fueron más confusos. No obstante, se obtuvo significación para S. atricapilla en picudo (r_s , $p= 0.037$) y marginalmente para hojiblanca (r_s , $p<0.1$). S. melanocephala mostró correlación significativa en lechín (r_s , $p=0.0358$). T. philomelos y T. iliacus no reflejaron relación significativa con la disponibilidad en ninguno de los olivares en esta temporada; mientras que E. rubecula volvía a estar correlacionado significativamente en lechín (r_s , $p=0.049$) y mostraba correlación negativa en hojiblanca (r_s , $p= 0.036$). Esta aparente contradicción para esta especie refleja un patrón de E. rubecula en el olivar probablemente no relacionado con la disponibilidad de fruto sino con una movilidad invernal de la especie, que abandona paulatinamente los olivares a partir de diciembre. Esto origina que esté asociada positivamente con la disponibilidad de fruto en las variedades de maduración más adelantada y negativamente con las más atrasadas.

La consideración conjunta, en esta temporada, de las cinco especies frugívoras no mostró correlación significativa para ninguno de los olivares, si bien para picual y lechín se obtuvo una $p<0.15$.

Disponibilidad de fruto y abundancia de frugívoros a lo largo del Valle del Guadalquivir.

Para indagar sobre la diferente respuesta de los frugívoros, a la variabilidad de suministros temporales de aceituna en el Valle del Guadalquivir, realizamos análisis por temporada considerando conjuntamente la abundancia de cada frugívoro en cada olivar y quincena. Se obtienen así tamaños muestrales de 9 quincenas por 4 variedades ($n=36$) y 8 quincenas por 4 variedades ($n= 32$) para las temporadas 89-90 y 90-91 respectivamente. Los valores de correlación obtenidos y su significación quedan reflejados en la tabla 5.2. Asimismo la situación de cada quincena-variedad sobre los ejes abundancia de frugívoros-

disponibilidad de fruto queda representado en la figura 5.5.

La abundancia de S. atricapilla entre quincenas y olivares estaba directamente relacionada y de forma altamente significativa ($p < 0.001$) con la disponibilidad de fruto en la primera invernada y moderadamente ($p < 0.05$) en la segunda. S. melanocephala no mostró correlación entre quincenas y variedades con la disponibilidad de aceituna en ambas temporadas ($p > 0.1$), sugiriendo una ausencia de respuesta diferencial o rastreamiento de fruto disponible a macroescala. T. philomelos mostró relaciones altamente significativas ($p < 0.001$) para la temporada 1989-90, sin embargo ausencia de dicha relación en la segunda temporada. Algo similar sucedió con T. iliacus ($p < 0.05$ en la primera temporada, y ausencia de significación en la segunda). Finalmente E. rubecula reflejó resultados contradictorios entre las dos temporadas ya que estuvo positivamente correlacionado con la disponibilidad de fruto en la primera ($p < 0.05$) y marginalmente correlacionado, pero negativamente en la segunda ($p < 0.1$).

Cuando todos los frugívoros eran considerados en conjunto existía asociación directa con la disponibilidad de fruto entre variedades y quincenas. Esta asociación fue particularmente alta en 1989-90 ($p < 0.001$), mientras que resultó marginalmente significativa ($p = 0.079$) en la segunda invernada de estudio.

Por tanto al igual que en el apartado anterior los frugívoros mayoritarios, y particularmente S. atricapilla, resultaron como las especies con mayor capacidad de rastreamiento de fruto disponible tanto entre quincenas como entre diferentes olivares a lo largo del Valle del Guadalquivir. La alta significación obtenida también para T. philomelos en una de las temporadas parece sugerir también una capacidad de respuesta por esta especie a niveles de disponibilidad de fruto diferentes entre olivares del Valle, como también lo sugiere su respuesta a olivares de distintas edades con niveles productivos muy diferentes (MUÑOZ-COBO, 1987).

Otro aspecto de interés es el análisis de la relación existente entre la abundancia de cada frugívoro y los factores considerados para obtener la disponibilidad de fruto. Las correlaciones para las dos especies mayoritarias y para el total de los frugívoros en la temporada 89-90 quedan reflejadas en la tabla 5.3. Las abundancias de S. atricapilla, T. philomelos y frugívoros, en la primera invernada de estudio, no estuvieron asociadas con la proporción de fruto maduro o el % de olivar recogido. Tampoco hay correlación con la proporción de fruto caído al suelo para T. philomelos, aunque sí hay una relación inversa

Tabla 5.3. Correlaciones de Spearman entre la abundancia de frugívoros y factores que afectan a la disponibilidad de fruto.

	<u>S. atricapilla</u>		<u>T. philomelos</u>		<u>Frugívoros</u>	
	1989-90	1990-91	1989-90	1990-91	1989-90	1990-91
% maduro	0.15 n.s	0.089 n.s	0.11 n.s	-0.37 *	-0.27 n.s	-0.50 **
% estropeado	-0.32 (*)	0.15 n.s	-0.40 *	-0.40 *	-0.55 **	-0.48 *
% recogido	0.20 n.s	0.26 n.s	-0.09 n.s	-0.43 *	0.09 n.s	-0.29 n.s

marginalmente significativa entre la proporción de fruto caído al suelo y la abundancia de S. atricapilla.

En la temporada 1990-91, si bien sí se obtienen correlaciones significativas para las abundancias totales de frugívoros y de T. philomelos con la proporción de fruto maduro, estas son de signo negativo. Hay también asociación negativa en esta temporada entre la proporción de olivar recogido y la densidad de T. philomelos.

Sí se obtuvieron, sin embargo, correlaciones negativas para la abundancia del total de frugívoros, así como de las dos especies mayoritarias, con la proporción de fruto estropeado ($p < 0.05$ para el total de frugívoros y para T. philomelos en las dos temporadas; $p = 0.058$ para S. atricapilla en la primera invernada).

Concluyendo, el hecho de inexistencia de correlaciones significativas, o en su caso la aparición de relaciones negativas, con la proporción de fruto maduro se debe al doble hecho de la estabilización temporal de la maduración (al llegar al 100% maduro o a niveles próximos) y a que simultáneamente se está produciendo la recolección. Por tanto lo que denota más claramente la abundancia de los diferentes frugívoros en olivares es la abundancia de fruto disponible, con las repercusiones conjuntas y en muchos casos opuestas de la cosecha, la fenología de maduración y caída del fruto, y la recolección del mismo. Hay además una tendencia general a la disminución de cada frugívoro y de todos en conjunto con la mayor abundancia de fruto deteriorado (atacado por hongos, insectos...)

Abundancia de frutos de tamaño adecuado y abundancia de frugívoros.

Esta cuestión ha sido indagada considerando las dos temporadas de estudio conjuntamente, y estableciendo correlaciones de Spearman entre las densidades de aves frugívoras en los momentos de máxima disponibilidad de fruto y la frecuencia y cantidad total de fruto de tamaño adecuado para cada especie frugívora, como definida en el capítulo 3. Se trabaja por tanto con tamaños muestrales de 8, con los que es difícil reflejar significación. Conviene, además, señalar el sesgo metodológico que puede originar el introducir en el mismo análisis dos temporadas distintas, en las que por ejemplo, los contingentes de individuos que arriban a las áreas de invernada podrían mostrar, ya de por sí, fuertes diferencias causadas por una distinta supervivencia de los pollos en las áreas de cría. Estas dos limitaciones originan que los resultados hayan de considerarse como meramente orientativos.

Debido a la escasísima frecuencia de tamaños adecuados para S.

melanocephala y E. rubecula estas dos especies no fueron consideradas.

No se encontró correlación significativa entre la frecuencia o abundancia total de frutos con diámetro menor adaptable a la anchura bucal de S. atricapilla y la abundancia de esta especie ($r_s = 0.127$ para la frecuencia; $r_s = 0.20$ para la abundancia total de fruto de tamaño adecuado; $p > 0.1$ en ambos casos). No obstante, diferencias de abundancias de esta especie han sido reflejadas por MUÑOZ-COBO (1987), entre zonas de olivar con fruto abortado (de tamaño muy adecuado para esta especie) y zonas carentes del mismo.

Tampoco se obtiene correlación significativa entre la frecuencia-abundancia de fruto de tamaño adecuado y la abundancia de T. iliacus. La presencia de fruto de tamaño adecuado para esta especie es mucho mayor que para la anterior, sobre todo en determinadas variedades y temporadas (ver capítulo 3.) por lo que la ausencia de relación puede deberse a los bajos niveles generales de densidad de esta especie en los olivares (MUÑOZ-COBO y PURROY, 1980; SUAREZ y MUÑOZ-COBO, 1984; MUÑOZ-COBO, 1987).

T. philomelos debe encontrar fruto de tamaño adecuado con bastante mayor frecuencia, sin embargo esto resulta altamente variable entre olivares y temporadas (ver capítulo 3). Todo ello puede explicar la aparición para esta especie de correlación significativa con la abundancia total de fruto de tamaño adecuado a su anchura bucal ($r_s = 0.762$; $p = 0.044$), mientras que es marginalmente significativa la relación con la frecuencia de aparición de este fruto ($r_s = 0.64$; $p = 0.089$).

Por tanto de las especies habituales en el olivar, el zorzal común parece la mejor adaptada a los tamaños de aceituna existentes, siendo aparentemente capaz de distribuirse entre olivares en base a la frecuencia y abundancia de frutos adecuados a su anchura bucal. Los resultados obtenidos por MUÑOZ-COBO (1987) sobre tamaños de fruto consumidos por T. philomelos, sugieren similares conclusiones.

Todas las especies encuentran mucho más frecuentemente fruto de tamaño adecuado en el acebuchar (véase capítulo 3). Precisamente, las especies de menor tamaño son las que reflejan mayores diferencias en abundancia entre acebuchares y olivares (véase capítulo 4), lo que insinúa relaciones con las frecuencias de tamaños adecuados. Incluso en la temporada 89-90 la abundancia de frugívoros en el acebuchar, a pesar de su escasísima cosecha, es pareja a la de algunos olivares con cosechas habituales. Los resultados del análisis de la dieta (ver posteriormente) sugieren que los frugívoros estaban consumiendo allí

intensivamente el escaso acebuche disponible.

Composición del fruto y abundancia de frugívoros

Composiciones de las aceitunas (ver capítulo 3) y abundancia de frugívoros para las dos temporadas de estudio fueron considerados en el mismo análisis. Ninguna variable relacionada con la composición de frutos contribuye a explicar la variabilidad en la abundancia de frugívoros, puesto que no se obtiene ninguna correlación significativa entre la representación de lípidos, proteínas, lípidos+proteínas, carbohidratos y minerales. Tampoco hay relación con características de diseño del fruto, como peso seco de pulpa o valor estructural del fruto. Similares resultados se repiten cuando se incluye en el análisis el acebuche. Los resultados sugieren que otros factores ya expuestos a lo largo de este capítulo influyen y determinan en mayor grado tanto la abundancia particular de cada especie como la del total de frugívoros.

5.4. RESPUESTA DE LOS FRUGIVOROS AL COSECHADO DEL OLIVAR.

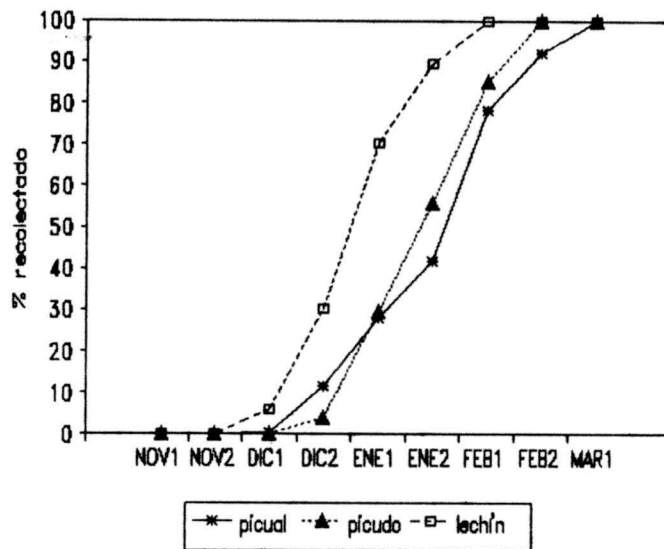
Una singularidad del olivar, respecto a acebuchares y matorrales productores de fruto, radica en la desaparición de fruto provocada por la recolección de la aceituna. Esta desaparición artificial de fruto abarca un largo período de tiempo, que se puede extender hasta dos o tres meses. Esto origina una incostancia espacial y temporal en la abundancia y disponibilidad de fruto, que puede tener repercusiones en los modelos de distribución de los frugívoros. En este apartado pretendemos examinar la respuesta de los frugívoros al cosechado del olivar, introduciendo además el componente temporal de evolución de la recogida de la aceituna.

En la figura 5.6. se representa la evolución del cosechado en cada olivar en las dos temporadas de estudio. Se observa un patrón diferente en la recolección, que guarda relación directa con la fenología de maduración diferencial obtenida en cada olivar. Así las variedades más tempranas, lechín y picual, eran recogidas antes que picudo y hojiblanca, más tardías. En el año de abundante cosecha en hojiblanca, la recolección en este olivar comenzaba en fechas muy tardías, y podía prolongarse hasta mayo. En cualquier caso la recolección no comenzó en ninguno de los olivares prácticamente hasta la segunda quincena de diciembre. Concluía, además, antes en lechín que en el resto de las variedades.

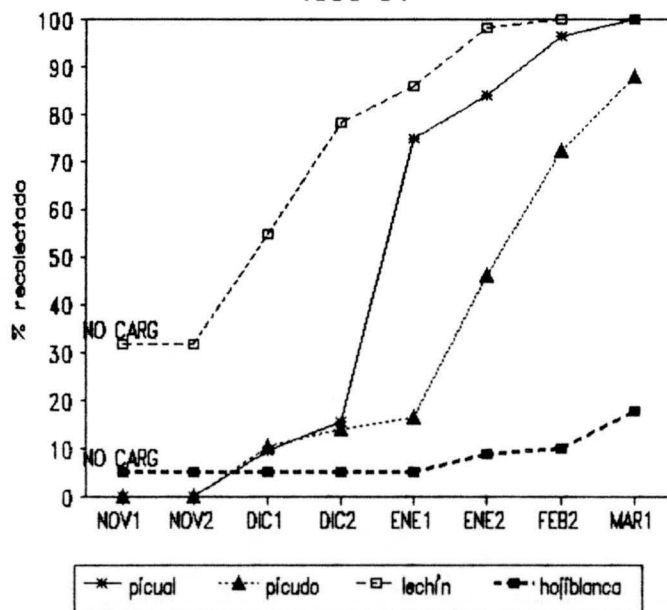
La evolución quincenal de los resultados medios para cada frugívoro en parches recogidos y no recogidos son presentados en la figura 5.7 y 5.8, para las temporadas 89-90 y 90-91 respectivamente. Una primera aproximación, observando

Figura 5.6. Evolución quincenal del cosechado de la aceituna en cada variedad y temporada de estudio. La progresión del cosechado se representa como % de olivar recolectado.

Evolución del cosechado 1989-90



1990-91



las figuras sugiere una clara respuesta diferencial por parte de los dos frugívoros mayoritarios, que se distribuyen preferencialmente por los parches no recogidos. Hay también una tendencia a concentrarse cada vez más en los parches no recogidos conforme progresa el cosechado, si bien T. philomelos parece bajar sus densidades en los parches no recolectados cuando hay una alta proporción de olivar cosechado. La respuesta resulta más acusada para S. atricapilla. Resultados similares fueron obtenidos en la temporada 88-89 no considerada en esta memoria. S. melanocephala, parece también tender hacia parches no recogidos, si bien su respuesta, a partir de la figura, es algo más confusa.

La consideración conjunta de todos los frugívoros es claramente tendente hacia parches no recogidos, habiendo además una tendencia a concentrarse cada vez más conforme progresa el cosechado, aunque una vez alcanzados altos niveles de recogida tienden a desconcentrarse, sobre todo en las variedades más adelantadas.

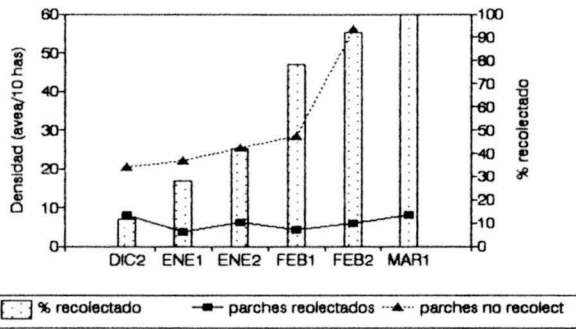
Con el objeto de profundizar en el análisis de la respuesta al cosechado se efectuaron test apareados de Wilcoxon (test de signos y rangos) considerando como cada apareamiento la densidad en cada taxiado en parches recogidos y no recogidos. Únicamente fueron considerados aquellos taxiados en los que había, al menos, 100 metros continuos tanto para parches recogidos o no, de forma que el efecto de proximidad a parche de distinta naturaleza no distorsionara en exceso los resultados. Además, de esta forma se amortiguaba el "ruido" que sobre el análisis general podría originar la presencia de algún individuo en un parche excesivamente pequeño.

Al objeto de no extendernos excesivamente en el comentario de los resultados, sólo se analizarán los obtenidos en la segunda temporada (ya que en la anterior el olivar de hojiblanca no fue cosechado), aunque los resultados a nivel global fueron semejantes.

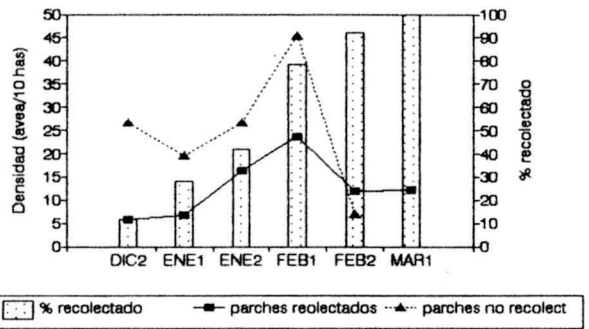
S. atricapilla era significativamente más abundante en todas las variedades en parches no recogidos (test de 2 colas $p < 0.01$ para picual y lechín; $p < 0.001$ para picudo y $p < 0.05$ para hojiblanca). La densidad de esta especie en los parches no cosechados estuvo marginalmente correlacionada con el porcentaje recogido por taxiado en picual, picudo y lechín (Spearman, $p < 0.1$). Estaba además correlacionada con la proporción media de olivar recogido en picudo (Spearman, $p < 0.01$). Si todas las variedades eran consideradas en conjunto, la densidad de S. atricapilla en los parches no recogidos estuvo altamente correlacionada tanto con la proporción cosechada por taxiado, como con el promedio de olivar recogido (Spearman, $p < 0.0001$, $n = 54$). Estos resultados sugieren una respuesta diferencial

Figura 5.7. Respuesta de los frugívoros mayoritarios al cosechado del olivar durante la temporada 1989-90. Se representa la evolución de la densidad en parches recolectados y no recolectados respecto al porcentaje de olivar ya cosechado. Se representan los resultados para cada variedad cultivada.

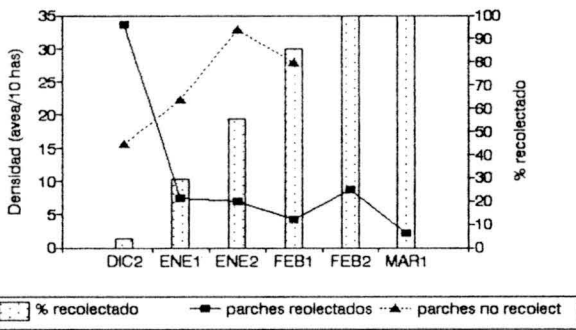
PICUAL
S. atricapilla (1989-90)



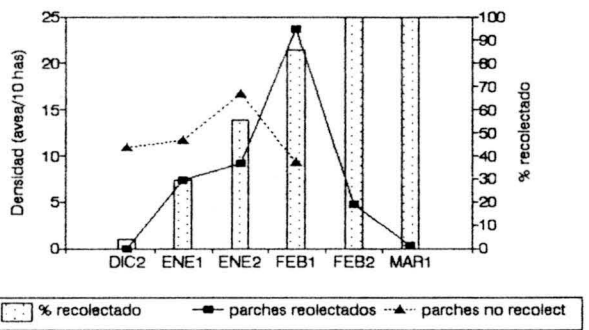
PICUAL
T. philomelos (1989-90)



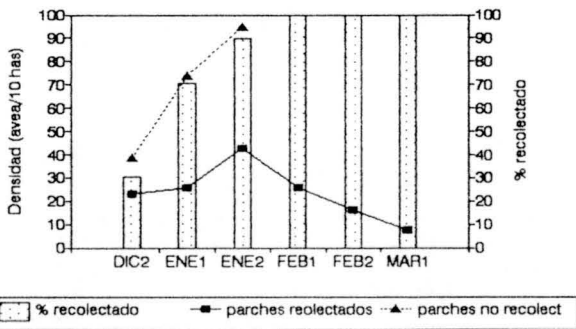
PICUDO
S. atricapilla (1989-90)



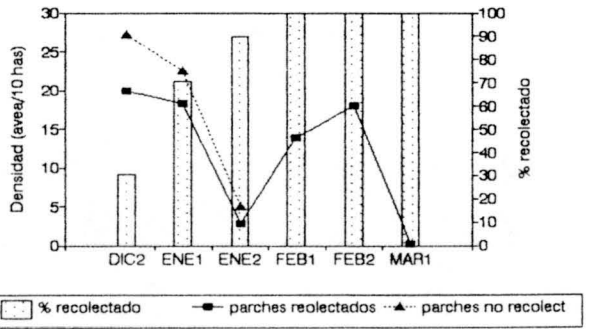
PICUDO
T. philomelos (1989-90)



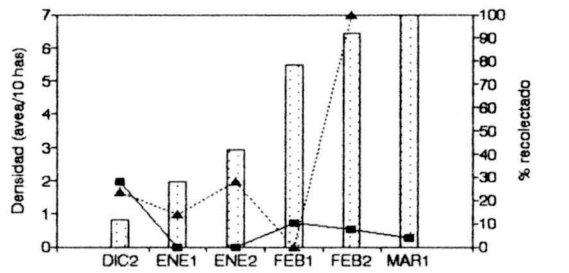
LECHIN
S. atricapilla (1989-90)



LECHIN
T. philomelos (1989-90)

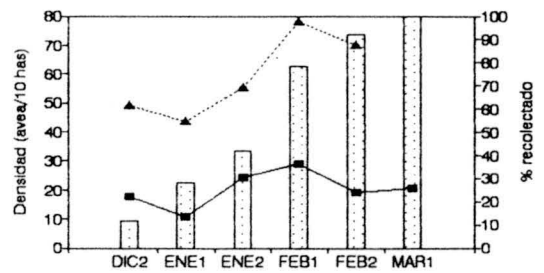


PICUAL
S. melanocephala (1989-90)



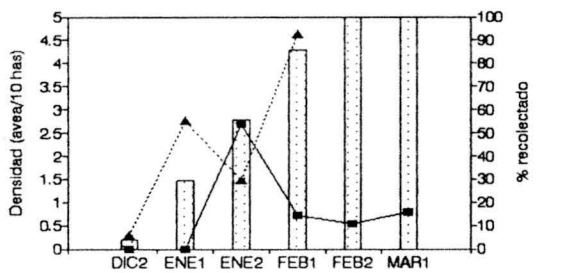
■ % recolectado ■ parches recolectados ▲ parches no recolect

PICUAL
Frugivoros (1989-90)



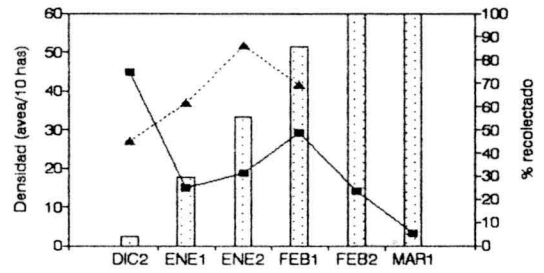
■ % recolectado ■ parches recolectados ▲ parches no recolect

PICUDO
S. melanocephala (1989-90)



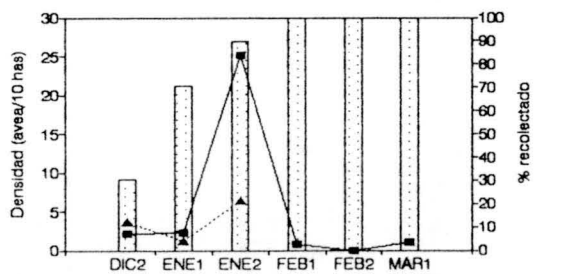
■ % recolectado ■ parches recolectados ▲ parches no recolect

PICUDO
Frugivoros (1989-90)



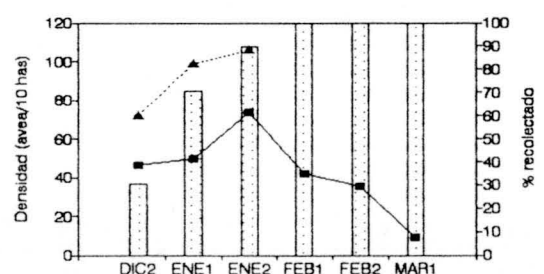
■ % recolectado ■ parches recolectados ▲ parches no recolect

LECHIN
S. melanocephala (1989-90)



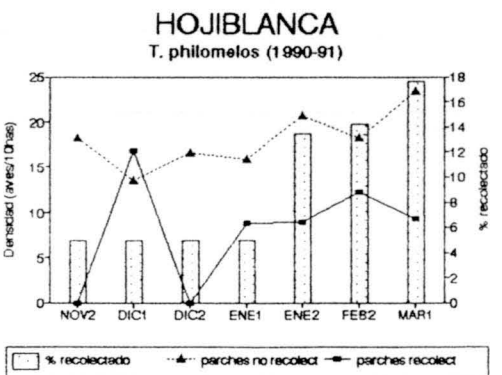
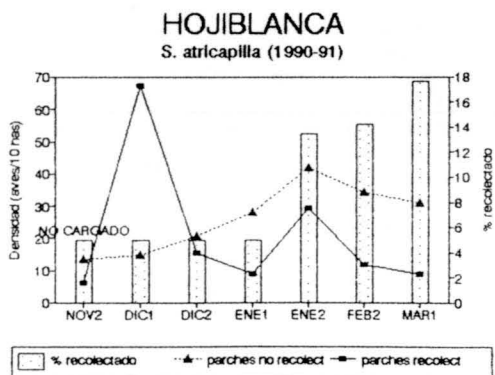
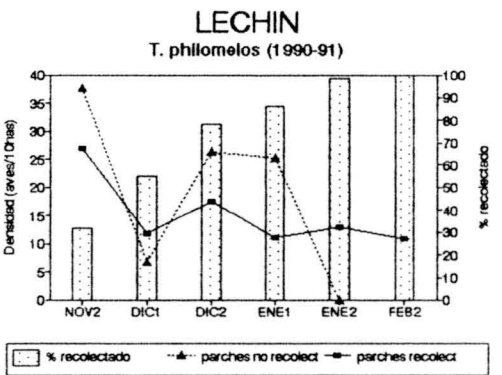
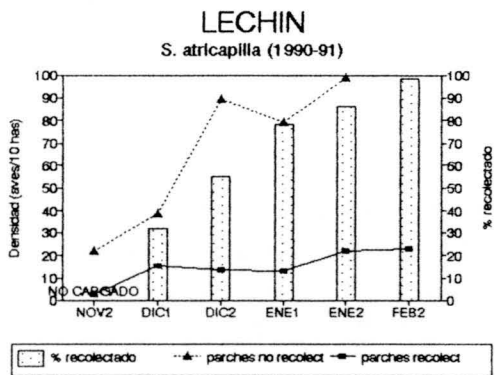
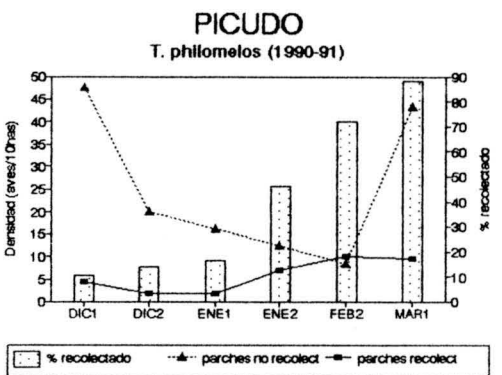
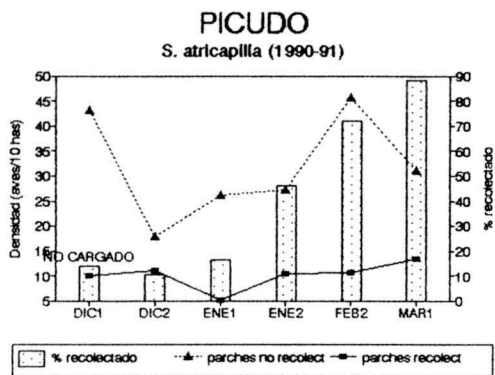
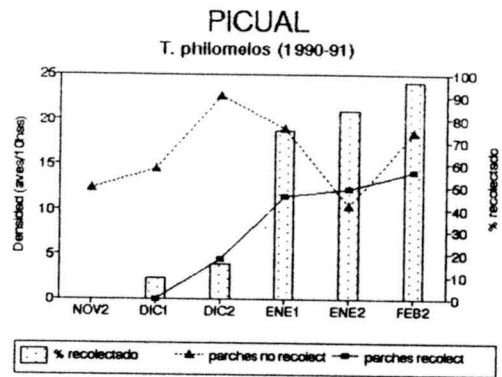
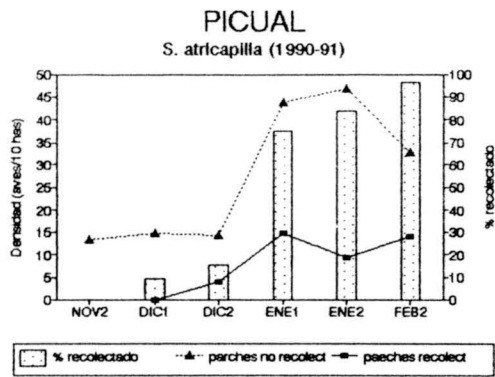
■ % recolectado ■ parches recolectados ▲ parches no recolect

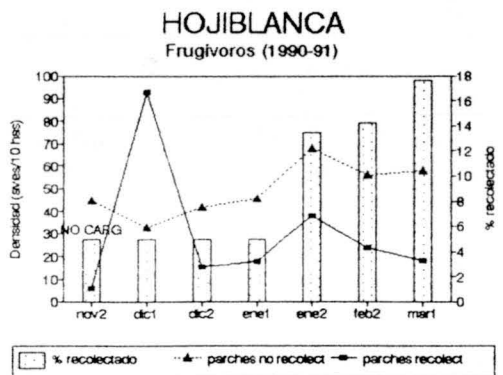
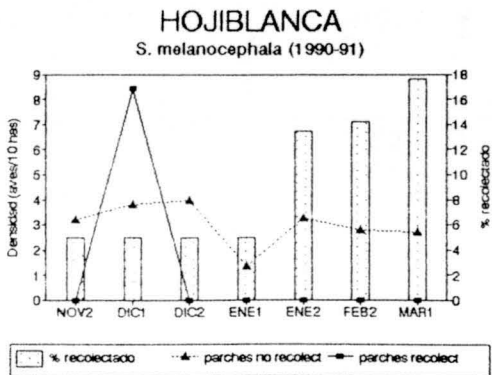
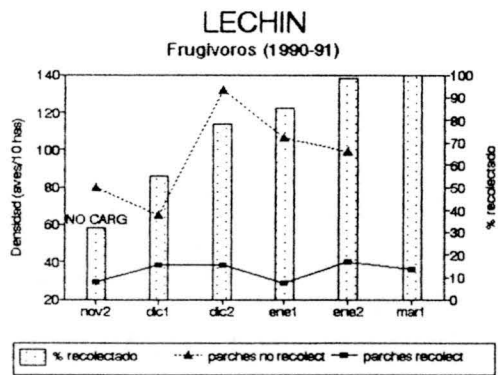
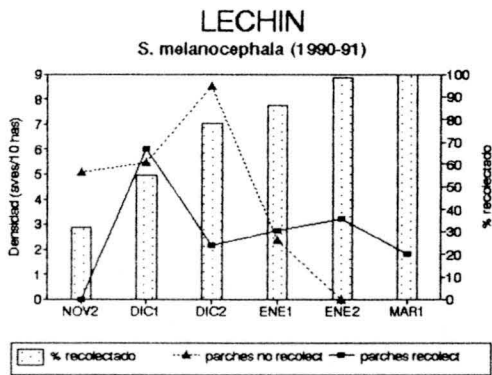
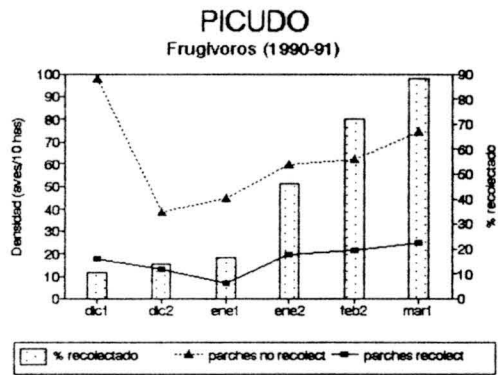
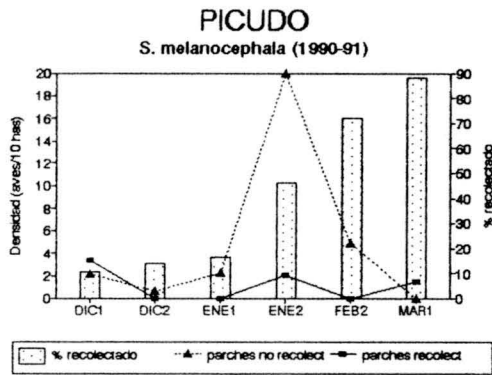
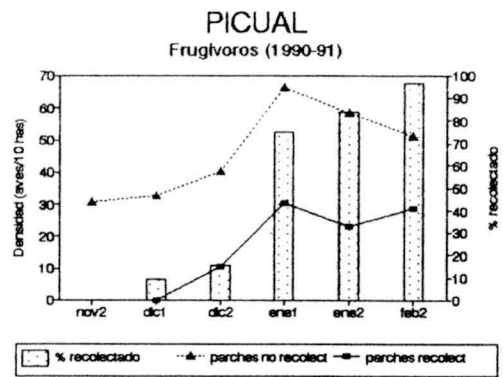
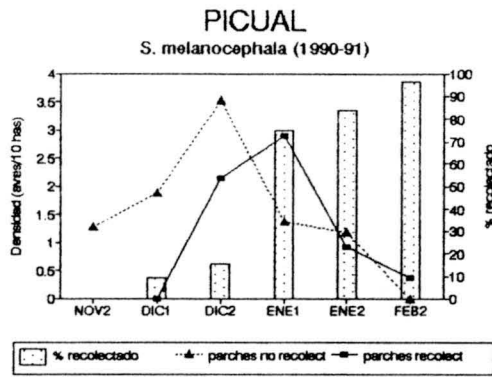
LECHIN
Frugivoros (1989-90)



■ % recolectado ■ parches recolectados ▲ parches no recolect

Figura 5.8. Respuesta de los frugívoros mayoritarios al cosechado del olivar durante la temporada 1990-91. Se representa la evolución de la densidad en parches recolectados y no recolectados respecto al porcentaje de olivar ya cosechado. Se representan los resultados para cada variedad cultivada.





por las currucas capirotadas hacia los parches no recogidos, concentrándose más en estos, tanto cuanto más cosechado está el transecto como conforme progresa el cosechado general del olivar.

En los parches recogidos no parecía haber ninguna tendencia relacionada con el progreso del cosechado, pues no se obtuvo ninguna significación. Esto sugiere que las capirotadas mantenían sus niveles de densidad en parches recolectados independientemente de la proporción de olivar ya cosechado.

T.philomelos no resultó significativamente más abundante en los parches no cosechados en ninguna de las variedades consideradas por separado (valores de $n=9, 20, 12, 12$). Sin embargo cuando todas las variedades eran consideradas en conjunto, sí se obtenía mayor abundancia de la especie en los parches no recogidos (test Wilcoxon de 2 colas, $p<0.01$ $n=54$). En cualquier caso la respuesta al cosechado por esta especie parece menos acusada que para S. atricapilla. Por otro lado, no se encontró ninguna correlación entre la proporción de olivar recogido por taxiado o para el conjunto del olivar y la densidad de T. philomelos en parches no recogidos. En el caso de esta especie, la densidad en los parches no cosechados no iba aumentando conforme progresaba la recolección. Por el contrario, la especie tendía a aumentar su densidad en parches cosechados conforme los parches no recogidos eran o más escasos o más pequeños (Spearman, $p<0.1$; $p<0.05$ para proporción recogida por taxiado y proporción recogida media)

S. melanocephala a pesar de mantener densidades en olivar bastante inferiores a las dos anteriores especies, muestra también densidades superiores en parches no recogidos en picudo y hojiblanca (test de Wilcoxon de dos colas, $p<0.05$). Cuando se consideran todas las variedades conjuntamente, se obtiene también mayores abundancias en estos parches ($p<0.01$). No obstante, no se obtuvo ninguna tendencia de esta especie conforme progresaba el cosechado, ni relación con la proporción recolectada del taxiado.

Finalmente para el conjunto de frugívoros, se obtenían mayores densidades en parches no cosechados en las 4 variedades ($p<0.05$ para picual y hojiblanca; $p<0.01$ para picudo y $p<0.001$ para lechin). Había una tendencia a concentración de los frugívoros en parches no cosechados conforme progresaba la recolección (Spearman, $p<0.05$), y con la mayor proporción recogida por taxiado (Spearman, $p<0.01$) en lechín. De igual modo, cuando se consideraron conjuntamente las 4 variedades, los frugívoros tendían a concentrarse en los parches no recogidos a medida que mayor proporción de transecto estaba cosechado (Spearman, $p<0.001$),

y cuanto mayor proporción de olivar había sido recogido (Spearman, $p < 0.05$). No obstante, había también una tendencia dentro de los transectos a aumentar la densidad de frugívoros en parches recogidos conforme más recogido estaba el transecto (Spearman, $p < 0.05$), denotando una cierta redistribución de los frugívoros, probablemente por saturación de los parches no cosechados.

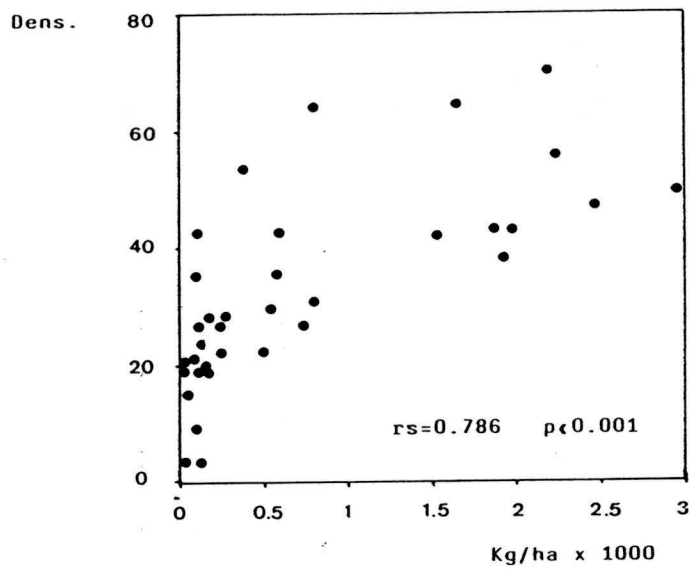
5.5. DISCUSION

Las aves frugívoras ofrecen una magnífica oportunidad para examinar paralelismos entre variación de recursos y ciclos de población, ya que su principal recurso alimenticio es particularmente conspicuo y puede ser adecuadamente cuantificado. En muchos estudios, la mayoría en en hábitats tropicales, la existencia de variación temporal en abundancia de aves frugívoras se ha adscrito a cambios en el suministro de fruto (FOGDEN, 1972, MORTON, 1973, 1977; KARR, 1976; FAABORG Y TERBORGH, 1980; GREENBERG, 1981; KARR et al. 1982). Sin embargo, en la mayoría de los estudios no se examinó su abundancia. Por consiguiente, evidencia directa de correlación entre abundancia de fruto y actividad frugívora es escasa y limitada a unas pocas especies de frugívoros y frutos (SNOW, 1962 a,b; CROME, 1975; WORTHINGTON, 1982; WHEELWRIGHT, 1983). Del mismo modo estudios de comunidad de frugívoros y abundancia de frutos son todavía escasos (LEIGHTON y LEIGHTON, 1984; JORDANO, 1984a; WONG, 1986; MUÑOZ-COBO, 1987; LEVEY, 1988 a, b).

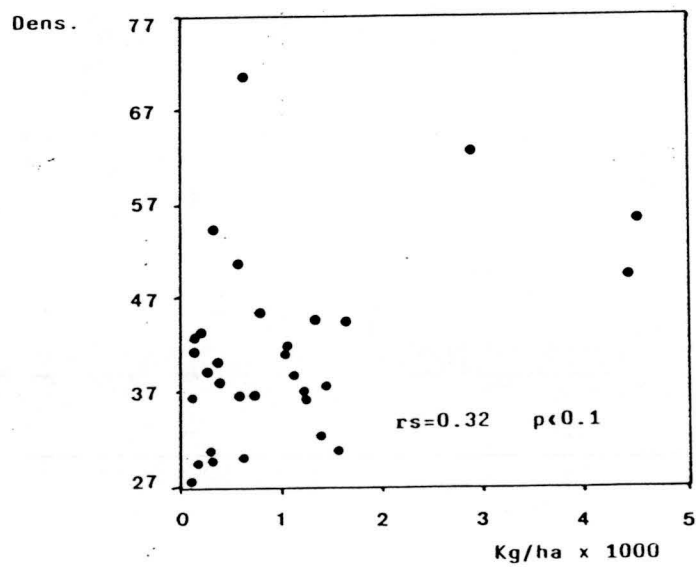
Nosotros reflejamos aquí resultados que refrendan estos hallazgos en condiciones de suministro de fruto excedentes para las demandas de los frugívoros, y en condiciones de dependencia sobre prácticamente una única fuente de recurso fruto disponible. Los resultados presentados en esta memoria, examinan simultáneamente un cúmulo de factores que influyen en la disponibilidad quincenal de aceituna y muestran la existencia de relaciones entre abundancia de frugívoros y disponibilidad de fruto maduro en los olivares andaluces. Estas relaciones se mantienen tanto a escala local como a escala regional. De gran interés resultan, también los ajustes quincenales de los frugívoros a la disponibilidad de fruto. Por tanto, las diferentes fenologías de maduración que se dan en olivares del Valle del Guadalquivir originan un continuo temporal en disponibilidad invernal de fruto (desde zonas con máximos en NOV2 a otras en FEB2) que parece ser adecuadamente rastreado por los frugívoros. El olivar del Valle, como ya ha sido sugerido en esta memoria, sería así contemplado como una gran masa, ocupando cerca de 1 millón de hectáreas, en la que se ofrecerían abundancias de fruto muy variables en espacio y tiempo. Variación espacial y temporal en abundancia de

Frugívoros

1989-90

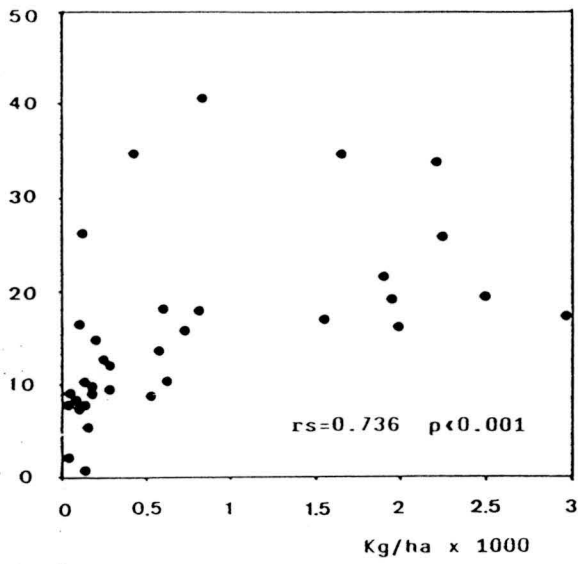


1990-91



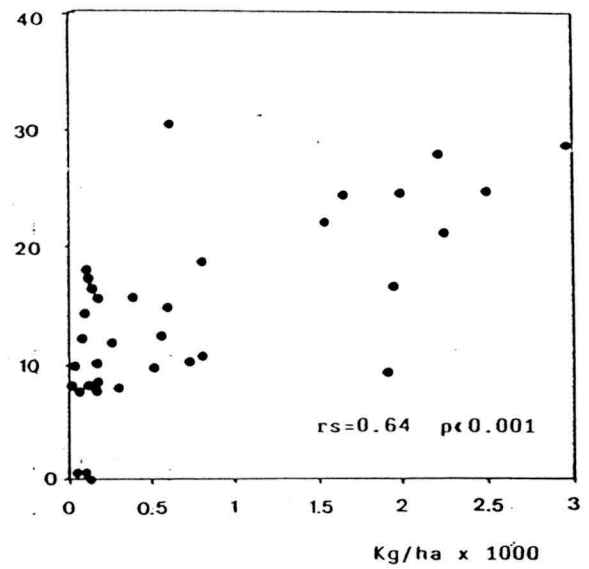
S. atricapilla

1989-90

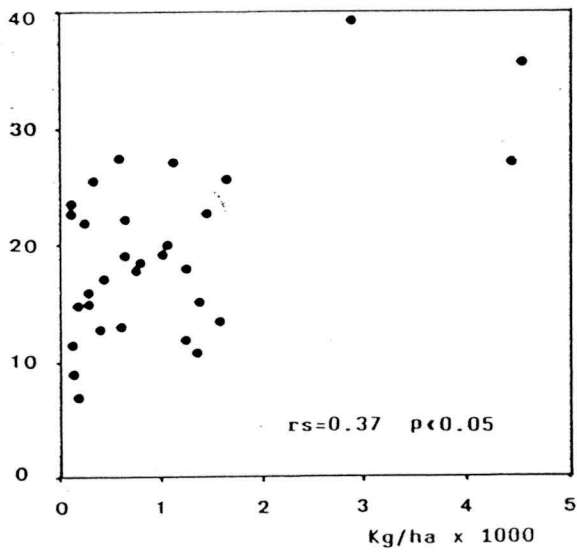


T. philomelos

1989-90



1990-91



1990-91

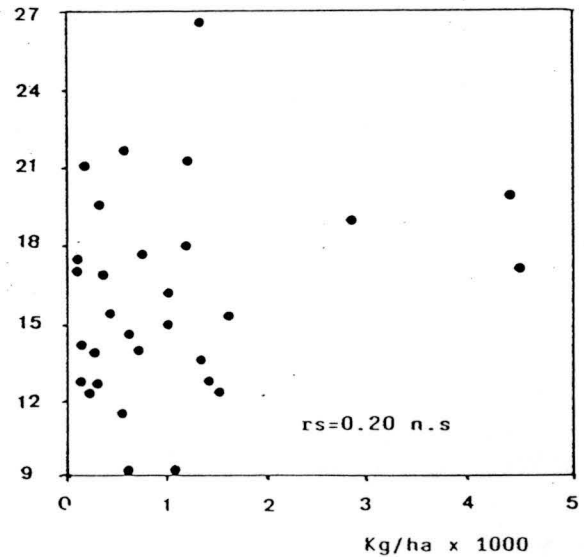


Figura 5.5. Relaciones entre abundancia de frugívoros y disponibilidad de fruto considerando dentro del mismo análisis todas las variedades y quincenas. Se indica el valor del coeficiente de correlación de Spearman y la significación. La densidad en la ordenada se expresa en aves/10 hectáreas. La disponibilidad se expresa en Kilogramos/hectárea.

fruto ha sido documentada sobre muchas escalas (TERBORGH y DIAMOND, 1970; CROAT, 1975; FOSTER, 1982 a,b; WORTHINGTON, 1982; TERBORGH, 1983; WHEELWRIGHT, 1983; MARTIN, 1985b; MARTIN y KARR, 1986a; DENSLow et al. 1986; LEVEY, 1988 a,b). Diferencias dramáticas han sido descritas incluso entre bosques vecinos; tanto SNOW (1962 a) y MORTON (1973) mencionan grandes diferencias en abundancia de fruto entre lugares separados menos de 15 Km. Esta circunstancia extensible a lo obtenido para olivares puede sumar para predecibilidad de recurso en el conjunto del olivar del Valle, que explique el mantenimiento de elevadas poblaciones de frugívoros en un medio tremendamente empobrecido en diversidad de frutos.

En relación con lo expuesto, otros estudios han mostrado que las aves frugívoras están capacitadas para detectar zonas con mayor cantidad de fruto (CROME, 1975; SANTOS, 1980; WHIDE, 1980; FINLAYSON, 1981; HERRERA, 1984b), desplazándose a otras zonas cuando éste es escaso (FOUARGE, 1981a; DEBUSSCHE e ISSENMANN, 1984; GREENBERG, 1981; HAILA, 1981; THONNERIEUX, 1981), realizando incluso desplazamientos altitudinales hacia zonas con mayor cantidad de recursos (LEVEY, 1988a ; LOISILLE, 1988; LOISILLE y BLAKE, 1991). Los hallazgos de diversos autores sugieren que no se trata de una propiedad restringida a aves frugívoras. Por el contrario, sus estudios reflejan una capacidad general de los vertebrados frugívoros para seguir la abundancia de frutos. Así, este tipo de relaciones han sido además descritas para una variedad de vertebrados frugívoros como primates, ungulados, Megachiropteros, palomas frugívoras, etc. (LEIGHTON y LEIGHTON, 1984; MARSHALL, 1983; WHEELWRIGHT, 1983; JORDANO, 1985; ver también JORDANO, 1991 para una reciente revisión). En estos estudios se han argumentado como vías de escape a la escasez espacial y temporal de fruto, procesos de migración regional, nomadismo, explotación de frutos no estacionales (por ejemplo Ficus) o recursos alimenticios alternativos.

En el caso particular de los olivares, el análisis dentro de variedad de la relación entre la evolución de fruto disponible y la evolución de abundancia de frugívoros, refleja en general, y sobre todo en la temporada 1989-90, una mayor abundancia de frugívoros conforme aumenta la disponibilidad de fruto. Esto se debe fundamentalmente a los frugívoros mayoritarios, siendo más palpable para S. atricapilla, que para T. philomelos. No obstante la ausencia en ocasiones de asociación, así como la considerable menor relación hallada en la temporada 1990-91 puede tener diferentes explicaciones no excluyentes: a) El esfuerzo de muestreo quincenal inferior para la segunda temporada (6 censos por quincena en cada olivar frente 10-12 para la temporada anterior), pudo no haber configurado

los niveles de abundancia de cada especie de forma igualmente fiable en las dos invernadas. b) Una explicación adicional guarda relación con la fenología de entrada de los frugívoros en el olivar. Esta se produce, al menos parcialmente, independientemente de la disponibilidad de fruto, ya que cuando los frugívoros llegan a los lugares de invernada (segunda quincena de octubre y primera de noviembre), en la mayoría de los olivares hay grandes cantidades de aceituna no disponible, lo que debe causar "ruidos" a la hora de establecer relaciones con la disponibilidad quincenal de fruto. c) Los altos niveles productivos del olivar deben saciar las necesidades energéticas de los frugívoros incluso con niveles de proporción de fruto maduro bajos. d) Hay además, sobre todo en determinados olivares (picual y lechín) una estabilización temprana de la proporción de fruto maduro. e) La recogida del olivar provoca una "revolución" en la disponibilidad de fruto, que puede originar desajustes quincenales por parte de los frugívoros. Además la labor de recogida origina fuertes disturbios que pueden provocar el alejamiento de los frugívoros de las zonas donde en cada momento se de mayor actividad de cosechado (MUÑOZ-COBO, 1987). f) El período de evolución temporal considerado (n= 9 y 8 quincenas para cada temporada) dificulta la obtención de niveles de significación adecuados.

Todas estas consideraciones contribuyen, sin duda, a dificultar el establecimiento de fuertes relaciones de este tipo dentro de cada olivar, lo que refuerza el valor del hallazgo de correlaciones significativas.

Tanto para S. atricapilla como para T. philomelos ha sido señalado un elevado nomadismo invernal (DEBUSSCHE y ISENMANN, 1984; SIMMS, 1978; SANTOS, 1980), que pueden explicar su capacidad de respuesta a la disponibilidad de fruto en diferentes olivares del Valle del Guadalquivir. Así la variación que sufre S. atricapilla en relación a la abundancia de frutos ha sido señalada reiteradamente (THOUY, 1976; FINLAYSON, 1981; JORDANO Y HERRERA, 1981; FOUARGE, 1981a; WOOD, 1982; HERRERA, 1984b; DEBUSSCHE e ISENMANN, 1984; JORDANO, 1985; RODRIGUEZ et al. 1986), mostrándose como una de las especies con mayor grado de frugivorismo en latitudes templadas. Nuestros resultados muestran unos mayores ajustes por parte de S. atricapilla a la disponibilidad de aceituna, que sugieren un comportamiento más errático por parte de los zorzales. Los resultados obtenidos por MUÑOZ-COBO (1987), evidenciando mayor abundancia de las dos especies frugívoras en olivares de estados de crecimiento con máxima productividad, refuerzan la idea de la notable capacidad de estas aves para discernir entre niveles productivos.

Por otra parte, en el caso de S. atricapilla, ha sido sugerido por algunos autores (JORDANO, 1985; RODRIGUEZ et al. 1986; HERRERA, 1988b) la existencia de un nomadismo en la selección hábitats de capirotadas invernates en el sur de España dependiendo de la diponibilidad de recurso (fundamentalmente frutos de Pistacia lentiscus y Olea europaea) (FINLAYSON, 1981; HERRERA, 1984b; JORDANO, 1985; MUÑOZ-COBO, 1987). Esto implicaría que las capirotadas en los años de escaso establecimiento de fruto en matorrales, serían más abundantes en los olivares aledaños y viceversa (RODRIGUEZ et al. 1986; JORDANO, 1985). La ocupación de olivares y matorrales por esta especie repondería por tanto a una estrategia adaptativa y oportunista (HARDY, 1978; LAURSENS, 1978; LEACH, 1981; RODRIGUEZ et al. 1986). Desde luego, nuestros resultados para las dos temporadas, al menos en lo que respecta al acebuchar y determinados olivares (caso de la parcela de hojiblanca y lechín) apoyan esta hipótesis, reflejando, en ambos casos, fuertes bajadas en la abundancia de frugívoros en las temporadas de escasa cosecha. Los resultados obtenidos en este sentido para T. philomelos no muestran esta tendencia, siendo menos fluctuantes entre acebuchares y olivares en las dos temporadas, sugiriendo, de nuevo, una mayor plasticidad para explotar las niveles de cosecha establecidos a escala local.

Por tanto, las condiciones de disponibilidad de recurso en una localidad dada son determinantes para los niveles poblacionales en cada momento de la invernada, de forma que las aves viajarán menos cuando el alimento sea abundante (PYKE et al. 1977). Sin embargo son fundamentales, también, las condiciones que prevalecen en otras áreas (matorrales y otros olivares) más o menos próximas (IOALE y BENVENUTI, 1983).

Respuesta de los frugívoros al cosechado parcial del olivar.

Tanto Sylvia atricapilla, S. melanocephala y T. philomelos muestran claras preferencias por los parches no cosechados. Esto sugiere, además de las respuestas temporales a la disponibilidad de fruto maduro dentro de localidad, una capacidad de respuesta al mosaico que se origina como consecuencia de la recolección, esto es, una adaptabilidad a la abundancia espacial de frutos a escala local. MARTIN y KARR (1986b) mostraron respuesta de frugívoros migrantes a parches con disponibilidad de fruto diferentes en zonas templadas. Otros estudios han mostrado que cuando los recursos están parcelados, la eficiencia alimenticia puede ser aumentada seleccionando parches de hábitat con recursos alimenticios más abundantes (KREBS et al. 1978; COWIE y KREBS, 1979; MARTIN, 1985a). En el caso del olivar en tiempo de recolección el nivel de frutos

existentes en el entorno próximo sería, como ha sugerido PIPER (1986a), uno de los factores más atractivos para los frugívoros.

Por otra parte, la evolución del cosechado origina un modelo de heterogeneidad de parches cambiante en el tiempo, que conlleva mayores contrastes y agregaciones temporales del recurso (WIENS, 1990; KOTLIAR y WIENS, 1990). Los frugívoros en el olivar tienen capacidad de respuesta a la evolución quincenal del mosaico de disponibilidad, al menos hasta que los parches no recolectados no se saturen (DAVIDAR Y MORTON, 1986), lo que parece ocurrir antes para T. philomelos. Sin embargo, la diferente respuesta por parte de S. atricapilla y T. philomelos puede ser explicable argumentando uso de escalas de parche diferentes para las dos especies (KOTLIAR y WIENS, 1990) provocadas por diferencias de tamaño y movilidad de las dos especies.

Todo lo comentado evidencia que el rastreo de recursos es necesario en condiciones de niveles de recurso fluctuantes, (HEINRICH, 1976; OSTER y HEINRICH, 1976; KREBS et al. 1978) de forma que una vez que las aves han examinado los parches, los utilizan en relación a su aprovechabilidad (KREBS et al. 1978; COWIE y KREBS, 1979). Son pocos los estudios que tienen la oportunidad de seguir un proceso tan dinámico en lo que respecta a la relación de disponibilidad de fruto y abundancia de frugívoros, por lo que el interés de este análisis radica en la aportación de información sobre rápido y considerable ajuste de los frugívoros a su principal fuente de recursos; más aún cuando las aceitunas constituyen prácticamente el único suministro de fruto para frugívoros en extensas zonas del área mediterránea, provocando relaciones de dependencia por parte de los frugívoros.

Disponibilidad de tamaños de fruto y abundancia de frugívoros.

Ya se comentó en el capítulo 3 la existencia de diferencias entre olivares en lo referente a la frecuencia de tamaños adecuados para cada una de las especies frugívoras. Estas diferencias podrían sumar para variabilidad en las distribuciones de abundancia de frugívoros entre olivares, siempre y cuando no se supere un umbral de escasez de estos frutos, que suponga un coste en la búsqueda de dichas aceitunas mayor que el coste que representan otras pautas de consumo alternativas (MARTIN, 1985a; STEPHENS y KREBS, 1986), como el picoteo de aceitunas de mayor tamaño. Así, probablemente la escasez de fruto adecuado en cualquier olivar supera el umbral anteriormente citado en el caso de S. atricapilla. Como se verá en capítulos posteriores, las semillas de aceituna aparecen escasísimamente en las muestras de dieta analizadas en nuestro estudio

para esta especie, sugieren una escasa frecuencia de ingestión completa de aceitunas; mientras que aparecen en la mayoría de las muestras obtenidas en acebuchar.

Por tanto, ante una ausencia de frutos pequeños, los frugívoros podrían desplazar su dieta hacia aceitunas de mayor tamaño, como muestran los resultados de MUÑOZ-COBO (1987) para Turdus philomelos. Sin embargo, aquellos frugívoros de tamaño pequeño se ven más afectados por esta carencia que las aves mayores (JORDANO, 1984a; WHEELWRIGHT, 1985). Varias alternativas, mutuamente no excluyentes, se le presentan a los pequeños frugívoros del olivar ante esta situación.

a) Incremento de la materia animal en su dieta.

El incremento en la dieta de materia animal conforme más pequeño es el tamaño del frugívoro ha sido demostrado para especies del género Sylvia por JORDANO (1987 c) (ver también DEBUSSCHE e ISENMANN, 1983). JORDANO y HERRERA (1981) señalan también que la escasez de frutos influye en el consumo de insectos en Sylvia atricapilla. Sylvia melanocephala por su parte también incluye en su dieta en olivares mayores cantidades de materia animal (ver TEJERO et al. 1983 y capítulo de dieta de la presente memoria) de lo que lo hacen frugívoros de mayor tamaño. En este estudio, nosotros también encontramos mayores niveles de consumo de materia animal en olivares que en acebuchar.

b) Ingestión de trozos de aceituna mediante picoteo.

Este comportamiento no legítimo de los frugívoros dispersantes de semillas ha sido observado por nosotros frecuentemente en el campo y en experiencias de aviario (ver capítulo 7). Otros autores han señalado también este comportamiento para S. atricapilla (TUTMAN, 1969; RODRIGUEZ et al. 1986; MUÑOZ-COBO, 1987; JORDANO com. pers.), así como para Sylvia melanocephala (TEJERO et al 1983).

c) Disminución drástica de sus densidades o incluso no ocupación del olivar.

Este aspecto se evidencia de forma clara en el caso de Sylvia undata y en menor grado en Sylvia melanocephala y Erithacus rubecula.

Comparación con acebuchares y matorrales.

Son observables diferencias en la relación abundancia frugívoros-fruto disponible en el gradiente de alteración del medio comprendido entre olivares, acebuchares y matorrales. Estas discrepancias atienden fundamentalmente a que las menores disponibilidades de fruto en acebuchares y matorrales no implican inferiores densidades de frugívoros. Por contra menores disponibilidades de tamaños adecuados y diversidad de frutos en el olivar sí están relacionadas con

descenso en la abundancia de frugívoros, afectando además esta reducción a especies de pequeño tamaño (ver capítulo 4). Al considerar los tipos de formaciones productoras de fruto en invernada en el Valle del Guadalquivir, la abundancia de frugívoros parece estar en mayor medida determinada por factores como la diversidad de fruto y los tamaños de los mismos. Ambos junto con otras consideraciones de tipo estructural y trófico, pueden configurar en gran medida la posibilidad de ocupación del olivar por los diferentes frugívoros del matorral mediterráneo.

VI. ANALISIS DE LA DIETA

En el capítulo anterior hemos mostrado la existencia de relaciones entre disponibilidad de fruto y abundancia de frugívoros. Los frugívoros parecen amoldar sus densidades a la disponibilidad de fruto. Sin embargo, queda todavía por esclarecer si esta disponibilidad, una vez establecido unos niveles poblacionales de cada especie frugívora, se refleja también en la construcción de la dieta. El hallazgo de este tipo de relaciones reforzaría la dependencia de los frugívoros por las aceitunas.

Hemos realizado un seguimiento quincenal de la dieta en diferentes olivares del Valle del Guadalquivir y en un acebuchar. Las muestras analizadas proceden de aquellos mismos lugares en los que simultáneamente se siguió las cuantías de las cosechas, maduración y disponibilidad de fruto, disponibilidad de artrópodos y abundancia de frugívoros. Por tanto, estamos en condiciones de aproximarnos a la cuestión de cómo los frugívoros ajustan su dieta a la disponibilidad de recursos en diferentes condiciones temporales y espaciales, y cómo tratan de balancear la entrada de nutrientes y energía en olivares respecto a acebuchares y matorrales productores de fruto del Sur de España. En el contexto global de nuestro estudio, la información procedente de la dieta nos permite acercarnos a cuáles son las condiciones de supervivencia de los frugívoros invernantes en los olivares, y por tanto permite escudriñar sobre cómo y por qué se han adaptado a invernar en este cultivo.

Especial atención se le prestará a lo largo de este capítulo a la dieta de S. atricapilla, ya que es la única especie de la que obtuvimos un número de muestras considerable, tanto en olivares como en acebuchar, que nos permite estudiar la estacionalidad de su dieta a lo largo de la invernada y su relación con la disponibilidad de recursos en cada momento, a la vez que establecer comparaciones con acebuchares y matorrales. Esta especie, como ya fue indicado en anteriores capítulos es el representante mayoritario de los frugívoros en los olivares y probablemente las conclusiones derivadas de la variación de su dieta sean extrapolables a otros frugívoros del olivar. No obstante, en un último apartado de este capítulo realizaremos una somera descripción de la dieta de los otros frugívoros más representados en el cultivo y de las diferencias dietarias observadas en estas especies con respecto al acebuchar.

Previamente y como un complemento a la disponibilidad de recursos analizaremos someramente la abundancia de artrópodos.

6.1. DISPONIBILIDAD DE ARTROPODOS.

En este apartado pretendemos sólo dar un somero repaso a la evolución de la abundancia de artrópodos a lo largo del período de invernada. Por tanto, más que una determinación cuantitativa de la abundancia, nos interesa reflejar la tendencia en dicha abundancia al objeto de tener una visión comparativa quincenal de disponibilidad, como un recurso alternativo o complementario, y al objeto de establecer paralelismos con la evolución de la fracción animal en la dieta. No entraremos en la composición de la entomofauna a ningún nivel puesto que tampoco se consideran en la presente memoria las presas ingeridas. Sin embargo la composición de la materia animal consumida por zorzales y currucas en olivares han sido analizada en otros estudios (ver SOLER et al. 1986 y TEJERO et al. 1983). Baste decir que en ramas principales y periféricas de olivos y acebuches predominaron los formícidos, homópteros y arañas, mientras que en el suelo fueron insectos apterigotas (fundamentalmente colémbolos), formícidos, diversas familias de coleópteros y arañas. Las presas ingeridas más frecuentemente, al menos las reconocibles sin análisis detallado, fueron coleópteros y formícidos.

La disponibilidad de artrópodos fue seguida en las 5 parcelas de estudio en olivos o acebuches a nivel de ramas principales y en las ramas periféricas. Asimismo se siguió en el suelo, en el ruedo de olivos (sólo en el olivar picual) o a pie de acebuches. Los resultados quedan reflejados en las figura 6.1. a, b, c.

La disponibilidad en el suelo fue máxima durante el mes de noviembre, mínima en enero y comenzaba a recuperarse en febrero. Fue, además superior en el acebuchar con respecto a olivar (test de dos colas de signos y rangos de Wilcoxon, $p < 0.05$, $n = 8$).

En las ramas periféricas había una fuerte bajada a lo largo de noviembre, llegándose a niveles mínimos en diciembre y enero. Comenzaba a recuperarse en febrero. La tendencia fue similar en las 5 parcelas. Un análisis de la varianza de Friedmann mostraba diferencias significativas en la abundancia de insectos a lo largo del período invernal, considerando las 5 parcelas ($p < 0.001$). Comparaciones múltiples no paramétricas para el test de Friedman (ZAR, 1984) mostraron que la disponibilidad en acebuche era similar a la de la parcela de picudo, y en ambas superior a la de lechín, hojiblanca y picual.

La disponibilidad de artrópodos en ramas principales caía drásticamente en la segunda quincena de noviembre manteniéndose a niveles muy bajos durante toda la invernada. Comenzó a recuperarse en la segunda quincena de febrero. La tendencia era bastante similar en las 5 parcelas de estudio. Test de Friedman

Disponibilidad media de artrópodos. Suelo

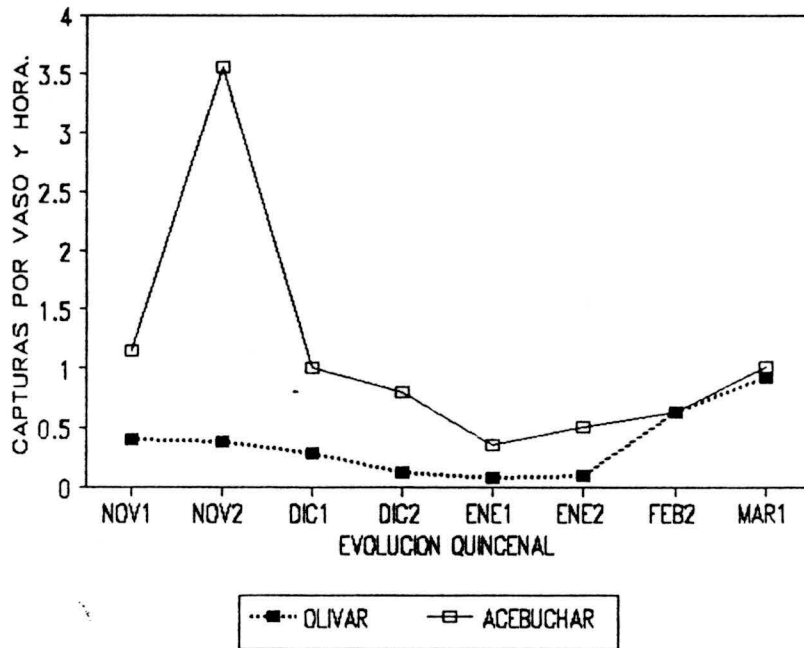
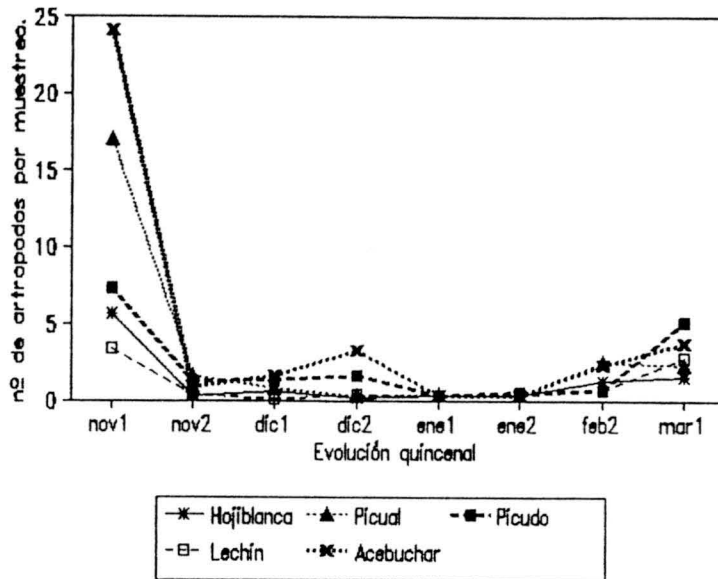


Figura 6.1.a. Disponibilidad de artrópodos en el suelo a lo largo de la invernada.

Disponibilidad media de artrópodos Ramas principales y tocón del olivo.



Disponibilidad media de artrópodos Ramas periféricas.

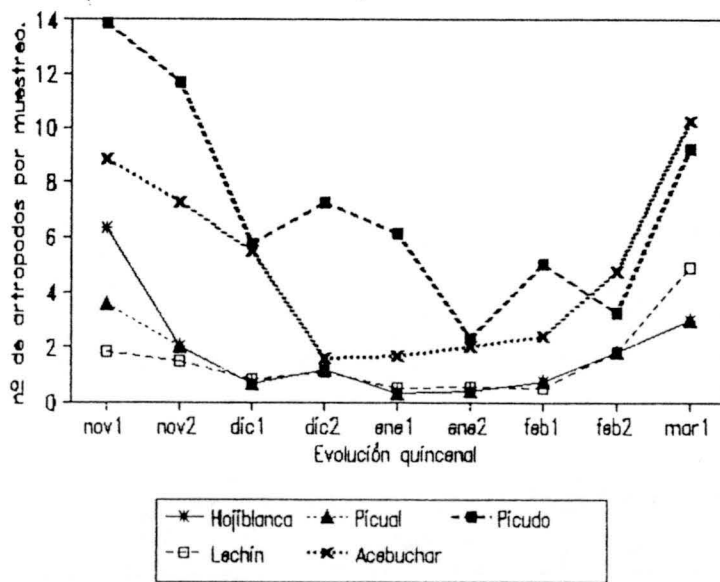


Figura 6.1.b. Disponibilidad de artrópodos en olivos y/o acebuches. Se muestra la disponibilidad en dos niveles del árbol: ramas principales y ramas periféricas. Los muestreos eran efectuados visualmente contactándose el número de artrópodos por unidad de tiempo (ver material y métodos).

mostraron diferencias significativas en la abundancia de artrópodos en este estrato ($p < 0.05$), sin embargo las comparaciones múltiples no fueron lo suficientemente potentes para reflejar significación entre parejas.

6.2. LA DIETA DE S. atricapilla.

La dieta de esta especie en olivares ha sido objeto de análisis en otros estudios (JORDANO y HERRERA, 1981; SOLER et al. 1986; MUÑOZ-COBO, 1987). Sin embargo en ellos, o bien el análisis se restringía a la fracción de aceituna (MUÑOZ-COBO, 1987), o a la fracción de frutos en dieta de capirotadas capturadas en arroyos que atraviesan olivares (JORDANO y HERRERA, 1981), lugares con una mayor diversidad de frutos dentro de la gran masa de olivar. El único estudio que ha seguido la evolución de las distintas fracciones de la dieta, no ha seguido por contra la disponibilidad de fruto o insectos, que permita una relación adecuada entre disponibilidad y consumo de recursos (SOLER et al. 1986 ?). Además, en este último caso, las muestras procedían de pajareros que habían capturado las aves con cepos, sin ser posible una identificación adecuada del lugar de procedencia de los mismos.

Representación de las diferentes fracciones en la dieta

Cuatro fracciones diferentes pueden distinguirse en la dieta de esta especie en olivares: fracción de aceituna, fracción de otros frutos, fracción animal y fracción vegetal no fruto (de aquí en adelante denominada MVNF, constituida principalmente por hojas de especies arvenses del olivar, pero también por flores y semillas de la misma procedencia, VALERA, com. pers.).

Un primer resumen de la composición de la dieta de esta especie en las cinco parcelas de estudio queda reflejado en las tablas 6.1. a y b.

La fracción de aceituna en la dieta (PVO) es, en casi todos los casos, exceptuando picudo y hojiblanca en la temporada 1989-90, mayoritaria cuando todas las muestras son agrupadas para cada variedad. Sin embargo, dista mucho de constituir el 100% de la dieta, apenas llegando al 50% en olivar; si bien, como veremos posteriormente esto viene marcado por el componente temporal de la disponibilidad de aceituna. Se aprecia también que la fracción de Olea (PVO) es de promedio sensiblemente superior en acebuchar que en olivares, e igual ocurre al considerar la fracción total de fruto (PVF) (sobre todo en la temporada de abundante cosecha de acebuche). Sin embargo, la aceituna es habitualmente incluida en la dieta de las capirotadas en cualquier fecha de la invernada como reflejan las muy elevadas frecuencias de aparición (FAO). Importante y consistente es la aparición en olivares de la fracción denominada materia vegetal

	FAF	PVF	FAO	PVO	FAFNO	PVFNO	FALENT	PVLENT	ANIMF	VNFF	SPF/MT	SPFT
PICUAL n = 129	0.915	43.11 (2.15)	0.860	41.33 (2.55)	0.055	1.79	0.016	0.16 (0.12)	26.95 (2.15)	29.60 (2.47)	0.95 (0.03)	7
PICUDO n = 33	0.909	38.64 (4.58)	0.909	37.42 (4.49)	0.091	1.22	0.061	0.76 (0.62)	38.67 (4.81)	16.79 (4.22)	1 (0.08)	2
LECHIN n = 22	0.864	51.77	0.818	49.73	0.091	2.04	0.045	0.23 (0.23)	25.95 (5.09)	17.73 (4.92)	0.95 (0.10)	3
HOJIBL n = 59	0.780	23.49 (3.28)	0.763	22.64 (3.29)	0.034	0.85	0.017	—	25.54 (3.46)	50.05 (3.91)	0.83 (0.06)	3
ACEBUC n = 182	0.983	73.96 (1.68)	0.901	57.76 (2.41)	0.454	16.2	0.418	13.25 (1.82)	14.37 (1.33)	11.73 (1.22)	1.44 (0.05)	9

Especies de frutosos halladas en la dieta de *S. atricapilla* (entre paréntesis se indica la frecuencia de aparición):

PICUAL: *O. europaea*, *J. fruticans* (1/129), *P. lentiscus* (2/129), *A. acutifolius* (2/129), *Rosa sp.* (3/129), *C. monogyna* (2/129). (Otros años aparece además *Solanum nigra*).

PICUDO: *O. europaea*, *P. lentiscus* (2/33).

LECHIN: *O. europaea*, *P. lentiscus* (1/22), *A. albus* (1/22).

HOJIBLANCA: *O. europaea*, *V. cruciatum* (2/59), *P. lentiscus* (1/59).

ACEBUCHAR: *O. europaea*, *P. lentiscus* (76/182), *M. communis* (2/182), *Rosa sp.* (1/182), *C. monogyna* (1/182), *J. fruticans* (2/182), *Desconoc.* (3/182), *A. albus* (8/182).

Tabla 6.1.a. Resumen de la dieta de *S. atricapilla* en la temporada 1989-90. Los valores son medias indicándose entre paréntesis el error estándar. Ver apéndice 6.1. para significado de las variables.

	FAP	PVF	PAO	PVO	FAPVO	PVFVO	FALERT	PVLENT	ANIMP	VNPF	SPF/MT	SPPT
PICUAL n = 41	1	50.07 (3.50)	0.976	49.22 (3.50)	0.049	0.85	0	0	23.78 (3.05)	26.15 (4.13)	1	1
PICUDO n = 109	0.945	39.92	0.899	35.23 (2.55)	0.037	4.79	0.009	0	31.51 (2.56)	28.57 (2.81)	1.03	6
LECHIN n = 44	1	57.89 (3.88)	0.977	43.93 (3.98)	0.227	13.96	0.34	13.96 (3.38)	20.77 (3.02)	22.27 (3.58)	1.34 (0.07)	2
HOJIBL n = 48	0.958	47.27 (4.10)	0.896	34.85 (4.28)	0.25	12.42	0	0	21.02 (3.25)	31.65 (4.17)	1.17 (0.07)	3
ACEBUCHÉ n = 89	1	78.57 (1.87)	1	73.61 (2.22)	0.303	4.91	0.281	4.11 (1.29)	13.72 (1.62)	7.61 (1.21)	1.30 (0.05)	5

Especies de frutosos halladas en la dieta de S. atricapilla (entre paréntesis se indica la frecuencia de aparición):

PICUAL: O. europaea, S. aspera (1/41), A. acutifolius (1/41).

PICUDO: O. europaea, V. vinifera (8/109), P. lentiscus (1/109), C. monogyna (1/109), P. terebinthus (1/109), S. aspera (1/109).

LECHIN: O. europaea, P. lentiscus (15/44).

HOJIBLANCA: O. europaea, V. cruciatum (11/48), A. acutifolius (1/48).

ACEBUCHÉ: O. europaea, P. lentiscus (25/89), C. monogyna (1/89), Rosa sp. (1/89), A. albus (1/89).

Tabla 6.1.b. Resumen de la dieta de S. atricapilla en la temporada 1990-91. Ver apéndice 6.1. para significado de las variables.

no fruto (MVNF), situación peculiar en el olivar respecto a la dieta de los frugívoros en otros medios (JORDANO y HERRERA, 1981; HERRERA, 1984b; HERRERA y JORDANO, 1981; WHEELWRIGHT, 1986; JORDANO, 1987a, 1987b; 1988; MCPHERSON, 1987; KATUSIC MALMBORG y WILLSON, 1988; WHITE y STILES, 1990; LOISILLE, 1990; ZAMORA, 1990). La fracción de fruto no constituida por aceituna (PVFNO) es en general bastante baja en los olivares, y superior en acebuchares. En la tabla 6.1. a y b. se resume también la aparición de frutos no Olea en la dieta de S. atricapilla. La fracción animal (ANIMF) alcanza menor representación en acebuchares.

Evolución quincenal de la dieta.

Nos referiremos a la fracciones animal, vegetal no fruto, fruto y Olea. Al objeto de multiplicar el número de muestras por quincena se agruparon las dos temporadas de estudio. Para abordar esta cuestión representamos gráficamente el porcentaje medio que constituye cada una de estas fracciones (ver figura 6.2.). En las gráficas se observa la menor representación de MVNF y materia animal en acebuchar y la mayor importancia de fruto. Las menores representaciones de la materia animal se dan entre diciembre y enero. Sin embargo, en picual y lechín (las dos variedades con recolección más adelantada), la inclusión de mayores cantidades animales se adelanta a picudo, hojiblanca y acebuche. La incorporación de MVNF está sujeta a mayores altibajos.

El patrón de consumo de Olea es diferente entre los olivares y acebuchar. Mientras que en éste hay una tendencia sostenida de incremento conforme progresa la estación, en los olivares hay una bajada a partir de dic2 o enel, según la variedad, mostrándose menos afines a este patrón lechín (con tamaños de muestra escasos en algunas quincenas) y hojiblanca, variedad muy retrasada, en la que la recolección es muy tardía.

Con el objeto de abordar la existencia o no de asociación entre cultivares en la evolución temporal de las fracciones señaladas, se ha utilizado el coeficiente de concordancia de Kendall (ver tabla 6.2.).

Fracción Vegetal no fruto (MVNF).

No hubo concordancia entre los cuatro cultivares sugiriendo inexistencia de asociación en la evolución de la fracción MVNF. En consecuencia, los patrones de aparición de MVNF son diferentes entre olivares.

Cuando la evolución de esta fracción es comparada con el control acebuche, mediante un coeficiente de correlación de Kendall, no se obtiene asociación con lechín y picual ($p > 0.05$), sí la hay para picudo ($p < 0.05$) y marginalmente para

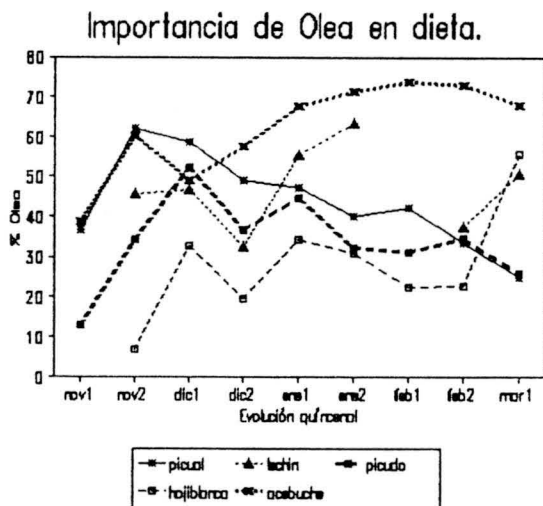
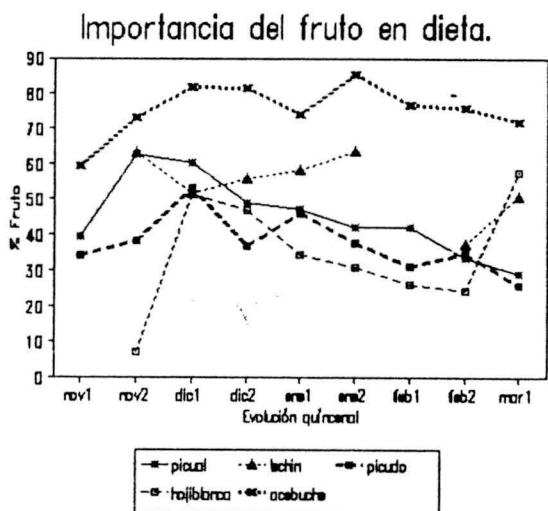
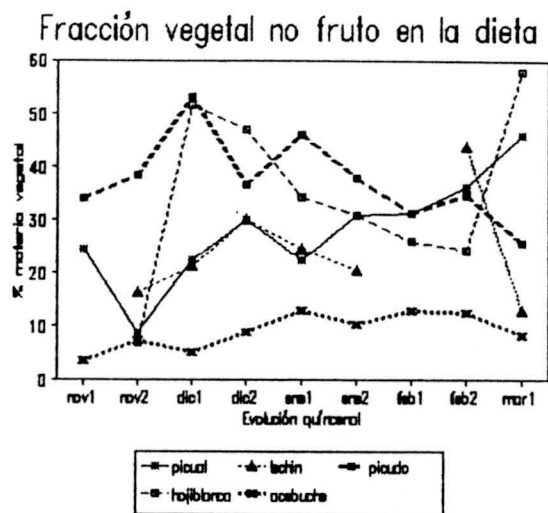
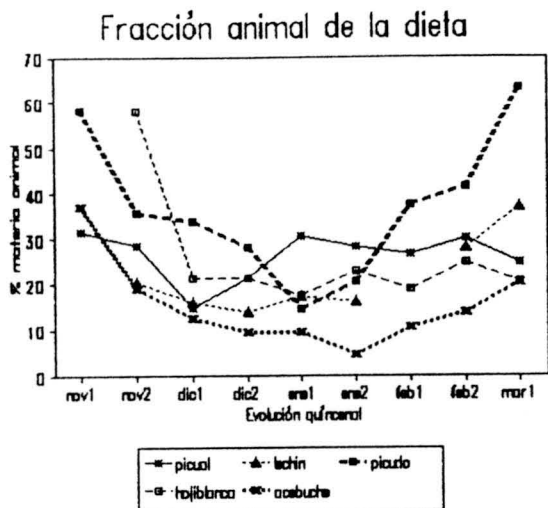


Figura 6.2. Evolución quincenal de las diferentes fracciones de la dieta de *S. atricapilla*. Se consideran las dos temporadas conjuntamente.

hojiblanca ($p < 0.1$). Curiosamente la fenología de maduración del acebuchar estudiado era más similar a la fenología de estas dos últimas variedades (y en concreto a la de picudo).

Fracción animal (ANIMF).

No hubo concordancia ($p = 0.141$ n.s.) entre los cuatro cultivares, sugiriendo ausencia de asociación en la evolución de la fracción animal. Al comparar cada cultivar con la variedad silvestre, se obtiene relación significativa para picudo ($p < 0.05$) y marginalmente para lechín ($p < 0.1$). No hubo paralelismo en la evolución de la fracción animal en acebuchar con picual y hojiblanca (Kendall, $p > 0.05$).

Fracción de fruto (PVF).

Hay una cierta asociación en la evolución del consumo de fruto por S. atricapilla en los 4 cultivares ($p = 0.098$). Sin embargo, cuando se compara la progresión en cada cultivar con respecto al control acebuche no se obtiene en ningún caso asociación significativa ($p > 0.1$ en todos los casos). Por tanto hay un cierto paralelismo en la evolución del consumo de fruto por parte de S. atricapilla en los cultivares, siendo este patrón sin embargo diferente en la variedad silvestre.

Fracción de Olea (PVO).

No hay concordancia en la representación de Olea en la dieta de S. atricapilla entre cultivares, lo que sugiere patrones de consumo de aceituna diferentes. Con respecto al control acebuche, no se obtuvo ninguna asociación significativa.

En definitiva, la existencia de una cierta relación entre cultivares en el consumo de fruto por capirotadas, no se debe a un patrón similar en la evolución de consumo de aceituna, sino que la inclusión de otros frutos amortigua los diferentes patrones observados. Por otra parte, la inexistencia de asociación entre cultivares, con respecto a la evolución de la fracción de materia animal y MVNF en la dieta, se debe, precisamente, a la ausencia de relación en la evolución de Olea (fracción mayoritaria de la dieta). MVNF y materia animal son incluidas en la dieta en función de los niveles que en cada momento representa Olea.

Diversidad de frutos consumidos.

La diversidad de consumo de frutos ha sido analizada considerando el número de especies de fruto que aparecía en cada muestra. No hubo diferencias entre olivares en el número medio de frutos por muestra en la temporada 89-90 (tabla

Tabla 6.2. Coeficiente de concordancia de Kendall para acuerdo en evolución de las diferentes fracciones de la dieta de *S. atricapilla* entre variedades n = 8 quincenas en cada variedad. Datos de las dos temporadas agrupados. Ver apéndice 6.1. para iniciales de las fracciones.
 n.s. = no significativo. (*) = p<0.1; * = p<0.05.

FRACCION	ENTRE CULTIVARES	COMPARACION CON EL CONTROL ACEBUCHO			
		PICUAL-ACEBUCHO	PICUDO-ACEBUCHO	LECHIN-ACEBUCHO	HOJIBL-ACEBUCHO
ANMF	0.391 p = 0.141 n.s.	0.167 p = 0.53 n.s.	0.667 p = 0.012 *	0.62 p = 0.051 *	0.214 p = 0.458 n.s.
MVNF	0.404 p = 0.126 n.s.	-0.28 p = 0.297 n.s.	0.56 p = 0.037 *	0.333 p = 0.453 n.s.	0.50 p = 0.08 (*)
PVF	0.43 p = 0.098 (*)	0.222 p = 0.40 n.s.	0.333 p = 0.211 n.s.	0.143 p = 0.652 n.s.	0.143 p = 0.621 n.s.
PVO	0.306 p = 0.29 n.s.	-0.278 p = 0.297 n.s.	-0.167 p = 0.532 n.s.	0.238 p = 0.453 n.s.	0 p = 1 n.s.

6.3.). Sin embargo, sí las hubo durante la invernada de 1990-91, que se debieron a la inclusión de P. lentiscus en lechín y Viscum cruciatum en hojiblanca. Durante esta temporada las redes para captura de aves fueron colocadas en lechín atravesando un seto con lentiscos, mientras que en hojiblanca eran colocadas próximas a un foco de infección de Viscum cruciatum. La situación de las redes en la temporada anterior fue diferente, alejadas de cualquier foco de diversificación de frutos. Ello sugiere que la presencia próxima de otros frutos era efectivamente utilizada por los frugívoros. Así había diferencias interanuales significantes en la diversidad de frutos en dieta en lechín y hojiblanca y no en picual y picudo (U de Mann-Whitney, $p < 0.01$; $p < 0.001$ para los dos primeros casos)

La diversidad de frutos en la dieta de S. atricapilla, durante la primera invernada, fue claramente superior en el acebuchar con respecto a cualquier cultivar ($p < 0.001$ para los 4 cultivares). Sin embargo, en la temporada 1990-91 había diferencias altamente significativas en el número de frutos por muestra entre la dieta de la especie en el acebuchar y los olivares picual y picudo ($p < 0.001$), pero no con lechín y hojiblanca. Se reafirma, por tanto, la importancia que tiene, para la diversificación de la dieta de S. atricapilla en olivares, la presencia de otros recursos de fruto próximos dentro del olivar. La localización de "fuentes" de diversificación de frutos (setos o focos de infección de Viscum) provoca la incorporación de otros frutos a la dieta y consecuentemente una adecuación de la misma respecto al acebuchar (en el que hay fundamentalmente dos principales recursos de fruto, acebuche y lentisco).

No hubo diferencias significativas entre temporadas en el número medio de especies de fruto por muestra en el acebuchar (U de Mann-Whitney; $p = 0.118$), aunque el resultado estuvo próximo a la significación marginal ($p < 0.1$), que puede reflejar una mayor diversidad en la primera temporada, en la que la cosecha de acebuche fue muy escasa y era incluso superada en abundancia de fruto por el lentisco.

6.3. LA FRACCION DE OLEA EN LA DIETA de S. atricapilla.

En primer lugar analizaremos qué factores afectaron en mayor medida al consumo general de Olea europaea.

La representación media de Olea en la dieta para las variedades y acebuchar en las dos temporadas ($n = 10$) sólo estuvo correlacionada con la abundancia de fruto de tamaño adecuado ($r_s = 0.792$, $p = 0.0063$) y con la ganancia de energía por unidad de tiempo en el momento de máxima disponibilidad, considerando para las

Tabla 6.3. Diferencias en diversidad de especies de fruto en las muestras de dieta de S. atricapilla. La diversidad es estimada como el número medio de especies de fruto por muestra. Se indican valor medios y entre paréntesis los errores estándar. Los tamaños muestrales se corresponden con los de las tablas 6.1.a y b. Las diferencias entre variedades son examinadas mediante KRUSKAL-WALLIS, mientras que las interanuales lo son por tets de la U de Mann-Whitney.

temporada	PICUAL	PICUDO	LECHIN	HOJIBL	variación intervarieta1	
1989-1990	0.953 (0.03)	0.970 (0.07)	0.954 (0.10)	0.828 (0.06)	H = 4.79	p= 0.187 n.s.
1990-1991	1.00 (0.00)	1.03 (0.04)	1.33 (0.07)	1.16 (0.07)	H = 22.27	p<0.001
variación interanual	n.s.	n.s.	p<0.01	p<0.001		

aceitunas la pauta de picoteo ($r_s = 0.68$ $p = 0.04$) y para las acebuchinas la ingestión completa, y considerando el tiempo que en cada caso implicaba la manipulación (ver capítulo siguiente). No hubo correlación con otra serie de variables relacionadas con la composición de los frutos (proporción de lípidos, proteínas y minerales sobre materia seca). Tampoco había correlación con la disponibilidad de fruto en el momento en que ésta es máxima (probablemente por incluir en el análisis el acebuche, con disponibilidades muy inferiores, ver no obstante apartado siguiente), ni con la producción total de frutos. El valor estructural del fruto estaba correlacionado negativamente ($r = -0.738$ $p = 0.015$) con el consumo probablemente como consecuencia del tamaño del fruto (las acebuchinas tenían inferiores valores estructurales). Sin embargo cuando el acebuchar era eliminado del análisis no había significación en la relación ($n = 8$). El cociente calórico/proteico (JORDANO, 1984a; MOERMOND y DENSLow, 1985) tampoco estuvo correlacionado con la fracción de Olea en la dieta.

Relaciones entre la fracción de aceituna en la dieta y patrones productivos.

En este análisis sólo consideraremos las variedades cultivadas (por tanto, $n = 8$).

No hubo correlación significativa entre la cosecha de aceituna y la fracción que representaba en la dieta en el momento de máxima disponibilidad de fruto ($r_s = 0.429$, $p = 0.257$), aunque en hojiblanca durante la temporada 1989-90 la fracción de aceituna fue muy inferior en esas fechas (un 30%) con respecto a los cultivares con cosechas superiores, lechín (43.54%) y picual (61.58%) en esa misma temporada). Sin embargo, la correlación es más fuerte y próxima a la significación al considerar el fruto realmente disponible en el momento de máxima disponibilidad ($r_s = 0.5952$, $p = 0.115$). Si excluimos hojiblanca en la temporada 1990-91, en la que la máxima disponibilidad se dió en MAR1, lo que provoca un desplazamiento de la dieta hacia artópodos (ya muy abundantes), la correlación se dispara ($r_s = 0.929$, $p = 0.023$, $n = 7$).

Al objeto de analizar la relación entre la evolución de la disponibilidad de aceituna y sus niveles de consumo en la dieta de S. atricapilla, se establecieron correlaciones intravarietales dentro de cada temporada. Solamente se analizaron correlaciones en aquellos casos en los que hubiera al menos 8 muestras de dieta para cada quincena y variedad, ya que la diversidad en la dieta (considerando fracción de aceitunas, otros frutos, animal y MVNF) se nos estabilizaba entre 7 y 12 muestras en todos los casos (HURTUBIA, 1973; SOLER, 1991). Esto sólo fue posible en el olivar de picual (temporada 89-90) y en el de

picudo (temporada 90-91), pero los resultados son sugerentes, en ambos casos se obtuvo correlación significativa ($r_s = 0.90$, $p = 0.01$, $n = 9$ quincenas para picual; $r_s = 0.81$, $p = 0.032$, $n = 8$ quincenas para picudo).

Sin embargo, para completar este aspecto se agruparon en el mismo análisis y en cada temporada los datos procedentes de quincenas de las 4 variedades (sólo aquellas quincenas-variedad con al menos 8 muestras de dieta). De nuevo había relación significativa para las dos temporadas ($r_s = 0.90$, $p = 0.004$, $n = 11$ quincenas-variedad para 1989-90; $r_s = 0.584$, $p = 0.024$, $n = 16$ para 1990-91).

Los resultados de ambos análisis sugieren que las capirotadas incluyen aceituna en la dieta en función de su disponibilidad a lo largo de la invernada.

6.4. VARIACIONES DE LA DIETA ENTRE OLIVARES, ACEBUCHARS Y MATORRALES.

Con el objeto de indagar en esta cuestión se realizaron dos análisis discriminantes escalonados. Uno inicial se realizó para examinar las diferencias dietarias entre los 4 cultivares. Posteriormente se realizó un segundo análisis que examinaba las diferencias dietarias de las capirotadas entre cultivares (considerados conjuntamente) y acebuchar. Al objeto de evitar posibles sesgos en los resultados causados por diferentes números de muestras recogidas en cada lugar en las mismas fechas, sólo fueron considerados como casos aquellas muestras obtenidas en los momentos de máxima disponibilidad en cada variedad (las dos quincenas con mayor abundancia de fruto disponible). Las variables introducidas en los análisis fueron: especies de fruto por muestra (SPF/MT), fracción de materia vegetal no fruto (MVNF), fracción animal (ANIMF), fracción de frutos (PVF), fracción de *Olea europaea* (PVO), fracción de *Pistacia lentiscus* (PVLENT) y fracción de otros frutos (PVOTROS). La primera variable era transformada logarítmicamente y al resto se le aplicó la transformación angular.

Los resultados del primer análisis quedan reflejados en la tabla 6.4. Dos variables eran introducidas en la función discriminante: la fracción de aceituna (PVO) y el número de especies de fruto por muestra (SPF/MT), ambas variables contribuyen significativamente al poder discriminante del análisis ($p < 0.001$). La función clasificaba, correctamente el 52.8% de los casos. El grupo con mayor proporción de casos correctamente clasificados fue picual (64.9%) y el que menos picudo (18.8%). Se generaron dos variables canónicas. La correlaciones de las variables originales (transformadas) con las coordenadas sobre cada uno de los ejes discriminantes esclarecían el significado de las variables canónicas (WILLIAMS, 1981, ZAMORA, 1987). La primera establece una relación inversa entre la dominancia de *Olea* en la dieta y el nº de especies de fruto por muestra, y por

A. Variables discriminantes significativas.

ETAPA EN LA QUE ENTRA LA VARIABLE	VARIABLE	G.L.	F
Introducida-extraída			
1	PVO	3.138	7.635 ***
2	SPF/MT	6.274	7.865 ***

B. Matriz de clasificaciones.

GRUPO REAL	N	GRUPO PRONOSTICADO				CLASIFIC. CORR.
		PICUAL	PICUDO	LECHIN	HOJIBL.	
PICUAL	37	24	7	0	6	64.9
PICUDO	32	9	6	2	15	18.8
LECHIN	19	3	2	11	3	57.9
HOJIBL.	54	13	6	1	34	63.0
TOTAL	142	49	22	12	59	52.8

C. Coeficientes de las variables introducidas en la función discriminante.

VARIABLES	CVI	CVII
OLEAFRACC	2.757	1.716
ESPECFRUT	-8.039	6.761
% varianza acum. explicada	61.700	100
Correlación canónica	0.419	0.342
Autovalor	0.213	0.132

D. Correlación de las variables originales con los ejes discriminantes I y II.

VARIABLES ORIGINALES	CVI	CVII
SPF/MT	-0.388 ***	0.840 ***
MVNF	-0.253 **	-0.432 ***
ANIMF	0.02 n.s.	-0.386 ***
PVF	0.276 **	0.813 ***
PVO	0.501 ***	0.771 ***
PVLENT	-0.202 *	0.156 n.s.
PVOTROS	-0.704 ***	-0.033 n.s.

* = p<0.05; ** = p<0.01; *** = p<0.001

Tabla 6.4. Análisis discriminante escalonado sobre la dieta de *S. atricapilla* en olivares en el momento de máxima disponibilidad de aceitunas.

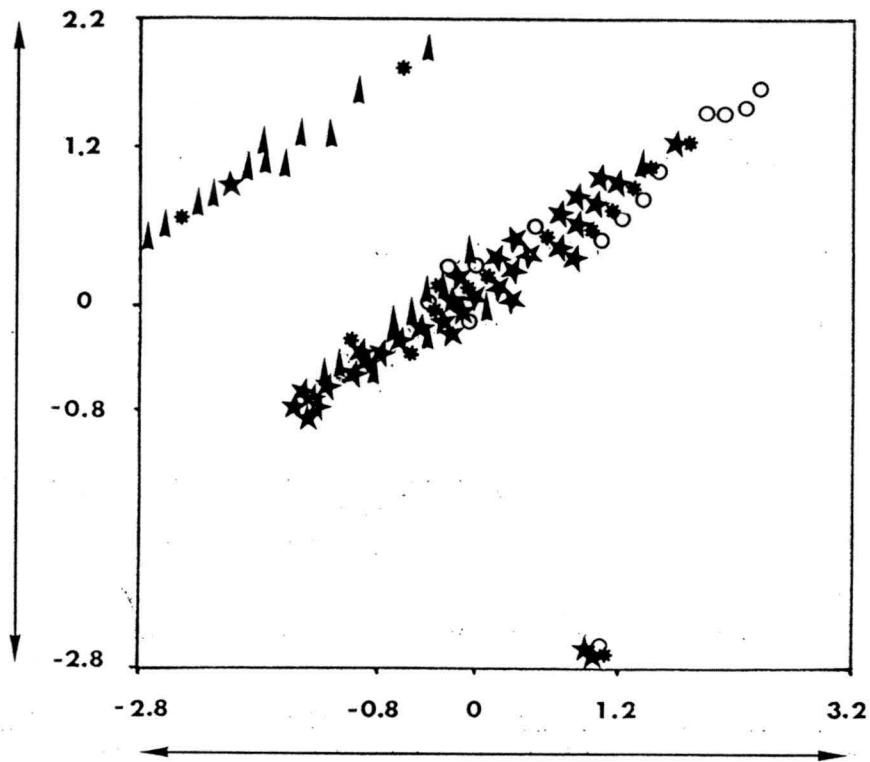


Figura 6.3. Distribución de las muestras de dieta de *S. atricapilla* en olivares sobre los dos ejes obtenidos en el análisis discriminante escalonado realizado sobre la dieta de la especie en olivares. Nótese el alto solapamiento de las muestras procedentes de las diferentes parcelas de estudio. En la figura se presentan los resultados simplificados. Ver texto para comentario de la figura.

O = picual; * = picudo; ▲ = lechín; ★ = hojiblanca

tanto con la representación relativa de cualquier otra especie de fruto. Mayores representaciones de aceituna en la dieta implican también menor inclusión de MVNF. La segunda variable canónica establece relaciones inversas entre la fracción de frutos (fundamentalmente aceituna) y las fracciones animales y MVNF. Asimismo establece relaciones inversas de la diversidad de frutos con estas dos últimas variables.

En la figura 6.3. se representan la disposición de las muestras sobre el plano generado por los dos ejes discriminantes. Se observa un alto solapamiento para picual, picudo y hojiblanca, siendo el grupo mejor diferenciado el formado por muestras procedentes de la parcela de lechín. Análisis simples de la varianza para cada una de la variables originales entre los 4 olivares, muestran heterogeneidad significativa (KRUSKALL-WALLIS, $p < 0.05$) en todos los casos menos en la fracción animal y la de otros frutos (no Olea europaea ni Pistacia lentiscus). Si lechín no es considerado en estos últimos análisis tampoco se observan diferencias entre las otras variedades en la representación de lentisco ni en la diversidad de frutos consumidos.

El análisis por tanto sugiere gradientes en la dieta en olivar basados en los diferentes niveles de dominancia de la aceituna, como opuestos a los niveles de consumo de MVNF, otros frutos y materia animal. Los casos con mayor proporción de aceituna corresponden a picual, mientras que las más bajas corresponden a lechín que por contra tienen mayor diversidad de especies de fruto (ver explicación en apartados anteriores de este capítulo). No obstante hay alto nivel de solapamiento y una alta proporción de casos incorrectamente clasificados que sugieren pocas separaciones en la dieta. Las diferencias observadas pueden surgir de las existentes en la fenología de máxima disponibilidad de aceituna, que entre otras cosas originan distintas disponibilidades de recursos alternativos. Así los casos más extremos sobre ambos gradientes (y si exceptuamos lechín, por la particularidad de los setos) pertenecen a picual y hojiblanca (ambos además con el mayor nº de casos correctamente clasificados), que constituyen también los extremos en el gradiente fenológico de la maduración de aceituna.

El segundo análisis discriminante usaba como variable categorizante el tipo de formación (olivar y acebuchar) e introdujo, asimismo, dos variables: la fracción de Olea (PVO) y la representación de lentisco en la dieta (PVLENT) (tabla 6.5.), ambas aportando poder discriminante significativo al análisis ($p < 0.001$). En esta ocasión el número de casos correctamente clasificados fue

A. Variables discriminantes significativas.

ETAPA EN LA QUE ENTRA LA VARIABLE	VARIABLE	G.L.	F
Introduccida-extraída			
1	PVO	1 , 212	55.15 ***
2	PVLENT	2 , 211	44.81 ***

B. Matriz de clasificaciones.

GRUPO REAL	N	GRUPO PRONOSTICADO		CLASIFIC. CORR.
		OLIVAR	ACEBUCHAR	
OLIVAR		107	35	75.4
ACEBUCHAR		13	59	81.9
TOTAL		120	94	77.6

C. Coeficientes de las variables introducidas en la función discriminante.

VARIABLES	CV
PVO	-2.690
PVLENT	-4.180
% varianza acum. explicada	100
Correlación canónica	0.546
Autovalor	0.425

D. Correlación de las variables originales con los ejes discriminantes I y II.

VARIABLES ORIGINALES	CV
SPF/MT	-0.462 ***
MVNF	0.612 ***
ANIMF	0.441 ***
PVO	-0.830 ***
PVLENT	-0.406 ***
PVOTROS	0.108 n.s.

Tabla 6.5. Análisis discriminante escalonado sobre la dieta de *S. atricapilla* entre olivares y acebuchar en el momento de máxima disponibilidad de aceitunas.

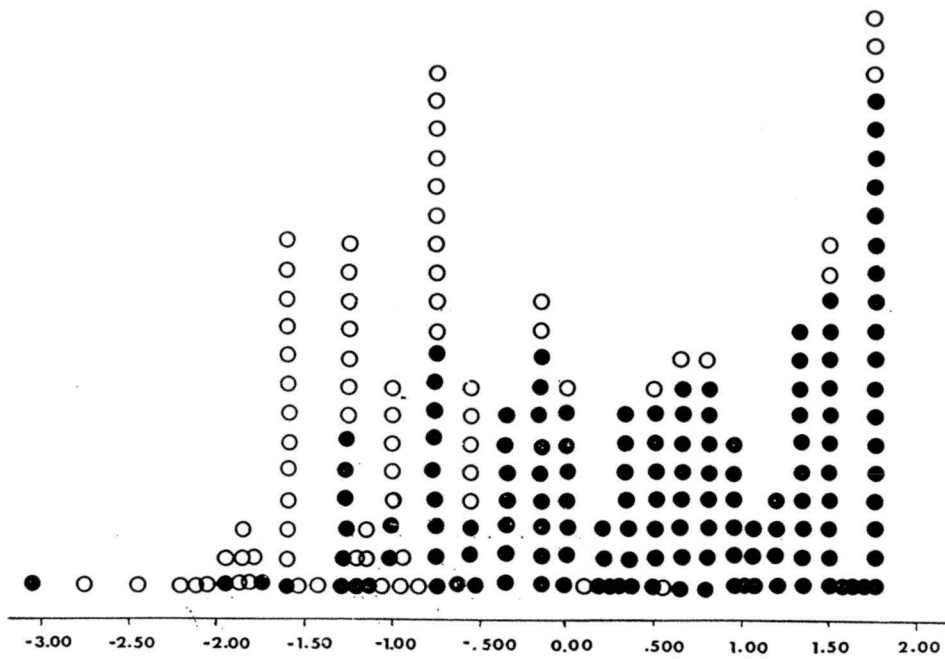


Figura 6.4. Distribución de las muestras de dieta de *S. atricapilla* en olivares y acebuchar sobre el único eje obtenido en el análisis discriminante escalonado realizado sobre la dieta de la especie entre ambas formaciones. La disposición de las muestras sobre el eje discriminante se realiza en forma de histograma de frecuencias. (BMDP, 7M. DIXON, 1988). Ver texto para comentario de la figura.

● = olivares; ○ = acebuchar

superior al anterior. Así el 77.6% de los casos fueron adscritos al grupo pronosticado. En concreto el 81.9% de los casos del acebuchar y el 75.4% de los del olivar eran correctamente clasificados. Una sola variable canónica fue extraída del análisis explicando el 100% de la varianza. Establece un gradiente que opone dietas con elevada fracción de Olea europaea y Pistacia lentiscus a dietas con superiores representaciones de materia animal y MVNF y menor nº de especies de fruto por muestra. Los casos procedentes del acebuchar se sitúan mayoritariamente en aquel extremo, mientras que las del olivar se adscriben mayoritariamente al último. La figura 6.4. representa en forma de histograma de frecuencias la distribución de los casos dentro del gradiente. Había diferencias significativas en la distribución de frecuencias de muestras que caen del lado positivo o negativo del gradiente entre olivares y acebuchar ($\chi^2 = 45.38$, g.l.= 1, $p < 0.001$).

La consideración conjunta de ambos discriminantes sugiere diferencias dietarias superiores entre el conjunto de olivares y acebuchar que entre los cultivares.

6.5. BALANCE EN LA DIETA DE S. atricapilla.

Los animales implicados en procesos de interacción mutualista con plantas (fundamentalmente dispersión de semillas y polinización), se encuentran con el problema de que ninguna parte de la planta contiene una composición equilibrada de nutrientes para que el animal pueda balancear su dieta consumiendo exclusivamente aquellas partes de la planta implicada en la interacción (JORDANO, 1988; WHITE y STILES, 1990). Como consecuencia de esto el animal ha de introducir otros elementos en la dieta para construirse una dieta equilibrada (WESTBODY, 1978; KARASOV, 1985; BONACCORSO y GUSH, 1987; HERRERA, 1988c; WHITE y STILES, 1990). Un ejemplo típico de esta situación se le plantea a los frugívoros dispersantes de semillas en el matorral mediterráneo (JORDANO, 1988; HERRERA, 1984b; 1988c) y por extensión a los frugívoros que se establecen en los olivares. Además las diferentes disponibilidades tróficas y diversidades de frutos originan situaciones bien distintas entre matorrales y olivares y la dieta ha de construirse necesariamente de forma distinta (JORDANO y HERRERA, 1981). En este apartado pretendemos analizar cómo las capirotadas diversifican su dieta en el olivar para equilibrar sus necesidades de nutrientes y qué grado de adecuación consiguen respecto a lo observado en acebuchar y matorrales. En la figura 6.5. se representa la evolución en la composición de las dietas observadas en cada temporada.

Balance de la dieta real respecto a dietas compuestas exclusivamente por aceituna.

En la tabla 6.6. se muestra el balance en proteínas, minerales y energía para el promedio de dietas observadas y para aquellas construidas eliminando fracciones que en todos los casos eran sustituidas por aceituna.

La dieta real muestra un incremento relativo medio del 82.89 % en proteínas en los cultivares respecto a una dieta compuesta exclusivamente de aceituna. El incremento es del 68.09 % para dietas en el acebuchar. Por contra hay una disminución energética del 34.89% en olivar respecto a una dieta exclusiva en aceituna, mientras que en el acebuchar la disminución relativa es del 3.99% en energía. Con respecto al balance mineral la dieta real muestra un incremento relativo medio del 33.58% respecto a la dieta exclusiva en aceituna, mientras que en el acebuchar el incremento es del 7.93%. (todas las diferencias eran significativas mediante un test de Wilcoxon, $p < 0.05$).

Por tanto la dieta exclusiva en aceituna sería respecto a las dietas promedio-reales obtenidas más rica en energía, sin embargo mostraría fuertes balances negativos en proteínas y minerales que además caerían por debajo de los encontrados por JORDANO (1988) para dietas en matorral. Este efecto sería mucho más acentuado en el caso de las muestras de dieta obtenidas de capirotadas en olivares que en las obtenidas en el acebuchar.

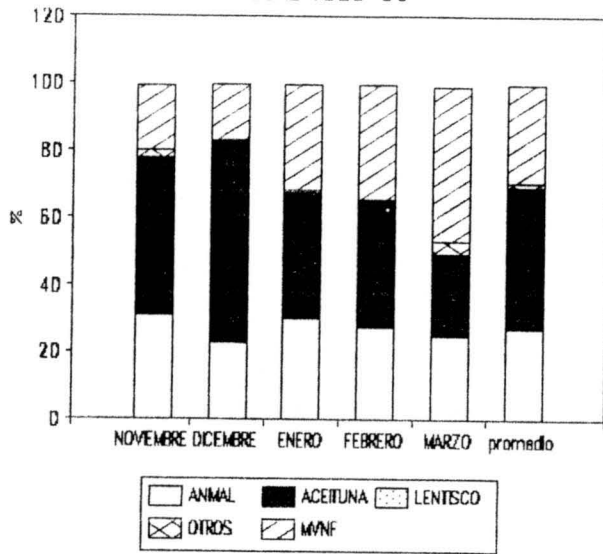
Balance dieta real-dieta sin contenido animal.

La dieta real mostró un incremento relativo respecto a aquella sin materia animal (dieta hipotética en la que la materia animal se sustituye por aceituna) del 60.54% en proteínas. Hay una disminución del 1.77% en energía y un incremento en minerales del 19.15%. En el acebuchar la dieta real es un 56.09% más rica en proteínas que aquella que no incluyera invertebrados. Practicamente era similar entre las dos el balance energético (0.08% mayor en la primera), mientras que la dieta real es un 8.54% más rica en minerales (todas las diferencias eran significativas por test de Wilcoxon, $p < 0.05$).

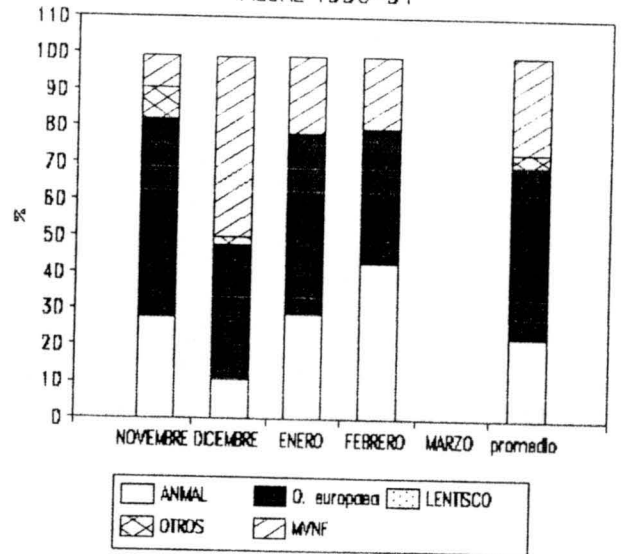
Balance con respecto a dietas sin MVNF. (MVNF sustituido por aceituna).

La dieta real muestra balances proteicos un 18.8% superior a aquellas carentes de MVNF en olivares. Sin embargo si no se incluye MVNF son considerablemente más ricas energéticamente. La inclusión de MVNF en la dieta representa una pérdida relativa de energía total del 38.37%. Además la dieta real resultó ser un 17.42% más rica en minerales. Con respecto al acebuchar la dieta real mostró incremento relativo medio en el balance proteico del 9.55%. Un

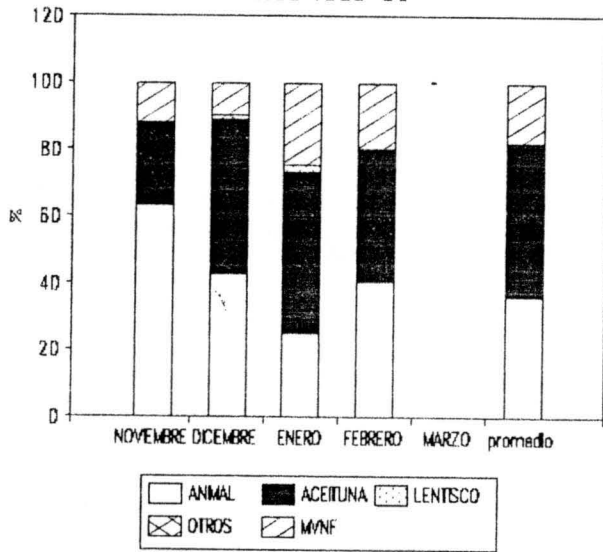
PICUAL 1989-90



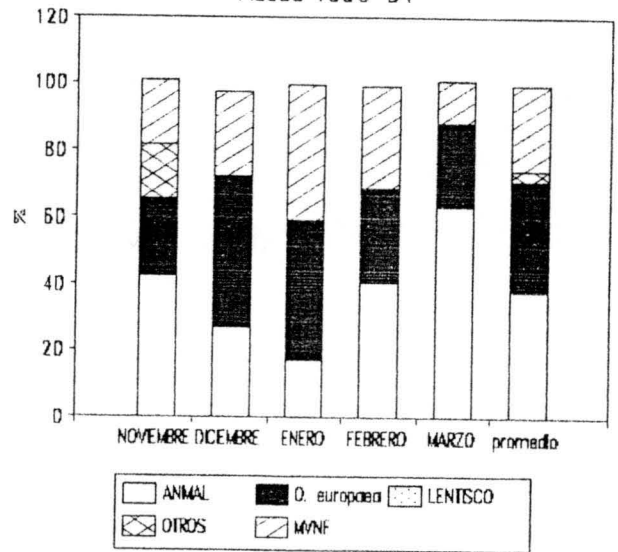
PICUAL 1990-91



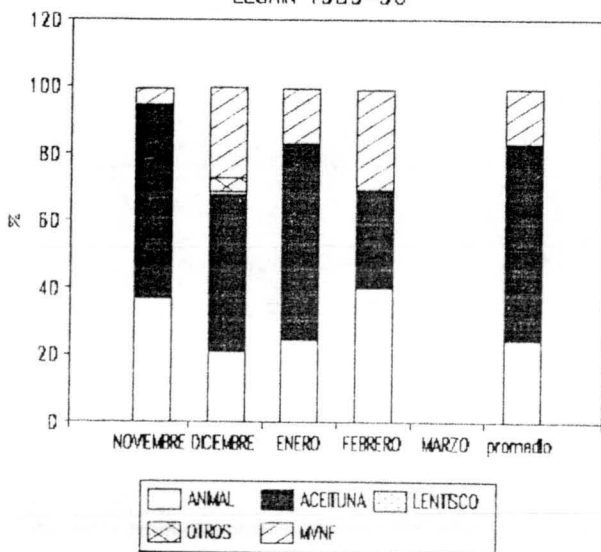
PICUDO 1989-90



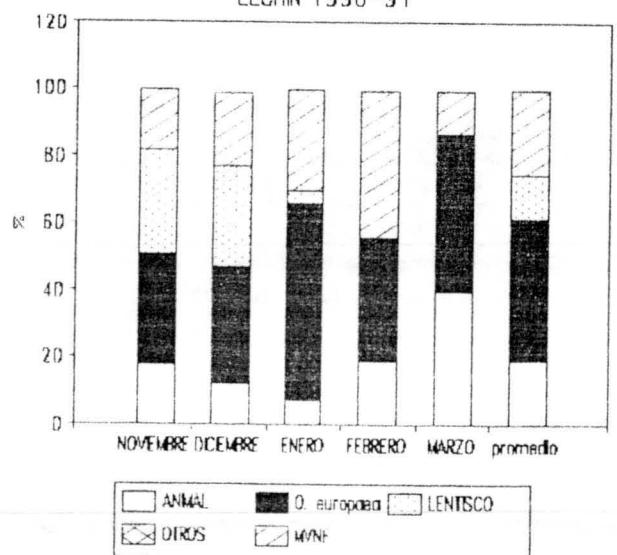
PICUDO 1990-91



LECHIN 1989-90



LECHIN 1990-91



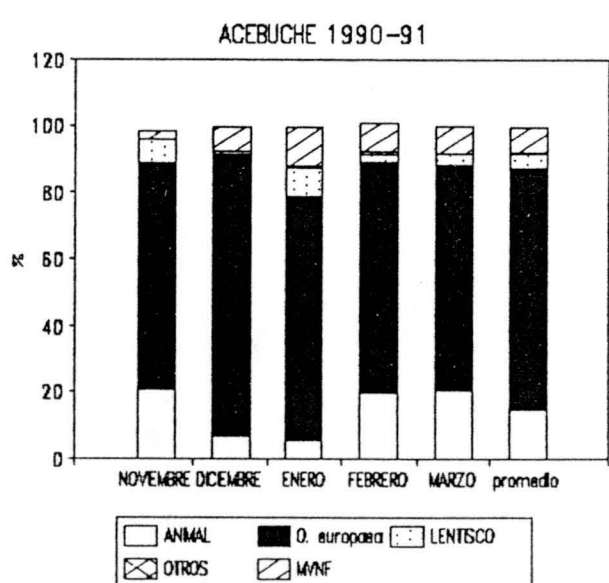
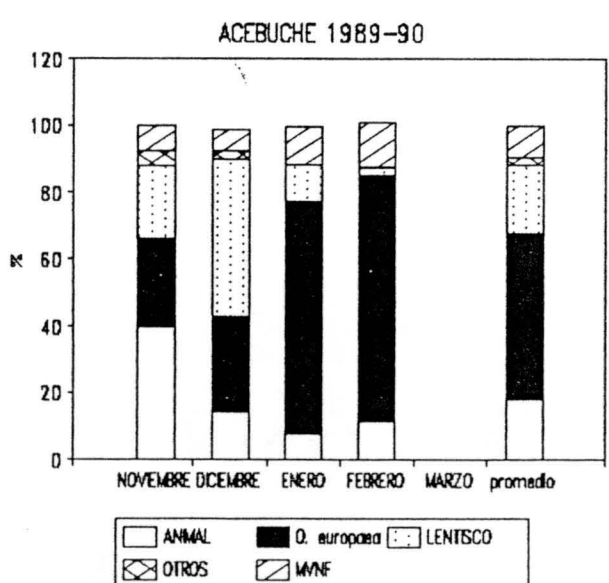
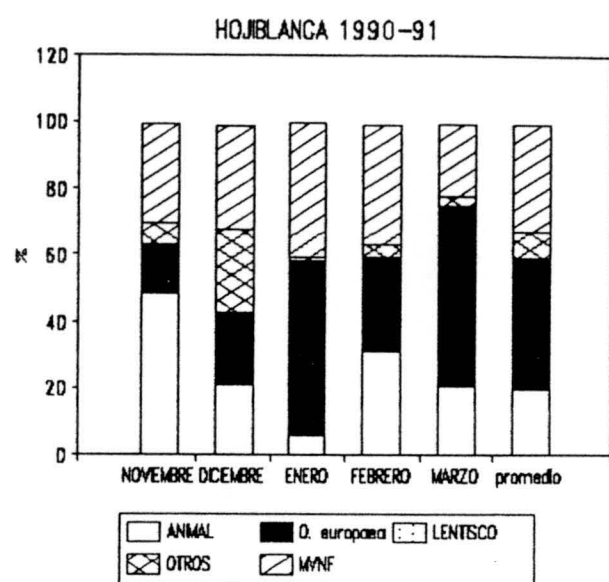
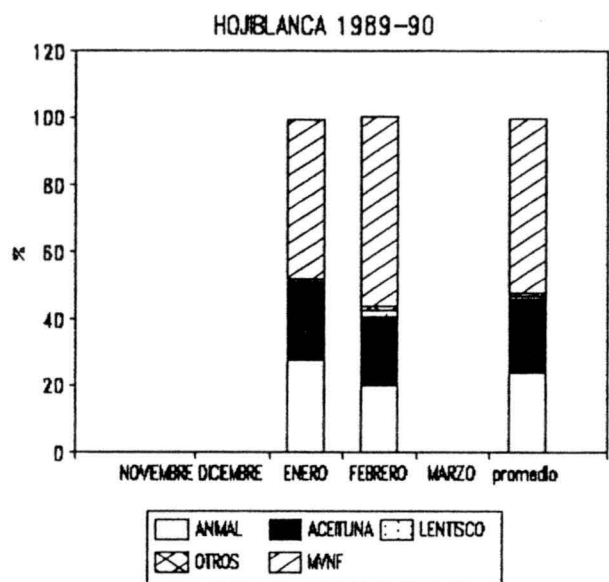


Figura 6.5. Representación comparativa de las diferentes fracciones de la dieta de *Sylvia atricapilla* en las dos temporadas de estudio.

Tabla 6.6. Balance de proteínas, minerales y energía de la dieta media real de *S. atricapilla* y aquellas dietas en las que se suprime o la fracción animal o la materia vegetal no fruto, sustituyéndola en cada caso por aceituna. Balance de proteína y minerales se muestra en % sobre materia seca, mientras que el balance energético se indica en Kjulios/gr de materia seca.

DIETAS PROMEDIO DE DICIEMBRE, ENERO Y FEBRERO						
VARIEDAD-AÑO	% ANIMAL	% MVNF	% OLEA	% LENTISC	% OTROS	
Picual 1990-90	26.71	27.37	45.57	0.56	0.00	
Picudo 1989-90	36.08	17.99	44.89	0.83	0.42	
Lechín 1989-90	24.86	16.15	59.54	0.00	0.00	
Hojibl 1989-90	22.86	52.11	22.35	1.00	1.20	
Acebut 1989-90	11.02	10.46	55.68	20.3	1.21	
Picual 1990-91	19.62	35.26	43.76	0.00	1.04	
Picudo 1990-91	28.06	32.10	38.98	0.00	0.00	
Lechín 1990-91	9.34	26.04	47.00	20.1	0.00	
Hojibl 1990-91	19.16	35.92	34.42	0.00	10.2	
Acebut 1990-91	10.46	9.19	76.01	4.08	0.59	

	BALANCE EN LA DIETA			BALANCE A 100% DE ACEITUNA		
	PROTEINA	ENERGIA	MINERAL	PROTEINA	ENERGIA	MINERAL
Picual 1989-90	22.84	20.77	4.79	2.54	26.79	3.23
Picudo 1989-90	21.29	21.38	4.83	3.60	26.79	3.60
Lechín 1989-90	20.58	23.60	4.59	3.72	27.80	3.39
Hojibl 1989-90	23.67	15.47	4.87	2.69	26.01	2.44
Acebut 1989-90	11.80	21.22	4.28	3.29	21.38	4.30
Picual 1990-91	19.52	18.71	4.53	2.83	25.90	2.94
Picudo 1990-91	25.61	19.51	4.64	6.02	26.81	2.58
Lechín 1990-91	12.80	21.93	4.13	3.38	25.84	3.53
Hojibl 1990-91	19.68	17.78	4.59	3.05	25.82	2.74
Acebut 1990-91	11.68	23.56	3.67	4.20	25.27	3.07

	BALANCE SIN MATERIA ANIMAL			BALANCE SIN MVNF		
	PROTEINA	ENERGIA	MINERAL	PROTEINA	ENERGIA	MINERAL
Picual 1989-90	6.08	21.40	3.70	19.32	26.23	4.34
Picudo 1989-90	6.24	21.39	3.60	25.55	24.14	4.70
Lechín 1989-90	5.61	24.42	3.64	18.69	26.99	4.34
Hojibl 1989-90	9.36	15.82	3.76	17.05	25.45	3.57
Acebut 1989-90	5.02	21.12	4.05	10.59	22.98	4.32
Picual 1990-91	7.24	18.69	3.64	15.05	25.13	3.78
Picudo 1990-91	8.98	20.17	3.32	22.60	25.92	3.88
Lechín 1990-91	7.02	22.06	3.78	9.67	26.87	3.76
Hojibl 1990-91	7.77	18.05	3.71	15.25	24.61	3.79
Acebut 1990-91	5.29	23.65	3.24	10.65	25.27	3.51

descenso del 7.74% en energía (era menos rica en energía que dieta sin MVNF) y un aumento del 1.79% en el balance mineral.

Comparación de la dieta sin contenido animal y sin MVNF.

Aquella sin contenido animal sería de promedio un 55% menos rica en proteína, un 21.19% menos energética y 8.55% más pobre en minerales que la dieta sin MVNF pero con materia animal.

6.6 DIETAS DE OTROS FRUGIVOROS.

Para el resto de frugívoros que ocupan los olivares y acebuchares, no se reunieron suficientes muestras de dieta como para intentar realizar un estudio temporal, o incluso en ocasiones para poder considerar por separado los diferentes olivares muestreados. Como consecuencia de ello el tratamiento de los resultados será mucho más somero, plasmando exclusivamente las diferencias en dieta que son observados entre olivar y acebuchar. En las tablas 6.7. y 6.8. quedan resumidas las dietas de S. melanocephala y E. rubecula para olivares y acebuchar, y en la figura 6.6. se reflejan los porcentajes medios representados por cada fracción.

S. melanocephala (n= 38) muestra superiores representaciones de materia animal en olivares, mientras que la fracción constituida por frutos es superior en el acebuchar, debido a la inclusión de una fracción sustancial de Pistacia lentiscus. Así hay diferencias significativas entre olivares y acebuchar en la fracción que representa la materia animal, y la de frutos, pero no para las fracciones de MVNF y de Olea europaea (test de la U de Mann-Whitney). La inclusión de lentisco en olivares por la especie es muy escasa (ver figura 6.6.). Por otra parte, la diversidad de frutos en la dieta fue inferior en olivares (test exacto de Fisher, $p < 0.05$; para muestras de dieta con un número de especies de frutos superior 1).

Para S. melanocephala la fracción de fruto estaba correlacionada con el nº de frutos/muestra ($r_s = 0.59$; $p < 0.001$) y con la representación de lentisco y aceituna ($r_s = 0.39$, $p < 0.05$; $r_s = 0.54$, $p < 0.001$ respectivamente). Por el contrario estaba negativamente asociada con la fracción animal ($r_s = -0.94$; $p < 0.001$).

Había una correlación negativa entre la fracción animal y la de Olea ($r_s = -0.50$; $p < 0.01$) y lentisco ($r_s = -0.415$, $p < 0.05$). MVNF fue independiente al resto de las fracciones.

En lo que respecta a E. rubecula no hubo diferencias en la fracción animal ($\chi^2 = 7.18$, g.l. = 3, $p = 0.066$), ni MVNF entre olivares y acebuchar (Kolmogorov-Smirnov, $p = 0.99$). Sin embargo, sí la había tanto en la representación de Olea

	FAF	PVF	FAO	PVO	FAFNO	PVFNO	FALENT	PVLENT	ANIMF	VNFF	SPF/MT	SPFT
OLIVAR n = 26	0.92	30.15 (4.11)	0.923	25.38 (4.07)	0.11	4.77 (1.95)	0.038	2.5 (1.98)	65.38 (4.18)	4.27 (1.74)	1.88 (0.11)	5
ACEBUCHAR 1 n = 12		59.58 (7.70)	0.917	28.42	0.833	5.74 (8.24)	0.75	25.42 (8.29)	37.17 (7.46)	2.42 (1.29)	1.833 (0.17)	3

Especies de frutos hallados en dieta de S. melanocephala.

OLIVAR: Olea europaea (24/26), Pistacia lentiscus (1/26), Asparagus albus (1/26), Asparagus acutifolius (1/26), Rosa sp. (1/26).

ACEBUCHAR: Olea europaea (11/12), Pistacia lentiscus (9/12) y Asparagus albus (2/12).

Tabla 6.7. Resumen de la dieta de S. melanocephala (ambas temporadas agrupadas). Los valores son medias indicándose entre paréntesis el error estándar. Ver apéndice 6.1. para significado de las variables.

	FAF	PVF	FAO	PVO	FAFNO	PVFNO	FALENT	PVLENT	ANIMF	VNFF	SPF/MT	SPFT
PICUAL n = 72	0.889	40.75 (2.69)	0.861	38.67 (2.75)	0.069	1.33	0.056	0.97 (0.65)	48.78 (2.64)	7.89 (1.93)	0.97 (0.05)	4
PICUDO n = 21	0.952	31.33 (5.15)	0.857	28.52 (5.11)	0.190	2.81	0.048	0.24 (0.24)	65.14 (5.50)	1.86 (0.99)	1.14 (0.10)	5
LECHIN n = 10	1	63.5 (8.06)	1	62 (8.87)	0.1	1.5	0.1	1.5 (1.5)	35.5 (8.18)	0.5	1.1 (0.1)	2
HOJIBL n = 11	0.91	34.54 (6.30)	0.91	30.36 (6.87)	0.091	4.18	0	0	61.36 (6.94)	3.64 (1.92)	1 (0.13)	2
ACEBUCHAR n = 38	0.842	46.87 (4.79)	0.658	17.42 (3.67)	0.711	29.45	0.658	27.74 (4.67)	43.82 (4.71)	7.26 (2.81)	1.42 (0.13)	6

Especies de frutos hallados en dieta de *E. rubecula* (se indica entre paréntesis su frecuencia de aparición).

PICUAL: *O. europaea* (62/72), *P. lentiscus* (4/72), *P. terebinthus* (1/72), *A. acutifolius* (2/72).

PICUDO: *O. europaea* (18/21), *P. lentiscus* (1/21), *V. vinifera* (2/21), *O. alba* (1/21), Desconocido (1/21).

LECHIN: *O. europaea* (10/10), *P. lentiscus* (1/10).

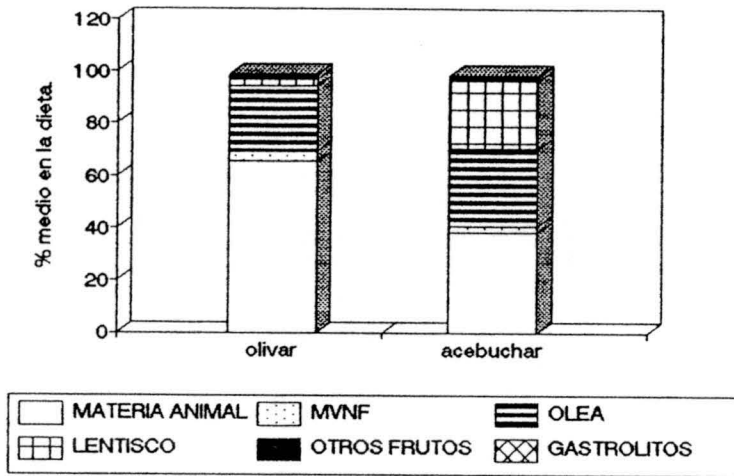
HOJIBLANCA: *O. europaea* (10/11), *V. cruciatum* (1/11).

TODOS LOS CULTIVARES: *O. europaea* (100/114), *P. lentiscus* (6/114), *P. terebinthus* (1/114), *A. acutifolius* (2/114), *V. vinifera* (1/114), *O. alba*, Desconocido (1/114), *V. cruciatum* (1/114).

ACEBUCHAR: *O. europaea* (25/38), *P. lentiscus* (26/38), Desconocido (2/38), *S. aspera* (1/38), *P. terebinthus* (1/38).

Tabla 6.8. Resumen de la dieta *E. rubecula* (ambas temporadas agrupadas). Los valores son medias indicándose entre paréntesis el error estándar. Ver apéndice 6.1. para significado de las variables.

S. melanocephala



E. rubecula

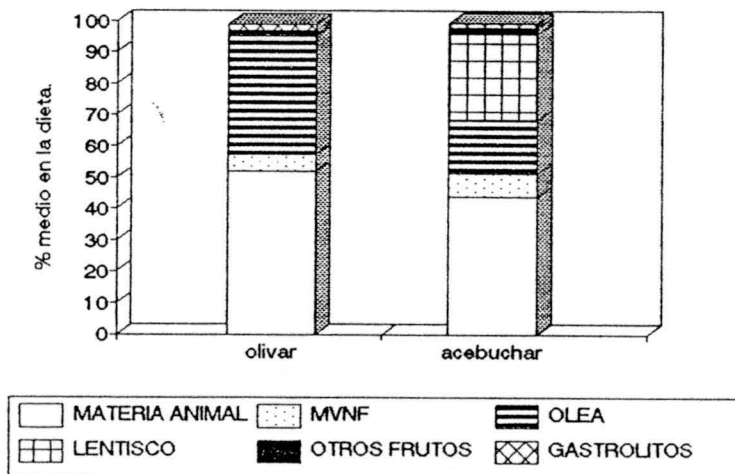


Figura 6.6. Representación comparativa de las diferentes fracciones de la dieta de *Sylvia melanocephala* y *Erithacus rubecula* en olivares y acebuchares. Se consideran los datos de las dos temporadas conjuntamente.

europaea como en la fracción total de frutos ($\chi^2 = 24.24$ y 11.03 , g.l.= 3, $p < 0.001$ y $p < 0.05$ respectivamente). Olea europaea estaba menos representada en la dieta en el acebuchar (figura 6.6.), donde era sustituida en gran parte por Pistacia lentiscus (incluso superada por esta última)

Por otra parte la diversidad de frutos en las muestras procedentes del acebuchar era superior ($\chi^2 = 38.83$, g.l.= 2, $p < 0.0001$ para clases de 0, 1 y > 1 especie/muestra).

Para E. rubecula la fracción de fruto estaba relacionada positivamente con el nº de especies de fruto/muestra, y con la fracción de aceituna (o acebuchina) y lentisco ($p < 0.001$). Sin embargo estaba negativamente asociada a la fracción animal ($r = -0.832$, $p < 0.001$) y a MVNF ($r = -0.34$, $p < 0.001$). La fracción de Olea estuvo negativamente asociada a la materia animal y a MVNF ($p < 0.001$) y lentisco ($p < 0.05$).

En definitiva ambas especies construían una dieta más diversa y con mayor representación de frutos en el acebuchar. En el olivar la ausencia de diversidad de frutos era suplida en el caso de S. melanocephala por una mayor inclusión de artrópodos, mientras que Erithacus consumía mayor cantidad de aceituna. En ambos casos los niveles de consumo de MVNF quedaron muy por debajo de aquellos obtenidos para S. atricapilla (ver figuras 6.5. y 6.6. para comparación). Existía una relación negativa entre la inclusión de frutos y el resto de fracciones para ambas especies.

Con finalidad meramente ilustrativa daremos también una idea de la composición de la dieta de T. philomelos. Las muestras de dieta analizadas de esta especie proceden la mayoría del olivar de picual, mientras que son muy escasas en el resto de las parcelas estudiadas. En concreto solo obtuvimos 5 muestras de la parcela de acebuchar en las dos temporadas de estudio. En consecuencia no se derivarán análisis estadísticos para diferencias de composición de la dieta con respecto a olivares. En la figura 6.7. y tabla 6.9 se muestra la representación de las diferentes fracciones en la dieta, a fin de dar una visión orientativa de las tendencias en la construcción de la dieta. Se observan tendencias similares a aquellas obtenidas para S. atricapilla y el resto de frugívoros. La fracción mayoritaria de la dieta está representada por Olea europaea en ambos medios, siendo su inclusión mayor en el acebuchar. En éste, el zorzal común incluye mayor número de especies, siendo las dietas algo más diversas en fruto. La materia animal es prácticamente similar entre ambos medios, siendo escasamente incluida (no llega al 15%). Esta especie al igual que

	FAF	PVF	FAO	PVO	FAFNO	PVFNO	FALEN	ANMF	VNIF	SPE/MT	SPE-T	SEQNT
PICUAL n = 87	0,89 (3,22)	57,33 (3,22)	0,89 (3,26)	56,30 (3,26)	0,011 (2,12)	1,03 (3,24)	0 (2,12)	12,97 (3,89)	29,48 (12,67)	0,89 (0,11)	2 (0,13)	0,63 (0,09)
PICUDO n = 12	0,83 (12,91)	59,80 (12,91)	0,83 (12,91)	59,80 (12,91)	0 (3,89)	0 (12,67)	0 (0,11)	8,30 (3,89)	31,90 (12,67)	0,83 (0,11)	1 (0,13)	0,2 (0,13)
ACEBUC n = 5	1 (9,24)	76,6 (9,24)	1 (12,14)	72,6 (12,14)	0,2 (6,00)	6 (9,33)	0,2 (9,33)	13 (9,33)	7 (5,83)	1,6 (0,6)	4 (0,4)	0,4 (0,4)

Otras especies de frutos halladas en la dieta de I. philomelos (entre paréntesis se indica la frecuencia de aparición):

PICUAL: Asparagus acutifolius (1/87)

ACEBUCAR : Pistacia lentiscus (1/5); Asparagus albus (1/5); Desconocido (1/5).

Tabla 6.9. Resumen de la dieta I. philomelos (ambas temporadas agrupadas). Los valores son medias, indicándose entre paréntesis el error estándar. Ver apéndice 6.1. para significado de las variables.

T. philomelos

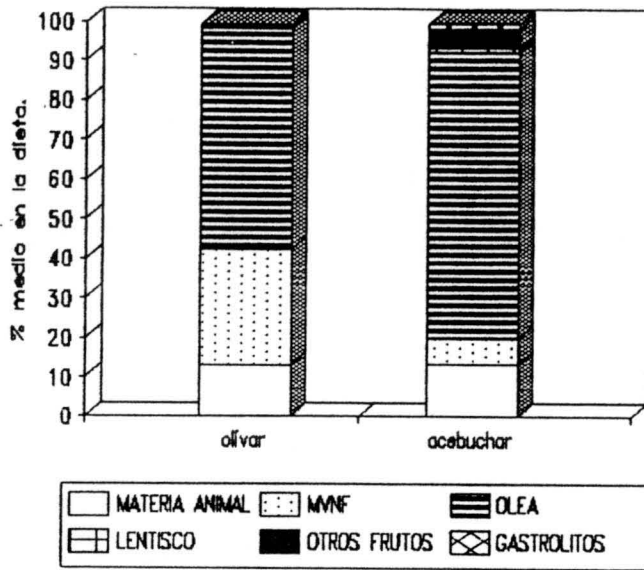


Figura 6.7. Representación comparativa de las diferentes fracciones de la dieta de T. philomelos en olivares y acebuchares. Se consideran los datos de las dos temporadas conjuntamente.

ocurría con S. atricapilla incluye una importante fracción de MVNF (en general hojas de malas hierbas de olivar) en el cultivo, mientras que en el acebuchar la incorporación de este recurso es mucho menor.

6.7. DISCUSION.

Disponibilidad de recursos y consumo.

La asociación encontrada entre la disponibilidad de aceituna y sus niveles de consumo revelan que S. atricapilla estaba incluyendo la aceituna en la dieta en función de su disponibilidad, la cual era diferente entre olivares en las mismas fechas, debido a diferentes fenologías y cuantías de cosechas. Esto es congruente con la ausencia de concordancia en la evolución de la fracción de aceituna entre olivares. Otros estudios han reflejado que la disponibilidad de fruto, medida de muy diversas formas, es la principal variable que afecta al consumo de fruto por aves frugívoras (WORTHINGTON, 1982, 1983; JORDANO, 1984a, 1988, 1989b; WHEELWRIGHT et al. 1984) y otros vertebrados frugívoros (TERBORGH, 1983; FLEMING, 1986; JANSON et al. 1986; SOURD y GAUTIER-HION, 1986). Esto puede estar a su vez conectado con el hecho de que se de, por parte de los principales frugívoros del olivar, un rastreamiento de la disponibilidad de aceituna.

Por otra parte los frugívoros en olivares y acebuchar, ejemplificados fundamentalmente con los resultados encontrados para S. atricapilla, construyen su dieta en función de la estacionalidad a lo largo de la invernada de otros recursos alternativos como ya han mostrado JORDANO (1988, 1989b), DEBUSSCHE e ISENMANN (1985) entre otros. Es el caso de las relaciones globales encontradas entre consumo y disponibilidad de artrópodos ($r= 0.55$, $p= 0.0004$, $n= 38$; $r= 0.46$, $p= 0.0021$, $n = 42$, en ramas periféricas y principales respectivamente; se consideran todas las variedades y quincenas conjuntamente). Lo comentado es igualmente válido para el consumo de otras especies de frutos. Así la diversidad de frutos en dieta era mayor cuando las redes eran situadas entre setos, en zonas próximas a infección de Viscum cruciatum o en el acebuchar siendo esto último válido también para E. rubecula y S. melanocephala.

Sin embargo, el factor determinante en la construcción de la dieta es la disponibilidad de aceituna. De hecho se encuentran correlaciones intravarietales entre la evolución quincenal del consumo de aceituna por S. atricapilla y su disponibilidad, mientras que estas relaciones no se mantienen cuando se considera la fracción animal (Spearman, $p>0.1$ en todos los casos). Estos datos son congruentes con lo encontrado por JORDANO (1989b) en la dieta del petirrojo, para la cual la disponibilidad de fruto resulta ser más definitiva en la construcción

de la dieta que la disponibilidad de artrópodos.

La cobertura herbácea en el ruedo de los olivos manifiesta una clara tendencia a ir incrementando a lo largo de la invernada (ver figura 6.8., datos procedentes de VALERA, 1992), sin embargo esta tendencia no se refleja de forma aparente en la dieta (Spearman, $p > 0.1$ en todas las variedades a excepción de picual, donde hubo correlación significativa, $p < 0.05$).

De particular interés resulta la relación encontrada entre disponibilidad de tamaños adecuados y % de aceituna consumida, que incluso es significativa en S. atricapilla, a pesar de que no se da relación entre la abundancia de la especie y la frecuencias de tamaños. Sin embargo esta relación puede estar asociada a los considerablemente menores costes de explotación de estos frutos, una vez hallados. Numerosos autores han señalado que el tamaño de fruto condiciona su consumo, habiéndolo sido esto mostrado tanto en comparaciones inter (HERRERA, 1984a, JORDANO, 1984 a,b; WHEELWRIGHT et al. 1984; WHEELWRIGHT, 1985) e intraespecíficas (HOWE y VANDE KERCKHOVE, 1980; JORDANO, 1984b; WHEELWRIGHT, 1985; PIPER, 1986). El tamaño limita la variedad de frugívoros que pueden alimentarse sobre cada especie de fruto, y disminuye la aprovechabilidad del mismo al incrementar los costes de manipulación. Además puede tener importantes repercusiones para la dispersión de las plantas. En el caso del olivar es causa que origina la pauta del picoteo, que como veremos en el capítulo siguiente conlleva elevados costes de explotación. No obstante, JORDANO (1988) ha sugerido que el consumo de frutos de mayor tamaño puede ser favorecido si los frutos pequeños son escasos o la disponibilidad total de fruto es limitante.

Las diferencias entre composición nutritiva de aceitunas no parecen guardar relación con sus niveles de consumo. Probablemente al ser las aceitunas variedades de una misma especie las diferencias existentes entre ellas no son suficientemente fuertes para permitir discriminación en los niveles de consumo por los frugívoros.

Las diferencias dietarias encontradas por nosotros entre olivares son menores que las que surgen de comparaciones de olivares y acebuchar. La variabilidad entre olivares y acebuchares surge de la mayor inclusión en estos de Olea europaea, Pistacia lentiscus y de un mayor nº de especies de frutos por muestra. Esto está relacionado con la mayor disponibilidad de tamaños adecuados en el acebuchar y con la mayor diversidad de frutos disponible en este medio. La diversidad de especies de frutos asequibles puede influir la cantidad de insectos ingeridos. Así JORDANO y HERRERA (1981) mostraron que las capirotadas invernantes

Cobertura vegetal en ruedos.

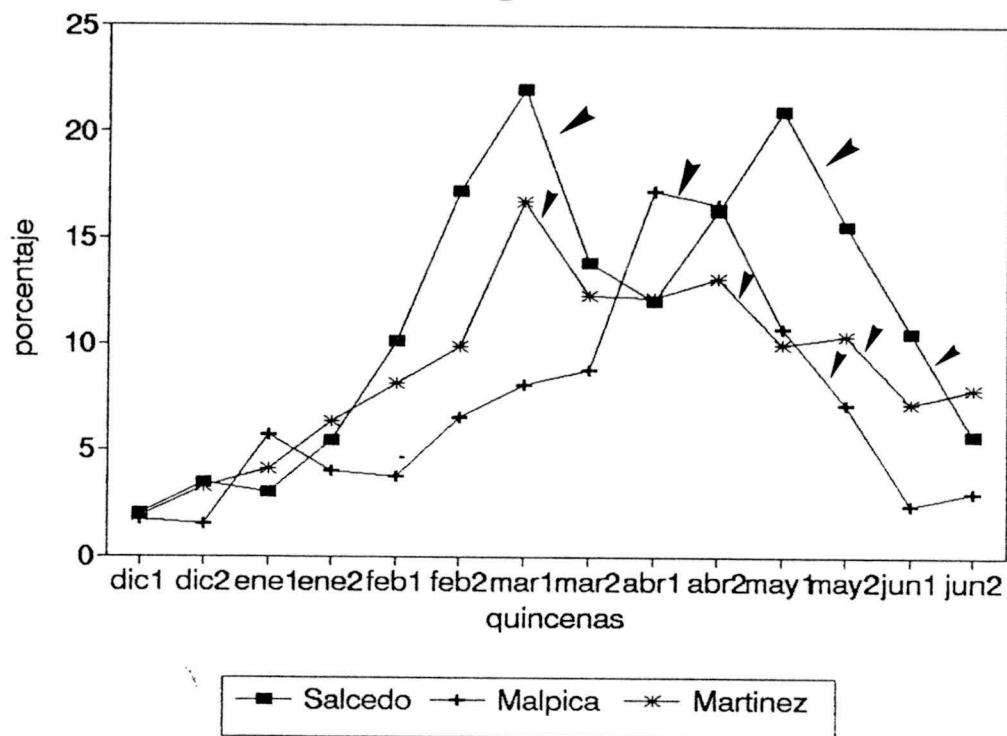


Figura 6.8. Evolución quincenal de la cobertura herbácea en los ruedos de los olivos (datos procedentes de parcelas de olivar picual -- Salcedo, Malpica y Martínez-- en Jaén. VALERA, com. pers.; ver también VALERA, 1992 para información adicional). Las puntas de flecha indican laboreo en el olivar o aplicación de herbicidas.

en comunidades de plantas empobrecidas y/o durante periodos con pocas especies de fruto disponible (caso del olivar) incluían insectos más frecuentemente. Ello puede explicar que la materia animal sea más abundantemente consumida por los frugívoros en los olivares con respecto al acebuchar, a pesar de su inferior disponibilidad en aquellos. Por otra parte, las diferencias dietarias entre olivares son consecuencia de los distintos niveles de consumo de aceituna en el momento de máxima disponibilidad. Estas fechas son muy variables entre olivares como consecuencia de su fenología diferencial, y provoca además que en cada lugar haya en esos momentos diferentes disponibilidades de recursos alternativos.

S. melanocephala y E. rubecula reflejan dietas en el olivar más insectívoras que las capirotadas (ver también TEJERO et al. 1983; SOLER et al. 1986?), aunque esta situación se da también en acebuchares (presente estudio) y matorrales (JORDANO, 1981a, 1984a, 1987a, 1988, 1989b; HERRERA, 1983, 1984b; DEBUSSCHE e ISENMANN, 1985). En el caso del petirrojo, tales diferencias están asociadas con su comportamiento de búsqueda de alimento, más estereotipado (JORDANO, 1981, 1989b, GUITIAN, 1985a, y guardan relación con el hecho de que no se le haya demostrado un ritmo endógeno de preferencia estacional por frutos como ha sido señalado para otras especies (BERTHOLD, 1976 para S. atricapilla y Sylvia borin, WHEELWRIGHT, 1988 para Turdus migratorius). Por otra parte, JORDANO (1987c) ha mostrado la existencia de un gradiente de frugivorismo en las curruca mediterráneas directamente relacionado con el tamaño de la especie, que explica las diferencias en consumo de fruto entre S. melanocephala y S. atricapilla, en acebuchares y olivares; más aún cuando existen distribuciones de tamaño limitantes para ambas. No obstante la curruca cabecinegra y el petirrojo incluyen mayor cantidad de fruto en acebuchares y matorrales y tienden a consumir mayor cantidad de materia animal en olivares.

En definitiva vuelve a surgir un gradiente en la construcción de la dieta por los frugívoros, directamente relacionado con la alteración del medio.

Balance de la dieta

Existen diversas razones por las cuales las aves consumen diferentes recursos (especies de frutos diferentes, insectos y otras materias vegetales) en sucesivos intentos alimenticios. Las aves pueden buscar mezcla de ingestas para muestrear los recursos disponibles (WHITE y STILES, 1990), balancear la entrada de nutrientes (BERTHOLD, 1976 a, b; BENNETTS y HUTTO, 1985; JOHNSON, et al. 1985; ROZE, 1985; JORDANO, 1987c, 1988) o limitar la entrada de ciertas toxinas (HERRERA, 1982b). Esta mezcla puede también estar relacionada con

movimientos debido a la proximidad de aves dominantes de forma que la preferencia por un alimento puede cambiar cuando el individuo intimidado por otros individuos (defensores de un recurso, competidores o predadores) abandona el parche en el que se estaba alimentando (MOORE, 1978; HOWE, 1979; HERRERA y JORDANO, 1981; PRATT y STILES, 1983; SNOW y SNOW, 1984; WHITE y STILES, 1990). Por otra parte limitaciones impuestas por el tamaño del ave pueden condicionar los modelos dietarios (MARTIN, 1985b; WHEELWRIGHT, 1985; MCPHERSON, 1987), como ha sido mostrado para el consumo de frutos por curruacas Mediterráneas (JORDANO y HERRERA, 1981; JORDANO, 1987c, 1988).

Los resultados del análisis de la dieta de S. atricapilla obtenidos en este estudio reflejan la inclusión consistente de tres grandes grupos de recursos tróficos de naturaleza diferente: fruto (principalmente aceituna), materia animal (insectos) y materia vegetal no fruto (fundamentalmente hojas de especies arvenses, aunque también flores y semillas de herbáceas).

A la luz de los resultados expuestos, la eliminación de la materia animal de la dieta y su sustitución por aceituna implicaría importantes descensos en el balance mineral, mientras que el balance energético se incrementaría levemente. Quizás lo más resaltable serían las drásticas bajadas en los niveles proteicos, que no serían suplidas por los niveles de MVNF encontrados en dieta. Así los niveles proteicos alcanzados con dieta de aceituna y MVNF quedarían por debajo de los obtenidos por JORDANO (1988) para la especie alimentándose en matorrales, con diferentes combinaciones de frutos e incluyendo pequeñas fracciones de materia animal. No obstante, JORDANO (1988) ha sugerido que el consumo de pequeñas flores puede contribuir a mejorar el balance proteico en años con bajas disponibilidades de artrópodos.

La eliminación de la MVNF de la dieta y su sustitución por aceituna implicaría balances energéticos claramente superiores, descensos minerales (menos pronunciados que con la eliminación de la materia animal). Sin embargo los niveles de balance proteico estarían próximos a los obtenidos por JORDANO (op. cit). Por tanto y aunque hay una correlación negativa entre esta fracción y la fracción animal ($r = -0.436$, $P = 0.022$, $n = 27$), aquella no parecería en principio ser incluida para aumentar el balance proteico ni el energético (ver tabla 6.6).

Tanto materia animal como MVNF contribuyen a elevar el balance proteico (aunque el aumento ocasionado por la ingestión de MVNF no parece suficiente por sí solo) y el balance mineral. Sin embargo aparentemente tanto el balance proteico, energético y mineral alcanzarían los niveles encontrados por JORDANO

(1988) simplemente con la representación de fracción animal encontrada en la dieta en olivares (incluso se supera el balance proteico y mineral). ¿Que provoca entonces los altos y consistentes niveles de MVNF?

Al menos dos argumentos no excluyentes pueden ser aducidos para arrojar luz a esta cuestión:

En primer lugar, la explotación de la aceituna para S. atricapilla, debido al gran tamaño del fruto y a la gran escasez de tamaños adecuados para la correcta manipulación por esta especie, debe resultar tremendamente costosa (como evidencian nuestros resultados obtenidos en aviario, ver capítulo siguiente). El tamaño podría contribuir a hacer a la aceituna menos atractiva desde el punto de vista de la teoría de la alimentación óptima, según la cual los "predadores" en sentido amplio deben optimizar, entre otras cosas, qué presas escoger y rechazar y cual ha de ser la estrategia de búsqueda (PYKE, 1974; SIMITH 1974 a,b; KREBS y COWIE, 1976).

Las reglas de decisión de un predador alimentándose optimamente dependen de las abundancias, contenido de nutrientes y tiempos de manipulación de las presas potenciales. Los dos últimos factores marcan la aprovechabilidad de la misma entendida como la ganancia neta por unidad de tiempo de manipulación (KREBS y COWIE, 1976; PULLIAM, 1980). Tiempo de manipulación es el tiempo total requerido para capturar y comer presas una vez que ha sido localizada (PULLIAM, 1980), por tanto dependerá del tamaño y movilidad de la presa. En el caso de los frutos (presas inmóviles) el tamaño es factor decisivo para la manipulación. La teoría de la alimentación óptima establece que las presas serán consumidas en orden de preferencia establecido por su aprovechabilidad (KREBS y COWIE, 1976). Las aceitunas como "presas" para las capirotadas puede mostrar razones de ganancia energética/tiempo de manipulación ineficientes a la hora de maximizar el balance energético (PULLIAM, 1980; GLÜCK, 1985). La explotación de la aceituna por la capirotada mediante la pauta de picoteo, conlleva que el pájaro ha de realizar secuencias alimenticias con mucha más frecuencia y trabajo que si ingiriera frutos de tamaño adecuados completos (esfuerzos 4 o 5 veces superiores). Esto podría provocar que el pájaro se viera ante la alternativa de tener que escoger entre explotar un recurso altamente energético pero de alto coste de obtención y otro recurso (MVNF) poco rentable energéticamente pero más fácilmente obtenible (al menos a partir de la emergencia de la primeras malas hierbas), que por otra parte estarían a mano una vez que el ave hubiera descendido a picotear fruto al suelo o en búsqueda de insectos. Al mismo tiempo

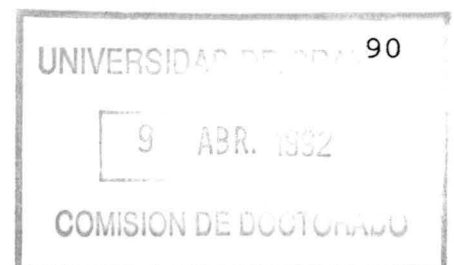
la inclusión en la dieta de MVNF mejoraría el balance proteico y mineral. Una explicación similar ha sido sugerida para el consumo de cebada por Sturnus vulgaris (FEARE y MCGINNITY, 1986, ver también CATTERALL, 1985 para un razonamiento similar en la construcción de dietas no totalmente insectívoras).

En relación con lo expuesto, JORDANO y HERRERA (1981) y JORDANO (1987c, 1988) han mostrado que la dificultad de acceso de las currucas mediterráneas a una variedad de frutos, necesarios para balancear la entrada de nutrientes, puede limitar su consumo general de frutos.

Una segunda explicación guarda relación con el balance mineral y de micronutrientes. El contenido de cationes particulares es muy variable entre tipos de alimento (NAGY y MILTON, 1979; PIPER, 1986a; HERRERA, 1987a; DEBUSSCHE, et al. 1987; PANNELL y KOZIOL, 1987). Con respecto a la concentración de los diferentes elementos minerales en la pulpa de los frutos, HERRERA (1987a) obtuvo, para una gran fracción de los frutos ibéricos, que ésta era la característica menos predecible de la composición de los frutos. Sin embargo, se puede concluir que las concentraciones de la mayoría de los macroelementos en la pulpa de frutos es inferior a otros materiales biológicos (HERRERA op. cit.) (figura 6.9.). Con respecto a animales (WHITE, 1974; WERNER, 1983; ROBBINS, 1983) la pulpa de los frutos ibéricos es, de promedio, inferior en Ca, P, Na, y Mg, y superior en K. La diferencia es máxima para Na y P. Entre materias de plantas, la pulpa de fruto tiene los mínimos valores de P, Na, y Mg y próximo a los mínimos en Ca (HERRERA, 1987a y referencias allí dadas). Estos resultados indican, de promedio que los frutos no representan buenos recursos de cualquier mineral a excepción de K.

En definitiva, la configuración mineral de los frutos de la península Ibérica, en cuanto a macroelementos, muestra un desajuste con respecto a los requerimientos de los vertebrados (en particular en las razones Ca/P y Na/K; (ROBBINS, 1983; HERRERA, 1987a).

Algo similar ocurre en relación a microelementos y otros micronutrientes. En la tabla 6.10. se dan datos de requerimientos de macro y microelementos (Fe, Cu, Zn, Mn) en la dieta para aves de corral no reproductoras (referencia) (véase también datos de ROBBINS, 1983, para rangos similares de requerimientos en aves) junto a contenidos de hierbas-gramíneas, invertebrados, un promedio para frutos ibéricos, y para Olea europaea. El balance de los frutos ibéricos cae en general bastante por debajo de los valores requeridos, mientras que en el caso de Olea europaea el resultado es aún más extremo. Sin embargo el balance de las hierbas-gramíneas es bastante similar a los aportes necesarios en las dietas de estas



	POLLO	GALLINA	PAVOS	PINTADAS	PATOS	CODORNIZ	FAISAN	PERDIZ
Ca	0.80	2.8-4.0	0.94	0.77	0.60-0.70	0.85-0.95	0.80	0.85-0.95
P	0.57	0.53-0.65	0.69	0.56	0.47-0.51	0.60-0.70	0.55	0.56-0.05
Na	0.16	0.10-0.15	0.14	0.16	0.14-0.16	0.14	0.14	0.14
Fe	40	40	40	15	20-30	40	40	40
Cu	3	2	4	2	3-4	4	4	4
Zn	40	40	60	25	20-30	60	60	60
Mn	70	60	80	50	60	80	80	80

Requerimientos de Mg en aves entre 0.04-0.06 % en la dieta (WHITE, 1974).

	Hierbas y gramíneas	Invertebr.	Frutos ibéricos	Acebucho
Ca	0.885	0.617	0.381	0.128
P	0.381		0.088	0.045
Na	0.128	0.80	0.038	0.030
Mg	0.41	0.34	0.062	0.025
Fe	230		54.80	27.3
Cu	6		9.09	5.52
Zn	25		14.40	5.76
Mn	70		3.79	3.44

Tabla 6.10. Requerimientos minerales para aves de corral (BLUM, 1984). Ca, P, Na Y Mg se indican en %, mientras que el resto de los elementos en partes por millón. Se indican también la composición mineral en hierbas (ENSMINGER, y OLENTINE, 1978), invertebrados (JORDANO, 1984), promedios de frutos ibéricos (HERRERA, 1987a), y *Olea europaea* (JORDANO, 1987a).

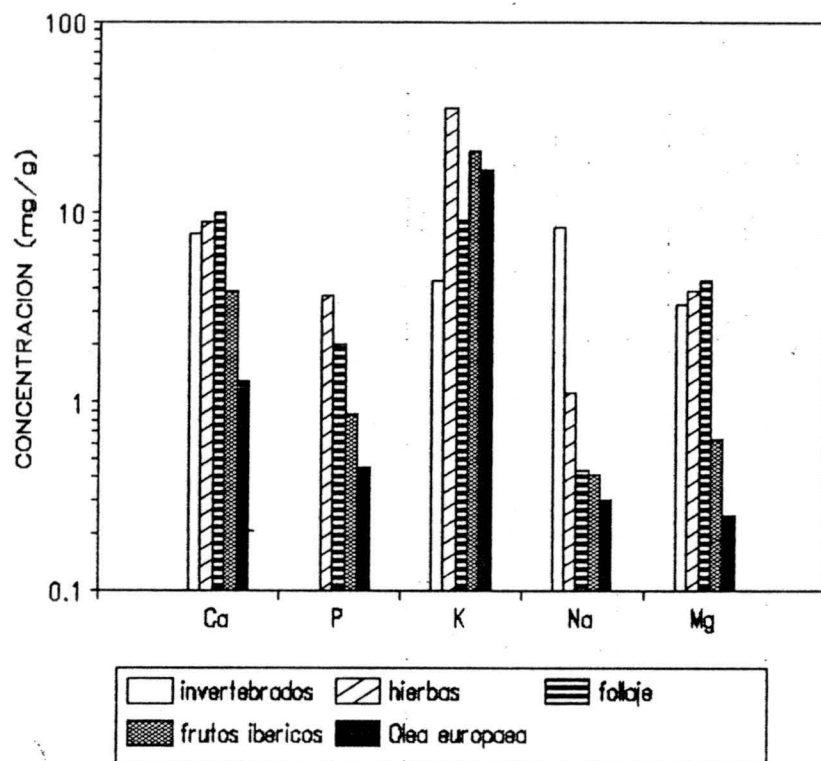


Figura 6.9. Composición en minerales de diferentes "materiales" biológicos. Los datos proceden de una figura de HERRERA (1987a), a la que se le ha añadido para comparación la composición mineral de *Olea europaea* var. *sylvestris* (JORDANO, 1987a). Nótese la escala logarítmica en la ordenada.

aves.

Resumiendo el contenido en la pulpa de frutos de cationes y microelementos tales como calcio, fosforo, hierro, manganeso, y zinc está frecuentemente bajo los requerimientos de aves frugívoras, habiéndose descrito situaciones de balance negativo en aves silvestres (STUDIER et al. 1988). Además, entre los elementos minerales se dan interacciones directas (en particular entre macroelementos) que impiden o dificultan la asimilación de algunos de ellos (JORDANO, 1984a).

En particular los frutos de Olea europaea var. sylvestris (JORDANO, 1987a) son en general más pobres en Ca, Mg y P que otros frutos con períodos de disponibilidad, al menos en parte, solapantes (razones de 10/3; 10/3; 10/1 respectivamente - la primera cifra de cada pareja alude al número de frutos en los que la composición de ese mineral es sensiblemente mayor que en Olea, mientras que la segunda es el nº de especies en que se da lo contrario - datos extractados de HERRERA, 1987a). Son por contra, en general, más ricos en K y Na (3/12; 4/10). En la tabla 6.11. se indica la variabilidad relativa media en macro y microelementos entre dichos frutos y Olea.

En el matorral mediterráneo del Sur de España los frutos considerados minoritarios en la dieta de frugívoros, poseen pulpas más ricas en minerales que aquellas de las especies mayoritariamente consumidas, lo que sugiere que las especies minoritarias contribuyen al balance de la dieta frugívora por suministrar micronutrientes o elementos traza que son deficitarios en las especies de fruto mayoritariamente consumidas (JORDANO, 1988), entre las que se encuentra Olea europaea. Similares resultados han sido obtenidos en otras áreas (WORTHINGTON, 1983; SOURD y GAUTIER-HION, 1986). Dietas mixtas puede también reflejar una necesidad de incrementar la entrada de vitaminas, carotenoides y agua (HERRERA, 1982a, 1982b; DEBUSSCHE et al. 1987).

La ausencia casi total en el olivar de otras especies de frutos constituye por tanto un claro problema a la hora de establecer el balance de minerales y micronutrientes. Sugiero que una de las posibles explicaciones de la aparición de MVNF, de forma consistente en la dieta de los frugívoros en olivar, sería el establecer una vía de entrada de minerales y micronutrientes específicos que no fueran suplidos adecuadamente por la ingestión de aceituna o invertebrados (o en el caso de estos obtenibles con un mayor coste energético). Esto sería consistente con el gradiente encontrado en la dieta para S. atricapilla entre olivares matorrales y acebuchares y el gradiente de diversidad de frutos

Tabla 6.11. Relación entre la concentración mineral de frutos con periodo de maduración solapante a Olea europaea y la concentración mineral en esta última especie. Datos de Olea europaea extractados de JORDANO (1987a) y los del resto especies de HERRERA (1987a).

Ca -----	2.37 veces	menor	concentración en el acebuche.
Mg -----	2.20 veces	menor	" "
P -----	1.83 veces	menor	" "
K -----	1.20 veces	mayor	" "
Na -----	Aproximadamente similar concentración.		
Fe -----	1.63 veces	menor	concentración en el acebuche.
Mn -----	Aproximadamente similar concentración.		
Zn -----	1.95 veces	menor	concentración en el acebuche.
Cu -----	1.25 veces	mayor	" "

obtenido.

Div frut	<	Div frut	<	Div frut
olivares	----->	acebuchares	----->	matorrales
spf/m	<	spf/m	<	spf/m
% MVNF	>	% MVNF	>	% MVNF
% ANIMAL	>	% ANIMAL	>	% ANIMAL
% FRUTO	<	% FRUTO	=?	% FRUTO

spf/m = nº de especies de fruto por muestra.

Igualmente sugiero que los frugívoros y concretamente S. atricapilla tienen superiores dificultades para conseguir una dieta equilibrada en olivares con respecto a acebuchares y en estos con respecto a matorrales, debiendo realizar un mayor esfuerzo de búsqueda en los primeros. Estos problemas surgirían tanto en el balance energético y proteico como en el balance mineral y de micronutrientes, y serían una consecuencia de múltiples factores que probablemente actúan conjuntamente:

- Los altos costes de explotación de la aceituna deben conllevar la aparición de mayor proporción de materia animal (ver JORDANO y HERRERA, 1981; JORDANO, 1987c para una conclusión similar) e incluso podría explicar el consumo de MVNF. En cualquier caso y a pesar del alto rendimiento energético de la aceituna, son probables problemas de mantenimiento de las demandas energéticas, habida cuenta de la inferior disponibilidad de artrópodos de los olivares respecto a acebuchares y probablemente matorrales y por tanto su mayor coste de obtención. Consistente con lo expuesto resulta la variabilidad significativa en peso de las capirotadas capturadas en olivar y acebuchar dentro de las mismas quincenas (test de dos colas de rangos y signos de Wilcoxon, ver tabla 6.12.). Cuando el componente temporal del peso es eliminado se obtienen asimismo diferencias significativas (chi cuadrado, $p < 0.05$ en todas las comparaciones)
- La selección de la aceituna es un problema añadido a lo comentado ya que disminuye drásticamente la disponibilidad de fruto, habida cuenta, además, de que el fruto que permanece tras la recogida alcanza altas proporciones de deterioro.
- El fruto de Olea europaea contiene en la pulpa compuestos secundarios tales como taninos y glucósidos (JORDANO, 1988), que actúan como inhibidores digestivos (HERRERA, 1982b; JORDANO, 1988; ZUCKER, 1983); y podría prevenir para niveles de consumo de aceituna superiores (IZHAKI y SAFRIEL, 1989; 1990; ver sin embargo MACK, 1990; SEDINGER, 1990).
- La casi nula diversidad de fruto limita en gran medida el balance de macroelementos, microelementos y micronutrientes, y el pájaro ha de buscar otros

Tabla 6.12.a. Valores de la p asociada el test de rangos y signos de Wilcoxon para determinar diferencias en el peso de las Currucas capirotadas entre cada olivar y el acebuchar a lo largo de cada temporada invernal. Entre paréntesis se indica el nº de quincenas consideradas en cada análisis.

COMPARACION	1989-90	1990-91
Picual-acebuche	0.20 (n = 7)	0.014 (n = 8)
Picudo-acebuche	0.014 (n = 8)	0.022 (n = 7)
Lechín-acebuche	0.03 (n = 8)	0.036 (n = 6)
Hojib1-acebuche	0.11 (n = 8)	0.036 (n = 6)

Tabla 6.12.b. Test de la Chi² para diferencias en el peso de las capirotadas entre cada olivar y el acebuchar, sin considerar el componente temporal. Las clases de peso fueron ≤ 16, (16-17], (17-18] y >18 gramos. Véase apéndice 6.2. para el número de individuos pertenecientes a cada clase en en cada temporada. * = p<0.05; *** = p<0.001.

	1989-90	1990-91
Picual-acebuche	8.49 *	22.45 ***
Picudo-acebuche	25.68 ***	29.47 ***
Lechín-acebuche	9.26 *	43.87 ***
Hojib1-acebuche	10.82 *	25.88 ***

recursos de entrada a estos. Esto se ve agravado por la pobreza de la aceituna en estos elementos respecto a otros frutos "coetáneos" (JORDANO, 1987a).

d) La menor disponibilidad de artrópodos en el olivar hace más costosa energéticamente su inclusión como recurso alternativo de entrada de energía, proteína y minerales.

e) El otro recurso incluido en la dieta (MVNF) es un alimento subóptimo, como consecuencia de menor rendimiento energético y dificultad de asimilación para estas aves (ver TAITT, 1973; AL-JABORAE, 1979; FEARE y MCGINNITY, 1986 para estorninos), y no es habitual en una dieta supuestamente ideal de los frugívoros (caso del matorral). Su inclusión consistente en la dieta, con representaciones relativas considerables, denota altos costes de explotación de recursos más adecuados (TAITT, 1973; AL-JOBORAE, 1979; CATERALL, 1985; FEARE y McNNIGITY, 1986; JORDANO, 1988, 1989b).

VII. SELECCION DE FRUTO

En muchos estudios con aves frugívoras, en condiciones naturales, se han mostrado preferencias en el consumo de frutos habiéndose relacionado dichas preferencias con las características de los frutos disponibles (SHERBURNE, 1972; BAIRD, 1980; SORENSEN, 1981; STILES, 1982; WHEELWRIGHT, 1982; JORDANO, 1984b; MCPHERSON, 1988). Tanto en condiciones naturales como en el laboratorio se han reflejado selecciones de fruto en base a la razón pulpa/semilla (HOWE y VANDE KERCKHOVE, 1981; HERRERA, 1981d), tamaño de la semilla (SORENSEN, 1984; LEVEY, 1987a), masa de la pulpa (JOHNSON et al. 1985), tamaño del fruto (MOERMOND y DENSLow, 1983), tiempos de tránsito de las semillas (SORENSEN, 1984), accesibilidad y facilidad de obtención del fruto (DENSLow y MOERMOND, 1982; MOERMOND y DENSLow, 1983), contenido de azúcar (LEVEY, 1978b), color de los frutos (MCPHERSON, 1988) y razones de beneficio por coste de manipulación del fruto (HEDGE et al. 1991). Sin embargo, la información procedente de estudios de laboratorio en ocasiones no refleja las mismas preferencias que aquellas mostradas en el campo, ya que las razones para las elecciones en la naturaleza son a menudo complejas (SORENSEN, 1981), afectadas por ejemplo por la abundancia de fruto diferencial entre especies y distinta agregación espacial de las plantas (JORDANO, 1984a) .

A lo largo de esta memoria hemos mostrado la existencia de variabilidad en tamaños de aceituna tanto entre olivares como dentro de cada olivar. Menor variabilidad ha mostrado la composición de la aceituna madura. También se ha mostrado la disponibilidad de tamaños adaptables a la anchura bucal del ave. Con este campo de trabajo estamos en condiciones de analizar los modelos de selección de aceitunas.

En el marco de nuestro estudio el análisis de la selección del fruto puede contribuir a esclarecer en qué forma las características estructurales de las aceitunas limitan la ocupación del olivar por frugívoros, así como para aportar conocimiento a los costes de explotación de la aceituna en relación a frutos mediterráneos y en concreto al fruto del acebuche. En el capítulo 3 quedó reflejado que la característica principal que diferenciaba a las aceitunas de otros frutos invernales era fundamentalmente el tamaño. Por tanto prestaremos especial atención a la repercusión de esta variable sobre los modelos de selección. Por otra parte ya hemos mencionado a lo largo de la memoria que el tamaño superdesarrollado del fruto provoca la pauta del picoteo, por lo que en este capítulo pretendemos aproximarnos a los costes que este hábito alimenticio

puede acarrear. Igualmente este capítulo muestra hasta que punto el tamaño de fruto en olivar puede ser determinante para los dos frugívoros mayoritarios en sus posibilidades de explotar más o menos exitosamente la aceituna.

7.1. METODOLOGIA ESPECIFICA.

Experiencias de selección de aceituna

Básicamente los modelos de selección de fruto han sido analizados en el laboratorio a partir de aviarios preparados a tal fin (ver capítulo de material y métodos). Las experiencias se han realizado sobre las dos especies de frugívoros mayoritarios en olivares S. atricapilla y T. philomelos. La selección de aceitunas se ha analizado bajo dos aspectos fundamentales, una la selección de tamaño de fruto y otro la calidad varietal. Los experimentos fueron diseñados como ensayos de pares de elección (MOERMOND y DENSLow, 1983; LEVEY et al. 1984) bien entre clases de tamaño de fruto, bien entre las 4 variedades cultivadas objeto de la presente memoria. Se consideró además un factor adicional, la posición en la que el fruto es elegido (desde una percha o desde el suelo).

Las experiencias de selección de tamaño fueron destinadas a esclarecer cómo y en qué medida las características estructurales del fruto podían influir en las preferencias de ambas especies de frugívoros. Así los frutos fueron clasificados en función de su diámetro menor en 4 categorías:

- tamaño zofairón o fruto abortado, con anchura máxima <6 mms
- tamaño acebuche, con anchura máxima entre 6-10 mms.
- tamaño inframodal, con anchura máxima entre 11-14 mms.
- tamaño modal (en el rango de tamaños más frecuentes en el olivar), con anchura máxima > 14 mms.

Los frutos eran clasificados en celdas de anchura correspondiente a aquella máxima limitante de cada categoría. Para cada clase de tamaño se obtuvo también el peso medio de la pulpa seca y la relación pulpa/semilla. Todas las experiencias sobre preferencias de tamaño fueron efectuadas con frutos de la variedad picual, a fin de eliminar en este caso la variabilidad por calidad varietal.

Las aves se dejaron en ayunas entre 2 y 3 horas antes de cada experiencia. 8 frutos de cada clase se colocaban prendidos en 2 soportes, cada uno con aceitunas de una sola categoría. Del mismo se situaban 8 frutos de cada clase el suelo, en posición alterna a aquella de los soportes. El ave en experiencia se veía implicada, en cada intento alimenticio, en una doble elección: tipo de fruto y posición. Cada experiencia duró dos horas y fue rodada por una cámara de

vídeo.

Posteriormente los cassettes eran examinadas y se registraban los siguientes resultados:

- intentos alimenticios sobre cada clase y posición.
- éxitos y fracasos sobre cada clase y posición.
- tiempo de manipulación en cada clase, posición e intento, independientemente de si éste era o no exitoso.
- secuencia u orden en el que los intentos se sucedían.
- en caso de utilizar la pauta de picoteo, se consideraban secuencias de picoteo, nº de picotazos/secuencia y tiempo invertido en cada secuencia.

Se sometieron a tres individuos de cada especie de ave a experiencia, realizándose con cada uno 3 réplicas por par de elección en aquellos pares que implicaba dos categorías sucesivas (zofairón-acebuche, acebuche-inframodal, inframodal-modal).

Mediante estas 3 réplicas se examinaba para cada individuo y especie la consistencia en la elección como % de elecciones significantes que mostraban la misma preferencia. Además se examinó la existencia de transitividad mediante triplete (si A es preferido a B y éste a C, entonces A ha de ser preferido a C) que implicaron además de las parejas de elección ya citadas a los pares zofairón-inframodal; zofairón-modal; y acebuche-modal. Un solo ensayo sobre cada par por individuo sirvió para mostrar en la mayoría de los casos la existencia de transitividad. Consistencia y transitividad constituyen criterios necesarios y suficientes para asumir modelos de preferencia alimenticia (MOERMOND y DENSLOW, 1983 y referencias allí dadas).

En cada experiencia de selección de tamaño se usaron inicialmente los siguientes análisis estadísticos.

- a) En la comparación de porcentaje de intentos alimenticios sobre cada pareja de clases de tamaño y/o posición se usó Test de igualdad de porcentajes (SOKAL y ROHLF, 1969). Para estos tests sólo se consideraron aquellos intentos realizados hasta que todo el fruto de una clase de tamaño-posición hubiera desaparecido.
- b) En la interacción tipo de fruto-posición se usó Test exacto de Fisher (ZAR, 1984).
- c) En la comparación de éxito-fracaso entre tipos de fruto y/o posición se usó Test exacto de Fisher.
- d) En la comparación de tiempo de manipulación/éxito se usó el test de la U de Mann-Whitney.

e) La existencia o no de azar en la secuencia de intentos tanto para clase de fruto y posición fue determinada mediante test de runs (ZAR, 1984).

6.1.2. Experiencias de picoteo y coste/beneficio.

Para la metodología sobre picoteo nos remitimos al capítulo de material y métodos. No obstante comentaremos algunos aspectos sobre la forma en que hemos calculado la razón coste a beneficio de manipulación del fruto. El coste de manejo del fruto ha sido calculado como el intervalo de tiempo transcurrido desde que el ave extrae un fruto hasta que lo ingiere por completo, o en el caso del picoteo, el tiempo que transcurre en una serie de picoteo. La razón coste-beneficio fue calculada para las 4 categorías de tamaño de fruto establecidas. En consecuencia tuvimos que obtener el peso seco de la pulpa de aceitunas de cada clase. Veinte aceitunas de cada categoría eran mantenidas en el laboratorio a 40 grados hasta peso constante. Posteriormente se extraía toda la pulpa del fruto y se pesaban pulpa y semilla a la aproximación de 0.1 mgrs. Se obtuvo así además la relación pulpa/hueso sobre materia seca. La cantidad de pulpa seca obtenida era multiplicada por el rendimiento energético de la pulpa (ver apéndice) y dividido por el tiempo medio de manipulación para ingestión del fruto, o por la duración de la serie de picoteo en caso de que fuera ésta la pauta de consumo. Se obtuvieron así valores de beneficio/coste expresados como Kcal/segundo de manipulación de la aceituna.

7.2. SELECCION DE TAMAÑOS.

Un alto porcentaje de experiencias de selección de tamaños resultaron significantes (90.32% para S. atricapilla y 75% para T. philomelos). En el caso de S. atricapilla la elección fue siempre por la clase de menor tamaño de cada par de elección, mientras que para la segunda especie, el 69.44% eran significantes sobre el fruto de menor tamaño y el 5.56% sobre los frutos de mayor tamaño (véase tabla 7.1.). Los zorzales mostraron menor proporción de elecciones significantes cuando se comparaban tamaños zofairón y acebuche, siendo además la respuesta a estos tamaños contrarias según los individuos (un zorzal no arrojó ninguna significación en las tres réplicas, otro mostró preferencias por el tamaño zofairón en dos de las tres réplicas y el tercero mostró preferencia significativa por el tamaño acebuche en dos de las tres réplicas). En la mayoría de las elecciones sobre otras parejas de tamaños la elección por los 3 zorzales fue significativa, prefiriendo siempre los frutos de menor tamaño.

Las elecciones fueron por tanto consistentes en la mayoría de la comparaciones, pues la mayoría de las réplicas mostraron el resultado del primer experimento

Tabla 7.1. Porcentaje de elecciones significantes en las experiencias de selección de tamaño de fruto para S. atricapilla y T. philomelos. Se indican también el % de elecciones que resultaron significantes sobre la clase menor y mayor de cada par de elección.

	n	% signifiante	% signifiante sobre clase menor	% signifiante sobre clase mayor
<u>S. atricapilla</u>	31	90.32	90.32	0
<u>T. philomelos</u>	36	75	69.44	5.56

Tabla 7.2. Consistencias en la selección de tamaño sobre cada par de elección que implicaba categorías de tamaño de aceitunas sucesivas. La consistencia es reflejada como % medio de réplicas que mostraron la misma elección signifiante. Entre paréntesis se indica, con la letra inicial de cada categoría, a qué clase de tamaño corresponde el % de elecciones.

	zofairón-acebuche	acebuche-inframodal	inframodal-modal
<u>S. atricapilla</u>	77.78 (z)	100 (a)	100 (i)
<u>T. philomelos</u>	22.22 (z) 22.22 (a)	66.67 (a)	88.89 (i)

Tabla 7.3. Pares de elecciones de clases de tamaño usados adicionalmente para analizar transitividad. Corresponden a dos categorías de tamaño no sucesivas. Se indica el % de dichos pares de elección que resultaron significantes para cada especie. Entre paréntesis se indica, con la letra inicial de cada categoría, a qué clase de tamaño corresponde el % de elecciones.

	zofairón-inframodal	zofairón-modal	acebuche-modal
<u>S. atricapilla</u>	100 (z)	100 (z)	50 (a)
<u>T. philomelos</u>	100 (z)	100 (z)	100 (a)

(tabla 7.2.).

De igual modo fue notable la existencia de transitividad, de forma que si un fruto era preferido a otro en la categoría de tamaño inmediatamente mayor y éste era preferido a un tercero mayor a él, entonces el primero era preferido al tercero. Esto se dio en 16 de las 17 experiencias realizadas (94%) (tabla 7.3.).

Las dos especies de frugívoros mostraron también un alto porcentaje de elección significativa por la posición en la que el fruto era elegido (tabla 7.4.). Así el 64.42% de los ensayos con S. atricapilla mostraron preferencia significativa en los intentos alimenticios por posición, mientras que la selección por posición era todavía más significativa para T. philomelos (94.44% de las experiencias arrojaron significación). La respuesta sobre el lugar donde los intentos alimenticios se llevaban a cabo fue, sin embargo, diferente entre las dos especies. El zorzal mostró preferencia por el suelo en el 91.67 % de los casos, mientras que sólo en el 2.78 % eligió significativamente la percha. Por contra, S. atricapilla realizó significativamente mayor número de intentos desde las perchas en el 38.71%, mientras que en el 25.81% mostraba preferencia por el suelo.

Por otra parte la preferencia por el suelo de T. philomelos fue altamente consistente incluso considerando todas las pares de clases de tamaño posibles (tabla 7.5.). Esta consistencia fue menor en S. atricapilla aunque mostraba mayor número de réplicas con respuesta significativa en favor de las perchas.

Cuando se analizaba la interacción entre tipo de fruto y posición en la mayoría de los casos no se obtenían diferencias en la elección entre tipo de frutos en una y otra posición (Test exacto de Fisher, $p > 0.1$). En los casos en que sí hubo diferencias, los frutos pequeños eran preferentemente escogidos en percha, mientras que los grandes lo eran en el suelo.

Análisis de las secuencias de elección.

El orden en que se sucedían las elecciones sobre clase de tamaño de fruto o posición del mismo fue analizado mediante test de runs con el objeto de determinar si la secuencia de elección difería del azar. Muchas series no entraron en el análisis debido a que todas las elecciones se efectuaron sobre la misma categoría de tamaño o posición, lo cual de por sí determina ya una elección no al azar. En la tabla 7.6. se muestran el número y porcentaje de secuencias que diferían del azar. En la elección de tamaño de fruto las capirotadas mostraron secuencias que de promedio diferían significativamente de azar en el 41.67% de los casos. Para la posición la secuencia difirió del azar en el 35.83%. T.

Tabla 7.4. Porcentaje de elecciones significantes en las experiencias de selección por posición del fruto para S. atricapilla y T. philomelos. Se indican también el % de elecciones que resultaron significantes sobre percha y suelo.

	n	% significativo	% significativo sobre percha	% significativo sobre suelo
<u>S. atricapilla</u>	31	64.52	38.71	25.81
<u>T. philomelos</u>	36	94.44	2.78	91.67

Tabla 7.5.a. Consistencias en la selección de posición sobre cada par de elección de tamaños que implicaban categorías de tamaño de aceitunas sucesivas. La consistencia es reflejada como % medio de réplicas que mostraron la misma elección significativa. Entre paréntesis se indica, con la letra inicial de cada categoría (p = percha; s = suelo), a qué posición corresponde el % de elecciones.

	zofairón-acebuche	acebuche-inframodal	inframodal-modal
<u>S. atricapilla</u>	22.22 (p) 11.11 (s)	66.67 (p) 16.67 (s)	22.22 (p) 44.43 (s)
<u>T. philomelos</u>	0 (p) 88.89 (s)	0 (p) 100 (s)	0 (p) 77.78 (s)

Tabla 7.5.b. Consistencias en la selección de posición sobre cada par de elección de tamaños que implicaban categorías de tamaño de aceitunas no sucesivas. La consistencia es reflejada como % medio de réplicas que mostraron la misma elección significativa. Entre paréntesis se indica, con la letra inicial de cada categoría (p = percha; s = suelo), a qué posición corresponde el % de elecciones.

	zofairón-inframodal	zofairón-modal	acebuche-inframodal
<u>S. atricapilla</u>	66.67 (p) 33.33 (s)	66.67 (p) 0 (s)	0 (p) 50 (s)
<u>T. philomelos</u>	0 (p) 100 (s)	33.33 (p) 66.67 (s)	0 (p) 100 (s)

Tabla 7.6. Resultados de los test de runs para determinación de azar en las secuencias de elección de clases de tamaño y posición en la que el fruto es escogido.

<u>S. atricapilla</u>		CLASE DE FRUTO			POSICION		
<u>individuo</u>	Secuencias al azar	Secuencias no al azar	N	Secuencias al azar	Secuencias no al azar	N	
rojo derecho	0 (0%)	2 (100%)	2	5 (62.5%)	3 (37.5%)	8	
rojo izquierdo	3 (75%)	1 (25%)	4	3 (50%)	3 (50%)	6	
azul	2 (100%)	0 (0%)	2	4 (80%)	1 (20%)	5	
Promedio	58.33	41.67		64.17	35.83		
<u>T. philomelos</u>							
<u>individuo</u>	Secuencias al azar	Secuencias no al azar	N	Secuencias al azar	Secuencias no al azar	N	
azul	0 (0%)	8 (100%)	8	---	---		
verde	2 (23.33%)	4 (66.67%)	6	1 (16.66%)	5 (83.33%)	6	
malva	3 (33.33%)	6 (66.67%)	9	0 (0%)	4 (100%)	4	
Promedio	22.22%	77.78%		8.33%	91.66%		

philomelos mostraba más frecuentemente secuencias diferentes del azar. Así para el tamaño de la aceituna en el 77.78% de los casos la serie no fue al azar. Lo mismo sucedió en el 91.66% de secuencias de posición del fruto. Todas las secuencias que mostraron diferencias del azar resultaron contagiosas (test de una cola, $p < 0.05$), lo que puede apoyar la significación de las elecciones, ya que los frutos significativamente más escogidos estaban también normalmente en las primeras posiciones en la secuencia de elección.

Exito-fracaso en los intentos alimenticios

Todos los resultados comentados hasta este punto hacen referencia al número de intentos alimenticios efectuados. Sin embargo puede ser también de interés explicativo la relación de éxitos y fracasos obtenidos para cada clase de tamaño de fruto.

No hubo diferencias entre capirotadas en el % medio de éxito sobre frutos de zofairón o acebuche (KRUSKAL-WALLIS, $p > 0.1$). Dos capirotadas no mostraron diferencias en intentos exitosos entre zofairón y acebuche (U de Mann-Whitney, $p > 0.05$), mientras que una tercera sí reflejaba mayor éxito sobre zofairón (test de la U, $p < 0.01$). Las currucas capirotadas no hacían, por lo general, intentos de ingesta completa sobre frutos de tamaño inframodal. Ver tabla 7.7. para éxito medio de cada individuo sobre cada categoría de aceituna.

Con respecto a los zorzales, no hubo diferencias significativas entre los tres individuos bajo experiencia en cuanto al porcentaje medio de éxitos en ninguna de las tres clases de tamaño que eran capaces de ingerir completos (zofairón, acebuche e inframodal; KRUSKAL-WALLIS, $P > 0.05$). Raramente los zorzales intentaron ingerir frutos enteros de tamaño modal, y en ningún caso se produjo la ingestión exitosa de estos sin previo picoteo.

Ninguno de los 3 zorzales sometidos a experimentación mostró diferencias en éxito de consumo en las comparación entre aceitunas de tamaño zofairón y acebuche (U de Mann-Whitney, $p > 0.05$). Solamente un individuo reflejaba diferencias en éxito en la comparación acebuche e inframodal (mayor éxito en acebuche), mientras que en la comparación de zofairón-inframodal 2 zorzales tenían mayor éxito sobre zofairón (U de Mann-Whitney, $p < 0.05$) (véase tabla. 7.7.

A pesar de esta frecuente ausencia de significación en la comparación de éxito entre tamaños de fruto, se observaba un gradiente en el porcentaje medio de éxito de los 3 individuos de cada especie sobre cada clase de tamaño.

Tabla 7.7. Porcentaje de intentos exitosos sobre cada clase de tamaño de aceituna consideradas. Los resultados se presentan para cada individuo de cada especie experimentada. Los valores se expresan como porcentaje medio \pm la desviación estándar.

S. atricapilla

individuo	zofairón	acebuche	inframodal	modal
rojo derecho	78.9 \pm 14.7	24.9 \pm 20.6	--	--
rojo izquierdo	78.2 \pm 35.0	58.7 \pm 39.7	--	--
azul	45.9 \pm 26.0	24.7 \pm 22.8	--	--

T. philomelos

individuo	zofairón -	acebuche	inframodal	modal
azul	37.5 \pm 22.4	52.7 \pm 20.0	36.6 \pm 25.9	--
malva	64.9 \pm 20.2	51.0 \pm 12.5	28.8 \pm 17.7	--
verde	77.6 \pm 29.8	66.4 \pm 14.2	24.1 \pm 21.3	--

	<u>S. atricapilla</u>	<u>T. philomelos</u>
Exito medio sobre zofairón (± d.e.)	67.69 ± 28.94	59.99 ± 24.15
Exito medio sobre acebuche "	36.10 ± 27.67	56.70 ± 15.55
Exito medio sobre inframodal "	--	29.81 ± 21.65

Se indica valores medios ± desviación estándar.

Tiempos de manipulación.

Por tiempo de manipulación entendemos el período que va desde que el ave extrae 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 entre el número total de éxitos.

No había diferencias significativas entre capirotadas en esta variable tanto para zofairón como acebuche (KRUSKAL- WALLIS, en todos los casos $p > 0.1$) Dos de las tres capirotadas mostraron diferencias significativas a nivel individual en la comparación de tamaños zofairón y acebuche (U de Mann-Whitney; $p < 0.05$).

Entre los tres zorzales no hubo diferencias significativas en tiempos de manipulación/éxito con zofairón pero sí para acebuche e inframodal (KRUSKAL- WALLIS, $p < 0.01$).

A nivel individual un sólo zorzal invertía significativamente menos tiempo en manipular el zofairón, dos zorzales invertían menos tiempo en el tamaño acebuche que en el inframodal, y los tres individuos experimentados invertían menos tiempo para obtener éxitos en zofairón que en la clase inframodal (U de Mann-Whitney, $p < 0.05$).

Aparentemente el éxito medio obtenido por cada especie sobre cada categoría de tamaño estaba conectado con el tiempo de manipulación total por ingestas (ver figura 7.1.).

En resumen surgían con mayor frecuencia diferencias entre clases de tamaño de fruto en lo que respecta a tiempos de manipulación que en el % éxitos, lo cual hace pensar que el coste de explotación de frutos de diferentes tamaños no estaba tanto en la relación éxitos/fracasos como en diferencias en tiempos de manipulación para cada fruto.

7.3. EL PICOTEO DE LA ACEITUNA.

En esta memoria ha sido ya mencionado que la ausencia general de tamaños adecuados para consumo por ingestión de la aceituna entera provoca una pauta de consumo no legítima en los frugívoros dispersantes. Se trata del picoteo del fruto para extracción de pulpa, procedimiento de consumo no habitual en el matorral esclerófilo. No obstante, esta pauta ha sido anteriormente observada para diferentes frugívoros en medios naturales, por ejemplo para el petirrojo

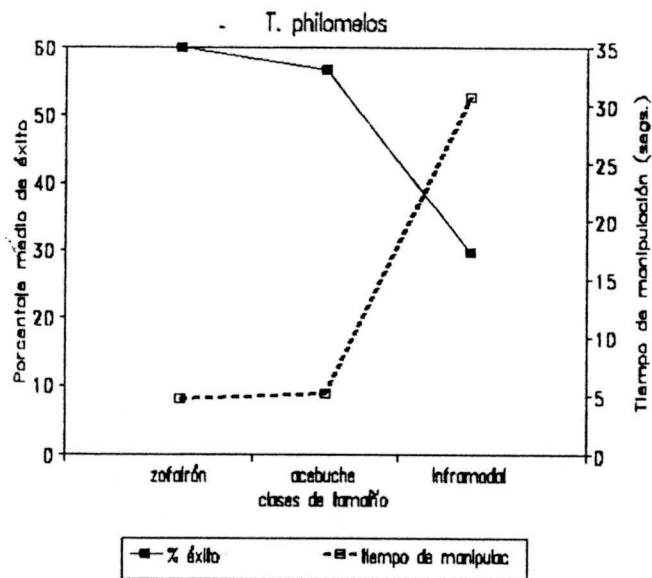
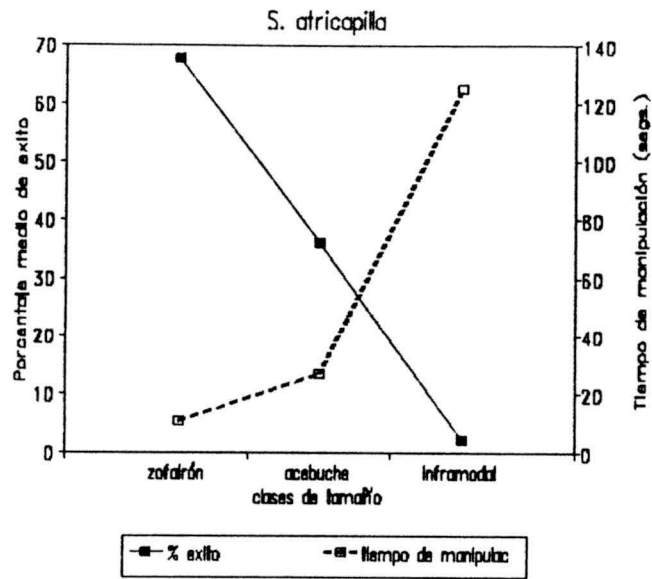


Figura 7.1. Relación entre el porcentaje medio de intentos exitosos sobre las distintas clases de tamaño de fruto y el tiempo de manipulación de las aceitunas. Se muestran los resultados para *Sylvia atricapilla* y *Turdus philomelos*.

Tabla 7.8. Extracción de pulpa en las series de picoteo. Los valores de pulpa se expresan en mgrs. de peso fresco. La transformación a energía se realiza a partir de materia seca, considerando un 60% de humedad. Se dan valores medios \pm desviación estándar.

	<u>S. atricapilla</u>	<u>T. philomelos</u>
pulpa/picotazo	5.78 \pm 2.70	15.32 \pm 5.36
picotazos/segundo	0.45 \pm 0.04	0.27 \pm 0.02
pulpa/segundo	2.63 \pm 1.42	4.06 \pm 1.56
Kcal./picotazo	0.0162 \pm 0.0150	0.0429 \pm 0.0150
Kcal./segundo	0.0074 \pm 0.0043	0.0114 \pm 0.0043

7.9. Frecuencias de aparición de semillas de Olea europaea en muestras de dieta.

	<u>S. atricapilla</u>			<u>T. philomelos</u>	
	<u>Picual</u> n = 170	<u>olivar</u> n = 485	<u>acebuchar</u> n = 271	<u>Picual</u> n = 87	<u>olivar</u> n = 104
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

(DEBUSSCHE e ISENMANN, 1985), capirotadas (HARDY, 1978; LEACH, 1981; JORDANO, 1984a; y observación personal sobre frutos de Crataegus monogyna en setos en el olivar), estorninos (FEARE, 1984) y en general en frugívoros no especializados (no dispersantes) o en aquellos dispersantes de semillas que acceden de forma ocasional a grandes frutos con pulpas de cierta consistencia como Arbutus unedo (HERRERA, 1984b) y Ficus carica (THOMAS, 1979; JORDANO, 1981; 1983), o en el caso de polidrupas como Rubus (JORDANO, 1981; 1982; 1983). Sin embargo, en muchos de estos casos mediante picoteo ingieren y dispersan las pequeñas semillas de estos frutos.

El picoteo de aceitunas ha sido ya señalado con anterioridad para S. melanocephala por TEJERO et al. (1983) y sobre todo para S. atricapilla (TUTMAN, 1969; MUÑOZ-COBO, 1987; JORDANO, com. pers.). Nuestra observación sobre aves mantenidas en laboratorio confirma también esta actitud en Turdus iliacus, Turdus philomelos y Erithacus rubecula. También ha sido comprobada esta actitud en Sturnus unicolor en el campo.

En este apartado abordamos una serie de cuestiones acerca del picoteo, mediante observaciones de esta conducta en aviarios para S. atricapilla y T. philomelos. Entre los aspectos estudiados resaltan fundamentalmente el análisis de las series de picoteo, su duración, cantidad de pulpa extraída y número de picotazos efectuados. También realizaremos una aproximación a la frecuencia con la que ambas especies deberían realizar series de picoteo para equilibrar las demandas energéticas diarias. Finalmente se analizará la razón de beneficio-coste de manipulación de fruto en función de la cantidad de energía introducida por unidad de tiempo de manipulación de la aceituna, y se comparará con aquella obtenida a partir de frutos de acebucho ingeridos completos.

Se usaron 2 zorzales y 3 capirotadas con las que mediante el diseño ya descrito en el capítulo de material y métodos, se estimaron el tiempo medio entre picotazos (dentro de una secuencia), la cantidad de pulpa fresca extraída por picotazo y la cantidad de pulpa extraída por segundo en una secuencia media de picoteo. Los datos de cantidad de pulpa extraída eran posteriormente pasados a mgrs. de pulpa seca usando los datos de la tabla 3.3., y en base al rendimiento energético de la aceituna eran posteriormente traducidos a energía. En consecuencia se obtuvieron datos de cantidad de energía introducida por picotazo y por segundo de manipulación (Kcal/picotazo y Kcal/seg.). Los resultados se muestran en la tabla 7.8. Las capirotadas extraían menor cantidad de pulpa por picotazo que los zorzales (5.78 frente a 15.3 mgrs/pic.) pero realizaban mayor

número de picotazos por unidad de tiempo (0.45 frente 0.27 pic/seg). El resultado final era que los zorzales extraían mayor cantidad de pulpa por unidad de tiempo de manipulación (2.63 frente a 4.07 mgrs/seg). La expresión energética de estos resultados mostraba que los zorzales extraían por cada picotazo 0.043 Kcal representado 0.011 Kcal/seg. Las capirotadas por su parte introducían 0.016 Kcal/picotazo representando 0.007 Kcal/seg.

Con el objeto de determinar cuál podía ser la duración de una secuencia media de picotazos, se usaron las 5 aves anteriores y para incrementar la muestra se utilizaron además los datos de otros 3 zorzales. En estas experiencias se determinaba la duración de cada secuencia de picoteo, y el número de picotazos. El esfuerzo de experimentación fue el siguiente:

	nº de individuos experimentados	nº de experiencias realizadas	series de picoteo examinadas
capirotadas	3	9	145
zorzales	5	21	276

Los resultados obtenidos muestran series de picoteo de aceituna más largas para el zorzal que para la capirotada:

	nº de picotazos efectuados	Duración de la serie	Energía extraída	beneficio/coste
capirotadas	7.56 ± 5.70	16.88 ± 12.63 seg.	0.121 Kcal.	0.0072 Kcal/seg.
zorzales	24.0 ± 23.03	62.60 ± 74.17 seg.	1.030 Kcal.	0.0164 Kcal/seg.

Se expresan valores medios ± desviación estándar.

A partir de esta información y siguiendo la teoría de la alimentación óptima (PULLIAM, 1980) es posible determinar el tiempo que habría de transcurrir entre secuencias para que el pájaro equilibrase su demanda suponiendo una dieta exclusivamente basada en aceituna y una eficiencia digestiva del 100%, y considerando una dieta basada exclusivamente en aceituna y un fotoperiodo invernal de 10 horas. Para ello usaremos la ecuación dada en PULLIAM (1980).

$E = (3.6 \times 10^4 \times C) / (Ts + Th)$ donde **E** = demanda energética diaria. **C** = Energía obtenida por intento alimenticio, en nuestro caso por secuencia de picoteo. **Ts** es el tiempo implicado en la búsqueda de un objetivo alimenticio. **Th** es el tiempo de manipulación de la presa, en nuestro caso la duración de una secuencia de picoteo.

Las demandas energéticas diarias de S. atricapilla y T. philomelos fueron ya calculadas en el capítulo 5 a partir de las ecuaciones de KENDEIGH et al.

(1977) y son concretamente 20.48 y 41.13 Kcal/día respectivamente.

La variable que nos interesa calcular es T_s y conocemos el resto de los factores de la ecuación. Despejando T_s obtendríamos:

La capirotada tendría que realizar, para equilibrar sus demandas energéticas, secuencias de picoteo cada 3.26 minutos. Estas series implicarían 7.56 picotazos de promedio y una duración de 16.88 segundos. Obtendría así una relación beneficio/coste = 0.072 Kcal/seg. de manipulación.

El zorzal debería realizar, para equilibrar sus demandas, secuencias de picoteo cada 13.98 minutos. Estas secuencias durarían de promedio 62.60 segundos y el pájaro realizaría 24 picotazos obteniendo 1.03 Kcal. Obtendría así una relación beneficio/coste = 0.0164 Kcal/seg. de manipulación.

¿Cuáles serían estos tiempos de "búsqueda" si el pájaro ingiriera frutos completos, por ejemplo acebuchina?. En el apartado 6.2. de este capítulo se examinaron los tiempos medios de manipulación por éxito de ingestión para frutos. Este tiempo para el tamaño acebuche es de 26.92 segundos para S. atricapilla y 5.15 segundos para T. philomelos. El beneficio energético que rinde una acebuchina media suponiendo una eficiencia digestiva del 100% es de 0.791 Kcal. En consecuencia considerando estos valores como los correspondientes a T_s y C en la ecuación obtenemos:

La capirotada tendría que consumir un fruto de acebuche cada 22.73 minutos para equilibrar sus demandas, obteniendo una relación beneficio/coste de 0.029 Kcal/seg de manipulación.

El zorzal debería consumir un fruto de acebuche cada 11.42 minutos para equilibrar sus demandas diarias, obteniendo una relación beneficio/coste = 0.153 Kcal/seg. manipulación.

Si comparamos las relaciones beneficio/coste de las dos pautas de consumo de fruto para cada especie, obtenemos que la capirotada obtiene 4.03 veces más energía por segundo de manipulación por ingestión de fruto completo que por picoteo. El zorzal obtiene 9.33 veces mayor cantidad de Kcal/segundo de manipulación mediante ingesta completa que mediante picoteo.

7.4. LA SELECCION DE OLEA EN EL CAMPO.

Si bien las experiencias de selección llevadas a cabo en el laboratorio son orientativas sobre aquellos factores que influyen en la elección del fruto en el campo, en muchos casos (como en el nuestro) no reproducen las condiciones de disponibilidad en el campo (SORENSEN, 1981). En el caso de la selección del fruto de Olea europaea la situación para el pájaro puede ser muy diferente entre

matorrales o acebuchares y olivar, surgiendo la diferencia fundamentalmente como consecuencia de las muy distintas disponibilidades de tamaño. Aquí presentamos información sobre la selección en el campo a partir de semillas ingeridas con los frutos y expulsadas durante la recolección de muestras de dieta. Se consideran dos aspectos fundamentalmente: la frecuencia de aparición de semillas de Olea europaea y la distribución de los tamaños de semillas ingeridos con respecto a la frecuencia de tamaños de las semillas de los frutos disponibles en el campo.

La frecuencia de aparición de semillas de Olea europaea en muestras de dieta de los frugívoros se muestra en la tabla 7.9. La frecuencia de aparición en el olivar y acebuchar para S. atricapilla resulta muy diferente. Mientras que en la variedad silvestre las semillas aparecen en el 55% de las muestras, en el conjunto de las muestras de olivar aparecen en 3.92 % siendo en el olivar de picual en el único prácticamente donde aparecieron (11% de las muestras), precisamente el único donde en las dos temporadas hubo más fruto adecuado para la ingestión completa de esta especie (ver capítulo 3). Estos datos parecen evidenciar que si bien la ingestión completa del fruto es la pauta de consumo habitual para S. atricapilla en el acebuchar, esta práctica en olivares debe de ser mucho menos habitual, debido a la escasez de fruto adecuado, debiendo ser el fruto habitualmente consumido por picoteo (observación personal y com. pers. por J. E. GUTIERREZ, J. MUÑOZ-COBO, J. y E. JIMENEZ). Así conforme transcurre la estación es frecuente observar frutos picoteados tanto en el suelo como en el árbol. Esto queda más claramente de manifiesto cuando el olivar es recogido.

Bastante mayor es la aparición de semillas en muestras de T. philomelos en picual (en el 48.27% de las muestras) el único olivar donde se recabó suficiente información de la dieta de esta especie. El consumo de frutos por ingestión completa debe ser práctica habitual por parte de esta especie en olivares, sobre todo en aquellos con suficientes frutos de la clase inframodal descrita en este capítulo (picual y lechín principalmente). Sin embargo, como ya comentamos en el capítulo 3 esto resulta bastante variable entre cultivares.

Las semillas de acebuche ingeridas por las capirotadas diferían de la distribución de tamaños disponibles en el campo (ver figura 7.2), dándose esta situación en las dos temporadas de estudio ($\chi^2 = 2373.4$, g.l. = 2, $p < 0.001$ en 1989-90; $\chi^2 = 28.10$, g.l. = 2, $p < 0.001$ en 1990-91). Los tamaños ingeridos tendían a ser aquellos de las clases menores, no estando esto relacionado con su disponibilidad. Este efecto fue especialmente marcado para la temporada 1989-90, a pesar de la cuantía de cosecha muy inferior. En la segunda temporada si bien

la frecuencia de las clases de menor tamaño ingeridas estuvo "inflada" con respecto a su disponibilidad, sin embargo la clase modal disponible fue también la clase más consumida (ver figura 7.2.). En cualquier caso parece que las acebuchinas de menor tamaño (como estimado por la anchura de la semilla) son preferentemente consumidos en relación a su disponibilidad.

En olivares S. atricapilla y E. rubecula, cuando consumen frutos completos, realizan claramente selección por los frutos más pequeños, como estimado a partir del diámetro menor de las semillas. Esta es la pauta seguida también por T. philomelos, aunque esta especie puede elegir entre una gama más amplia de tamaños (ver figura 7.3 a y b).

7.5. DISCUSION.

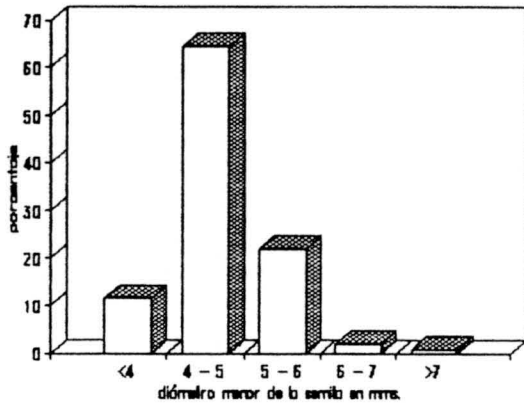
Factores que determinan la selección de aceitunas.

A lo largo de esta memoria hemos sugerido que el tamaño de la aceituna limita su consumo y marca las preferencias por parte de los frugívoros. Manteniendo constantes otras variables como la abundancia, calidad del fruto y accesibilidad (DENSLOW y MOERMOND, 1982; MOERMOND y DENSLOW, 1983), como conseguido en el laboratorio, las aves elegían los frutos de menor tamaño para su consumo. En efecto, dos especies de envergadura tan diferente como S. atricapilla y T. philomelos consumían y realizaban mayor número de intentos sobre los frutos más pequeños de cada pareja de clases de tamaño comparadas, siendo solamente esto menos claro para el zorzal cuando se comparaban las dos categorías de aceituna más pequeñas (zofairón y acebuche). Si bien la proporción de intentos exitosos era superior en los frutos menores de cada comparación, muy frecuentemente las diferencias no fueron significativas. Sin embargo, las diferencias eran mayores y frecuentemente significativas en lo que concierne al tiempo total de manipulación por número de éxitos obtenidos, sugiriendo que las diferencias en asaltos alimenticios a favor de los frutos menores se debían a sus menores tiempos de manipulación.

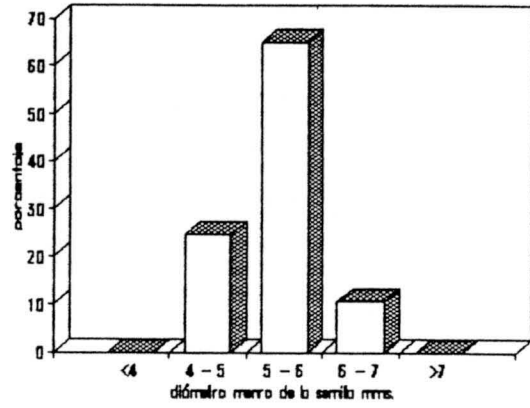
Sin embargo al menos tres factores podrían afectar a la elección (HEDGE et al. 1991): a) la cantidad de pulpa total ingerida (JOHNSON et al. 1985); b) la relación pulpa/semilla (HOWE Y VANDE KERCKHOVE, 1979; HERRERA, 1981d) c) la razón coste a beneficio obtenido por tiempo de manipulación del fruto (HEDGE et al 1991).

La primera de ellas determina la cantidad de energía bruta introducida por el pájaro (JOHNSON et al., 1985); la segunda introduce el efecto de la semilla como lastre no digerible que ocupa un espacio importante en el volumen del

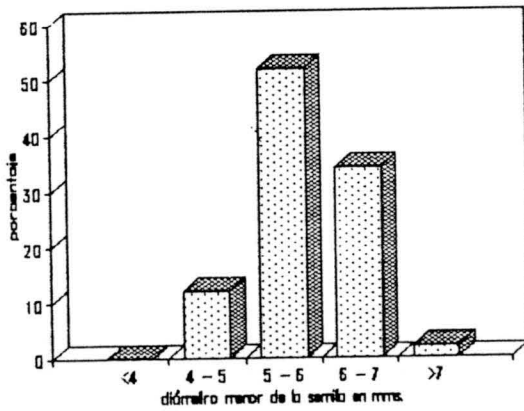
S. atricapilla (acebuche 1989-90)
Frecuencia de semillas ingeridas



S. atricapilla (acebuche 1990-91)
Frecuencia de semillas ingeridas



Acebuche (1989-90)
Tamaños de semillas de frutos disponibles



Acebuche (1990-91)
Tamaños de semillas de frutos disponibles

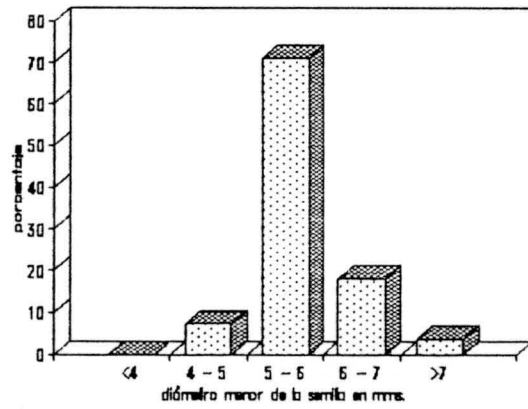
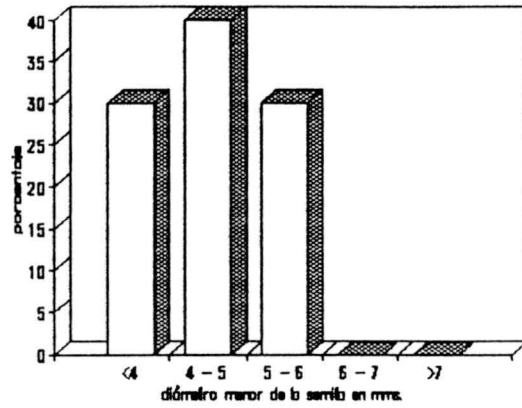
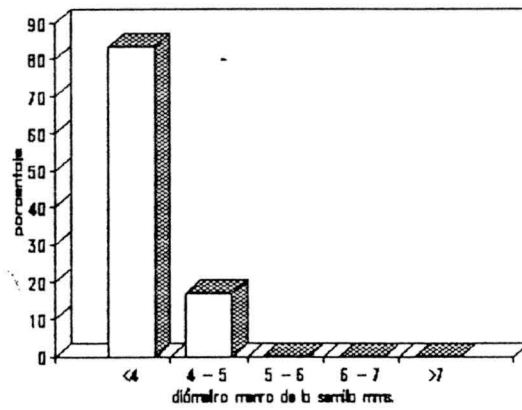


Figura 7.2. Comparación entre la frecuencia de tamaños de semillas de *Olea europaea* var. *sylvestris* (estimado como anchura máxima de la semilla) aparecidas en las muestras de dieta de *S. atricapilla* y la distribución de tamaños de semillas de los frutos disponibles en el campo.

S. atricapilla (olivar)
Frecuencia de semillas ingeridas



E. ruebecula (olivar)
Frecuencia de semillas ingeridas



Olivar
Tamaños de semillas de frutos disponibles

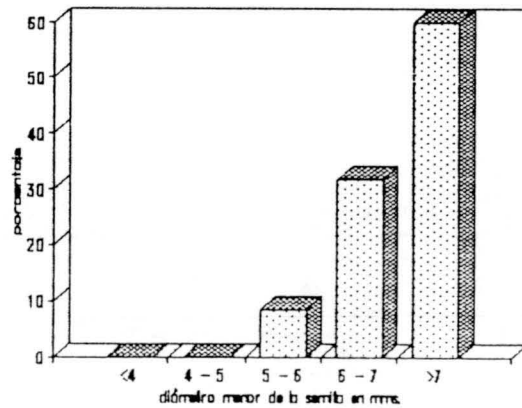
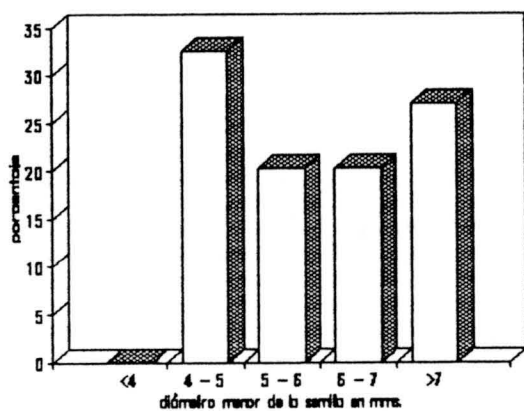


Figura 7.3.a. Comparación entre la frecuencia de tamaños de semillas de aceitunas de la variedad picual (estimado como anchura máxima de la semilla) aparecidas en las muestras de dieta de *S. atricapilla* y *Erithacus rubecula* y la distribución de tamaños de semillas de las aceitunas disponibles en el campo.

T. philomelos (olivar)
Frecuencia de semillas ingeridas



Olivar
Tamaños de semillas de frutos disponibles

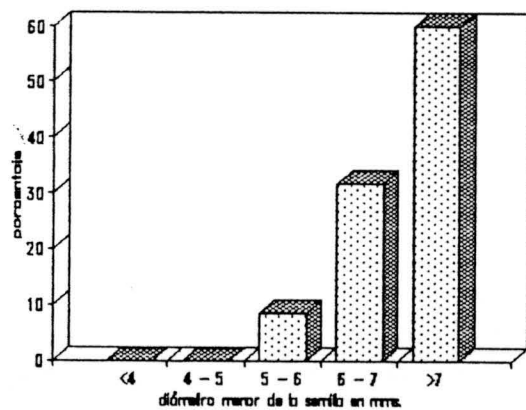


Figura 7.3.b. Comparación entre la frecuencia de tamaños de semillas de aceitunas de la variedad picual (estimado como anchura máxima de la semilla) aparecidas en las muestras de dieta de *T. philomelos* y la distribución de tamaños de semillas de las aceitunas disponibles en el campo.

digestivo y que limita la cantidad de alimento que el ave puede introducir en asaltos alimenticios inmediatos, mientras el digestivo no se vacíe (SORENSEN, 1984; LEVEY, 1986; WORTHINGTON, 1989). La tercera considera el efecto que el tamaño del fruto tiene sobre el coste de manipularlo hasta que el ave consiga tragarlo (HEDGE et al., 1991).

A continuación comentaremos algunos aspectos sobre cada una de ellas y la repercusión que pueden tener en la selección de la aceituna.

a) El "ranking" opuesto entre intentos alimenticios y la cantidad total de pulpa parece descartar a la masa de pulpa como variable determinante en la selección de la aceituna (ver figura 7.4.).

b) Pocos estudios han analizado las preferencias bajo la perspectiva del tiempo de paso del fruto por el digestivo (SORENSEN, 1984; HOWE, 1986). Las repercusiones del procesamiento del alimento han sido largamente discutidas y así por ejemplo, modelos de selección de alimento por herbívoros han predicho que las tasas de procesamiento del alimento en el digestivo son más limitantes para el consumo de alimento que la tasa de entrada del mismo (WESTOBY, 1974), habiéndose sugerido ésto también para aves frugívoras (SORENSEN, 1984; WORTHINGTON, 1989). En consecuencia si las semillas no digeribles ocupan un volumen sustancial del tracto digestivo del frugívoro éste podría ver seriamente afectadas su tasa de entrada de alimento. Este puede ser perfectamente el caso de frutos como el acebuche o las aceitunas, con semillas grandes. En concreto las semillas de acebuche son considerablemente grandes en relación al digestivo de S. atricapilla. Por tanto una vez el ave ha conseguido ingerir el fruto de Olea (ya de por sí costoso) ha de procurar procesar rápidamente las semillas. Las semillas grandes son normalmente regurgitadas (HERRERA, 1984a; JORDANO, 1984a; SORENSEN, 1984; LEVEY, 1986) de forma que así son más rápidamente procesadas que si fueran defecadas. Nosotros hemos observado en laboratorio que las semillas de acebuche son regurgitadas (más raramente defecadas) por las capirotadas. La limitación de entrada de alimento originado por la inclusión de frutos de semilla grande (SORENSEN, 1984; WORTHINGTON, 1989; LEVEY, 1987a) se pone de manifiesto claramente en nuestro estudio a partir de lo observado en el laboratorio. Las capirotadas una vez consumidos frutos de tamaño acebuche, solían reposar en la percha y no mostraban generalmente actividad hasta eliminar la semilla, una vez lo cual habitualmente se dirigían de nuevo a un soporte de frutos para consumir otro. No obstante, las muestras de dieta analizadas en el acebuchar para S. atricapilla mostraron en un 14.76% aparición de dos semillas de acebuche, e

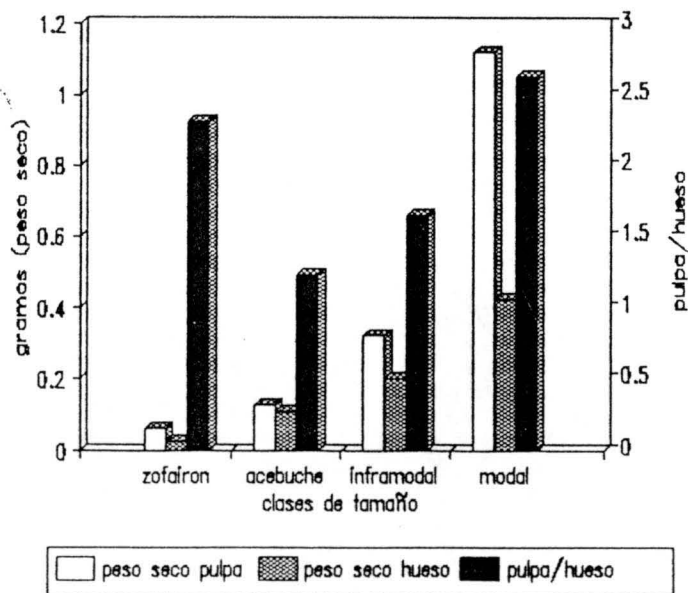
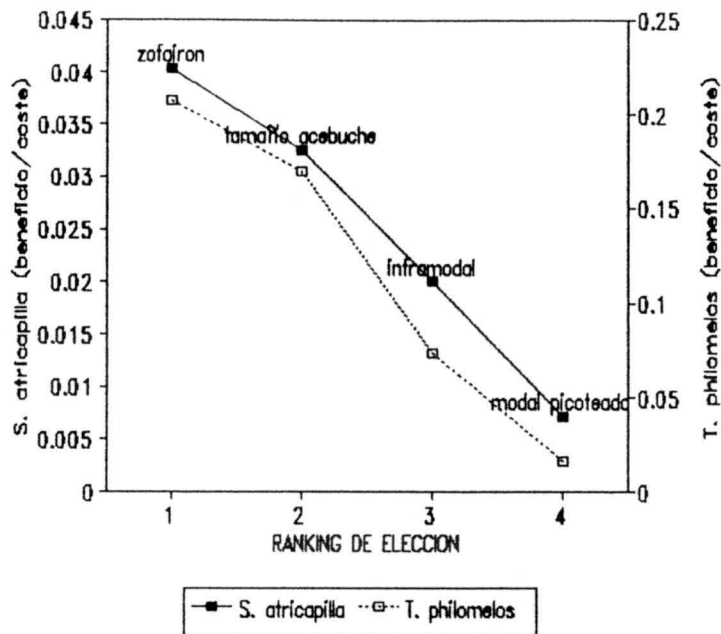


Figura 7.4. Gráfica superior. Se representa la relación entre el "ranking" de elección de las diferentes clases de tamaño de fruto (en el laboratorio) y la razón beneficio a coste de manipulación de la aceituna. Para el fruto de tamaño modal la razón beneficio/coste se estimó en función del tiempo de manipulación en el picoteo del fruto. En los otros tres tamaños se hizo en función de la manipulación para ingestión completa de la aceituna. En la gráfica inferior se representan para cada clase de tamaño aquellos parámetros estructurales del fruto relevantes para los modelos de selección. Compárese la gráfica inferior con el "ranking" de elección de los tamaños de aceituna (ver texto para conclusiones).

incluso algunas muestras incluían 3 y 4 semillas de acebuche (ver tabla 7.9). Por el contrario, en el caso de los frutos zofairón, las capirotadas consumían sucesivamente dos, tres y hasta cuatro frutos en intervalos de tiempo muy cortos. El tamaño del hueso en esta categoría de aceituna es bastante más pequeño que en acebuche, siendo además claramente superior la relación pulpa/semilla.

Sin embargo la relación pulpa/semilla de las distintas categorías de tamaño de aceituna no sigue una relación perfecta con el "ranking" de elección de dichas categorías tanto para S. atricapilla como para T. philomelos (ver figura 7.4.). Esta relación sí se da, aunque de signo opuesto si comparamos "ranking" de tamaño de semillas y el de elección de categorías de aceituna (ver figura 7.4.). En consecuencia los resultados parecen sugerir que los frugívoros en el olivar, y probablemente en acebuchares se ven más afectados por el propio tamaño de la semilla que por la relación pulpa/semilla, apareciendo la selección de fruto realizada negativamente asociada al tamaño de la semilla.

c) Una selección basada en beneficio/coste de manipulación mostraría que las aves exhiben un criterio de preferencia conectado con las predicciones de la teoría de la alimentación óptima (PULLIAM, 1980; PYKE, 1984; MARTIN, 1985), de forma que tenderían a maximizar la razón beneficio a coste de manejo de los objetivos alimenticios (en nuestro caso aceitunas). El coste de manipulación de los frutos está íntimamente ligado a su tamaño relativo con respecto al tamaño del frugívoro y en concreto a la anchura bucal del mismo (HEDGE, et al. 1991, y datos de este estudio). En razón a esto los frugívoros del olivar deberían preferir aquellos tamaños de aceitunas cuyos B/C estuvieran por encima de un cierto umbral (SCHOENER, 1979; STEPHENS y KREBS, 1986), superado el cual, la dificultad de manipulación no haría rentable el consumo de aceitunas en esa categoría de tamaño. Las aceitunas que muestran mayor relación beneficio-coste son precisamente los zofairones; pero además, cuanto mayor es el tamaño del fruto menor es la relación beneficio/coste para ambas especies de frugívoros experimentados. Puesto que el "ranking" de elección de frutos para ambas especies se ajusta al "ranking" de beneficio/coste puede concluirse que esta variable parece ser importante en los modelos de selección de aceituna por ambos frugívoros.

HEDGE et al. (1991) mostraron preferencias de aves basadas en razones beneficio/coste de manejo, y no en razones de peso pulpa/semilla o contenido total de pulpa. Además estos autores mostraron que el tiempo de manejo del fruto incrementaba exponencialmente con la clase de tamaño del fruto. La facilidad con

la que las aves manejaban los frutos de diversas clases de tamaño se reflejó también en el porcentaje de fallos de tragarlos después de que ellos fueran cogidos, lo cual nos ocurrió también a nosotros.

Finalmente resulta de interés comentar que el número de intentos sobre cada posición (percha y suelo) y el % de significación en los ensayos sugieren un comportamiento diferencial entre capirota y zorzales en cuanto al lugar en el que ellos explotan el fruto, indicando que las capirotas más usualmente utilizarán fruto en la percha, aunque también pueden bajar al suelo, mientras que los zorzales, usualmente prefieren utilizar el fruto caído al suelo. Esto puede estar conectado con restricciones ecomorfológicas de ambas especies (MOERMOND y DENSLow, 1985; JORDANO, 1987c, 1991; SNOW y SNOW, 1988) y pueden denotar estratos de consumo de las aceitunas en olivares diferentes para ambas especies.

El picoteo de la aceituna como pauta adaptativa al olivar.

El comportamiento de picoteo de la aceituna parece ser una pauta adaptativa al olivar, puesto que el pájaro si tiene oportunidad consumirá frutos enteros preferentemente (caso del acebuchar). Sin embargo la escasez de aceitunas pequeñas en la mayoría de los olivares obliga a los frugívoros que se establecen en ellos a adoptar en muchas ocasiones esta actitud. El tiempo de búsqueda de frutos maduros sobre una planta es función de su abundancia y dispersión (MARTIN, 1985a), en consecuencia la escasez y dispersión de aceitunas pequeñas en el olivar causan incremento en tiempo de búsqueda y esfuerzo de desplazamiento, que pueden hacer la consecución de estos frutos poco rentables.

Ha quedado reflejado que la pauta de picoteo es bastante más costosa que la ingestión completa de frutos, pues implicará no sólo mayor tiempo de manipulación sino también mayor gasto energético implicado en realizar múltiples picotazos. No obstante presenta también la ventaja de no tener que acarrear con el lastre que representa la semilla (SORENSEN, 1984; LEVEY, 1986, 1987a; WORTHINGTON, 1989), pudiendo dedicar todo su volumen digestivo al procesamiento de material digerible.

Sin embargo nuevas consideraciones pueden agravar el coste de explotación de la aceituna respecto a su ingestión completa. El cálculo del intervalo de tiempo que ha de transcurrir entre secuencias de picoteo o ingestión de fruto completo para equilibrar las demandas no considera la posibilidad de costes de tiempo (y por tanto energéticos) por interferencia conductual, vigilancia ante predación, etc. (MARTIN, 1985a). Los resultados obtenidos por nosotros suponen además eficiencia digestiva del 100% y no tienen en cuenta el lastre que conlleva

la semilla, en caso de ingestión completa del fruto. Por tanto supervalora la relación beneficio/coste de manipulación. Por la misma razón el tiempo transcurrido entre ingestas o secuencias de picoteo habría de ser más corto. Además, las interferencias conductuales (en el campo es frecuente observar las capirotadas en actitudes agresivas respecto a otros individuos; JORDANO, com. personal y observación propia) y el riesgo de predación provocarían acortamiento de las secuencias de picoteo y con ello aumentaría el número de ellas que el ave debería realizar, disminuyendo el intervalo de tiempo transcurrido entre series.

Por otra parte, los tiempos de manipulación por picoteo fueron calculados sobre aceitunas abiertas. Los pájaros en el laboratorio se mostraban generalmente reticentes a comenzar a picotear (sobre todo las capirotadas) si el fruto estaba entero. La mayor dificultad para el pájaro que adopta la actitud de picotear la aceituna radica en abrir el fruto, lo cual le acarrea un tiempo sin obtención de pulpa que no es considerado en las estimas de picoteo. En consecuencia de nuevo el tiempo de manipulación puede resultar infraestimado. En este sentido las aves en sus jaulas, fuera de experimentación, conseguían aparentemente abrir los frutos más fácilmente si varias capirotadas o zorzales compartían la jaula que si estaban solas. Las aceitunas abiertas en el campo por pájaros de mayor tamaño como zorzales o estorninos, podrían ser un atractivo para aves más pequeñas como currucas y petirrojos a la hora de inducir las al picoteo, desgravando el coste de abrirlas (observación personal).

Probablemente la alta recompensa energética de la aceituna permite sufragar los gastos que acarrea el picoteo y todavía permite introducir suficiente energía como para hacer la pauta rentable. Así, en efecto, los resultados muestran que el pájaro tendría tiempo suficiente para obtener la energía para equilibrar sus demandas consumiendo frutos sólo por picoteo. Sin embargo no deja de ser poco rentable respecto a otras actitudes de consumo de alimento, y su práctica debe estar en función de la disponibilidad de recursos alternativos.

Algunos aspectos sobre la selección de *Olea europaea* en el campo.

MUÑOZ-COBO (1987) describió la selección de aceituna realizada por *S. atricapilla*, *T. philomelos* y *Sturnus unicolor* a partir de semillas regurgitadas-defecadas y a partir de análisis estomacales. Sus conclusiones venían a resumirse en que *S. atricapilla* seleccionaba los frutos de tamaño zofairón, mientras que *T. philomelos* seleccionaba frutos de tamaño mayor, en el rango de los tamaños de fruto de acebuche. Por su parte *Sturnus unicolor* ingería preferentemente frutos próximos a los tamaños modales disponibles. Sin embargo, la situación de

disponibilidad de tamaños de aceituna descrita por él difieren sustancialmente de aquellos tamaños encontrados en la presente memoria para cualquiera de los olivares considerados. MUÑOZ-COBO encontraba abundante fruto abortado (zofairón) y mayor gama de tamaños pequeños de lo reflejado por esta memoria. La situación descrita por MUÑOZ-COBO (op. cit) es aparentemente poco frecuente temporal y espacialmente. Sin embargo, tuvimos la oportunidad de comprobar este hecho en una pequeña parcela donde conseguimos suficientes frutos (tanto de tamaño zofairón como acebuche) para realizar las experiencias de selección. Olivares de estas características, si bien en muchas ocasiones poco productivos, mejoran notablemente las posibilidades de selección de los frugívoros en el olivar. En estos olivares, los modelos de elección de los frugívoros probablemente se ajustan bastante a aquellos descritos en esta memoria a partir de experiencias de laboratorio (MUÑOZ-COBO, op. cit.)

Sin embargo, las preferencias mostradas por las dos especies frugívoras analizadas en el laboratorio no encuentran reflejo en la dieta en los olivares. Así las capirotadas aparentemente ingieren muy pocos frutos completos en el olivar, lo que denota que los tamaños pequeños de aceituna (zofairón o acebuche) son en general raramente incluidos en la dieta. La explicación a ello está en la escasez de estos frutos en la mayoría de los olivares, lo cual no descarta que estas pequeñas aceitunas sean selectiva y consistentemente consumidas en olivares donde aparezcan frecuentemente (MUÑOZ-COBO, 1987), o incluso sean de hecho selectivamente buscadas a pesar de su escasez. Valga como prueba de ello la aparición de semillas de aceituna en el 11% de las muestras de capirotada en picual respecto a un 1-2 % de aceitunas disponibles de tamaño adecuado en este olivar. La frecuencia de aparición de tamaños adecuados en el resto de las parcelas de olivar de este estudio fue prácticamente nula para S. atricapilla y asimismo fue nula la presencia de semillas de aceituna en las muestras de dieta.

El zorzal común muestra mayor frecuencia de aparición de semillas de aceituna, siendo también el tamaño de las mismas mayor. Sin embargo aún muestra selección sobre los tamaños disponibles tendiendo hacia los menores tamaños.

Por otra parte los resultados obtenidos en el acebuchar muestran que las capirotadas parecen elegir preferencialmente frutos de menor tamaño de semilla. El tamaño de la semilla, estimado a partir de su diámetro menor está relacionado con el tamaño del fruto estimado por su diámetro menor ($r = 0.781$, $n = 50$, $p < 0.001$), sin embargo, la anchura máxima de la semilla sólo explicaría el 61% de la varianza en anchura máxima de la acebuchina ($r^2 = 0.61$). Por tanto no queda

claro si la selección por frutos con menores semillas es consecuencia de la elección de frutos de menor tamaño (consecuencia de mayores tiempos de manipulación) o si la selección se establece sobre frutos con menor carga de semillas, puesto que para esclarecer esta cuestión deberíamos conocer el diámetro menor real de los frutos ingeridos. Esta puede ser una interesante cuestión a tratar en futuros estudios sobre selección de acebuche y sus repercusiones para la dispersión de las semillas.

En cualquier caso la acusada diversidad de tamaños que muestra el acebuche podría tener importantes repercusiones para la dispersión para cada planta individual. Así acebuches que establezcan frutos grandes, podrían verse en desventaja competitiva respecto a aquellos que establezcan frutos de menor tamaño, más aún si ello tiene un componente genético individual. Frutos más grandes sufrirán mayor proporción de fracasos por el frugívoro mayoritario (las currucas capirotadas), y de forma más importante serían selectivamente menos consumidos por representar menores razones beneficio/coste de manipulación, presentar mayores semillas, y ser más susceptibles a interacciones de orden superior (por ejemplo predación por insectos, JORDANO, 1987a). Una tendencia selectiva semejante por parte de frugívoros pequeños (E. rubecula, S. melanocephala ...), habituales en el matorral, podría sumar para este efecto negativo sobre las acebuchinas de tamaño grande. De igual forma, frugívoros de mayor tamaño podrían preferir acebuchinas más pequeñas, como sugerido por las experiencias de aviario, lo que agravaría la situación de acebuches que establezcan frutos grandes, y aunque ello no fuera así son los frugívoros de menor tamaño, y en concreto S. atricapilla, los que llevan a cabo la mayor movilización de semillas de acebuche (JORDANO, 1987a, y evidencias que se desprenden de esta memoria). En cualquier caso todo ello requiere investigación adicional por lo que hay que ser cautos en las conclusiones sobre este aspecto. Así podrían surgir diferencias en el ranking "beneficio/coste" entre frutos de acebuche y frutos de olivo.

***VIII. DISCUSION GENERAL:
LA PREADAPTACION DE
LOS FRUGIVOROS AL
CULTIVO DEL OLIVAR***

Los frugívoros desempeñan, entre otras cosas, un papel diseñador de la comunidad vegetal que se establece en un hábitat determinado (HERRERA 1985b). En el área Mediterránea, y en concreto en el gradiente altitudinal del Valle del Guadalquivir, la asociación de frugívoros que habita las localidades de llanura es diferente de aquella que habita las localidades de montaña. Mientras que las primeras están dominadas por pequeños frugívoros (fundamentalmente de los géneros Sylvia y Erihacus), las segundas están compuestas principalmente por frugívoros de mayor tamaño (género Turdus) (HERRERA, 1984b; JORDANO, 1984a). Los pequeños frugívoros, a consecuencia de su tamaño, tienen requerimientos energéticos proporcionalmente mayores, y ello puede provocar el establecimiento de las llanuras como cuarteles de invernada, mientras que los frugívoros de mayor tamaño pueden ocupar más fácilmente localidades de montaña (HERRERA, 1985b). Pero, además, los requerimientos energéticos superiores de las aves de menor tamaño puede originarles la necesidad de componer su dieta a base de objetivos alimenticios más energéticos.

En este sentido, en el área Mediterránea el carácter altamente recompensante de ciertos frutos invernales ha originado que los pequeños frugívoros hayan modelado los matorrales de llanura favoreciendo con su acción dispersora selectiva la dominancia en éste de unas pocas especies de frutos como Pistacia lentiscus, Olea europaea (HERRERA, 1985b), que se caracterizan por su maduración invernal y alto contenido lipídico (HERRERA, 1984b; JORDANO, 1984a). La actividad de estos frugívoros habría "filtrado" también las especies de plantas mejor adaptadas por sus niveles de producción y tamaño (JORDANO, 1984a; HERRERA, 1985b). La combinación de ambos factores, necesidades de frutos con alto contenido energético y pequeños tamaños para los frugívoros de menor tamaño, frente a requerimientos menos estrictos de los frugívoros de mayor envergadura, ha configurado, a lo largo del Valle del Guadalquivir, asociaciones de plantas de matorral diferentes entre localidades de llanura y localidades de montaña (HERRERA, 1984 b, 1985b). Así las características de los frutos de las llanuras se aproximan más a los requerimientos de los frugívoros de pequeño tamaño, mientras que los frutos de localidades de montaña son menos ricos en lípidos y frecuentemente más grandes (HERRERA, 1984 b, 1985b)

En cualquier caso la actividad dispersora de los frugívoros y sus diferenciales preferencias entre frutos pueden conllevar que el medio se adecúe cada vez más a los requerimientos de los frugívoros.

El sostenido frugivorismo invernal de estas especies se basa precisamente en una o dos de estas plantas mayoritarias, que polarizan el consumo de frutos (JORDANO, 1988; 1989b). Aquellas especies dispersantes que incluyen fracciones minoritarias de fruto en la dieta, sólo consumen los frutos más abundantes (JORDANO, 1984a). Por el contrario especies de fruto raras son exclusivamente consumidas por los frugívoros más abundantes, quienes, a su vez, son los que manifiestan dietas mayoritariamente frugívoras.

La combinación de altas recompensas nutritivas y elevados niveles de producción de los frutos dominantes, sacian las demandas energéticas de grandes contingentes de individuos frugívoros, al menos en años de buenas cosechas (HERRERA, 1984b, JORDANO, 1985), mientras que la inclusión de las especies minoritarias parece estar conectada con la entrada de micronutrientes y minerales (JORDANO, 1988; 1991 y referencias allí dadas).

Precisamente el olivo es la variedad cultivada de una de estas especies dominantes del matorral, Olea europaea var. sylvestris, y en consecuencia la capacidad de los frugívoros de mantener dietas con altas fracciones de este fruto (véase en nuestro estudio los resultados correspondientes a la parcela de acebuchar) sugiere la posibilidad de que estas especies sean también capaces de sostener su frugivorismo invernal a base de aceituna.

El matorral, que antaño ocupara grandes extensiones, ha sido prácticamente eliminado y sustituido por el cultivo. Las especies frugívoras que habitan los escasos matorrales del Sur de España durante el otoño e invierno, han podido verse preadaptadas al cultivo merced a una serie de características semejantes entre el matorral y el olivar, semejanzas que conciernen fundamentalmente a los frutos. Entre las más notables resaltan:

- * Fenología de fructificación, maduración y caída al suelo del fruto.
- * Calidad del fruto (alta recompensa energética y nutritiva)
- * Coloración del fruto
- * Alternancia de cosechas
- * El cultivo se halla perfectamente integrado en el ámbito mediterráneo, ocupando fundamentalmente las "llanuras" en el Valle del Guadalquivir.

No obstante el olivar mantiene diferencias con el matorral que atañen fundamentalmente a:

- * tamaño y forma de los frutos
- * abundancia y diversidad de frutos
- * permanencia del fruto en el campo (como consecuencia de la recolección de la

aceituna)

* Estructura y complejidad de la vegetación.

* Disponibilidad de recursos alternativos.

Por otra parte, la respuesta a este "nuevo panorama" por parte de cada una de las diferentes especies frugívoras es claramente distinta, como ha quedado de manifiesto a lo largo del estudio, surgiendo diferencias que implican tanto a los niveles poblacionales como a la explotación de los recursos tróficos y en concreto la aceituna. Todo parece indicar que unas especies han sido capaces de adaptarse al olivar mejor que otras. ¿En qué radican las diferencias?. La respuesta a esta cuestión hay que buscarla en aquellas variabilidades existentes entre olivares y matorrales en características relevantes para el consumo de frutos y en el mantenimiento de una dieta basada en este tipo de recurso. De igual forma puede tener valor explicativo la consideración de las variabilidades relativas de las especies entre olivares y matorrales, así como determinandas características ecomorfológicas de los frugívoros que pueden explicar variaciones en la capacidad de explotación de un recurso o adaptación a las características fisonómicas de un hábitat (véase PULLIANEN et al. 1981, HERRERA, 1984a; SANTANA y MILLIGAN, 1984; MOERMOND y DENSLOW, 1985; WHEELWRIGHT, 1985; JORDANO, 1987c; en el caso concreto de frutos).

La explotación del fruto en el olivar puede darse en dos niveles (MUÑOZ-COBO, 1987). Por un lado puede aprovecharse la aceituna en el suelo, una vez que ya madura comienza a caer. Por otro, puede llevarse a cabo sobre el mismo árbol, donde las aceitunas están suspendidas en ramitas a las que para acceder el pájaro ha de tener una contrastada habilidad de percheo. Algunas aceitunas pueden ser también explotadas en el tocón del olivo (originado como consecuencia de podas repetidas) o desde ramas secundarias con suficiente grosor para soportar pesos considerables (como en el caso de los zorzales). En cualquier caso la capacidad de explotar la aceituna adecuadamente en suelo o árbol está limitada por la morfología externa del ave. En este sentido el olivar favorecería básicamente a dos grupos de frugívoros. Por un lado aquellos percheadores y rebuscadores del fruto y por otro frugívoros que utilizan pautas de búsqueda del alimento en el suelo. Los estorninos y zorzales pertenecen claramente a este segundo grupo (SMITH, 1974 a,b; HERRERA, 1984a; MOERMOND y DENSLOW, 1985; MUÑOZ-COBO, 1987; SNOW y SNOW, 1988), como reflejan también los resultados de este estudio con zorzales, en el sentido de claras preferencias por consumir aceitunas en el suelo con respecto a la percha. Por su parte, las currucas están identificadas con el

grupo de los percheadores (LEISLER, 1980). Se han descrito además capacidades diferentes de percheo dentro del género Sylvia, directamente asociadas con la morfología de las extremidades posteriores (LEISLER, 1980; LEISLER y WINKLER, 1985; JORDANO, 1987c). Así S. atricapilla es una especie mejor adaptada a perchar que sus congénicas S. melanocephala y S. undata, y además estas últimas están adaptadas a la explotación de arbustos de mediana y baja altura, mientras que la primera utiliza más el arbolado (JORDANO, 1987c; CUADRADO, 1987). En consecuencia ligeras variaciones en la morfología de las extremidades posteriores pueden influir el grado de frugivoría por restringir la accesibilidad a los frutos. Entre las tres especies hay también una gradación de tamaño que se refleja además en la posibilidad de aprovechar los frutos en los matorrales (JORDANO, 1987c), así S. atricapilla tiene un régimen claramente frugívoro (> 70% en volumen), S. melanocephala omnívoro (50-70% frutos), mientras que en el caso de S. undata la dieta es mayoritariamente insectívora (< 25% de frutos) (JORDANO op. cit.).

De forma similar Erithacus rubecula es una especie menos adaptada a la alimentación usando perchas que las currucas, estando más facultada para alimentarse en el terreno entre la maraña de vegetación o a consumir frutos en vuelo (SNOW y SNOW, 1988), lo cual está relacionado con la estructura de sus patas largas y delgadas para la locomoción en el suelo y sus alas más redondeadas y cortas que le permiten rápida aceleración y mayor eficiencia en consumo de frutos a vuelo (SNOW y SNOW, 1988).

Todo lo comentado sugiere posibilidades de adaptación diferentes de las especies al olivar, debido a que se trata de un medio arbolado, carente de cobertura arbustiva y debido también a que en el tamaño superdesarrollado del fruto se convierte claramente en un elemento limitante. En concreto las 3 currucas invernantes en el área mediterránea, manifiestan una gradación de ocupación del olivar y variabilidad respecto al matorral que mantiene la direccionalidad de los aspectos arriba comentados. Así S. atricapilla es abundante en olivares, mientras que S. undata es escasísima y S. melanocephala baja considerablemente su densidad respecto a matorrales. En consecuencia el olivar sería un habitat invernal claramente inadecuado para la curruca rabilarga, subóptimo para la cabecinegra, y más adecuado para la curruca capirotada. No obstante, la disponibilidad de tamaños es claramente limitante para todas las currucas, como ha sido reflejado a lo largo de esta memoria, y al menos las dos últimas desarrollan pautas de consumo de aceituna oportunistas que

implican peores relaciones coste-beneficio, directamente conectados a mayores tiempos de manipulación del fruto. En definitiva, si estas limitaciones tienen un efecto real sobre estas especies frugívoras debería corroborarse con un descenso general de sus abundancias con respecto a medios menos alterados como son acebuchares y matorrales. Este estudio refleja la existencia de dichas variabilidades en las densidades de las 3 currucas que reafirman tales sugerencias.

En consecuencia, el propio tamaño del frugívoro parece tener un efecto limitante en su posibilidad de ocupación del olivar. Así entre las especies que entran en los olivares en invierno los de mayor tamaño (los zorzales común y alirrojo) y las currucas capirotadas son también las especies que muestran menor variabilidad relativa con respecto a matorrales y acebuchares, mientras que los de menor tamaño, petirrojos, curruca cabecinegra y curruca rabilarga muestran mayor variabilidad. Esto, de nuevo, está relacionado con el hecho de que la intensidad de frugívorismo está conectado con el tamaño del frugívoro a través de la diversidad de tamaños de fruto (y por tanto de especies) a los que el frugívoro puede acceder a consecuencia de su propio tamaño y en concreto de los caracteres morfológicos de su pico y boca (WHEELWRIGHT, 1985; JORDANO, 1987c). El tamaño exagerado del fruto de la aceituna tiene mayores repercusiones en este sentido que las limitaciones impuestas por los tamaños de fruto en el matorral. No obstante, las notables variabilidades en forma y distribución de clases de tamaños en el olivar, tanto a nivel local como regional, pueden facilitar y suavizar las limitaciones de tamaño, aunque esto vuelve a ser más factible para los frugívoros más grandes. En este sentido las notables diversidades de fruto que pueden darse en algunos olivares y temporadas provocadas por la aparición de fruto abortado (MUÑOZ-COBO, 1987), con características nutritivas semejantes a las aceitunas normales pero tamaños semejantes al lentisco, y/o la presencia de setos parcelando olivares (con especies como Pistacia lentiscus, Olea europaea var. sylvestris, Asparagus spp., Rosa canina, Crataegus monogyna etc..) aproximan las condiciones a aquellas de acebuchares y en menor grado a los matorrales. La conservación y fomento de estos setos en el olivar adecuaría notablemente sus características a los requerimientos de los frugívoros, posibilitando la consecución de mayores diversidades de frugívoros.

Tanto el efecto limitante del tamaño y diversidad de frutos en el olivar se reafirman cuando se analizan las relaciones entre la disponibilidad de fruto y la abundancia de las especies frugívoras en un marco más general. El hecho de

que dichas relaciones se mantenga sólo cuando consideramos olivares, pero que no se den o sean de signo opuesto si se incluyen acebuchares y matorrales (ver capítulo 5), sugiere que la abundancia de frugívoros, en el marco de los medios productores de frutos del Valle del Guadalquivir, responde en mayor medida a la disponibilidad de tamaños adecuados o a la existencia de mayores diversidades de fruto que a la disponibilidad global de fruto. En relación con esto puede estar también el hecho de que los frugívoros incluyan aceituna en la dieta en olivar en función de la disponibilidad de tamaños adecuados (como queda ejemplificado por la curruca capirotada).

La intensidad del frugivorismo de la especie, directamente afectado por factores de la morfología externa (HERRERA, 1984a) del ave parece también afectar a la capacidad de ocupación de los olivares. Aquellos frugívoros que manifiestan menores variabilidades relativas (densidad en matorral-densidad en olivar/densidad en matorral) entre olivares y matorrales, en momentos de máxima disponibilidad de fruto, son precisamente los que muestran dietas más frugívoras en el matorral (datos procedentes de JORDANO, 1984a), como sugiere la correlación significativa encontrada entre la variabilidad y la fracción de fruto en la dieta y el índice de frugivorismo de cada especie en matorrales ($r = -0.84$, $p = 0.005$; $r = -0.69$, $p = 0.038$ respectivamente; $n = 9$ especies. A las variables se les aplicó la transformación angular. Las especies que se incluyeron fueron las curruca capirotada, cabecinegra y rabilarga; el petirrojo, los zorzales común y alirrojo; el mirlo; el rabilargo; y el colirrojo tizón). La correlación no fue significativa con la frecuencia de aparición de fruto ($r = -0.41$, $p = 0.27$). Sí se encontró correlación de signo positivo con la fracción animal en la dieta ($r = 0.80$, $p = 0.01$), que manifiesta que los frugívoros con abundancias más variables entre olivar y matorral eran aquellas con una dieta más insectívora en este último medio. En consecuencia las especies más frugívoras del matorral parecen las mejor adaptadas al olivar. Por el contrario, las especies con mayor variabilidad están conectadas a dietas insectívoras y esto puede guardar relación con la inferior disponibilidad de artrópodos en olivares que en acebuchares y probablemente matorrales.

Por tanto, además del tamaño limitante de las aceitunas, hay otras limitaciones importantes en el olivar que pueden contribuir a la variabilidad en abundancia de cada especie frugívora observada entre olivares y matorrales. Entre ellas destaca la prácticamente nula diversidad de fruto y la menor disponibilidad de recursos alternativos adecuados (en concreto invertebrados). La inferior

diversidad de frutos se refleja en el consumo de un menor número de especies de frutos en la dieta y en una menor representación global del fruto en la ingestas (véase también JORDANO y HERRERA, 1981; JORDANO, 1987c). Esto se debe a que dietas muy o totalmente frugívoras han de ser diversas ya que ninguna especie de fruto simple proporciona la combinación de nutrientes requerida (FOSTER, 1978; HERRERA, 1981a; MOERMOND y DENSLOW, 1985; JOHNSON et al. 1985; HERRERA, 1987a; JORDANO, 1988). Por contra, la también inferior disponibilidad de artrópodos no se manifiesta en los olivares en una menor inclusión de ellos como componentes de la alimentación de los frugívoros, sino todo lo contrario. En consecuencia los artrópodos están siendo en los olivares activamente buscados por los frugívoros, probablemente como consecuencia de la necesidad de diversificar las ingestas para balancear la entrada de nutrientes y energía. En cualquier caso todo ello sugiere mayores problemas de supervivencia en olivares que en acebuchares y en éstos que en matorrales. En consonancia con ello debe estar la inclusión de materia vegetal no fruto (hojas y flores de arvenses), atípica en la dieta de los frugívoros en medios no alterados como los matorrales (JORDANO y HERRERA, 1981; HERRERA, 1984b; MCPHERSON, 1987; JORDANO, 1988; 1989b; WHITE y STILE, 1990; LOISILLE, 1990).

La estructura y complejidad de la vegetación pueden también afectar las abundancias de ciertas especies e incluso imposibilitar la ocupación de los olivares por otras. Así, especies marcadas consumidoras de fruto en los matorrales (HERRERA, 1981 b,c) son bastante escasas o inexistentes en olivares. Entre ellas destaca T. merula. Su ausencia en el olivar debe estar causada por requerimientos más estrictos de hábitat estando fundamentalmente asociada a coberturas arbustivas elevadas. Por otra parte, aunque el consumo de Olea europea por esta especie ha sido anteriormente registrado, no parece consumir frecuentemente esta especie (MUÑOZ-COBO, 1987). Los mirlos, abundantes en los matorrales del Sur de España, son por contra escasos en el acebuchar estudiado por nosotros, lo que apoya la idea de requerimientos estrictos. Similares conclusiones pueden ser aportadas para Erithacus rubecula, aunque son bastante más abundantes en el acebuchar.

Un factor que puede influir sobre la configuración del olivar como centro de invernada de frugívoros guarda relación con la variabilidad espacial (local y regional) y temporal (tanto intraestacional como interanual) en las cuantías de las cosechas, fenologías de maduración, evolución del cosechado y en definitiva en la disponibilidad de fruto. Esta variabilidad, que podría tener un componente varietal, juega un papel amortiguador en la disponibilidad de

aceituna en el conjunto del Valle del Guadalquivir que confiere un carácter de predecibilidad al asegurar unos niveles suficientes de recurso en todo el Valle en cualquier temporada y en cualquier momento. Numerosos estudios han mostrados que los frugívoros tienen capacidad para rastrear disponibilidades de fruto temporal y espacialmente variables (CROME, 1975, WHIDE, 1980; FINLAYSON, 1981; JORDANO, 1985; LEVEY, 1988a; LOISILLE y BLAKE, 1991), y esto ha sido también mostrado para el olivar (MUÑOZ-COBO, 1987, y presente estudio). Una de las propiedades que los facultan para ello es su capacidad de nomadismo y migración regional (referencias). En el olivar las diferentes fenologías, cuantías de cosechas y la recolección del fruto originan drásticas variaciones en disponibilidades de fruto de forma que los frugívoros deben realizar desplazamientos a escala local y a macroescala para rastrear la disponibilidad de aceituna. Zorzales y currucas, al menos la capirotada, son especies con elevados nomadismos invernales (SIMMS, 1978; SANTOS, 1980; DEBUSSCHE e ISENMANN, 1984) que las capacitarían para responder a estas variabilidades. Por contra, Erithacus rubecula y Turdus merula se caracterizan por su bajo nomadismo invernal (para Erithacus ver LACK, 1943; DEBUSSCHE e ISENMANN, 1984; DINATTI, 1985; para Turdus merula ver SANTOS, 1980; LUNDBERG, 1985). Por otra parte, el olivar es un monocultivo muy simplificado que ocupa enormes extensiones en las que prácticamente el único tipo de fruto disponible es la aceituna. Esto debe imponer un mayor erratismo a los frugívoros por la necesidad de consumir otros frutos, por lo que de nuevo el bajo nomadismo de las dos últimas especies dificultaría su adaptación al cultivo. Así en olivares parcelados y con frecuentes setos es más común la presencia de Erithacus rubecula y aparece también Turdus merula (MUÑOZ-COBO, 1979; MUÑOZ-COBO y PURROY, 1980). Por tanto, para aquellos frugívoros con mayores capacidades de rastrear disponibilidades de fruto, el olivar se constituye como un medio más adecuado para la invernada y alternativo a los matorrales en temporadas de malas cosechas en éstos (RODRIGUEZ et al. 1986; JORDANO, 1985).

En resumen, un cúmulo de factores, en muchas ocasiones interconectados, contribuyen a facilitar la adaptación de las aves frugívoras al cultivo. La valoración del efecto e importancia relativa de cada uno de ellos en la configuración de los niveles poblacionales de cada especie en el olivar es de difícil determinación. Sin embargo, los mismos patrones que "funcionan" en el matorral parecen constituir los pilares de la relación fruto-frugívoro en los olivares (relaciones de disponibilidad de fruto-abundancia de frugívoros, modelos

de selección de fruto, construcción de dietas diversas, limitaciones ecomorfológicas al consumo de frutos...) y son precisamente la base sobre la que se asienta la adaptación de los frugívoros al cultivo.

Quiero terminar esta memoria retomando un párrafo de HERRERA (1983) que sintetiza el actual papel de los olivares para los frugívoros en el área Mediterránea: "Cuando el matorral natural termine por desaparecer, los olivares se convertirán en "museos" de la avifauna frugívora que mantuvo relaciones de mutualismo con las plantas productoras de frutos invernales. Los frugívoros quedarán relegados al papel de predadores de frutos sobre la base del mutualismo extinto del que fueron parte decisiva, constituyéndose en un anacronismo vivo".

CONCLUSIONES

- El fruto del olivo presenta mucha más variabilidad de la que en principio se podría suponer:

A lo largo del valle del Guadalquivir los olivares ofrecen heterogeneidades en tamaño de fruto tanto a una escala local como regional. Ello repercute en diferentes distribuciones de frecuencias de tamaños de aceituna adecuados para la ingestión completa por los frugívoros, diferencias que son más marcadas entre olivares que dentro de cada uno de ellos. Sin embargo, en general la frecuencia de tamaños de aptos para su ingestión completa por los frugívoros es muy escasa, acentuándose especialmente para frugívoros de pequeño tamaño.

Son asimismo variables las cuantías de las cosechas, mostrándose desajustes anuales en la producción de aceituna entre localidades. Ello es un reflejo del carácter vecero de los olivos, intimamente ligado a la vecería y ciclos productivos supraanuales de numeros arbustos mediterráneos.

La fenología de maduración resulta ser una de las características más variables y llamativas entre diferentes olivares. Se observan fuertes desajustes temporales (hasta dos o tres meses) en la maduración de las aceitunas que además parecen mantenerse entre temporadas.

Menos variable resulta la composición nutritiva de las aceitunas.

Todas estas características pueden responder a la diferente naturaleza de las variedades cultivadas, pero aunque no fuera así, es indudable que se mantienen patrones a nivel regional que van a repercutir en la distribución y modelos de consumo de los frugívoros. Por otra parte la variabilidad observada en las aceitunas puede estar conectada con la gran heterogeneidad encontrada para el fruto de la variedad silvestre.

Las aceitunas se enmarcan perfectamente en el contexto de los frutos invernales mediterráneos, constituyéndose además entre los frutos con más alto contenido energético. Las principales diferencias con respecto a dichos frutos surgen del tamaño superdesarrollado de las aceitunas como carácter seleccionado por el hombre.

Otro factor que contribuye a diferenciar a los olivares de acebuchares y matorrales radica en la prácticamente nula diversidad de fruto en el cultivo.

- El olivar se constituye como refugio invernal fundamental para grandes contingentes de aves frugívoras. La homogeneidad en la composición de la comunidad frugívora en los olivares permite contemplar a estos como una gran masa continua por la que los frugívoros pueden desplazarse en busca de las mejores

condiciones tróficas para su supervivencia invernal. En este sentido las cuantiosas producciones de aceituna y las muy variables disponibilidades espaciales y temporales de fruto en los olivares del Valle, ocasionada por diferentes fenologías y cuantías de la cosechas, pueden jugar un papel amortiguador que asegure la presencia de abundante fruto maduro en el conjunto del olivar en cada momento de la invernada. Esto puede ser un factor determinante para la ocupación de este medio por los frugívoros, al conferirle a las aceitunas un carácter de recurso predecible.

- Los frugívoros en el olivar tienen capacidad de rastrear la disponibilidad de fruto tanto a una escala local como a una escala espacial más grande, distribuyéndose más abundantemente en aquellos olivares que en cada momento tienen mayor cantidad de aceituna disponible. Ello se manifiesta incluso con la drástica alteración en disponibilidad que supone la recolección del fruto. Los frugívoros son capaces de adaptarse al proceso dinámico de desaparición artificial del fruto, y a la cambiante heterogeneidad local que ello conlleva, concentrándose en los parches no recolectados.

- Al menos el frugívoro de mayor tamaño de los habituales en olivar parece mostrar relación con los frecuencia de tamaños aptos para su consumo completo. Especies frugívoras de menor tamaño como S. atricapilla y más aún S. melanocephala no encuentran habitualmente en el olivar suficiente cantidad de aceitunas pequeñas como para mostrar una rastreamiento palpable de estos frutos.

- Existe un gradiente en la ocupación por parte de los frugívoros de los medios productores de fruto durante la invernada. Los matorrales son ocupadas principalmente por frugívoros de pequeño tamaño, una situación intermedia se presenta en acebuchares, mientras que los olivares muestran mayor representación de frugívoros de mayor talla (especialmente Turdus). Este gradiente puede estar, precisamente, relacionado con el gradiente de tamaños de fruto aptos par su ingestión completa.

- La fracción mayoritaria de la dieta de los frugívoros en olivar y acebuchar está constituida por la aceituna. Sin embargo, la dieta es construida de forma distinta en ambos medios. En olivares incluyen una fracción sustancial de hojas de arvenses, siendo esto mucho menos frecuente en acebuchares. Además en olivares incluyen mayor cantidad de materia animal. En consecuencia se puede establecer un gradiente en la composición de la dieta que va desde olivares a matorrales pasando por acebuchares.

- Los frugívoros incluyen la aceituna en la dieta en función de su

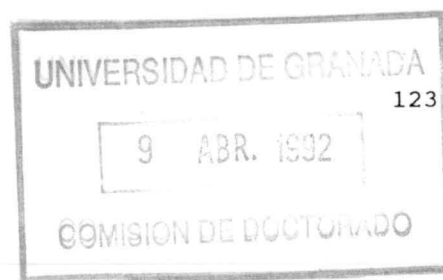
disponibilidad, siendo éste el principal factor determinante de la variabilidad en la dieta de estas especies en el cultivo. Sin embargo en olivares no se alcanzan los niveles de consumo de fruto que se alcanzan en acebuchares o matorrales. Ello está provocado por los altos costes que representa la explotación de la aceituna y por la ausencia de otras especies de fruto.

- Los frugívoros en el olivar tienen mayores dificultades de supervivencia que en acebuchares y matorrales y han de recurrir a la inclusión en la dieta de recursos inadecuados para balancear sus demandas energéticas y nutritivas (por ejemplo proteínas y micronutrientes). Ello es debido a la inexistencia de otros frutos con los que diversificar la dieta, a la inferior disponibilidad de artrópodos, y a que el tamaño de las aceitunas dificultan su explotación.

- Debido a la escasez de tamaños adecuados los frugívoros en el olivar frecuentemente desarrollan, como pauta alternativa de consumo, el picoteo del fruto. Esta pauta, que ha de ser más frecuente en frugívoros de pequeño tamaño, representa inversiones de tiempo de manipulación muy superiores a las implicadas en la ingestión completa, y en consecuencia conlleva peores relaciones de beneficio a coste de manipulación.

- Precisamente los modelos de selección de aceituna por parte de los frugívoros están relacionados con el "ranking" de beneficio/coste de manipulación provocado por considerables aumentos de manipulación de frutos en clases de tamaño más grandes.

- Un cúmulo de factores, en muchas ocasiones interconectados, contribuyen a facilitar la adaptación de las aves frugívoras al cultivo. La valoración del efecto e importancia relativa de cada uno de ellos en la configuración de los niveles poblacionales de cada especie en el olivar es de difícil determinación. Sin embargo, los mismos patrones que "funcionan" en el matorral parecen constituir los pilares de la relación fruto-frugívoro en los olivares (relaciones de disponibilidad de fruto-abundancia de frugívoros, modelos de selección de fruto, construcción de dietas diversas, limitaciones ecomorfológicas al consumo de frutos...) y son precisamente la base sobre la que se asienta la adaptación de los frugívoros al cultivo.



APENDICES

Apéndice 3.1. Significado de las abreviaturas de las variables utilizadas para análisis del diseño del fruto.

PFRE: Peso fresco del fruto completo.

PSEP: Peso seco de la pulpa.

PSES: Peso seco de la semilla.

PCAP: Porcentaje de humedad de la pulpa.

VE: Valor estructural del fruto = $\text{Peso seco de la pulpa} / \text{peso fresco del fruto completo}$.

PULSEM: Relación pulpa/semilla.

DIAM: Diámetro transversal máximo (anchura máxima) del fruto.

Apéndice 6.1. Abreviaturas de las diversas variables estimadas en la dieta de los frugívoros

FAF: Frecuencia de aparición de frutos en las muestras (estimada como proporción).

PVF: Porcentaje medio en volumen representado por el fruto.

FAO: Frecuencia de aparición de Olea europaea en las muestras (estimada como proporción).

PVO: Porcentaje medio en volumen representado por Olea europaea.

FAFNO: Frecuencia de aparición de fruto no Olea.

PVFNO: Porcentaje medio en volumen que representan otros frutos (no Olea europaea).

FALENT: Frecuencia de aparición de Pistacia lentiscus en las muestras.

PVLENT: Porcentaje medio en volumen que representa Pistacia lentiscus.

FAOTROS: Frecuencia de aparición en las muestras de especies de fruto diferentes a Olea europaea o Pistacia lentiscus.

ANIMF: Porcentaje medio en volumen que representa la fracción animal.

MVNF: Porcentaje medio en volumen que representa la fracción de materia vegetal no fruto (fundamentalmente hojas y flores de malas hierbas de olivar).

SPF/MT: Número medio de especies de fruto por muestra de dieta.

SPFT: Número total de especies de fruto aparecidas en las muestras de dieta.

SEMOL/MT: Número de semillas de Olea europaea por muestra

Apéndice 6.2. Frecuencia de pesos de S. atricapilla en cada parcela durante las dos temporadas de estudio. Se indican sólo los pesos correspondientes al intervalo de noviembre a febrero.

1989-90

	$\leq 16\text{gr}$	(16-17]	(17-18]	$> 18\text{gr}$
PICUAL	24	47	22	19
PICUDO	14	8	5	4
LEHCIN	13	7	2	0
HOJIBLANCA	19	24	12	8
ACEBUCHE	10	35	38	47

1990-91

	$\leq 16\text{gr}$	(16-17]	(17-18]	$> 18\text{gr}$
PICUAL	7	9	10	7
PICUDO	18	38	23	15
LEHCIN	4	11	10	6
HOJIBLANCA	5	11	14	5
ACEBUCHE	6	9	24	30

BIBLIOGRAFIA

- ALERSTAM, T. y ENCKELL, P. (1979). Unpredictable habitats and evolution of bird migration. Oikos 33: 228-232.
- AL-JOBORAE, F.F. (1979). The influence of diet on the gut morphology of the Starling (Sturnus vulgaris). D. Phill. Thesis. University of Oxford.
- ARROYO, B. y TELLERIA, J.L. (1983). La invernada de aves en el área de Gibraltar. Ardeola 30: 23-31.
- ASHMOLE, M.L. (1962). The migration of European thrushes: a comparative study based of ringing recoveries. Ibis 104: 314-346
- BAIRD, J.W. (1980). The selection and use of fruit by birds in an eastern forest. Wilson Bull. 92: 63-73.
- BARRANCO, D. y RALLO, L. (1984). Las variedades de olivo cultivadas en Andalucía. Mº de Agricultura. Junta de Andalucía. Madrid. 387 pp.
- BARRANCO, D. y RALLO, L. (1986). Las variedades de olivo cultivadas en España. Olivae 9: 16-20.
- BARRANCO, D., MILONA, G y RALLO, L. (1988). Epocas de floración y maduración en la colección mundial de variedades de olivo de Córdoba. III. Cong. Nac. Soc. Españ. ien. Hort. Pto. Cruz (Tenerife).
- BAUMGARTNER, L.L. y MARTIN, A.C. (1939). Plant histology as an aid in squivred food-habit studies. Journal of Wildlife Management 3: 266-268.
- BENNETS, R.E. y HUTTO, R.L. (1985). Attraction of social fringillids to mineral salts: an experimental study. J. Field Ornithol. 56: 187-189.
- BERNIS, F. (1960). Migración, problema agrícola y captura del Estornino Pinto (Sturnus vulgaris). Ardeola 6: 11-95.
- BERNIS, F. (1962). Sobre migración de nuestros passeriformes transaharianos. Ardeola 8: 41-119.
- BERNIS, F. (1972). Aves migradoras ibéricas. Fasc. 7-8 Publ. Espec. Soc. Esp. Ornitología. Madrid pp. 173-492.
- BHATTACHARYYA, H. (1981). Theory methods of factor analysis and principal components pp. 72-79: en Capen. D.E. (eds). The use of multivariate statistics in studies of Wildlife habitats. USDA Forest service. General Technical Report RM-87.
- BLONDEL, J. (1969). Sinecologie des Passereaux residents et myrateurs dans le Midi mediterraneen francais. Centre Regional de Documentation Pedagogique, Marsella.
- BLUM, J.D. (1984). L'alimentation des Animaux Mono-gastriques. Ed. Institut

National de la Recherche Agronomique.

- BONACCOROSO, F.J. (1979). Foraging and reproductive ecology in a panamanian bat community. Bulletin of the Florida State Museum 24: 359-408.
- BONACCOROSO, F.J. y GUSH, T.S. (1987). Feeding behavior and foraging strategies of captive phyllostomid fruit bats: an experimental study. J. Anim. Ecol. 56: 907-920.
- BOROWICZ, V.A. (1988). Do vertebrates reject decaying fruit?. An experimental test with *Cornus amomium* fruits. Oikos 53: 74-78.
- BRENSING, D. (1977). Nahrungsökologische Untersuchungen an Zugvögeln in einem südwestdeutschen Durchzugsgebiet während des Wegzuges. Vogelwarte 29: 44-56.
- BUCHHOLZ, R. y LEVEY, D.J. (1990). The evolutionary trade of microbes, fruits and seed dispersers: an experiment in fruit choice by cedar waxwings, *Bombicilla cedrorum*. Oikos 59: 200-204.
- CALVARIO, E. y FRATICELLI, F. (1986). *Rubia peregrina* berries in the winter food of Robins *Erithacus rubecula*. Avocetta 10: 115-118.
- CARPENTER, S.R. (1989). Replication and treatment strength in whole-lake experiments. Ecology 70(2): 453-463.
- CARPENTER, S.R.; FROST, T.M.; HETSEY, D. y KRATZ, T. (1989). Randomized intervention analysis and the interpretation of whole-ecosystem experiments. Ecology 70(4): 1142-1152.
- CARRASCAL, L.M. y TELLERIA, J.L. (1989). Comportamiento de búsqueda de alimento y selección de especies arbóreas: análisis con el Agateador común (*Certhia brachydactyla*) durante el invierno. Ardeola 36(2): 149-160.
- CATTERALL, C.P. (1985). Winter energy deficits and the importance of fruit versus insects in a tropical island bird population. Australian J. Ecology 10: 265-279.
- CEBALLOS, L. y RUIZ, J. (1979). Arboles y arbustos de la España peninsular. Escuela Técnica Superior de Montes. Madrid.
- COWIE, R.J. y KREBS, J.R. (1979). Optimal foraging in patchy environments. En R.M. Anderson, B.D. Turner y L.R. Taylor (eds). Population dynamics. Blackwell Scientific Publications. Oxford. Pp. 183-206.
- CROAT, T.B. (1975). Phenological behaviour of habit and habitat classes of Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). Biotropica 7: 270-277.
- CROME, F.H.S. (1975). The ecology of fruit pigeons in tropical northern Queensland. Australian Wildlife Research 2: 155-185.
- CUADRADO, M. (1986). La comunidad de aves de un acebuchar del Sur de España

- durante el período invernal y de cría. Doñana Acta Vertebrata 13: 52-70.
- CUADRADO, M. (1987). Winter foraging behaviour of Blackcap an Sardinian warbler in a mediterranean scrubland. Ardea 76: 107-110.
 - DAVIDAR, P. y MORTON, E.S. (1986). The relationship between fruitcrop sizes and fruit removal rates by birds. Ecology 67: 262-264.
 - DAVIES, S.J.J.F. (1976). Studies on the flowering season and fruit production of some ariz zone shrubs and trees in Western Australia. Journal of Ecology 64: 665-687.
 - DEBUSSCHE, M. e ISENMANN, P. (1983). La consomotion des fruits chez quelques fauvelles mediterraneennes (*S. melanocephala*, *S. cantillans*, *S. hortensis* et *S. undata*) dans la region de Montpellier. Alauda 51: 302-308.
 - DEBUSSCHE, M. e ISENMANN, P. (1984). Origine et nomadisme des fauvelles a tete noire (*Sylvia atricapilla*) hivernant en zone mediterraneenne francaise. L'Oiseau et R.F.O. 54: 101-107.
 - DEBUSSCHE, M. e ISENMANN, P. (1985a) Le regime alimentaire de la Grive musicienne (*Turdus philomelos*) en aautomne et en hiver dans les Garrigues de Montpellier (France Mediterraneenne) et ses relations avec l'ornithochorie. La Terre et la Vie 40: 379-387.
 - DEBUSSCHE, M. e INSEMANN, P. (1985b). Frugivory of transient and wintering European Robins (*Erithacus rubecula*) in a Mediterranean region and its relation with ornithocary. Holarctic Ecology.
 - DEBUSSCHE, M. e ISENMANN, P. (1985c). An example of Redwing diet in a Mediterranean wintering area.
 - DEBUSSCHE, M. e ISENMANN, P. (1989). Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a mediterranean region. Oikos 56: 327-338.
 - DEBUSSCHE, M.; CORTEZ, J. y RIMBAULT, I. (1987). Variation in fleshy fruit composition in the mediterranean region: the importance of ripening season, life-form, fruit type, and geographical distribution. Oikos 49: 244-252.
 - DENSLow, J.S. y MOERMOND, T.C. (1982). The effect of accesibility on rates of fruit removal from neotropical shrubs: an experimental study. Oecologia (Berl.) 54: 170-176.
 - DENSLow, J.S., MOERMOND, T.C. y LEVEY, D.J. (1986). Spatial components of fruit display in understory trees and shrubs. Págs. 37-44 en A. Estroda y F.H. Fleming (eds). Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk. Dordrecht, The Netherlands.
 - DINATTI, M. (1985). La popolazione svernante di Pettiroso (*Erithacus rubecula*) di un parco cittadino. Avoceta 9: 117-126.

- DIXON, W.J. (1988). BMDP Statical Software. Univ. California Press. Berkeley.
- ELKINS, N. (1983). Wheather and bird behaviour. T & AD Poyser. Calton.
- ELIAS, F. y RUIZ, L. 1977. Agroclimatología de España I.N.I.A. Cuaderno nº 7. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- EMBERGER, L. GAUSSEN, H. KASAS, M.; PHILIPPIS, A. 1963. Carte bioclimatique de la zoonoe mediterranneen. UNESCO-FAO Paris.
- ENSMINGER y OLENTINE (1978). Feeds and Nutrition. The Ensminger Publishing Company. California.
- ERIKSSON, O. y EHRLEN, J. (1991). Phenological variation in fruit characteristics in vertebrate-dispersed plants. Oecologia 86: 463-470.
- ESTRADA, A y FLEMING, T.H. (eds). (1986). Frugivores and seed dispersal. DR. W. Junk Publishers. Dordrecht.
- FAABORG, J.R. y TERBORGH, J.W. (1980). Patterns of migration in the West Indies. Págs. 157-163 en A. Keast and E.S. Morton, (eds). Migrant birds in the neotropics. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. USA.
- FEARE, C. (1984). The Starling. Oxford University Press.
- FEARE, C.J. y MCGINNITY, N. (1986). The relative importance of invertebrates and barley in the diet of Starlings (Sturnus vulgaris). Bird Study 33: 165-167.
- FINLAYSON, J. C. (1981). Seasonal distribution, weights and fat of passerine migrants at Gibraltar. Ibis 123: 88-95.
- FLEMING, T.H. (1982). Foraging strategies of plant-visiting bats en Kunz, T.H. (eds). Ecology of bats. Plenum Press, new York Pp. 105-118.
- FLEMING, T.H. (1986). Oportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. En A. Estrada y T.H. Fleming (eds). Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Sunk. Publishers, Dordrecht. Pp. 105-118.
- FOGDEN, M.P.L. (1972). The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. Ibis 114: 307-343.
- FOSTER, M.S. (1977). Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous birds and its fruit source. Ecology 58: 143-147.
- FOSTER, R.B. (1982a). Famine on Barro Colorado Island. En: LEIGH, Jr., RAND, E.G., E.S. and WINDSOR D. (eds). The ecology of tropical forest. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., pp. 201-212.
- FOSTER, R.B. (1982b). The seasonal rhythm of fruit fall on Barro Colorado Island. Págs. 151-172 en E.G. Leigh, Jr., A.S. Rand, and D. Windsor (eds). The ecology of a tropica forest: seasonal rythms and long-term changes. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. USA.

- FOUARGE, J. (1981a). La Fauvette a tete noire (Sylvia atricapilla). Exploitation des douneés Belges de Baguage. Le Gerfaut 71: 677-716.
- FOUARGE, J. (1981b). Le point sur les cas d'hivernage de la Fauvette á tete noire (Sylvia atricapilla) en Belgique. Aves 17: 17-27.
- FRETWELL, S.D. (1972). Populations in a seasonal environment. Monogr. Pop. Biol. princeton, New Jersey, Princ. Univ.Press Nº 5.
- FUENTES, M. (1991) La producción de frutos carnosos en dos espinales del Noroeste de España. Anales del Jardín Botánico de Madrid 49(1): 83-94.
- GAUTIER-HION, A.; DUPLANTIER, J.M.; QURIS, R.; FEER, F.; SOURD, C.; DECOUX, J.P.; DUBOST, G; EMMONS, L.; ERARD, C y HECKETSWEILER, E.M. (1985). Fruit characteristic as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. Oecologia (Berlin) 65: 324-337.
- GLUCK, E. (1985). Seed preference and energy intake of goldfinches (Carduelis carduelis) in the breeding season. Ibis 127: 421-429.
- GREENBERG, R. (1980). Demographic aspects of long distance migrations. Migrant birds in the Neocology, behaviour, distribution and conservation (Ed. por A. Keast and E.S. Morton). Smithsoman Inst. Press. Washington. pags. 493-504.
- GREENBERG, R. (1981). The abundance and seasonality of forest canopy birds on Barro Colorado Island. Panamá. Biotropica 13: 241-251.
- GUITIAN, J. (1983). Relaciones entre los frutos y los Passeriformes en un bosque montano de la Cordillera Cantábrica._
- GUITIAN, J. (1984). Sobre la importancia del acebo (Ilex aquifolium L.) en la ecología de la comunidad invernante de passeriformes en la Cordillera Cantábrica Occidental. Ardeola 30: 65-76.
- GUITIAN, J. (1985). Datos sobre el régimen alimenticio de los paseriformes de un bosque montano de la Cordillera Cantábrica Occidental. Ardeola 32: 155-172.
- GUITIAN, J. (1987). Hedera helix y los pájaros dispersantes de sus semillas: tiempo de estancia en la planta y eficiencia de movilización. Ardeola 34: 25-36
- GUITIAN, J. y GUITIAN, P. (1990). Fenología de la floración y fructificación en plantas de un espinal del Bierzo (León, noroeste de España). Anales del Jardín Botánico de Madrid 48: 53-61.
- HAILA, Y. (1981). Winter bird communities in the Aland Archipelago: and island biogeographic point of view. Holarctic Ecol. 4: 174-183.
- HARDING, R.S.O. (1981). An order of omnivores: nonhuman primate diets in the wild. En Harding, R.S.O. and Teleki, G. (eds). Omnivorous primates. Gathering and hunting in human evolution. Columbia Univ. Press.New York. Pp. 191-214.

- HARDY, E. (1978). Winter foods of Blackcaps in Britain. Bird Study 25: 60-61.
- HARTMAN, H.T. y PANETSOS, C. (1962). Effet de la déficience de l'humilité du sol pendant la floraison et la fructification de l'olivier. Inf. Oleic. Inter. 19: 45-55.
- HEDGE, S.G.; GAWESHAIHAH, K.N. y SHAANKER, R.V. (1991). Fruit preference criteria by avian frugivores: their applications for the evolution of clutch size in *Solanum pubescens*. Oikos 60: 20-26.
- HEINRICH, B. (1976). The foragings specializations of individual bumblebees. Ecol. Monogr. 46: 105-128.
- HERRERA, C.M. (1978a). Datos sobre la dieta invernal del Colirrojo Tizón (*Phoenicurus ochrurus*) en encinares de Andalucía occidental. Doñana Acta Vertebrata 5: 61-71.
- HERRERA, C.M. (1978b). Individual dietary differences associated with morfological variation in robins (*Erithacus rubecula*). Ibis 120: 542-545.
- HERRERA, C.M. (1980). Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes. Doñana Acta Vertebrata 7(4): 1-340.
- HERRERA, C.M. (1981a). Are tropical fruits more rewarding to dispersers than temperate ones?. American Naturalist 118: 896-907.
- HERRERA, C.M. (1981b). Fruits food of robins wintering in southern Spanish mediterranean scrubland. Bird Study 28: 115-122.
- HERRERA, C.M. (1981c). Datos sobre la dieta frugívora del Mirlo (*Turdus merula*) en dos localidades del sur de España. Doñana Acta Vertebrata 8: 306-310.
- HERRERA, C.M. (1981d). Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. Oikos 36: 51-58.
- HERRERA, C.M. (1982a). Seasonal variation inn the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. Ecology 63: 773-785.
- HERRERA, C.M. (1982b). Defense of ripe fruit from pests: its significance in relation to plant-dispersed interactions. American Naturalist 120: 218-241.
- HERRERA, C.M. (1983). Coevolución de plantas y frugívoros: la invernada mediterránea de algunos passeriformes. Alytes 1: 177-189.
- HERRERA, C.M. (1984a). Habitat-consumer interactions in frugivorous birds. En CODY, M.L. (ed). Habitat selection in birds. Academic Press, New York. pp. 341-365.
- HERRERA, C.M. (1984b). Adaptation to frugivory of mediterranean avian seed dispersers. Ecology 65: 609-617.
- HERRERA, C.M. (1984c). A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and

- their interaction in mediterranean scrublands. Ecological Monographs 54: 1-23.
- HERRERA, C.M. (1984d). Selective pressures on fruit seediness: differential predation by the fly larvae on the fruits of *Berberis hispanica*. Oikos 42: 166-170.
 - HERRERA, C.M. (1984e). Avian interference of insect frugivory: an exploration into the plant-bird-fruit pest evolutionary triad. Oikos 42: 203-210.
 - HERRERA, C.M. (1985). Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. Oikos 44: 132-141.
 - HERRERA, C.M. (1986). Vertebrate-dispersed plants: why they don't behave the way they should. Págs. 5-18 en A. Estrada and T.H. Fleming editores. Fruigivores and seed dispersal. Junk. The Hague. The Netherlands.
 - HERRERA, C.M. (1987a). Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruits characteristics. Ecological Monographs 57: 305-331.
 - HERRERA, C.M. (1987b). La invernada de aves en la Península Ibérica: cifras, biología y conservación. En: Invernada de aves en la Península Ibérica. Ed. por J.L. TELLERIA. Mon. 1. SEO
 - HERRERA, C.M. (1988a). The fruiting ecology of *Osyris quadripartita*: individual variation and evolutionary potential. Ecology 69: 233-249.
 - HERRERA, C.M. (1988b). Variaciones anuales en las poblaciones de pájaros frugívoros y su relación con la abundancia de frutos. Ardeola 35 (1): 135-142.
 - HERRERA, C.M. (1988c). Habitat-shopping, hast planture by a hemiparasitic shrub, and the importance of gut fellows. Oikos 51: 383-386.
 - HERRERA, C.M. (1989). Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed mediterranean habitats. Oikos 55: 250-262.
 - HERRERA, C.M. y JORDANO, P. (1981). *Prunus mahaleb* and birds: the high efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. Ecological monographs 51: 203-221.
 - HERRERA, C.M. y SORIGUER, R.C. (1977). Composición de las comunidades de Passeriformes en dos biotopos de sierra Morena Occidental. Doñana Acta Vertebrata 4: 127-138.
 - HIDALGO, M.C. (1988). Influencia de la cantidad y calidad de la proteína dietaria sobre el crecimiento y utilización de la dieta en la anguila. Tesis doctoral. Univ. Granada.
 - HIGUERAS, A. 1961. El Alto Guadalquivir. I.E.G. C.S.I.C. Zaragoza.
 - HLADIK, C.M. (1981). Diet and the evolution of feeding strategies among forest

primates. En Harding, R.S.O. and Teleki, G (eds). Omnivorous primates. Columbia University Press, New York. Pp. 215-254.

- HOOVE, H.F. (1977). Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. Ecology 58: 539-550.
- HOPE JONES, P. (1961). Lieux d'origine des grives de la France mediterraneenne. Oiseau et R.F.O. 31: 192-215.
- HOWE, H.E. (1980). Monkey dispersal and waste of neotropical fruit. Ecology 61: 944-959.
- HOWE, H.F. (1979). Fear and frugivory. American Naturalist 114: 925-931.
- HOWE, H.F. (1981). Dispersal of neotropical nutmeg (Viola sebifera) by birds. Auk 98: 98-99.
- HOWE, H.F. (1986). Seed dispersal by fruiting eating birds and mammals. En - MURRAY, Dr. (ed). Seed dispersal. Academic Press, North Ryde, Australia. PP. 123-190.
- HOWE, H.F. y DE ESTEVEN, D. (1979). Fruit production, migrant bird visitation, and dispersal of Guarea glabra in Panama. Oecologia (Berlin) 39: 185-196.
- HOWE, H.F. y ESTABROOK, G. (1977). On intraespecific competition for avian dispersers in tropical trees. American Naturalist 111: 817-832.
- HOWE, H.F. y VANDE HERCKHOVE, G.A. (1980). Nutmeg dispersal by tropical birds. Science 210: 925-927.
- HOWE, H.F. y VANDE KERCKHOVE, G.A. (1979). Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. Ecology 60: 180-189.
- HOWE, H.F. y VANDE KERCKHOVE, G.A. (1981). Removal of wild nutmeg (Viola surinamensis) crops by birds. Ecology 62: 1093-1106.
- HOWE, H.F.; SCHUPP, E.W. Y WESTLEY, L.C. (1985). Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree analysis. Oecologia (Berlin) 53: 347-351.
- HURLBERT, S.H. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecological Monographs 54(2): 187-211.
- HURTUBIA, J. (1973). Trophic diversity measurements in sympatric predatory species. Ecology 54: 885-890.
- IOALE, P. y BENVENUTTI, S. (1983). Site attachment and homing ability in passerine birds. Mon. zool. Ital. 17: 279-294.
- IZHAKI, I. y SAFRIEL, U.N. (1989). Why are there so few exclusively frugivorous birds? Experiments on fruit digestibility. Oikos 54: 23-32.
- IZHAKI, I. y SAFRIEL, U.N. (1990). Weight losses due to exclusive fruit diet-interpretation and evolutionary implications: a reply to Mack and Sederger.

Oikos 57: 140-142.

- JAMES, C. y SHUGART, H.H. (1970). A quantitative method of Habitat Description. Audubon Field notes 24: 727-737.

- JAMES, F.C. y RHATBUN, S. (1981). Rarefaction, relative abundance and diversity of avian communities. Auk 98: 785-800.

- JANSON, C.H.; STILES, E.W. y WHITE D.W. (1986). Selection on plant fruiting traits by brown capuchin monkeys: a multivariate approach. En: A. Estrada y T.H. Fleming (eds). Fruquívores and seed dispersal. Junk, Dordrecht.

- JANZEN, D.H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. American Naturalist 104: 501-528.

- JANZEN, D.H. (1972). Escape in space by Sterculia apetala seeds from the bug Dysdercus fasciatus in Costa Rican deciduos forest. Ecology 53: 350-361.

- JANZEN, D.H. (1975). Ecology of plants in the tropics. Arnold. London. England.

- JANZEN, D.H. (1977). Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. American Naturalist 111: 691-713.

- JANZEN, D.H. (1980). When is coevolution. Evolution 34: 611-612.

- JANZEN, D.H. (1983). Dispersal and seeds by vertebrate guts. En Futuyma, D.J. and Slatkin, M. (eds). Coevolution. Sinauer Associates Sunderland, MA. Pp. 232-262.

- JANZEN, D.H. y MARTIN, P.S. (1982). Neotropical anachronisms: the fruits the Gomphotheres ate. Science 215: 19-27.

- JARVINEN, O y VAISANEN, R.A. (1975). Estimating relative densities of breeding bird by line-transect method. Oikos 26: 316-322.

- JOHNSON, R.A.; WILLSON, M.F.; THOMPSON, J.N. y BERTIN, R.I. (1985). Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant frugivorous birds. Ecology 66: 819-827.

- JORDANO, P. (1981). Alimentación y relaciones tróficas entre los passeriformes en paso otoñal por una localidad de Andalucía central. Doñana Acta Vertebrata 8: 103-124.

- JORDANO, P. (1982). Migrants birds are the main seed dispersers of blackberries in Southern Spain. Oikos 38: 183-193.

- JORDANO, P. (1983). Correlaciones ecológicas del consumo de frutos por los passeriformes durante la migración otoñal. Alytes 1: 55-70.

- JORDANO, P. (1984a). Relaciones entre plantas y aves frugívoras en al matorral mediterráneo del área de Doñana. Tesis Doctoral. Univ. Sevilla. Sevilla.

- JORDANO, P. (1984b). Seed weight variation and diferencial avian dispersal in

- blackberries, Rubus ulmifolius. Oikos 43: 149-153.
- JORDANO, P. (1985). El ciclo anual de los paseriformes frugívoros en el matorral mediterráneo, del sur de España: importancia de su invernada y variaciones interanuales. Ardeola 32: 69-94.
 - JORDANO, P. (1987a). Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size, and insect damage. Ecology 68: 1711-1723.
 - JORDANO, P. (1987b). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. American Naturalist 129: 659-677.
 - JORDANO, P. (1987c). Frugivory, external morphology and digestive system in mediterranean sylviid warblers Sylvia spp. Ibis 129: 175-189.
 - JORDANO, P. (1987d). Notas sobre la dieta no-insectívora de algunos Muscipaidae. Ardeola 34: 89-98.
 - JORDANO, P. (1988). Diet, fruit choice and variation in body condition of frugivorous warblers in mediterranean scrubland. Ardea 76: 193-209.
 - JORDANO, P. (1989a). Predispersed biology of Pistacia lentiscus (Anacardiaceae) cumulative effects on seed removal by birds. Oikos 55: 375-386.
 - JORDANO, P. (1989b). Variación de la dieta frugívora otoño-invierno del petirrojo (Erithacus rubecula): efectos sobre la condición corporal. Ardeola 36: 161-184.
 - JORDANO, P. (1991). Fruits and Frugivory. En Fenner, M. (ed). Seeds: the ecology of regeneration in natural plant communities. CAB International. London.
 - JORDANO, P y HERRERA, C.M. (1981). The frugivorous diet of Blackcap populations Sylvia atricapilla wintering in southern Spain. Ibis 123: 502-507.
 - KARASOV, W.H. (1985). Nutrient constraints in the feeding ecology of an omnivore in a seasonal environment. Oecologia (Berlin) 66: 280-290.
 - KARR, J.R. (1976). Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. American Naturalist 110: 973-994.
 - KARR, J.R.; SCHEMSKE, D.W. y BROKAW, N. (1982). Temporal variation in the undergrowth bird community of a tropical forest. Págs 441-453 en E.G. Leigh Jr., A.S. Fand, and D.M.. Windsor (eds). The ecology of a tropical forest: seasonal rythms and long-term changes. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. USA.
 - KATUSIC-MALMBORG, P y WILLSON, M.F. (1988). Foraging ecology of avian frugivores and some consequences for a seed dispersed in an Illinois woodlot. Condor 90: 173-186.

- KENDEIGH, S.C.; DOL'NIK, V.R. y GAVRILOV, V.M. (1977). Avian energetics. En: J. Pinowski y S.C. Kendeigh (eds). Granivorous birds in ecosystems. IBP Ser. no 12. Cmbridge Univ. Press. Cambridge. PP. 127-204.
- KLIEBER, M. (1972). Bioenergética animal. Ed. Acribia, Zaragoza 428 p.
- KNIGHT, R.S. y SIEGFRIED, W.R. (1983). Inter-relationships between type, size and colours of fruits and dispersal in Southern African trees. Oecologia (Berlin) 56: 405-412.
- KOLONEN, H. y VIKBERG, P. (1978). Irruptions of the Warning, Bombycilla garrulus, in S. Finland. Ornis Fennica 55: 126-131.
- KOTLIAR, N.B. y WIENS, J. (1990). Multiple escales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. Oikos 59: 253-260.
- KREBS, J.R. y COWIE, R.J. (1976). Foraging strategies in birds. Ardea 64: 98-116.
- KREBS, J.R.; KACELNIK, A. y TAYLOR, P. (1978). Test of optimal sampling by foranging great tits. Nature. London 275: 27-31.
- KUMEROW, W.J.; MONTENEGRO, G. y KRAUSE, D. (1981). Biomass, phenology and growth. En: P.C. Milher (ed). Resource use by chaparral and matorral. Springer Verlag, New York. pp.69-96.
- LAMBERT, F. (1989a). Fig-eating by birds in a Malaysian lowland rain forest. Journal of Tropical Ecology 5: 401-412.
- LAMBERT, F. (1989b). Pigeon as seed predators and dispersers of figs in a Malaysian lowland forest. Ibis 131: 521-527.
- LANGSLOW, J.H. (1979). Movements of Blackcaps ringed in Britain and Ireland. Bird Study 26: 239-252.
- LAURSENS, K. (1978). Interespecific relationship between some insectivorous passerines species, illustrated by their diet during spring-migration. Ornis Scandinavica 9: 178-192.
- LEACH, I.H. (1981) Wintering Blackcaps in Britain and Ireland. Bird Study 28: 5-14.
- LEIGHTON, M. y LEIGHTON, D.R. (1984). Vertebrate responses to fruiting seasonality within a bornean rainforest. En SUTTON, S.L., WHITMORE, T.C. y - CHADWICK, A.C. (eds.), Tropical rainforests: ecology and management. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 181-209.
- LEISLER, B. (1980). Morphological aspects of ecological organization in bird genera. Ökol Vogel 2: 199-220.

- LEISLER, B. y WINKLER, H. (1985). Ecomorphology. En Johnston, R.E. (ed). Current Ornithology Vol 2, pp. 155-186.
- LEVEY, D.J. (1986). Methods of seed processing by birds and seed deposition patterns. En A. Estrada y T.H. Fleming (eds). Fruigivores and seed dispersal. Junk. Dordrecht.
- LEVEY, D.J. (1987a). Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. American Naturalist 129: 471-485.
- LEVEY, D.J. (1987b). Sugar-tasting ability and fruit selection in tropical fruit-eating birds. The Auk 104: 173-179.
- LEVEY, D.J. (1988a). Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit eating bird abundance. Ecological Monographs 58: 251-269.
- LEVEY, D.J. (1988b). Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. Ecology 69: 1076-1089.
- LEVEY, D.S. y MOERMOND, T.C. (1984). Fruit choice in neotropical birds: the effect of distance between fruits on preference patterns. Ecology 65(3): 844-850.
- LEVIN, D.A. (1974). Gene flow in seed plants. Evolutionary Biology 7: 139-220.
- LIKENS, G.E. (1985). An experimental approach for the study of ecosystems. Journal of Ecology 73: 381-396.
- LIKENS, G.E.; BORMANN, F.H.; JOHNSON, N.M.; FISHER, D.W. y PIERCE, R.S. (1970). Effects of forest cutting and herbicide treatment on nutrient budgets in the Hubbard Brook watershed ecosystem. Ecological Monographs 40: 23-47.
- LIVINGSTON, R.B. (1972). Influence of birds, stones and soil of the establishment of pasture juniper, *Juniperus communis*, and red cedar, *J. virginiana* in New England pastures. Ecology 53: 1141-1147.
- LOISILLE, B y BLAKE, J. G. (1991). Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradiente in Costa Rica. Ecology 72(1): 180-193.
- LOISILLE, B. (1988). Bird abundance and seasonality in a Costa Rican lowland forest canopy. The Condor 90 : 761-772.
- LOISILLE, B.A. (1990). Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. Oecologia (Berlin) 82: 494-500.
- LOPEZ ONTIVEROS (1982). Las comarcas olivareras andaluzas. I.N.I.A. Madrid.
- LOUSSERT, R. y BROUSSE, G. (1980). El olivo. Editorial Mundiprensa. Madrid. Spain.
- LUBIAN, F. (1968). Anillamiento masivo de *Sylvia atricapilla* en Jaén. Ardeola 14: 225-226.
- LUIS, E. y PURROY, F.J. (1981). Evolución estacional de las comunidades de aves

- en la Isla de Cabrera (Baleares). Studia Oecologica 1: 181-223.
- LUNDBERG, P. (1985). Dominance, behaviour, body weight and fat variations, a partial migration in European blackbirds *Turdus merula*. Behav. Ecol. Sociobiol. 17: 185-189.
 - MACHADO, R. y ARROYO, E. El hombre y el territorio. En: Historia de Jaén pags. 15-48. Excma. Diputación Provincial de Jaén.
 - MACK, A.L. (1990). Is frugivory limited by secondary compounds in fruits? Oikos 57: 137-138.
 - MAGHERINI, R. (1971). Observations sur l'aborteurent de l'olivner. Conf. Int. Tech. Oleic. Torremolinos. España.
 - MANZUR, M. y COURTNEY, S.P. (1984). Influence of insect damage in fruits of hawthorn on bird foraging and seed dispersal. Oikos 43: 265-270.
 - MARSHALL, A.G. (1983). Bats, flowers and fruit: evolutionary relationships in the Old World. Biological Journal of the Linnean Society 20: 115-135.
 - MARTIN, T.E. (1985a). Resource selection by tropical frugivorous birds: integrating multiple interactions. Oecologia (Berlin) 66: 563-573.
 - MARTIN, T.E. (1985b). Selection of second growth woodlands by frugivorous migrants birds in Panama: an effect of fruit size and plant density?. Journal of Tropical Ecology 1: 157-170.
 - MARTIN, T.E. y KARR, J. R. (1986a). Temporal dynamics of neotropical birds with especial reference to frugivores in second-growth woods. Willson Bulletin 98(1): 38-60.
 - MARTIN, T.E. y KARR, J.R. (1986b). Patch utilization by migrating birds: resource oriented?. Ornis Scandinavica 17: 165 - 174.
 - MERIKALLIO, E. (1946). Uber regionale verbreitung und Anzahlder laudvogel in sud und Mittelfinnland besou, ders quantitativen unchersuchungen. Ann. Zool. Soc. "Vanamo" 12: 1-140.
 - MERIKALLIO, E. (1958). Finnish birds. Their distribution and numbers. Fauna Fennica 5: 1-181.
 - MOERMOND, T.C. y DENSLOW, J.S. (1983). Fruit choice in neotropical birds: effects of fruit type and accessibility and selectivity. J. Anim. Ecol. 52: 407-420.
 - MOERMOND, T.C. y DENSLOW, J.S. (1985). Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. En BUCKLEY, P.A., FOSTER, M.S., MORTON, E.S., RIDGELY, R.S. y - BUCKLEY, F.G. (eds). Neotropical ornithology. Ornithological Monographs. Nº 36, pp.865-897.

American Ornithologist Union, Washington.

- MOODY, D.T. (1970). A method for obtaining food samples from insectivorous birds. Auk 87: 578.
- MOONEY, H.A. (1981). Primary production in Mediterranean regions. Pp. 249-255 en F. di Castri, D.W. Goodall y R.L. Specht (eds). Ecosystems of the World 11. Mediterranean type shrublands. Elsevier Scient. Publ. Camp. Amsterdam.
- MOORE, E.R. (1978). Interspecific aggression toward whom should a mockingbird be aggressive?. Behav. Ecol. Sociobiol. 3: 173-176.
- MOREAU, R.F. (1956). The Iberian Peninsula and Migration. Bird Study 3: 1-25.
- MOREAU, R.F. (1953). Migration in the Mediterranean Area. Ibis 95: 329-364.
- MOREAU, R.F. (1961). Problems of Mediterranean-Saharan migration. Ibis 103: 373-427, 580-623.
- MOREAU, R.F. (1972). The Palearctic-African bird migration systems. Academic Press, London.
- MORETTINI, A. (1972). L'olivicultura Trattadi di Agricoltura Vol. 9. Rama editoriale degli agricoltori (Roma).
- MORTON, E.S. (1973). On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. American Naturalist 107: 8-22.
- MORTON, E.S. (1977). Intratropical migration in the Yellow-green Vireo and Piratic Flycatcher. Auk 94: 97-106.
- MUÑOZ-COBO, J. (1979). Contribución al conocimiento de la avifauna del olivar. Memoria de Licenciatura. Universidad Complutense. Madrid.
- MUÑOZ-COBO, J. (1987). Las comunidades de aves de los olivares de Jaén. Tesis Doctoral. Univ. Complutense. Madrid.
- MUÑOZ-COBO, J. y PURROY, F.J. (1980). Wintering birds communitiers in olive tree plantations of Spain. Proc. VI Int. Conf. Bird Census Work, Gottingen. pp.185-199.
- McKEY, D. (1975). The ecology of coevolved seed dispersals systems. Pags. 159-191 en L.E. Gilbert and P.H. Raven editors. Coevolution of animals and plants. pp. 159-191. University of Texas Press. Austin. Texas. USA.
- MCPHERSON, J.M. (1987). A field study of winter fruit preferences of Cedar Waxwings. Condor 89: 293-306.
- MCPHERSON, J.M. (1988). A field study of winter fruit preferences of cedar waxwings. The Condor 89: 293-306.
- NAGY, K.A. y MILTON, K. (1979). Aspects of dietary quality, nutrient assimilation and water balance in wild howler monkeys (Allouata allouata).

Oecologia (Berlin) 39: 249-258.

- ORTEGA-NIETO, J.M. (1955). Las variedades de olivo cultivadas en España. I.N.I.A. Madrid. 75 pp.
- ORTEGA-NIETO, J.M. (1963). Las variedades de olivo cultivadas en España. Mº de Agricultura. Madrid. 73 pp.
- PAINE, R.T. (1971). The measurement and application of the calorie to ecological problems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2: 145-164.
- PALGREN, P. (1930). Quatitative untersuchungen uber die vogel fauna den walderm sudfinnlands mit besouderer berucksichhttigung Alauds. Acta Zoologica Fennica 7: 1-218.
- PANNEL, C.M. y KOZIOL, M.J. (1987). Ecological and phitochemical diversity of arillate seeds in Aglaia (Meliaceae): a study of vertebrate dispersal in tropical tree. Philosophical Transact. of the Royal Soc. London, Ser. B. 316: 303-333.
- PANTANELLI, E. (1934). L'importanza dello studio varieta di olivo. Atti Conv. olivicolo meridionale. Bari. 109-116.
- PIPER, J.K. (1986a). Effects of habitat and size of fruit display on removal of Smilacina stellata (Liliaceae) fruits. Canadian Journal of Botany 64: 1050-1054.
- PIPER, J.K. (1986b). Seasonality of fruit characters and seed removal by birds. Oikos 46: 303-311.
- POLI, A. (1986a). La vecería de la producción del olivar. Olivae 10: 11-33.
- POLI, A. (1986b). La vecería de la producción del olivo. Olivae 12: 7-27.
- PORRAS, A. (1987). Las máquinas para recolección de aceitunas. Principios y características. Mon.8. Consej. Agric. y Pesca. Junta de Andalucía
- PRATT, T.K. y STILES, W. (1983). How long fruit-eating birds stay in plants where they feed: implications for seed dispersal. American Naturalist 122: 797-805.
- PULLIAINEN, E; HELLE, P. y TUNKKARI, P. (1981). Adaptative radiation of the digestive system, heart and wing of Turdus pilaris, Bombycilla garrulus, Pyrrhula pyrrhula, Pinicola enucleator and Loxia pyttyopsittacus. Ornis Fennica 58: 21-28.
- PULLIAM, H.R. (1980). Do chipping sparrows forage optimally? Ardea 68: 75-82.
- PYKE, G. H. (1974). Studies in the foranging efficiency of animals. Ph. D. Thesis. University of Chicago.
- PYKE, G.H. (1984) Optimal foraging theory: a critical review. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 523-575.
- PYKE, G.H.; PULLIAN, H.R. y CHARNOV, E.L. (1977). Optimal foranging: a

- selective review of theory and tests. Quarterly Review of Biology 52: 137-154.
- QUEZEL, P. (1981). Floristic composition and phytosociological structure of sclerophyllous matorral around the Mediterranean. Mediterranean type shrublands. Ed. F. di Castri, D.W., D.W. Goodall & R.L. specht. Pags. 107-121. Elsevier Sci. Publ. Co. Amsterdam.
 - RALLO, L. y BARRANCO, D. (1983). Autochthonous olive cultivars in Andalusia. Acta Horticulturae 140: 169-179.
 - REY, P. (1990). Avifauna y Estructura del hábitat en la Campiña y Subbéticas de Jaén. Tesis de Licenciatura. Univ. de Granada.
 - RIVAS MARTINEZ, S. (1981). Les etapes bioclimatiques de la vegetation de la Peninsule Iberique. Anales Jard. Botan. 37: 251-268.
 - ROBBINS, C.T. (1983). Wildlife feeding and nutrition. Academic Press., New York. USA.
 - RODRIGUEZ, M.; CUADRADO, M. y ARJONA, S. (1986). Variation in the abundance of Blackcaps (Sylvia atricapilla) wintering in an olive (Olea europaea) orchard in Southern Spain. Bird Study 33: 81-86.
 - ROZE, U. (1985). How to select, climb, and eat a tree. Nat. Hist. 94: 63-68.
 - SANTANA, E y MILLIGAN, B.G. (1984). Behavior of toucanets, bellbirds, and quetzals feeding on lauraceous fruits. Biotropica 16: 152-154.
 - SANTOS, T. (1980). Migración e invernada de zorzales y mirlos (Género Turdus) en la Península Ibérica. Tesis Doctoral. Univ. Complutense. Madrid.
 - SANTOS, T. y ALVAREZ, G. (1990). Efectos de las repoblaciones con eucaliptos sobre las comunidades de aves forestales en un maquis mediterráneo (Montes de Toledo). Ardeola 37(2): 319-325.
 - SANTOS, T. y TELLERIA, J.L. (1985). Patrones generales de la distribución invernal de passeriformes en la Península Ibérica. Ardeola 32: 17-30.
 - SANTOS, T.; SUAREZ, F. y TELLERIA, J.L. (1983). The bird communities of Iberian juniper woodlands (Juniperus thurifera L.) VII Int. Conf. Bird Census Work. León. pp. 79-88.
 - SCHOENER, T.W. (1979). Generalization of the size-distance relation in models of optimal feeding. Am. Nat. 114: 902-914.
 - SCHUCANY, W.R. y FRAWLEY, W.H. (1973). A rank test for two group concordance. Psychometrika 38: 249-258.
 - SEDINGER, J.S. (1990). Are plant secondary compounds responsible for negative apparent metabolizability of fruits by passerine birds? A comment on Izhaki and Safriel. Oikos 57(1): 138-141.

- SHERBURNE, J.A. (1972). Effects of seasonal changes in the abundance and chemistry of the fleshy fruits of northern woody shrubs on patterns of exploitation by frugivorous birds. Ph. D. Thesis, Univ. Microfilms Int. 157 p.
- SIMMS, E. (1978). British Thrushes. Collins. London.
- SMITH, A.J. (1975). Invasion and ecesis of bird disseminated woody plants in a temperate forest serie. Ecology 56: 19-34.
- SMITH, J.N.M. (1974a). The food searching behaviour of two European thrushes I. Description and analyses of search paths. Behaviour 48: 276-302.
- SMITH, J.N.M. (1974b). The food searching behaviour of two European thrushes II. The adaptiveness of the search patterns. Behaviour 49: 1-61.
- SNOW, B.K. (1977). Territorial behavior and courtship of the male Three-wattled Bellbird. Auk 96: 623-645.
- SNOW, B.K. (1984). Long-term defense of fruit by mistle thrushes Turdus viscivorus. Ibis 126: 39-49.
- SNOW, B.K. y SNOW, D.W. (1988). Birds and berries. T. and A.D. Poyser, Calton.
- SNOW, D.W. (1962a). A field study of the Black and White Manakin., Manacus manacus, in Trinidad. Zoológica (NY) 47: 65-104.
- SNOW, D.W. (1962b). A field study of the Golden-headed Manakin, Pipra erythrocephala, in Trinidad. Zoologica (NY) 47: 183-198.
- SNOW, D.W. (1971). Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. Ibis 113: 194-202.
- SOLER, J. (1991). Reparto de recursos y mecanismos de coexistencia en cinco especies simpátricas de Córvidos. Tesis Doctoral. Univ. Granada.
- SOLER, M.; TEJERO, E. y CAMACHO, I. (1986). La alimentación de S. atricapilla (otoño-invierno) en olivares de la provincia de Jaén. Alytes.
- SOLER, M.; PEREZ-GONZALEZ, J.A.; TEJERO, E. y CAMACHO, I. (1988). Alimentación del Zorzal alirrojo (Turdus iliacus) durante su invernada en olivares de Jaén (Sur de España). Ardeola 35: 183-196.
- SORENSEN, A.E. (1981). Interactions between birds and fruits in a temperate woodland. Oecologia (Berl.) 50: 242-249.
- SORENSEN, A.E. (1984). Nutrition, energy and passage time: experiments with fruit preference in European Blackbirds. J. Anim. Ecol. 53: 545-557.
- SOURD, C.A. y GAUTIER-HION, A. (1986). Fruit selection by a tropical forest guenon. Journal of Animal Ecology 55: 235-244.
- STEPHENS, D.W. y KREBS, J.H. (1986). Foraging theory. Princenton Univ. Press. Princenton. N.J.

- STEWART-OATEN, A.; MURDOCH, W.W. y PARKER, K.R. (1986). Environmental impact assesment: "pseudoreplication" in time?. Ecology 67(4): 929-940.
- STILES, E. (1980). Patterns of fruit presentation and seed dispersal in bird disseminated woody plants in the eastern deciduos forest. American Naturalist 116: 670-688.
- STILES, E.W. (1982). Fruit flags: two hypotheses. Am. Nat. 120: 500-509.
- STUDIER, E.H.; SZUCH, E.J.; THOMPCKINS, T.M. y COPE, V.M. (1988). Nutritional budgets in free flyingbirds: cedar waxwings (Bombycilla cedrorum) feeding on Washington hawthorn fruit (Crataegus phaenopyrum). Comparative Biochemistry and Physiology 89: 471-474.
- SUAREZ, F. y MUÑOZ-COBO, J. (1984). Comunidades de aves invernantes en cuatro medios diferentes de la provincia de Córdoba. Doñana Acta Vertebrata 11: 45-63.
- TAITT, M.S. (1973). Winter food and feeding requeriments of the Starling. Bird Study 20: 220-223.
- TAYLOR, F.G. (1974). Phenodynamics of production in a mesic deciduos forest. En H. Tieth (ed): Ecological studies vol.8. Phenology and seasonality modeling. Pags. 237-254. Springer Verlag. New York.
- TEJERO, E.; CAMACHO, I. y 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.
- TEJERO, E.; SOLER, M. y 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. Serv. Forestal 8: 9-32.
- TELLERIA, J.L. (1981). La Migración de las aves en el Estrecho de Gibraltar II. Aves no-planeadoras. Ed. Univ. Complutense. Madrid.
- TELLERIA, J.L. (1983a). La distribución invernal de aves en el País Vasco Atlántico. Munibe 35: 93-108.
- TELLERIA, J.L. (1983b). La invernada de aves en los bosques montanos del País Vasco Atlántico. Munibe 35: 101-108.
- TELLERIA, J.L. (1986). Manual para el censo de vertebrados terrestres. Ed. Raices.
- TELLERIA, J.L. (1987). Caracteres generales de la invernada en la Península Ibérica. En: Invernada de aves en Península Ibérica. Ed. por J.L. TELLERIA. Mon. 1. SEO.
- TELLERIA, J.L. y GALARZA, A. (1990). Avifauna y paisaje en el norte de España: efecto de las repoblaciones con árboles exóticos. Ardeola 37(2): 229-246.

- TELLERIA, J.L. y SANTOS, T. (1985). Avifauna invernante en los medios agrícolas del norte de España. I. Caracterización biogeográfica. Ardeola 32: 203-225.
- TELLERIA, J.L.; SANTOS, T. y CARRASCAL, L.M. (1987). La invernada de passeriformes (O. Passeriformes) en la Península Ibérica. En: Invernada de aves en la Península Ibérica. Ed. J.L. Tellería. Mon. 1. SEO. págs. 153-166.
- TELLERIA, J.L.; SANTOS, T. y SUAREZ, F. (1983). The use of line transect in the study of iberian habitats: advantages and drawbacks. En: F.J. Purroy (ed), págs 70-78.
- TERBORGH, J. (1983). Five New World primates. A study in comparative ecology. Princeton Univ. Press. New Jersey. USA.
- TERBORGH, J. y DIAMOND, J.M. (1970). Niche overlap in feeding assemblages of New Guinea birds. Wilson Bulletin 82: 29-52.
- THOMPSON, J.N. y WILLSON, M.F. (1979). Evolution of temperate fruit bird interactions: phenological strategies. Evolution 33: 973-982.
- THONNERIEUX, Y. (1981). Migration et hivernage dans la région Rhone Alpes des espèces appartenant au genre Turdus: synthese et analyse des represes de bagues. Bievre 3: 1-54.
- THOY, P. (1976). Variations saisonnières de l'avifaune d'une localité du Maroc Atlantique. Alauda 44: 135-151.
- TOMASELLI, R. (1976). La degradacion du maquis mediterraneen. Forests et maquis mediterraneens: ecologie, conservation et management. Les Presses de l'Unesco. Paris
- TUTMAN, V.F. (1969). Beobachtungen an olivenfressden. Volgen Die Vogelwett 90: 1-8.
- TYRAVAINEN, H. (1970). The mass occurrence of the Fieldfare (Turdus pilaris L.) in the winter of the 1964-65 in Finland. Ann. Zool. Fenn. 7: 349-357.
- TYRAVAINEN, H. (1975). Winter irruption of the Fieldfare (Turdus pilaris) and the supply of rowanberries. Ornis Fennica 52: 23-31.
- ULPSTRAND, J. (1963). Ecological aspects of irruptive bird migration in northwestern Europe. Proc. XIII Int. Orn. Cong. PP. 780-794.
- VALERA, F. (1992). Relaciones entre el estrato herbáceo de un agrosistema mediterráneo (olivar) y la fracción de aves granívoras nidificantes. Tesis Doctoral. Univ. de Granada.
- VAN DER PIJL, L. (1982). Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin.
- VLASIC, A. (1981). La temperatura invernal y la producción del olivo. Olea

51-52.

- WERNER, R.A. (1983). Biomass, density, and nutrient content of plant arthropods in the taiga of Alaska. Canadian Journal of Forest Research 13: 729-739.
- WESTOBY, M. (1974). An analysis of diet selection by large generalist herbivores. Am. Nat. 108: 290-304.
- WESTOBY, M. (1978). What are the biological bases of varied diets?. American Naturalist 112: 627-631.
- WHEELWRIGHT, N.T. (1982). Fruit characteristics and the foraging behavior of tropical fruit-eating birds (Costa Rica). Ph. D. Thesis. University of Washington.
- WHEELWRIGHT, N.T. (1983). Fruits and ecology of resplendent quetzals. Auk 100: 286-301.
- WHEELWRIGHT, N.T. (1985). Fruit size, gape width, and the diets of fruit eating birds. Ecology 66: 808-818.
- WHEELWRIGHT, N.T. (1986). The diet of american robins: an analysis of U.S. Biological Survey records. Auk 103: 710-725.
- WHEELWRIGHT, N.T. y ORIANI, G.H. (1982). Seed dispersal by animals: contrast with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolutions. American Naturalist 119: 402-413.
- WHEELWRIGHT, N.T.; HARBER, W.A.; MURRAY, K.G. y GUINDON, G. (1984). Tropical fruiting-eating bird and their fruit plants: a survey of a Costa Rican lower montane forest. Biotropica 16: 173-192.
- WHITE, R.B. (1980). Resource partitioning between migrant and resident birds: the use of irregular resources. En: A. Keast, E.S. Morton (eds). Migrant Birds in the Neotropics: Ecology, Behaviour, Distribution and Conservation. Smithsonian Institution Press, Washington Pp.337-352.
- WHITE, D.W. y STILES, E.W. (1990). Co-occurrences of foods in stomachs and feces of fruiting-eating birds. The Condor 92: 291-303.
- WHITMORE, T.C. y CHADWICK, A.C. (eds) (1984). Tropical rainforests: ecology and management. Blackwell Scientific Publication Oxford pp. 181-209.
- WHITE, S.C. (1974). Ecological aspects of growth and nutrition in tropical fruit-eating birds. Unpublished. Ph. D. dissertation University of Pennsylvania
- WIENS, J. (1990) Ecological flows across landscape boundaries: a conceptual overview. En: F. di Castri and A. Hansens (eds). Landscape boundaries. Springer, New York.
- WILLIAMS B.K. (1981). Discriminant analysis in wildlife research: Theory and

application. En D.E. Capen (ed). The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat. USDA Forest. Srv. Gen. Tech. Report RM-87.

- WILLIANSON, K. (1974). Identification for ringers. The Genns Sylvia. 3. B.T.O. 75 PP.
- WILLSON, M.F. (1988). Spatial heterogeneity of post-dispersal survivorship of Queensland rainforest seeds. Australian Journal of Ecology 13: 137-145.
- WILLSON, M.F.; IRVINE, A.K. y WALSH, N.G. (1989). Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. Biotropica 21: 133-147.
- WONG, M. (1986). Trophic organization of understory birds in a Malaysian dipterocarp forest. Auk 103: 100-116.
- WOOD, B. (1982). Weights and migration strategy of Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) wintering in Tunisia. Ibis 124: 66-72.
- WORTHINGTON, A. (1982). Population sizes and breeding rhythms of two species of manakins in relation to food supply. En E.G. Leigh Jr., A.S. Rand y D.M. Windsor (eds). The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms an long-term changes. Smithso. Inst. Press. Washington.
- WORTHINGTON, A. (1983). How rare plants attract fruit dispersers: the role of nutritional rewards. Bull. Ecol. Soc. Amer. 64: 53.
- WORTHINGTON, A.H. (1989). Adaptations for avian frugivory: assimilation efficiency and gut transit time of *Manacus vitellinus* y *Pripa mentalis*. Oecologia (Berlin) 80: 381-389.
- ZAMORA, R. (1987). Dinámica temporal y selección de hábitat de los passeriformes de la alta montaña de Sierra Nevada. Tesis Doctoral. Univ. Granada.
- ZAMORA, R. (1990a). Seasonal variations of a passerine community in a Mediterranean high-mountain. Ardeola 37(2): 219-228.
- ZAMORA, R. (1990b) The fruit diet of Ring-ouzel (*Turdus torquatus*) wintering in the Sierra Nevada (South-East Spain). Alauda 58(1): 67-70.
- ZAR, J.H. (1984). Biostatistical Analysis. Ed. Prentice-Hall. London.
- ZINK, G. (1981). Der Zug europäischer Singrögel. Vogelwarte Radolfzell Part. 3.
- ZOHARY, A. y SPIEGEL-ROY, P. (1975). Begining of fruit growth in the Old World. Science 187: 819-827.
- ZUCKER, W.J. (1983). Tannis: does structure determine function? An ecological perspective. American Naturalist 121: 335-365.