

Efectes de la ingestió per ocells sobre la germinació i la dispersió de dues espècies pròximes de *Solanum*

Rafael E. MAS i Anna TRAVESET

SHNB



SOCIETAT D'HISTÒRIA
NATURAL DE LES BALEARS

Mas, R.E. i Traveset, A. 1999. Efectes de la ingestió per ocells sobre la germinació i la dispersió de dues espècies pròximes de *Solanum*. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 42: 69-77. ISSN 0212-260X. Palma de Mallorca.

En aquest treball s'estudia l'efecte que té el pas de les llavors de *Solanum luteum* i de *S. nigrum* pel tracte digestiu del Busqueret de cap negre (*Sylvia melanocephala*) i de la Mèrlera (*Turdus merula*) sobre la seva germinació. Les dades obtingudes indiquen que el percentatge i la taxa de germinació de les llavors de *S. luteum* augmenta si aquestes són ingerides per qualsevol d'aquestes dues espècies d'ocell; en canvi, l'efecte no sembla ser significatiu en *S. nigrum*. Fotografies fetes al microscopi electrònic posen de manifest que les cobertes de les llavors de *S. luteum* es veuen més afectades per la ingestió per ocells que les de *S. nigrum* o que les no ingerides (controls). Aquesta abrasió de la paret de la llavor és la que afavoreix la germinació de les llavors, augmentant la seva permeabilitat a l'aigua i als gasos. Es conclou que mentre que *S. nigrum* és afectat pels ocells únicament en la seva dispersió, *S. luteum* és també influenciat per aquests en la seva germinació.

Paraules clau: *frugivoria*, *Solanum*, *Sylvia melanocephala*, *Turdus merula*.

EFFECTS OF AVIAN INGESTION ON THE GERMINATION AND DISPERSAL OF TWO CLOSELY RELATED SPECIES OF *SOLANUM*. This paper examines the effect that the passage of seeds of *Solanum luteum* and *S. nigrum* through the digestive system of Sardinian Warblers (*Sylvia melanocephala*) and Blackbirds (*Turdus merula*) has on their germination. The results obtained show that the percentage and rate of germinated seeds of *S. luteum* increase when they have been ingested by either *Sylvia melanocephala* or *Turdus merula*. In contrast, no significant effect was found for *S. nigrum*. Scanning electron micrographs of the seed coats showed that *S. luteum* was more affected than *S. nigrum* and than controls (uningersted seeds). The abrasion of the seed coat is what allows an increase in permeability to water and gas, thus enhancing germination. It is concluded that whereas *S. nigrum* is only affected by birds in its seed dispersal, *S. luteum* is also affected in its germination.

Keywords: *frugivory*, *Solanum*, *Sylvia melanocephala*, *Turdus merula*.

Rafael E. MAS, Carrer del Bisbe Sastre 26, 1-B. 07011 Palma de Mallorca.
Anna TRAVESET, Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (CSIC-UIB), Ctra. de
Valldemossa km 7'5, 07071-Palma de Mallorca, email: ieaatv@ps.uib.es

Recepció del manuscrit: 25-feb-99; revisió acceptada: 2-des-99.

Introducció

Alguns dels aspectes de l'ecologia i l'evolució de la frugivoria i la dispersió de llavors han estat estudiats a diferents parts del món a diferents hàbitats (ex. Howe i Smallwood, 1982; Janzen, 1983; Jordano, 1992; Willson, 1990; 1992; Fleming i Estrada, 1993). L'efecte dels animals frugívors sobre la germinació de llavors de plantes productores de fruits carnosos ha estat menys freqüentment estudiat, i les dades que es tenen per alguns grups de vertebrats com ara els rèptils o els peixos són encara molt escasses. S'ha vist que la frugivoria pot modificar el temps de dormància de les llavors, estimulants o bé inhibint la germinació (Izhaki i Safriel, 1990). Els ocells frugívors tenen diferents efectes sobre les llavors dels fruits carnosos que ingereixen:

(1) eliminen el recobriment de pell i polpa que tenen les llavors. Aquest recobriment pot contenir substàncies inhibidores de la germinació (Barnea *et al.*, 1991; Izhaki i Safriel, 1990).

(2) escarifiquen la coberta de la llavor (Barnea *et al.*, 1990; Izhaki i Safriel, 1990), i

(3) maten una determinada fracció de les llavors ingerides (Crossland i Vander Kloet, 1996; Izhaki, 1990; Mydia i Brahmachary, 1991). A més, la deposició conjunta amb les femtes pot provocar la infecció de les llavors amb bacteris, fongs i altres patògens.

Les diferències en la longitud del tracte digestiu de les diferents espècies d'ocells (Ridley, 1930; Jordano, 1986; 1992) donen lloc a diferents temps de retenció de les llavors dins l'interior de l'animal (veure revisió en Traveset, 1998) els quals, juntament amb el tipus de cobertura de la llavor, determinen aquesta acció. És possible, però, que un dels majors avantatges (o l'únic) d'aquest temps de retenció dins l'ocell radiqui més en el moviment enfora de les plantes parentals que en el tractament de les llavors en el digestiu (Debussche, 1985). En el cas de *Solanum* que presenta fruits amb multitud

de llavors, un dels fets que pot afavorir la germinació és la disgregació d'aquest conjunt de llavors que són defecades en nombres menors als que apareixen en el fruit complet (Barnea *et al.*, 1992). També s'ha hipotetitzat que, degut a les substàncies laxants que conté la polpa dels fruits carnosos d'algunes espècies, com són les del gènere *Solanum*, la planta pot exercir un control sobre el temps de retenció de les llavors dins l'animal dispersor, així evitant o reduint la mortalitat de moltes d'aquestes llavors (Murray *et al.*, 1994).

En el present treball, s'examina l'efecte que té sobre la germinació el pas de les llavors de dues espècies de *Solanum*, comuns a les Illes Balears, pel tracte digestiu de dos dels seus dispersors principals, el busqueret de cap negre (*Sylvia melanocephala*) i la mèrlera (*Turdus merula*). A més, s'examina la preferència dels ocells per un dels colors de les baies de *Solanum*, la qual cosa pot contribuir a explicar la diferent abundància de les dues espècies a la natura.

Espècies objecte d'estudi

Sylvia melanocephala i *Turdus merula* són ocells que inclouen fruits carnosos en la seva dieta a l'igual que altres ocells pertanyents al seu mateix gènere (ex. Izhaki, 1990; Barnea, 1992; Traveset i Willson, 1997). *Sylvia melanocephala*, de menor mida, inclou en la dieta una quantitat important de petits insectes i es veu limitada al consum dels fruits sencers més petits (Jordano, 1986) o que es puguin picar i desfer en trossos. Aquest busqueret és un dispersor actiu de moltes espècies de plantes amb fruits carnosos (Debussche i Isenmann, 1983). *Parus major*, emprat en els experiments de preferència de color, és principalment insectívor i normalment no actua com un dispersor de llavors "legítim" si no que és més un consumidor de polpa, sovint tirant la llavor sota la mateixa planta (i per tant actuant com un depredador, ja que aquí la llavor té molt poques

possibilitats de sobreviure); ocasionalment arriba a ingerir alguns fruits petits sencers (obs. pers.).

Solanum nigrum és una planta d'uns 20-70 cm d'alçària amb flors de color la blanca i baies negres de $7,27 \pm 0,6$ mm de diàmetre ($n=9$) amb una mitja de 40 ± 10 llavors ($n=9$). Compta amb una distribució cosmopolita (Genestar, 1985). L'altra espècie, *Solanum luteum* és similar a l'anterior però amb fulles i tija de color més clar i només arriba als 50 cm. La baia és d'un color taronja-vermellós, fa uns $7,29 \pm 0,69$ mm de diàmetre ($n=9$) i conté 34 ± 13 llavors ($n=9$). Té una distribució més limitada que *S. nigrum*, encara que apareix a gran part d'Europa (Genestar, 1985). Les dues espècies presenten a les seves baies glicocaloids, substàncies que segons alguns autors (Cipollini i Levey, 1997a; 1997b) no van "dirigides" als ocells dispersors si no als depredadors de llavors. Aquests compostos solen ser tòxics per a dispersors vertebrats però normalment es perden quan el fruit madura. Els fruits amb una gran taxa de remoció tendeixen a tenir nivells baixos de metabolits secundaris i defenses contra patògens i depredadors de llavors (Cipollini i Levey, 1997b).

Material i mètodes

Ocells frugívors

Els ocells seleccionats per dur a terme els experiments foren *Sylvia melanocephala*, *Turdus merula* i *Parus major* degut a que són sedentaris i relativament abundants. Els ocells foren capturats durant l'estiu del 1997 als voltants del Campus de la Universitat de les Illes Balears, en dos ambients diferents: (1) al costat d'una bardissa conformada per individus de llampúgol (*Rhamnus alaternus*), abundants batzers (*Rubus ulmifolius*) i individus de Cirerer de pastor (*Crataegus monogyna*) i (2) dins un garroverar abandonat. A més, alguns ocells varen ser capturats en una parcel·la de cultiu i arbres

fruiters a la finca de Son Pax, prop de la ciutat de Palma. El sistema emprat per la captura dels ocells foren filats o xarxes japoneses. S'usaren dues xarxes de 12 m de llargària per 2 m d'altura i una xarxa de 20 m de llargària per 2 m d'altura. Les xarxes es mantenien obertes des de just abans de la sortida del sol fins al migdia (12:00 h), fent una revisió cada hora per a recollir les captures. Els ocells s'introduïen per separat dins bosses de roba per evitar danyar-los i es traslladaven a les gàbies (de 60x60x60 cm) situades a Ca'n Cortés (campus universitari). Es mantenien en aquestes també per separat i i es varen retenir durant períodes de temps variables, depenent de l'edat i l'estat de salut de cada individu. A cada ocell se li donava un període d'adaptació de 2-3 dies durant el qual era alimentat amb pasta per a ocells insectívors (preparat comercial), larves del coleòpter *Tenebrio molitor* (Tenebrionidae) i aigua. També s'alimentaren amb diferents baies de plantes que fructifiquen durant aquesta època: *Solanum luteum*, *S. nigrum*, *Rubus ulmifolius*, *Smilax aspera* (fruits de mida molt petita), *Osyris alba* (de la que *Sylvia melanocephala* i *Parus major* en consumien la polpa) i *Rubia peregrina*.

Els fruits de *Solanum* es col·lectaren en una població prou àmplia d'individus genèticament diferents, a la finca de Son Pax, durant els mesos de juliol i agost de 1997. Normalment s'oferien als ocells el mateix dia o durant els 3-4 dies següents, durant els quals eren mantinguts dins una gelera a 4°C.

Experiments de germinació

Tant a *S. melanocephala* com a *T. merula* se'ls hi donà fruits de cada una de les espècies per separat, amb intervals de 24 hores entre elles, per a obtenir llavors ingerides. Les llavors controls es van extraure directament de fruits col·lectats en les mateixes poblacions. Totes les llavors es secaren sobre paper de filtre durant uns dies previament als experiments de germinació. Les llavors s'esterilitzaren en una disolució d'hipoclorit sòdic comercial durant 10 minuts

per evitar l'aparició de fongs. El 27 d'octubre, es col·locaren llavors dels diferents tractaments dins plaques de Petri (9 cm de diàmetre), sobre un doble paper de filtre i amb una base de cotó que es saturà amb aigua destil·lada (mètode similar a l'utilitzat per Debussche, 1985 i per Barnea, 1990). Les plaques eren revisades periòdicament (1-3 dies) per evitar que s'assecassin i per anotar les germinacions (aparició de la radícula). Les llavors germinades es treien de les plaques per a evitar problemes d'inhibició de la germinació de les altres (Crossland i Vander Kloet, 1996). S'utilitzaren 100 llavors per tractament (quatre plaques amb 25 llavors cadascuna), excepte en el cas de les llavors ingerides de *S. nigrum*: 60 llavors ingerides per *T. merula* (tres plaques amb 20 llavors cadascuna) i 40 llavors ingerides per *S. melanocephala* (dues plaques amb 20 llavors cadascuna). Les plaques es mantingueren dins una cambra de germinació a una temperatura estable de $25 \pm 2^\circ\text{C}$ i amb un fotoperíode de 12 hores. En acabar l'experiment de germinació (el 10 de desembre, quan havien passat algunes setmanes sense cap germinació), les llavors no germinades es varen disseccionar per a comprovar la seva viabilitat (les viables presenten l'endosperm intacte dins el lòcul de la llavor).

Una mostra de tres llavors de cada espècie i tractament es varen analitzar al microscopi electrònic d'escombratge el SEM Hitachi S530 i a un voltatge de 15 kV). Prèviament, se'ls hi va donar un recobriment d'or dins un "Polaron E5100 sputter coater". Totes les llavors es varen examinar a baix i alt augment (30x i 200x). Es va seleccionar una imatge de cada tractament i es va fotografiar per a observar si la coberta de les llavors havia sofert alguna alteració.

Experiments de preferència de color

Es dugueren a terme entre el 14 de juliol i el 20 d'agost. El nombre d'ocells que participaren en els experiments foren: (1) tres individus de *S. melanocephala*; (2) dos individus de *T. merula*; i (3) un individu de

P. major. Es capturaren un major nombre d'ocells, però no tots varen "cooperar", i per tant no s'han pogut incloure en les anàlisis. Als ocells se'ls presentaven dues plaques de Petri, una de les quals contenia 5 fruits de color taronja (*S. luteum*) i l'altra 5 fruits de color negre (*S. nigrum*). Els fruits escollits eren aproximadament de la mateixa mida per a evitar el possible efecte de preferències en base a aquest caràcter. El test de preferència consistia en presentar a l'ocell les dues plaques, una al costat de l'altra, i anotar el fruit que era escollit primer (tant si era empassat sencer o solsament picat). En cada test es substituïa el fruit de tal forma que l'ocell sempre tingués 10 fruits per a escollir, i s'anaven alternant les posicions de les plaques per a evitar la possible influència d'aquestes en les decisions de l'ocell. Es feren 10 tests per a cada individu. Es considerà "preferència" per a un determinat color, quan aquest era escollit en un mínim de 8 dels 10 tests.

Anàlisi de les dades

S'utilitzà un anàlisi de la variança de mesures repetides (RMANOVA) per a cada una de les espècies, essent "tractament" la variable independent i "percentatge de llavors germinades" la variable depenent. Prèviament a l'anàlisi, aquesta es va normalitzar emprant la transformació angular. El test de Tukey s'usà per a comparar els diferents tractaments després del RMANOVA. En els resultats, la mitja es mostra sempre juntament amb l'error estàndar.

Resultats

Patrons de germinació en Solanum luteum

S. luteum va començar a germinar uns 3 dies abans que *S. nigrum* (Fig. 1). Es trobà un gran efecte de la ingestió per ocells (de les dues espècies) tant sobre la taxa ($F_{2,9}=9,61$, $P=0,006$) com sobre el percentatge final de germinació ($F_{2,9}=13,00$, $P=0,002$).

Tant les llavors ingerides per mèrlera com les ingerides per busqueret varen germinar més ràpidament i en major percentatge que les control (Fig. 1; test de Tukey). L'efecte del temps va ser significatiu (Wilks' Lambda=0,03, F=50,67, P=0,0001), però no hi va haver interacció significativa entre temps i tractament (Wilks' Lambda=0,24, F=1,58, P=0,23), lo qual indica que el patró temporal de les diferències entre tractaments no va variar.

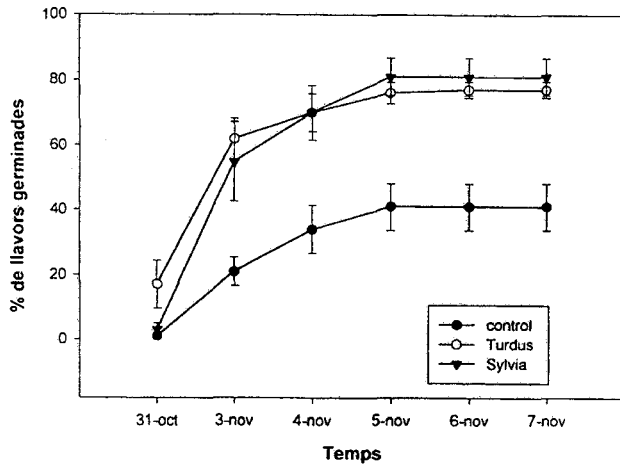


Fig. 1. Proporcio acumulativa de llavors de fruits de *S. luteum* que varen germinar després de passar a través del sistema digestiu del busqueret de cap negre (*Sylvia melanocephala*) i de la mèrlera (*Turdus merula*), i de llavors no ingerides (control).

Fig. 1. Cumulative percentage of seeds of *S. luteum* that germinated after passing through the digestive tract of Blackbird (*Turdus merula*) and Sardinian warbler (*Sylvia melanocephala*) and of uningested (control) seeds.

Patrons de germinació en *Solanum nigrum*

Encara que el percentatge final de germinació és semblant entre tractaments ($F_{2,6}=2,11$, $P=0,20$; Fig. 2), l'anàlisi de mesures repetides mostra que hi

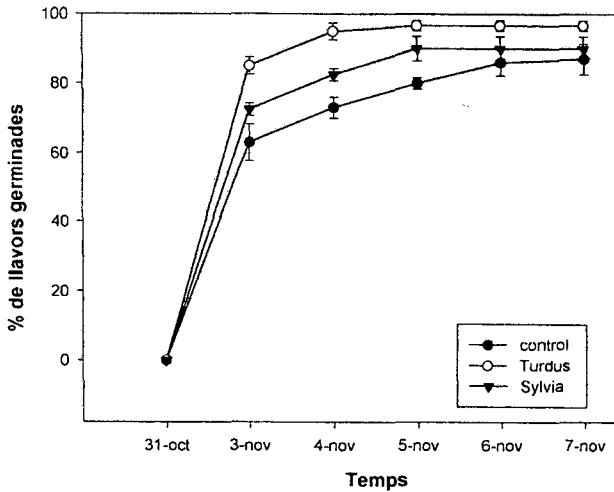


Fig. 2. Proporcio acumulativa de llavors de fruits de *S. nigrum* que varen germinar després de passar a través del sistema digestiu del busqueret de cap negre (*Sylvia melanocephala*) i de la mèrlera (*Turdus merula*), i de llavors no ingerides (control).

Fig. 2. Cumulative percentage of seeds from *S. nigrum* that germinated after passing through the digestive tract of Blackbird (*Turdus merula*) and Sardinian warbler (*Sylvia melanocephala*) and of uningested (control) seeds.

ha un efecte significatiu del tractament sobre la taxa de germinació ($F_{2,6}=8,86$, $P=0,02$). El test de Tukey mostra que les llavors ingerides per *Turdus* germinen més depressa que les ingerides per *Sylvia* o les controls fins al 4 de novembre; després d'aquesta data, no hi ha diferències en el percentatge de germinacions (Fig. 2). L'efecte del temps és significatiu, encara que marginalment (Wilks' Lambda=0,11, F=6,04, P=0,09) i, com en el cas de *S. luteum*, tampoc hi ha interacció temps x tractament (Wilks' Lambda=0,16, F=1,12, P=0,46), o sigui, són corbes de germinació són semblants entre tractaments.

Les diferències en els percentages de germinacions entre tractaments, per qualsevol de les dues espècies de *Solanum*, no es poden atribuir a diferències en la viabilitat de les llavors testades. Les llavors que no varen germinar mostraren nivells semblants d'avortament entre tractaments.

Escarificació de les llavors

L'aspecte general i la morfologia de les llavors de les dues espècies de *Solanum* es pot veure a la Fig. 3, mentre que el detall de l'estructura de la paret es mostra a la Fig. 4. L'abrassió química i/o mecànica que sofreixen les llavors de *S. luteum* ingerides, sigui per *T. merula* o per *S. melanocephala* (lletres B i C, respectivament), sembla ser més gran que la que sofreixen les llavors de *S. nigrum* (lletres E i F, respectivament).

Preferències dels ocells frugívors

Solsament 6 ocells es varen poder emprar per aquests experiments, lo qual no permet analitzar les diferències entre espècies en la preferència del color. Analitzats conjuntament, 5 d'aquests ocells mostraren

preferència per les baies negres de *S. nigrum* mentre que l'altre (un dels busquerets) va preferir les taronges del *S. luteum*.

Discussió

La resposta de les llavors al pas pel tracte digestiu difereix per a les dues espècies de *Solanum*. *S. luteum* presenta una major germinació (gairebé el doble) quan les llavors han estat ingerides per ocells. Per altra banda, *S. nigrum* presenta uns patrons de germinació bastants semblants independentment de si les llavors han estat ingerides o no per ocells, encara que les que han passat a través de mèrleres tenen inicialment una velocitat de germinació més alta. Altres autors han trobat també que la ingestió de fruits per ocells (*T. merula* i *Pycnonotus xanthopygos*) augmenta el percentatge de germinació de les llavors de *S. luteum* mentre que no afecta al de les llavors de *S. nigrum* (Barnea *et al.*, 1990); no obstant, Clergeau (1992) reporta un resultat contradictori per a *S. nigrum*, trobant un efecte positiu en la germinació quan els fruits

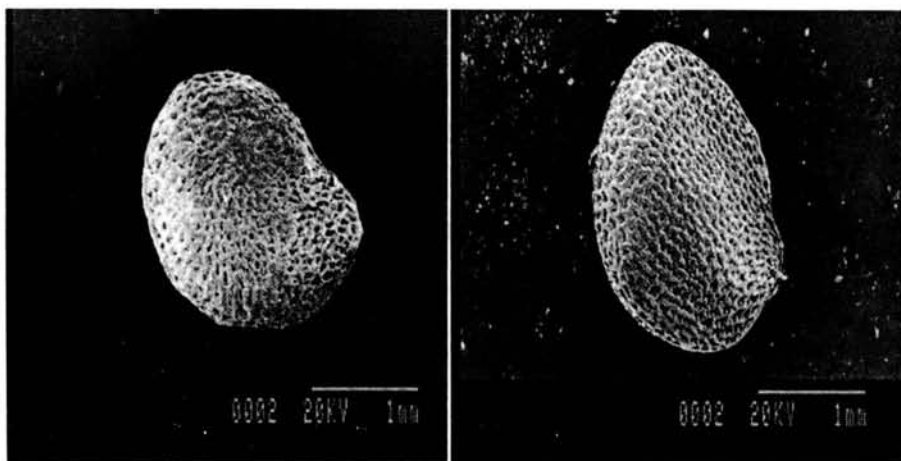


Fig. 3. Aspecte de les llavors de *Solanum luteum* i de *S. nigrum* (esquerra i dreta, respectivament) al microscopi electrònic d'escombratge (x30).

Fig. 3. View of the seeds of *Solanum luteum* and *S. nigrum* (left and right, respectively) when observed under the SEM. (x30).

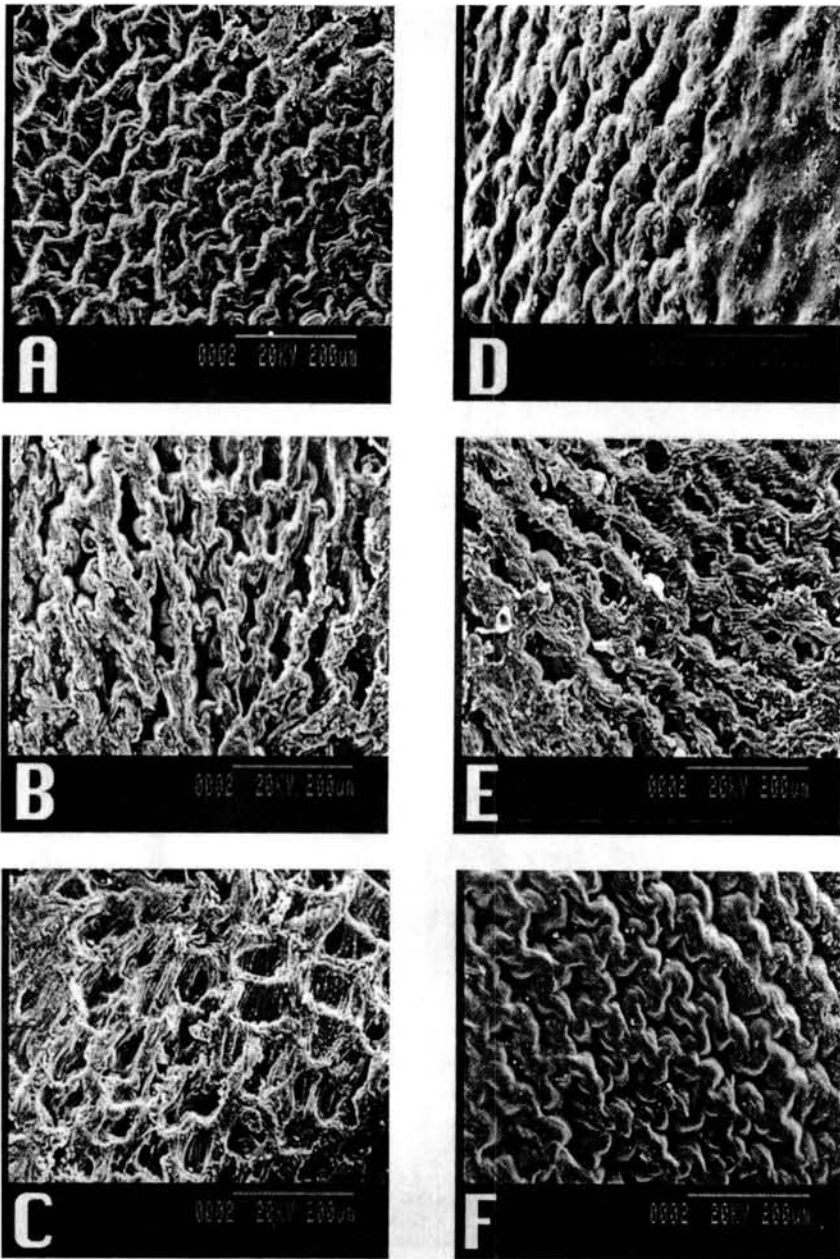


Fig. 4. Aspecte de la coberta de les llavors de *Solanum luteum* i *S. nigrum* (esquerra i dreta, respectivament) dels diferents tractaments (x200). De dalt a baix: llavors controls (A i D), ingerides per *Turdus merula* (B i E) i ingerides per *Sylvia melanocephala* (C i F).

Fig. 4. View of the seed coats of *Solanum luteum* and *S. nigrum* (left and right, respectively) of the different treatments (x200). From top to bottom: control seeds (A and D), ingested by *Turdus merula* (B and E), and ingested by *Sylvia melanocephala* (C and F).

són consumits per mèrleres o be per estornells (*Sturnus vulgaris*). Altres espècies de *Solanum* han mostrat diferents comportaments en la germinació després de ser consumits per ocells frugívors: *S. dulcamara* no es veu afectat pel pas per passeriformes (Smith 1975 en Traveset, 1998). La ingestió de llavors de *S. lycocarpum* per un cànid al Brasil donà un efecte positiu sobre la germinació (Lombardi i Motta Junior, 1993). Per altra banda, en alguns estudis s'ha trobat que diferents espècies del gènere *Turdus* afecten a la germinació d'algunes espècies vegetals mentre que tenen un efecte nul sobre altres (Traveset i Willson, 1997). En el cas de *S. luteum*, les diferències en el temps de retenció de les llavors en les diferents espècies d'ocells no semblen afectar l'èxit de germinació (Barnea *et al.*, 1992).

Les fotografies fetes al SEM ajuden a entendre les diferències trobades entre les dues espècies de *Solanum*. L'estructura de la paret de les llavors de *S. luteum* es veu bastant més afectada al passar pel tracte digestiu dels ocells que la de *S. nigrum*. Aquesta major abrasió observada en *S. luteum* és la que comporta una major permeabilitat a l'aigua i gasos, lo qual es tradueix en un increment en la germinació.

Els fruits dels dos *Solanum* no difereixen en la mida, en la forma ni en el nombre de llavors, però són fàcilment distingibles per part dels ocells pel seu color diferent. Els experiments de preferència dels ocells pel color de les baies varen mostrar una tendència a afavorir el color negre de *S. nigrum*, encara que sempre es sol trobar variació entre individus d'una mateixa espècie (present treball; Willson, 1994; Traveset i Willson, 1997; 1998). És molt possible que, a part del color diferent de les baies de les dues espècies de *Solanum*, existeixi també alguna diferència en el contingut i concentració de substàncies presents a la polpa les quals els hi poden donar un gust diferent (Wahaj *et al.*, 1998). És d'esperar que si l'ocell ha tengut experiències prèvies amb aquests tipus de fruits, pot relacionar

sabor i color. La major abundància de *S. nigrum* que trobem en condicions naturals podria ser resultat, almenys en part, d'una preferència d'aquesta espècie per part dels ocells, qui són els seus més importants dispersors. Alternativament, la menor freqüència d'aparició de plantes de *S. luteum* pot ser deguda a altres causes (biòtiques o abiòtiques) i els ocells poden estar dispersant, sense cap preferència, més fruits negres simplement perquè aquests són més abundants.

Agraïments

Volem agrair a la Conselleria de Medi Ambient la concessió dels permisos de caça científica amb xarxes, i al Departament de Patrimoni de la UIB, per permetre'ns mostrear dins el Campus Universitari. Al Departament de Fisiologia Vegetal, i en especial al Dr. Hipólito Medrano, per deixar-nos utilitzar la cambra de germinació, a Ferran Hierro per l'ajuda en la utilització del SEM, i al Dr. Vicente-Javier Benedí per la impressió i el tractament de les imatges. Aquest treball s'emmarca dins el projecte PB97-1174 finançat per la DGICYT.

Bibliografia

- Barnea, A., Yom-Tov, Y. i Friedman, J. 1990. Differential germination of two closely related species of *Solanum* in response to bird ingestion. *Oikos*, 57: 22-228.
- Barnea, A., Yom-Tov, Y. i Friedman, J. 1991. Does ingestion by birds affect seed germination-. *Functional Ecology*, 5: 394-402.
- Barnea, A., Yom-Tov, Y. i Friedman, J. 1992. Effect of frugivorous birds on seed dispersal and germination of multi-seeded fruits. *Acta Oecologica*, 13: 209-219.
- Cipollini, M.L. i Levey, D.J. 1997a. Antifungal activity of *Solanum* fruit glycoalkaloids: Implications for frugivory and seed dispersal. *Ecology*, 78: 799-809.
- Cipollini, M.L. i Levey, D.J. 1997b. Why are some fruits toxic? Glycoalkaloids in *Solanum*

- and fruit choice by vertebrates. *Ecology*, 78: 782-798.
- Clergeau, P. 1992. The effect of birds on seed germination of fleshy-fruited plants in temperate farmland. *Acta Oecologica*, 13: 679-686.
- Crossland, D.R. i Vander Kloet, S.P. 1996. Berry Consumption by the American Robin, *Turdus migratorius*, and the subsequent effect on seed germination, plant vigour, and dispersal of lowbush blueberry, *Vaccinium angustifolium*. *Canadian Field-Naturalist*, 110: 303-309.
- Debussche, M. i Isenmann, P. 1983. La consommation des fruits chez quelques fauvelles méditerranéennes (*Sylvia melanocephala*, *S. cantillans*, *S. hortensis* et *S. undata*) dans la région de Montpellier (France). *Alauda*, 51: 302-308.
- Debussche, M. 1985. Rôle des oiseaux disséminateurs dans la germination des graines de plantes à fruits charnus en région méditerranéenne. *Acta Oecologica*, 4: 365-374.
- Fleming, T.H. i Estrada, A. 1993. Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Genestar, R. 1985. *Flora mediterrània occidental*. ed. R. Genestar Serra. Palma de Mallorca.
- Howe, H.F. i Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 201-228.
- Izhaki, Y. i Safriel, U.N. 1990. The effect of some mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology*, 78: 56-65.
- Janzen, D.H. 1983. The dispersal of small seeds by vertebrate guts. In: Futuyma, D.J. i Slatkin, M. eds. *Coevolution*: 232-262. Sinauer Ass., Sunderland.
- Jordano, P. 1986. Frugivory, external morphology and digestive system in mediterranean sylviid warblers *Sylvia* spp. *Ibis*, 129: 175-189.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. In: Fenner, M. ed. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*: 105-156. C.A.B. International, Wallingford.
- Lombardi, J.A. i Motta Junior, J.C. 1993. Seed dispersal of *Solanum lycocarpum* St. Hil. (Solanaceae) by the maned wolf, *Chrysocyon brachyurus* Illiger (Mammalia, Canidae). *Ciência e cultura - Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science*, 45: 126-127.
- Midya, S. i Brahmachary R.L. 1991. The effect of birds upon germination of banyan (*Ficus bengalensis*) seeds. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 537-538.
- Murray, G.K. 1994. Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology*, 75: 989-994.
- Ridley, H.N. 1930. The dispersal of plants throughout the world. L. Reeve & Co.
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrates' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1: 151-190.
- Traveset, A. i Willson, M.F. 1997. Effect of birds and bears on seed germination of fleshy-fruited plants in temperate rainforests of southeast Alaska. *Oikos*, 80: 89-95.
- Traveset, A. i Willson, M.F. 1998. Ecology of the fruit-colour polymorphism in *Rubus spectabilis*. *Evolutionary Ecology*, 12: 331-345.
- Wahaj, S.A., Levey, D.J., Sanders, A.K. i Cipolloni, M.L. 1998. Control of gut retention time by secondary metabolites in ripe *Solanum* fruits. *Ecology*, 79: 2309-2319.
- Willson, M.F. 1990. Dispersal of seeds by frugivorous animals in temperate forests. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64: 537-554.
- Willson, M.F. 1992. The ecology of Seed Dispersal. In: Fenner, M. ed. *Seeds, the ecology of regeneration in plant communities*: 61-85. C.A.B. International, Wallingford.
- Willson, M.F. 1994. Fruit choices by captive American robins. *The Condor*, 96: 494-502.