

## NOTAS SOBRE LA DIETA NO-INSECTIVORA DE ALGUNOS MUSCICAPIDAE

Pedro JORDANO\*

### INTRODUCCIÓN

Los frutos carnosos constituyen un tipo de alimento señalado generalmente como esporádico en las dietas de muchas especies de pájaros agrupados como «insectívoros» (papamoscas, colirrojos, reyezuelos, mosquiteros, etc.) (TURCEK, 1961; BERTHOLD, 1976; BRENSING, 1977; JORDANO, 1981, 1984; HERRERA, 1984 a, b). Todas estas especies actúan eventualmente como dispersantes de semillas, aunque su importancia cuantitativa en este proceso es menor que la de otras especies frugívoras (por ejemplo, *Sylvia*, spp., *Turdus*, spp., *Sturnus*, spp.) (véase HERRERA, 1984 a; JORDANO, 1984, para análisis detallados.)

La familia Muscicapidae agrupa muchas especies que ilustran este punto y puede observarse un gradiente de variación en la utilización de los frutos que se mantiene aun tras eliminar los géneros más frugívoros. Este consumo de frutos es muy variable entre especies y probablemente también para cada especie entre tipos de hábitats o temporadas.

Mi propósito en esta nota es documentar la importancia global de los frutos carnosos en la dieta de varias especies de muscicápidos considerados habitualmente como insectívoros: Colirrojo Real (*Phoenicurus phoenicurus*), Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), Papamoscas Gris (*Muscicapa striata*), Ruiseñor Común (*Luscinia megarhynchos*), Mosquitero Común (*Phylloscopus collybita*), Mosquitero Musical (*Ph. trochilus*), Mosquitero Papialbo (*Ph. bonelli*), Reyezuelo Listado (*Regulus ignicapillus*), Tarabilla Común (*Saxicola torquata*), Zarcero Común (*Hippolais polyglotta*) y Carricero Común (*Acrocephalus scirpaceus*). Se presenta información sobre variaciones en el consumo de frutos asociadas a variaciones en la disponibilidad de recursos tróficos y se discuten los patrones de utilización de los frutos en relación con los rasgos morfológicos de las aves.

### MÉTODOS

La información presentada proviene del estudio de muestras fecales obtenidas de pájaros capturados en redes japonesas. Las capturas se realizaron entre diciembre de 1980 y marzo de 1983 en Hato Ratón, localidad situada cerca de Villamanrique de la Condesa, Sevilla, en un área con vegetación de matorral

\* Unidad de Ecología y Etología. Estación Biológica de Doñana. Apartado 1056. 41013 Sevilla.

esclerófilo mediterráneo dominada por *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae) y *Olea europaea* var. *sylvestris* (Oleaceae).

La producción de frutos se siguió por medio de conteos en transectos permanentes y plantas marcadas. Los artrópodos se muestrearon con trampas adhesivas colocadas suspendidas entre la vegetación y sobre el suelo; las capturas en estas trampas se registraban semanalmente (véase JORDANO, 1984, para más detalles sobre el muestreo).

Las medidas corporales se obtuvieron de pájaros capturados en el área de estudio, calculándose los estadísticos sobre, al menos, diez individuos. Las muestras fecales se obtuvieron por lavado del contenido gastrointestinal (BRENSING, 1977; RALPH *et al.*, 1985) por medio de una jeringa y una sonda plástica. Las muestras se examinaron visualmente, separándose materia vegetal y animal, y determinando su proporción en volumen con una aproximación del 10% y con mayor exactitud si la presencia de materia vegetal era en menor cantidad (situación frecuente en las muestras fecales de las especies estudiadas). Se identificaron las especies de plantas presentes por determinación de las semillas y por identificación al microscopio (x100) de los restos de epicarpio a partir de características del tejido (forma y tamaño de las células, presencia de estomas, glándulas, etc.) por comparación con una colección de microfotografías de referencia (véase JORDANO, 1981).

Descripciones detalladas de la composición específica de la fracción vegetal en la dieta de estas especies pueden encontrarse en JORDANO (1981, 1984) y HERRERA (1984 a). El énfasis de esta nota es en variaciones de la utilización de los frutos como alimento y en sus relaciones con morfología y comportamiento de los pájaros.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### *Importancia de los frutos en la dieta*

Los frutos carnosos tienen una representación muy variable en la dieta de las 11 especies consideradas (Tabla 1); varía entre la dieta exclusivamente insectívora de *A. scirpaceus*, *Ph. bonelli* y *H. polyglotta* (este último con trazas de frutos) y las dietas mixtas en las que los frutos pueden alcanzar casi el 50% en volumen (*Ph. phoenicurus*, *F. hypoleuca*). De hecho, a excepción del colirrojo y los papamoscas, la dieta de la mayoría de las especies no llega a tener más del 5% representado por frutos (Tabla 1). Este gradiente es mucho más marcado en la frecuencia de aparición de los frutos ( $N_F$ ), que varía entre 0.0 y 92.9%, que en su representación volumétrica (0.0-48.2%). Ambas son las componentes del índice frugivorismo (IF) y sus diferentes valores indican que las especies estudiadas varían básicamente en la fracción de individuos (muestras) que en un período dado consume frutos, que se refleja en la variación de  $N_F$ .

TABLA I

Importancia relativa de los frutos carnosos en la dieta de varias especies de Muscicapidae en una localidad del sur de España. N, número de muestras fecales examinadas; N<sub>F</sub>, número de muestras con frutos carnosos y % respecto a N. Se indica el número de especies consumidas, el % en volumen que representan los frutos carnosos ( $\bar{x} \pm e.s.$ ) y el índice de frugivorismo, IF (producto de la frecuencia de aparición de frutos carnosos y el valor promedio de su importancia en volumen). [Relative importance of fleshy fruits in the diet of several species in the family Muscicapidae in a southern Spanish locality. N, number of faecal samples examined; N<sub>F</sub>, number of samples with presence of fruit remains and % relative to N. The total number of fruit species recorded (Núm. spp.), the % volume represented by fruits ( $\bar{x} \pm s.e.$ ) and the frugivory index (IF, the product of the frequency of appearance of fruits and the average % volume) are also indicated.]

Especie	N	N <sub>F</sub> (%)	Núm. spp.	Frutos (% vol.)	IF
<i>Phoenicurus phoenicurus</i> . . . . .	14	13 (92.9)	4	48.2 ± 7.8	44.78
<i>Ficedula hypoleuca</i> . . . . .	48	41 (85.4)	5	34.4 ± 5.2	29.38
<i>Muscicapa striata</i> . . . . .	15	10 (66.7)	3	14.7 ± 1.8	9.80
<i>Luscinia megarhynchos</i> . . . . .	46	9 (19.6)	3	3.7 ± 4.5	0.73
<i>Saxicola torquata</i> . . . . .	7	1 (14.3)	1	0.7 ± 1.9	0.10
<i>Phylloscopus trochilus</i> . . . . .	24	2 (8.4)	2	0.2 ± 0.7	0.03
<i>Phylloscopus collybita</i> . . . . .	83	7 (8.4)	3	0.1 ± 0.4	0.02
<i>Regulus ignicapillus</i> . . . . .	8	1 (12.5)	1	0.01 ± 0.04	0.01
<i>Hippolais polyglotta</i> . . . . .	34	2 (5.9)	1	+	0.00
<i>Phylloscopus bonelli</i> . . . . .	8	0 (0.0)	0	0.0	0.00
<i>Acrocephalus scirpaceus</i> . . . . .	6	0 (0.0)	0	0.0	0.00

En este aspecto difieren de las especies más frugívoras (*Sylvia* spp., *Turdus* spp., *Sturnus* spp., *Cyanopica cyanus*, *Erithacus rubecula*) que típicamente tienen N<sub>F</sub> ≥ 90% y varían el % en volumen entre 65 y 100% (JORDANO, 1981, 1984; HERRERA, 1984 a; OBESO, 1985). En el caso de estos muscicápidos «frugívoros», prácticamente toda la población está consumiendo frutos en un período dado y en gran medida constituyen la base de la dieta (en volumen); en las especies «insectívoras» (a excepción del colirrojo y los papamoscas) una fracción pequeña de los individuos se alimenta con frutos y siempre constituyen un alimento minoritario en la dieta.

Si las muestras fecales reflejan, como es el caso, la dieta «instantánea» de numerosos individuos de cada especie, estas diferencias sugieren modos muy distintos de utilización de los frutos por los dos grupos de especies.

#### Variaciones interanuales en el consumo de frutos

Se observaron cambios muy marcados en la utilización de los frutos como alimento en los dos años de estudio (Tabla 2). Sólo se han considerado para esta comparación las muestras fecales provenientes del período julio-diciembre, ya que coincide con el de máxima disponibilidad de frutos; las muestras de final de invierno y primavera son mayoritariamente insectívoras y a excepción de *Ph. collybita* todas las muestras disponibles correspondía al período julio-diciembre.

TABLA II

Disponibilidad de recursos tróficos potenciales (artrópodos, según capturas en trampas adhesivas; frutos carnosos, según conteos en transectos permanentes) e importancia relativa de los frutos en la dieta de varias especies de Muscicapidae en los dos años de estudio. Las cifras para la importancia de frutos en la dieta indican la  $\bar{x} \pm d.t.$  del % en volumen de esta fracción vegetal.  
 [Availability of potential food resources (arthropods and fleshy fruits) and relative importance of fruits in the diet of several species during two consecutive seasons. A, capture rates of arthropods in sticky traps placed suspended beneath vegetation («aire») and on the soil («suelo») expressed as number of captures  $\times dm^{-2} \times day^{-1}$ . B, availability of ripe fruit (number  $\times ha^{-1}$ ). Figures for the relative importance of the fruit diet in the two years indicate  $\bar{x} \pm s.d.$  (n) of % volume made up by fruit remains.]

	Julio-Diciem. 1981	Julio-Diciem. 1982	Diferencia <sup>1</sup>
<b>RECURSOS POTENCIALES</b>			
A) Tasa de captura de artrópodos (n° $\times dm^{-2} \times día^{-1}$ )			
Aire .....	1.816 $\pm$ 0.952 (16)	0.899 $\pm$ 0.507 (11)	U = 26**
Suelo .....	1.555 $\pm$ 0.931 (16)	1.264 $\pm$ 0.943 (11)	U = 50 <sup>NS</sup>
B) Producción de frutos maduros (n° frutos $\times ha^{-1}$ ) .....			
	376 $\times 10^3$	3457 $\times 10^3$	
<b>FRUTOS CARNOSOS EN LA DIETA</b>			
<i>Phoenicurus phoenicurus</i> .....	63.8 $\pm$ 7.1 (8)	33.0 $\pm$ 9.9 (6)	2.17 <sup>NS</sup>
<i>Ficedula hypoleuca</i> .....	18.0 $\pm$ 4.1 (28)	54.5 $\pm$ 7.5 (20)	7.00***
<i>Luscinia megarhynchos</i> .....	4.6 $\pm$ 3.4 (24)	16.3 $\pm$ 9.1 (8)	2.36*
<i>Muscicapa striata</i> .....	0.03 $\pm$ 0.01 (7)	27.1 $\pm$ 5.3 (8)	6.36***
<i>Phylloscopus collybita</i> .....	0.01 $\pm$ 0.01 (29)	0.14 $\pm$ 0.13 (37)	3.02**

<sup>1</sup> Significación de las diferencias interanuales en disponibilidad de recursos según U de Mann-Whitney; para la composición de la dieta, valores de t de Student previa transformación angular de los %.

\* p < 0.05; \*\* p < 0.01; \*\*\* p < 0.001; <sup>NS</sup> no significativa.

Exceptuando a *Ph. phoenicurus*, que no varió significativamente la intensidad de consumo, todas las especies incluyeron frutos carnosos en la dieta más asiduamente durante 1982 (Tabla 2). No hay suficiente tamaño de muestra para considerar diferencias en las especies no incluidas en la tabla, aunque para ellas se observó la misma tendencia.

El aumento en la utilización de los frutos en 1982 se produjo paralelamente a: 1) una disminución significativa en ese año en la abundancia de artrópodos en aire, según se refleja en las tasas de captura de las trampas adhesivas, y 2) un aumento de casi diez veces en la disponibilidad de frutos maduros (Tabla 2). En consecuencia, las diferencias tan acusadas en la importancia de la fracción vegetal de la dieta entre los dos años de estudio deben ser atribuibles a la variación de la disponibilidad de los dos tipos de recursos alimenticios.

No existen, que conozcamos, registros de variaciones tan marcadas en el uso de los frutos como respuesta a cambios de disponibilidad (véase, no obstante, DAVIES, 1976; GREENBERG, 1981; HERRERA, 1984 a), pero se conoce que especies típicamente insectívoras pueden utilizar los frutos y otros recursos

como polen o néctar en condiciones climáticas adversas (TRAMER y TRAMER, 1977) o esporádicamente (THAKE, 1980; VOGEL *et al.* 1984; FORD, 1985). En cualquier caso, los frutos siguen constituyendo para estas especies un alimento subsidiario aún en años (como el segundo de nuestro estudio) en que su utilización fue mayor.

#### *Consumo de frutos y morfología*

El Apéndice muestra las especies de frutos que han sido registradas en la dieta de los pájaros considerados en este trabajo. Es patente el paralelismo entre la importancia de los frutos en la dieta, expresada como IF (Tabla 1) y el número de especies de frutos registrados para cada especie de pájaro (Apéndice). De hecho, ambas variables están correlacionadas en nuestra área de estudio ( $r_s=0.900$ ,  $p<0.01$ ,  $n=11$ ; Tabla 1) y ello sugiere que las especies más frugívoras tienden a diversificar más la fracción vegetal de la dieta que las especies más insectívoras. En éstas, el consumo esporádico de los frutos se centra sólo en 1 ó 2 especies, generalmente con cosechas abundantes. El hecho de que la tendencia observada en un área de estudio concreta se mantenga al considerar un ámbito geográfico más amplio, como el abarcado por los estudios incluidos en el Apéndice, indica que el grado de frugivorismo que muestra cada especie está limitado en última instancia por sus atributos específicos, que condicionan la accesibilidad que pueda tener a los frutos.

Se llevó a cabo un análisis de correlación múltiple escalonada para estudiar qué variables de morfología externa explican en mayor grado la variación observada entre especies en IF (Tabla 1). De todas las variables consideradas (longitudes del ala, cola y tarso, dimensiones del culmen, anchura de la boca y peso corporal), sólo el ala y la longitud del culmen (al cráneo) explican una fracción significativa de la variación de IF ( $R^2=0.6905$ ,  $F=8.95$ ,  $g.l.=2, 8$ ,  $p<0.01$ ). Las especies con alas más largas tienden a ser más frugívoras (un efecto positivo del tamaño;  $R_{par}=0.8310$ ,  $F=8.04$ ,  $g.l.=1, 9$ ,  $p<0.025$ ), pero la longitud del culmen está relacionada negativamente con el consumo de frutos ( $R_{par} = -0.6430$ ,  $F=5.66$ ,  $g.l.=1, 9$ ,  $p<0.05$ ). Las 5 especies que muestran un mayor consumo de frutos son aquéllas con picos más cortos y mayor anchura de boca (papamoscas, colirrojo, ruiseñor y tarabilla) y las especies con picos más largos y estrechos son más insectívoras (mosquiteros, reyezuelo, zarcero y carricero). La relación entre la longitud del culmen y la anchura de la boca para las 5 primeras especies (Fig. 1) se aproxima a 2:1, valor característico de los muscicápidos fuertemente frugívoros. Las otras seis especies tienen picos proporcionalmente más largos (razón culmen: boca entre 2.5:1 y 3:1; Fig. 1).

Las características del culmen limitan el grado de frugivorismo porque afectan a la capacidad de manipular los frutos antes de su ingestión (HERRERA, 1984 b); la arrancada, sujección, giro y alineación del fruto (a lo largo de su eje mayor) con el culmen requieren «mandibular» el fruto de tal manera que

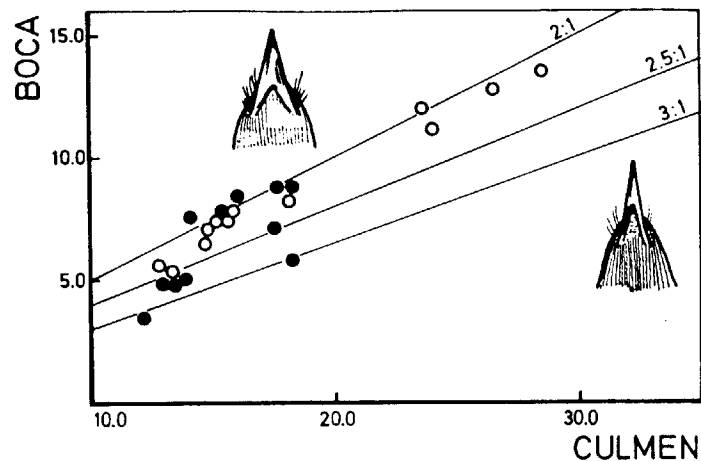


FIG. 1.—Relación entre la longitud del culmen (al cráneo, mm) y la anchura de la boca en las comisuras (mm) para las 11 especies estudiadas (círculos negros) y para especies «frugívoras» (*Sylvia* spp. y *Turdus* spp.; círculos blancos). Las rectas indican las distintas razones culmen:boca y los dibujos muestran valores extremos de forma del pico (cara ventral) ilustrados por *Muscicapa striata* (arriba, 2.0:1) y *Acrocephalus scirpaceus* (abajo, 3.1:1).

[Plot of culmen length (to cranium) and gape width (both in mm) for the 11 species considered (dots, see Table 1) and for "frugivorous" species (*Sylvia* spp. and *Turdus* spp.; blank dots). Lines depict different culmen:gape ratios and insets illustrate extreme bill shapes (ventral view) of *Muscicapa striata* (upper left, 2.0:1) and *Acrocephalus scirpaceus* (lower-right, 3.1:1)].

desajustes de tamaño suponen dificultad adicional de manipulación, fallos y, en consecuencia, menor eficiencia. Especies con picos cortos y anchos en la base tienen mayor facilidad para arrancar, manipular y tragar los frutos que aquéllas con picos largos y finos (HERRERA y JORDANO, 1981; MOERMOND y DENSLOW, 1985). Independientemente de la limitación del culmen en sí misma, es evidente que la anchura de la boca determina el tamaño máximo de fruto que puede ser ingerido completo (HERRERA, 1984 b; WHEELWRIGHT, 1985), de tal forma que especies con bocas más anchas tienen accesibles, manteniendo otros factores constantes, una mayor variedad de especies (tamaños) (JORDANO, 1984). La importancia de esta variable es evidente para las especies que consideramos aquí: el diámetro medio de los frutos del área de estudio es de  $8.26 \pm 4.17$  mm ( $n=17$  especies) (rango = 5.37–11.71 mm); la media de anchura de boca es de  $9.66 \pm 2.84$  mm (5.60–14.70,  $n=14$ ) y de  $6.80 \pm 1.62$  mm (4.43–8.79,  $n=11$ ) para las especies frugívoras «estrictas» y para el grupo de «insectívoros» que nos ocupa, respectivamente. Sólo tres de las 11 especies tratadas aquí tienen la anchura media de boca mayor al diámetro medio de los frutos del área de estudio. No es de extrañar, pues, que las especies de menor tamaño (*Phylloscopus* spp., *Regulus* sp.) muestren menor consumo de frutos y que cuando lo hacen picoteen la pulpa sin llegar a ingerir la(s) semilla(s) (véase también HERRERA, 1984 a).

En última instancia las posibilidades de dependencia continuada en los frutos como alimento base de la dieta están limitadas por la capacidad fisiológica de digerir y asimilar la pulpa de forma eficiente. Ya se ha demostrado que los Muscicapidae «no frugívoros» tienen tiempos de retención de la ingesta más largos que las especies «frugívoras». Por ejemplo, en comparación con las especies del género *Sylvia*, las consideradas aquí muestran en promedio tasas de paso de la ingesta por el tubo digestivo (longitud del intestino, en mm, dividida por el tiempo de tránsito del alimento, en minutos) muy lentas (4.0 vs. 1.9 mm min<sup>-1</sup>) (JORDANO, 1986). Ello impone una seria limitación a la posibilidad de construir una dieta frugívora, ya que un alimento como los frutos carnosos, pobre en nutrientes, necesita un procesado rápido para poder hacer máxima la eficiencia digestiva (SIBLY, 1981). Esta limitación podría explicar porqué el rango de variación del % en volumen de los frutos mantiene valores tan bajos para estos muscicapídeos: aunque los frutos pueden ser consumidos, en grado muy variable, por casi todas las especies siempre son un elemento minoritario de la dieta sujeto a una utilización «oportunistá» muy dependiente de su abundancia y de la de recursos alternativos.

#### AGRADECIMIENTOS

Los datos de base de este trabajo se tomaron durante la realización de una tesis doctoral, estando becado por el INAPE. Durante la preparación del manuscrito conté con apoyo de una beca postdoctoral del CSIC y financiación de un proyecto de la CAICYT. Estoy muy agradecido a Juan Amat, Carmen Díaz, Carlos Herrera, Ramón Soriguer, Manolo Carrión y Moncho Obeso por toda su ayuda.

#### RESUMEN

Se presenta información sobre la importancia de los frutos carnosos en la alimentación de 11 especies de Muscicapidae (géneros *Phoenicurus*, *Ficedula*, *Muscicapa*, *Luscinia*, *Saxicola*, *Phylloscopus*, *Regulus*, *Hippolais* y *Acrocephalus*) que habitualmente son considerados como insectívoros estrictos. El consumo de frutos varía entre 0.0 y 48.2% del volumen de la dieta. En el área de estudio, con matorral esclerófilo mediterráneo, la utilización de los frutos fue mayor en un año en que su abundancia aumentó 10 veces, y la de artrópodos disminuyó sensiblemente respecto al año anterior. Todo ello sugiere una utilización esporádica y oportunista de los frutos como alimento. Las variables morfológicas que explican una mayor varianza entre especies del consumo de frutos son la longitud del ala, un factor de tamaño relacionado positivamente y la longitud del culmen, correlacionada negativamente. Las cinco especies más frugívoras tienen los picos relativamente cortos y anchos en la base, lo que permite la ingestión de un mayor rango de tamaños (especies) de frutos y una mayor facilidad de manipulación del fruto antes de ingerirlo. Casi todas las especies consideradas consumen frutos, pero la posibilidad de utilizarlos como alimento base de la dieta parece limitada también por factores fisiológicos que determinan velocidades de digestión mucho menores que las de otras más frugívoras como *Sylvia* spp. y *Turdus* spp.

PALABRAS CLAVE: alimentación; dispersión de semillas; ecomorfología; frugivoría; Muscicapidae.

## SUMMARY

*The fruit diet of some Muscicapidae species in Southern Spain*

The relative importance of fleshy fruits in the diet of 11 muscicapid species in the genera *Phoenicurus*, *Ficedula*, *Muscicapa*, *Luscinia*, *Saxicola*, *Phylloscopus*, *Regulus*, *Hippolais* and *Acrocephalus* is reported on the basis of a study of faecal samples taken from mist-netted birds in south-western Spain. The relative importance of fruit varies widely between species, either in their frequency of occurrence in the faeces (0.0-92.9 %) or in the percent volume (0.0-48.2 %). The number of fruit species consumed is closely related to the degree of frugivory and this seems to be a general relation when considering the number of fruit species recorded for each bird species in a wide geographical area (Appendix). Thus, most species rely on the sporadic consumption of 1 or 2 fruit species that contribute a minor fraction to the diet. In a comparison of data obtained in two consecutive years, fruit consumption increased in the second year probably as a response to a parallel ten-fold increase in the fruit supply and a decrease in arthropod abundance. This, together with the fact that the fruit species consumed are those reaching the highest abundances in the area, points to an opportunistic use of fruits by these birds. As shown by a stepwise, multiple correlation analysis, only wing- and culmen-length (to cranium) explain a significant proportion of the between-species variance in frugivory. Wing-length indicates a size factor, being positively related to frugivory. Bill-length is negatively correlated, indicating that species with relatively long, pointed bills, may have more difficulty in taking, seizing, and mandibulating fruits prior to ingestion than those with shorter bills and wider gapes. Additionally, differences in dependence on fruit food between these species and *Sylvia* spp., *Turdus* spp., and other frugivorous genera seem to be related to differences in digestive physiology.

KEY WORDS: ecomorphology; feeding habits; frugivory; Muscicapidae; seed dispersal.

## BIBLIOGRAFIA

- BERTHOLD, P. (1976). Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbeverzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und Okologische Bedeutung. *J. Orn.*, 117: 145-209.
- BIBBY, C. J. & GREEN, R. E. (1980). Foraging behaviour of migrant Pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, on temporary territories. *J. Anim. Ecol.*, 49: 507-521.
- BRENSING, D. (1977). Nahrungsökologische Untersuchungen an Zugvögeln in einem südwestdeutschen Durchzugsgebiet während des Wegzuges. *Vogelwarte*, 29: 44-56.
- CEBALLOS, P. & PURROY, F. J. (1977). *Pájaros de nuestros campos y bosques*. ICONA, Madrid.
- DAVIES, S. F. F. J. (1976). Studies of the flowering season and fruit production of some arid zone shrubs and trees in western Australia. *J. Ecol.*, 64: 665-687.
- DEBUSSCHE, M.; LEPART, J. & MOLINA, J. (1985). La dissemination des plantes à fruits charnus par les oiseaux: role de la structure de la végétation et impact sur la succession en région méditerranéenne. *Acta Oecol., Oecol. Gen.*, 6: 65-80.
- FORD, H. A. (1985). Nectarivory and pollination by birds in southern Australia and Europe. *Oikos*, 44: 127-131.
- GIL-LLETGET, A. (1927). Estudios sobre la alimentación de las aves. I. Examen del contenido estomacal de 58 aves de Candeleda (Avila). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 42: 177-187.
- (1928). Estudios sobre la alimentación de las aves. II. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 28: 171-194.
- GREENBERG, R. (1981). Frugivory in some migrant tropical forest wood warblers. *Biotropica*, 13: 215-223.
- GUITIAN, J. (1984). *Ecología de una comunidad de Passeriformes en un bosque montano de la Cordillera Cantábrica occidental*. Tesis Doct., Univ. Santiago.



- HERRERA, C. M. (1984 a). A study of avian frugivores, bird-dispersed plants and their interaction in Mediterranean shrubland. *Ecol. Monogr.*, 54: 1-23.
- (1984 b). Adaptation to frugivory in Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology*, 65: 609-617.
- & JORDANO, P. (1981). *Prunus mahaleb* and birds: the high — efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecol. Monogr.*, 51: 203-218.
- IZHAKI, I. & SAFRIEL, U. N. (1985). Why do fleshy — fruit plants of the mediterranean scrub intercept fall — but not spring — passage of seed — dispersing migratory birds. *Oecologia (Berlin)*, 67: 40-43.
- JORDANO, P. (1981). Alimentación y relaciones tróficas entre los Passeriformes en paso otoñal por una localidad de Andalucía central. *Doñana Acta Vert.*, 8: 103-124.
- (1984). *Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del área de Doñana*. Tesis Doct., Univ. Sevilla.
- (1986). Frugivory, external morphology and digestive system in Mediterranean sylviid warblers (*Sylvia* spp.). *Ibis*, 128. En prensa.
- & HERRERA, C. M. (1981). The frugivorous diet of Blackcap populations *Sylvia atricapilla* wintering in southern Spain. *Ibis*, 123: 502-507.
- MOERMOND, T. C. & DENSLOW, J. S. (1985). Neotropical frugivores: patterns of behavior, morphology and nutrition with consequences for fruit selection. *Neotropical ornithology*. (Ed. por P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely & F. G. Buckley), págs. 865-897. Ornithol. Monogr. No. 36.
- OBESO, J. R. (1985). *Comunidades de Passeriformes y frugivorismo en altitudes medias de la Sierra de Cazorla*. Tesis Doct., Univ. Oviedo.
- RALPH, C. P.; NAGATA, S. E. & RALPH, C. J. (1985). Analysis of droppings to describe diets of small birds. *J. Field Ornithol.*, 56: 165-174.
- SIBLY, R. M. (1981). Strategies of digestion and defecation. *Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use*. (Ed. por C. R. Townsend & P. Cadow), págs. 109-139. Blackwell, Londres.
- THAKE, M. A. (1980). Nectar: a supplementary food source for wintering Chiffchaffs (*Phylloscopus collybita*). *Riv. Ital. Ornit.*, 50: 167-168.
- TRAMER, E. J. & TRAMER, F. E. (1977). Feeding responses of fall migrants to prolonged inclement weather. *Wilson Bull.*, 89: 166-167.
- TURCEK, F. J. (1961). *Okologické Beziehungen der Vögel und Gehölze*. Slowakische Akad. der Wissenschaften, Bratislava.
- VOGEL, S.; WESTERKAMP, C.; THIEL, B. & GESSNER, K. (1984). Ornithophilie auf den Canarischen Inseln. *Plant Syst. Evol.*, 146: 225-248.
- WHEELWRIGHT, N. T. (1985). Fruit size, gape width, and the diet of fruit-eating birds. *Ecology*, 66: 808-818.

[Recibido: 20.5.86]

#### APÉNDICE

Especies de frutos carnosos consumidas por las especies de Muscicapidae incluidas en este estudio. Referencias: GIL-LLETGET (1927, 1928), TURCEK (1961), CEBALLOS y PURROY (1977), BIBBY y GREEN (1980), GUITIAN (1984), HERRERA (1984 a y com. pers.), HERRERA y JORDANO (1981), JORDANO (1981, 1984, datos inéditos), DEBUSSCHE *et al.* (1985), IZHAKI y SAFRIEL (1985), OBESO (1985).  
[Species of fruits recorded in the diet of the muscicapid species included in this study.]

*Phoenicurus phoenicurus*: *Pistacia lentiscus*, *Rubus ulmifolius*, *Daphne gnidium*, *Rhamnus lycioides*, *R. frangula*, *Prunus mahaleb*, *P. padus*, *Osyris quadripartita*, *Phillyrea angustifolia*, *Rubia peregrina*, *Sambucus nigra*, *S. racemosa*, *Juniperus communis*, *Ribes rubrum*, *Sorbus aucuparia*, *Empetrum nigrum*, *Cornus alba*, *Arbutus unedo*.

- Ficedula hypoleuca*: *Pistacia lentiscus*, *Smilax aspera*, *Rhamnus lycioides*, *R. frangula*, *Daphne gnidium*, *Lonicera periclymenum*, *Phillyrea angustifolia*, *Ficus carica*, *Osyris quadripartita*, *Ribes rubrum*, *Vitis vinifera*, *Sambucus nigra*, *S. racemosa*.
- Muscicapa striata*: *Pistacia lentiscus*, *Rhamnus lycioides*, *R. frangula*, *Rubus ulmifolius*, *R. idaeus*, *Morus alba*, *Ribes rubrum*, *Empetrum nigrum*, *Partenocissus quinquefolia*, *Eleagnus angustifolia*, *Cornus sanguinea*, *C. alternifolia*, *C. alba*, *C. stolonifera*, *Sambucus nigra*, *S. racemosa*, *Viburnum opulus*.
- Luscinia megarhynchos*: *Pistacia lentiscus*, *Rubus ulmifoliosus*, *Rhamnus lycioides*, *R. frangula*, *Sambucus nigra*, *S. ebulus*, *S. racemosa*, *Ribes rubrum*, *R. uva-crispa*, *Amelanchier ovalis*, *A. canadensis*, *A. baccata*.
- Phylloscopus collybita*: *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea angustifolia*, *Olea europaea* var. *sylvestris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *V. oxycoccus*, *V. uliginosum*, *Lycium barbarum*, *L. halimifolium*, *Sambucus nigra*, *S. racemosa*.
- Phylloscopus trochilus*: *Rubus ulmifolius*, *R. idaeus*, *Daphne gnidium*, *Sambucus nigra*, *S. racemosa*, *Ribes* sp., *R. rubrum*, *Lycium barbarum*.
- Phylloscopus bonelli*: *Rubus* sp.
- Regulus ignicapillus*: *Juniperus communis*.
- Saxicola torquata*: *Pistacia lentiscus*.
- Hippolais polyglotta*: *Ficus carica*, *Rubus* sp.
- Acrocephalus scirpaceus*: *Cornus sanguinea*, *Sambucus nigra*.