

CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA Y ESTRUCTURAL
DE LOS FRUTOS DEL ALADIerno (*RHAMNUS
ALATERNUS* L.) EN EL NORESTE DE LA PENÍNSULA
IBÉRICA

*Morphological and structural characterization of
evergreen buckthorn (Rhamnus alaternus L.) fruits
in the northeastern Iberian Peninsula*

Josep M. BAS*, Crisanto GÓMEZ & Pere PONS

*Departament de Ciències Ambientals, Campus de Montilivi, Universitat de Girona. 17071
Girona. *josep.bas@udg.es*

BIBLID [0211-9714 (2002) 21, 89-103]

Fecha de aceptación de la nota: 20-12-02

RESUMEN: Se caracterizan, morfológica y estructuralmente, los frutos y semillas de *Rhamnus alaternus*. Los frutos del aladierno presentan alta variabilidad en volumen (media \pm s.e. = $192,77 \pm 47,21$ mm³) y peso ($240,15 \pm 59,14$ mg), siendo la pulpa el mayor porcentaje en referencia al volumen y peso fresco. El resto del fruto corresponde a endocarpos y semillas, los cuales suponen globalmente el 19% del peso total del fruto. El número de endocarpos fluctúa entre 2 y 5, presentando una media de $3,10 \pm 0,09$ endocarpos/fruto. Cada endocarpo suele presentar una semilla desarrollada en su interior (95% de los casos) originando una media de $2,93 \pm 0,03$ semillas por fruto. Existe mayor viabilidad en las semillas procedentes de endocarpos abiertos que en las procedentes de endocarpos cerrados. Las semillas presentan un eleosoma que representa el 4,05% del peso de la semilla. Las características de las diásporas tendrán influencia en la biología dispersiva de esta especie: frutos carnosos atractivos para vertebrados frugívoros y semillas con eleosoma atractivos a hormigas.

Palabras clave: aladierno, frutos, eleosoma, endocarpo, semillas, *Rhamnaceae*, *Rhamnus alaternus* L.

ABSTRACT: We present a structural and morphological description of fruits and seeds of the evergreen buckthorn, *Rhamnus alaternus*. The evergreen buckthorn fruits have a great variability on volume (mean \pm s.e. = $192,77 \pm 47,21$ mm³) and weight ($240,15 \pm 59,14$ mg), being the pulp the most important fraction both of volume and dry mass. Endocarps and seeds represent the 19% of fruit global mass. Fruits have $3,10 \pm 0,09$ endocarps with a range of 2-5 endocarps. 95% of endocarps presented one developed seed inside with a total of $2,93 \pm 0,03$ seeds/fruit. The seeds obtained from naturally opened endocarps have a major level of viability than those from closed endocarps. The seeds present an elaiosome that represents 4,05% of the total seed mass. Diaspore assemblages could influence on dispersal biology of *R. alaternus*, where vertebrates and ants take part as seed dispersers for attraction of the fleshy fruits and seeds, respectively.

Keywords: elaiosome, endocarp, evergreen buckthorn, fruits, seeds, *Rhamnaceae*, *Rhamnus alaternus* L.

INTRODUCCIÓN

Las relaciones entre plantas y animales son diversas en la naturaleza. Si esta interacción resulta un beneficio para las dos partes, a partir de un incremento de la eficacia reproductiva, se llamará mutualismo (HOWE & WESTLEY, 1988; BRONSTEIN, 1994). Uno de estos mutualismos es la dispersión de semillas por animales (zoocoria) originada por la presencia de estructuras atractivas para los dispersantes. Estas estructuras pueden ser frutos carnosos atractivos a los vertebrados, o semillas con carúnculas atractivas para invertebrados. Los frutos carnosos presentan una cubierta o pericarpo succulento que reviste una o más semillas, entre los cuales las drupas tienen el endocarpio interno lignificado y duro mientras que las bayas lo tienen blando y carnoso (HOWE & WESTLEY, 1988; MASALLES & *al.*, 1988). Las semillas de plantas con frutos carnosos serán dispersadas sobre todo mediante el paso por tracto digestivo (endozoocoria). Por otro lado, las carúnculas o arilos adheridos a las semillas tienen función de eleosomas (BERG, 1966), produciéndose un transporte externo (sinzoocoria) que se llama mirmecocoria cuando los dispersantes son las hormigas (VAN DER PIJL, 1972; BUCKLEY, 1982). La variabilidad en la morfología y composición de los frutos y semillas puede influir sobre procesos posteriores como son la dispersión de semillas o la emergencia de plántulas (HUGHES & WESTOBY, 1992; GRICE, 1996). Estas características han sido frecuentemente estudiadas en la región mediterránea en plantas con producción de frutos carnosos (HERRERA, 1982b; JORDANO, 1984; DEBUSSCHE & *al.*, 1987; HERRERA, 1987; IZHAKI, 1992; OBESO & HERRERA 1994).

El estudio se centra en la caracterización morfológica y estructural de los frutos y semillas de *Rhamnus alaternus* L. (aladierno); variables estudiadas para esta especie en escasos trabajos o bien realizados a partir de tamaños muestrales relativamente

pequeños (DEBUSSCHE & *al.*, 1987; HERRERA, 1987; VALDÉS & *al.*, 1987; IZHAKI, 1992; ARONNE & WILCOCK, 1995; LÓPEZ & *al.*, 1997). *R. alaternus* L. es una dicotiledónea de la familia *Rhamnaceae* Juss., la cual agrupa hasta 53 géneros y 900 especies diferentes en regiones tropicales, cálidas y templadas (MABBERLEY, 1997). Esta familia, representada en Europa por *Rhamnus*, *Paliurus* y *Ziziphus*, tiene flores unisexuales o hermafroditas (MASALLES & *al.*, 1988; MABBERLEY, 1997), que son polinizadas por artrópodos voladores (ZIETSMAN, 1990; MEDAN, 1991; HERRERA, 1995), pero también por el viento (ARONNE & WILCOCK, 1994b). El género *Rhamnus* L. tiene unas 125 especies diferentes en el Hemisferio Norte, Brasil y Sudáfrica. De éstas, 16 se localizan en Europa (MABBERLEY, 1997), incluyendo a *Frangula* Miller, que algunos autores consideran que debe mantenerse como *Rhamnus* (LÓPEZ & *al.*, 1997).

Concretamente *R. alaternus* es un arbusto dioico frecuente en encinares y matorrales de la región mediterránea pudiendo alcanzar los 1.200 metros de altitud en el noreste peninsular (MASALLES & *al.*, 1988; BOLÓS & VIGO, 1990). La floración de esta especie es temprana respecto otras especies del mismo género: enero a mayo (HERRERA, 1984a; VALDÉS & *al.*, 1987; BOLÓS & *al.*, 1990; ARONNE & WILCOCK, 1994a; GUIJIÁN, 1995; observación personal). Las flores producen néctar y polen, hecho que estimula la polinización por abejas y dípteros, aunque también puede darse por el viento (ARONNE & WILCOCK, 1994b; DAFNI & O'TOOLE, 1994; ARONNE & WILCOCK, 1995; GUIJIÁN, 1995). El fruto que se desarrolla es una drupa negra (Fig. 1a) con 3 semillas (HERRERA, 1982a; HERRERA, 1987; DEBUSSCHE & ISENMANN, 1992; IZHAKI, 1992), aunque DEBUSSCHE (1988), en el Sur de Francia, cita el hecho que algunos frutos tienen sólo dos semillas. La semilla se separa del endocarpo (Fig. 1b) (IZHAKI & SAFRIEL, 1990; ARONNE & WILCOCK, 1994a), y presenta un surco simple longitudinal en una de sus caras (COSTE, 1937; VALDÉS & *al.*, 1987; LÓPEZ & *al.*, 1997) donde se encuentra una estructura blanda con función de eleosoma (Fig. 1c), ya que contiene lípidos insaturados (ARONNE & WILCOCK, 1994a).

El objetivo del presente estudio es: a) describir detalladamente la variabilidad morfológica y estructural de las diásporas a partir de variables medidas de los frutos, semillas y eleosomas; b) determinar el nivel de viabilidad de las semillas presentes en los frutos; y c) discutir las posibles consecuencias de dichos caracteres en la biología dispersiva de *R. alaternus*.



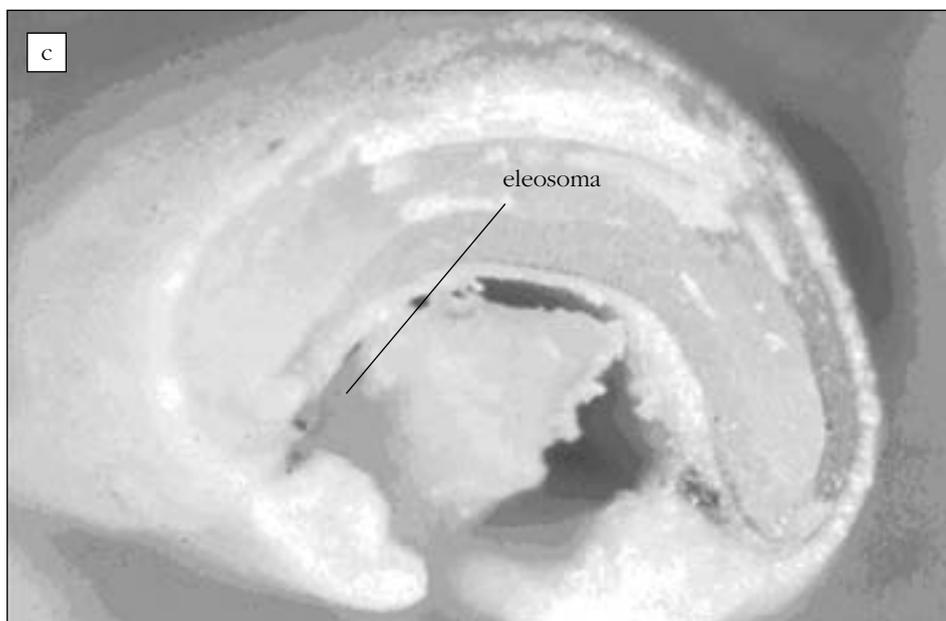


FIGURA 1. (a) Rama con frutos de *Rhamnus alaternus*; (b) Endocarpo abierto y semilla de *Rhamnus alaternus* y (c) Sección transversal de semilla de *Rhamnus alaternus* con su correspondiente aleosoma.

MATERIAL Y MÉTODOS

ÁREAS DE RECOLECCIÓN

Se seleccionaron 6 localidades catalanas representativas del área de distribución del aladierno en el noreste peninsular (entre 41°25'N-42°13'N, entre 02°06'E-03°11'E y de 30-500 m s.n.m.), y de los tipos de vegetación en los que se encuentra la especie (MASALLES & *al.*, 1988; BOLÒS & VIGO, 1990). En 3 de las localidades se han recogido la mayoría de los frutos: Mas de la Figuera, Aigua Blanca y Aixart d'en Pi. También, y de manera complementaria, se recogieron frutos en otras 3 localidades pero en menores cantidades: el Quintà, Oix y Can Llavallol. Las dos primeras localidades principales, así como el Quintà, se encuentran en el macizo silíceo de Les Gavarres mientras que la tercera está en el macizo calcáreo del Montgrí. Estas dos áreas montañosas se encuentran incluidas dentro del Pla d'Espais d'Interès Natural (PEIN) de la Generalitat de Catalunya, por el alto valor paisajístico, natural y cultural que presentan. La comunidad vegetal en Les Gavarres pertenece

a la asociación *Carici depressae-Quercetum suberis* Rivas-Martínez 1987, y la del Montgrí a *Quercetum cocciferae* subass. *rosmarinetosum* Br.-Bl. Por otro lado, la vegetación de las dos localidades restantes, Can Llavallol y Oix, pertenecen a la asociación *Viburno tini-Quercetum ilicis* (Br.-Bl. 1936) Rivas-Martínez 1975.

MUESTREO

Entre los años 1995-1999, y durante el periodo de maduración de frutos de aladierno, se recogieron un total de 4.535 frutos de *R. alaternus* de un mínimo de 15 plantas diferentes de cada localidad. Estos frutos se destinaron a diferentes procesos:

Se escogieron 239 frutos maduros al azar, y al día siguiente de la recolección, se pesaron con una balanza de precisión (prec. 0,0001 g, Precisa 80A-200M) y se midió su longitud y anchura con un pie de rey (prec. 0,1 mm). Posteriormente se manipularon con pinzas, separando «semillas + endocarpos» del resto del fruto (pulpa). Esto permite conocer el peso fresco de la pulpa y el número de endocarpos de cada fruto. Seguidamente se colocaban estos endocarpos + semillas debajo de una fuente de calor durante 2-3 horas (luz artificial) para deshidratar el conjunto y favorecer la apertura de los endocarpos. Este mecanismo permitía determinar si los endocarpos presentaban o no semillas en su interior.

En una muestra de semillas cogida al azar (678 semillas) del resto de frutos (4.296 frutos), se midió longitud, anchura máxima y peso total.

Para conocer el porcentaje en peso del eleosoma respecto el peso total de las semillas, y a causa de la dificultad en extraer manualmente el eleosoma del surco que ocupa en las mismas, era inevitable utilizar una metodología más precisa. Así 845 semillas más, escogidas al azar y obtenidas del resto de los frutos (3.618 frutos), fueron identificadas numéricamente, pesadas y colocadas en colonias de hormigas (*Tetramorium ruginode*, *Aphaenogaster subterranea*, *Aphaeogaster senilis* y *Messor structor*), instaladas en nidos artificiales en el laboratorio (BAS, 2001). Las hormigas extraían el eleosoma, hecho que permitía, después de pesar de nuevo las semillas, conocer la importancia en peso del eleosoma, con independencia de las naturales pérdidas de peso que fueron controladas por comparación a un tratamiento control.

De la totalidad de endocarpos separados en los apartados a, b y c se escogió aleatoriamente una muestra (n = 189) para determinar la contribución sobre el peso total de los frutos.

Para conocer la viabilidad que presentaban las semillas, se seleccionaron 2.316 semillas aleatoriamente de los 2.773 frutos restantes, a las cuales se les aplicó el test de tinción con 0,1% Tetrazolium (2,3,5 - triphenyltetrazolium de cloro) (HEYDECKER, 1969; SCHARPF, 1970).

Los datos se expresan como medidas de tendencia central y de dispersión. Hemos utilizado el test χ^2 de comparación de frecuencias para los tests de viabilidad y el test de Kolmogorov-Smirnov para determinar la normalidad de las distribuciones de las variables medidas en frutos y semillas. Para determinar si existía correlación

entre el volumen del fruto y el peso de la pulpa y semillas se utilizó la correlación no paramétrica de Spearman.

RESULTADOS

Las distribuciones de tamaño (longitud y anchura) y peso fresco de los frutos observadas fueron normales (para las 3 variables $p > 0,05$; test de Kolmogorov-Smirnov) (TABLA 1) (FIG. 2). La pulpa representa el 81,79% (C.V. = 4,7%; $n = 140$ frutos) del peso fresco del fruto. Por otro lado los endocarpos suponen el 7,67% (C.V. = 18,1%; $n = 140$ frutos) y las semillas el 10,53% (C.V. = 31,7%; $n = 140$ frutos) (TABLA 2). El volumen del fruto se correlaciona positivamente con el peso de la pulpa y de las semillas ($r_s = 0,94$, $p < 0,05$, $n = 140$ frutos y $r_s = 0,18$, $p < 0,05$, $n = 239$ frutos respectivamente).

	Media	s.e.	Rango	n
Anchura de los frutos (mm)	7,86	0,63	6,0 - 9,9	(a = 239)
Longitud de los frutos (mm)	6,38	0,66	4,7 - 8,1	(a = 239)
Volumen de los frutos (mm ³)	192,77	47,21	80,2 - 375,4	(a = 239)
Peso de los frutos (mg)	240,15	59,14	102,8 - 480,9	(a = 140)
Peso de la pulpa (mg)	197,72	53,91	84,3 - 403,9	(a = 140)
Anchura de las semillas (mm)	2,53	0,21	0,5 - 3,2	(b = 678)
Longitud de las semillas (mm)	4,63	0,40	3,4 - 4,8	(b = 678)
Peso de las semillas (mg)	9,14	2,13	1,2 - 15,1	(b = 678)
Peso de los endocarpos (mg)	5,83	1,50	3,1 - 8,9	(c = 439)

TABLA 1. Características de los frutos, semillas y endocarpos de *Rhamnus alaternus* (a = número de frutos, b = nº semillas, c = nº endocarpos).

El número de endocarpos por fruto es de $3,10 \pm 0,09$ (media \pm s.e., $n = 4.535$ frutos) siendo 3 endocarpos el valor modal (91,0% de los frutos). El resto de frutos presentan un número de endocarpos que se distribuye de la siguiente manera: 7,78% con 4 endocarpos, 1,17% con 2 endocarpos y 0,04% con 5 endocarpos. De todos los endocarpos conseguidos del total de frutos (13.906 endocarpos) el 95,47% presentaban semillas desarrolladas. El resto corresponden a endocarpos que no tienen semillas o que presentan semillas atrofiadas. Considerando lo anterior, el número de semillas desarrolladas por fruto es de $2,93 \pm 0,03$ (media \pm s.e., $n = 4.535$ frutos). La frecuencia de semillas desarrolladas en el interior de los endocarpos depende también del número de endocarpos que presente cada fruto. Los frutos con 3 y 4 endocarpos, los que presentan medidas muestrales de al menos algunos centenares, tienen respectivamente 92,61% y 38,85% de endocarpos con

semillas desarrolladas. Éstas se encuentran tanto en endocarpos que acaban abriéndose como en los endocarpos que no se abren a pesar de la desecación. De todas maneras la viabilidad de las semillas desarrolladas que proceden de endocarpos que se han abierto es del 94,54% (n = 1.941 semillas), mientras que las que proceden de endocarpos que no se han abierto por sí mismos es significativamente menor (77,87%, n = 375 semillas) ($\chi^2 = 14,85$, p < 0,05).

Las semillas de *R. alaternus* son frontalmente triangulares y alargadas, con los ángulos redondeados y con una longitud (media \pm s.e.): 4,63 \pm 0,40 mm, anchura máxima: 2,53 \pm 0,21 mm y peso fresco: 9,14 \pm 2,13 mg (Tabla 1) (FIG. 3). Las tres variables presentan una distribución normal de las frecuencias (peso: Z = 0,913, p = 0,376; longitud: Z = 0,940, p = 0,340; anchura: Z = 1,110 p = 0,170; test de Kolmogorov-Smirnov). La sección transversal de las semillas también es triangular, haciendo que la semilla siempre quede apoyada sobre una de las tres caras en un substrato. El eleosoma representa el 4,05% del peso total de la semilla, con un peso medio de 0,37 mg (n = 534 semillas).

DISCUSIÓN

Las características de los frutos maduros de *R. alaternus* recolectados en las zonas de estudio son mayores a los tamaños descritos por otros autores: diámetros de 4-8 mm (BOLÓS & *al.*, 1990; ARONNE & WILCOCK, 1995), o anchuras de 4,95-6,78 mm y longitudes de 4,5-6 mm (LÓPEZ & *al.*, 1997; VALDÉS & *al.*, 1987), pesos de 137,4 mg o rangos entre 60-260 mg por fruto (HERRERA, 1987; IZHAKI, 1992) y volumen de 130 mm³ (DEBUSSCHE, 1988). Incluso estas medidas son más grandes que las de otras especies de la Fam. Rhamnaceae de la Península, como por ejemplo *Rhamnus frangula* L. (= *Frangula alnus* Miller) con 5,5-6,2 mm de longitud y 6-6,5 mm de anchura (VALDÉS & *al.*, 1987). El crecimiento del fruto llega a detenerse siendo éste aún verde para aumentar de nuevo al madurar (ARONNE & WILCOCK, 1995); y el pericarpo es la parte del fruto maduro con un peso más elevado (197 mg de peso fresco medio) con medidas similares a otros estudios (190 mg; IZHAKI, 1992). La relación entre el peso de la pulpa y el del fruto (82,3%) es superior a los obtenidos por DEBUSSCHE (1988) (58%). Las diferencias y la variabilidad en las medidas de los frutos en nuestro estudio respecto otros trabajos, pueden ser una consecuencia de condiciones ambientales concretas de cada zona como la pluviosidad, disponibilidad de agua en el suelo y temperaturas de determinados momentos de la fructificación. Estos factores, que pueden variar geográficamente pero también interanualmente, podrán incidir sobre la biología reproductiva de las plantas productoras de frutos carnosos, como la producción total de frutos y el tamaño de los mismos (HERRERA, 1982b; CHIARUCCI & *al.*, 1993; HERRERA, 1998). En la parte interna del fruto están dispuestos los endocarpos conteniendo las semillas, que mayoritariamente están en número de 3 (91,00% de frutos) (rango = 2-5 endocarpos).

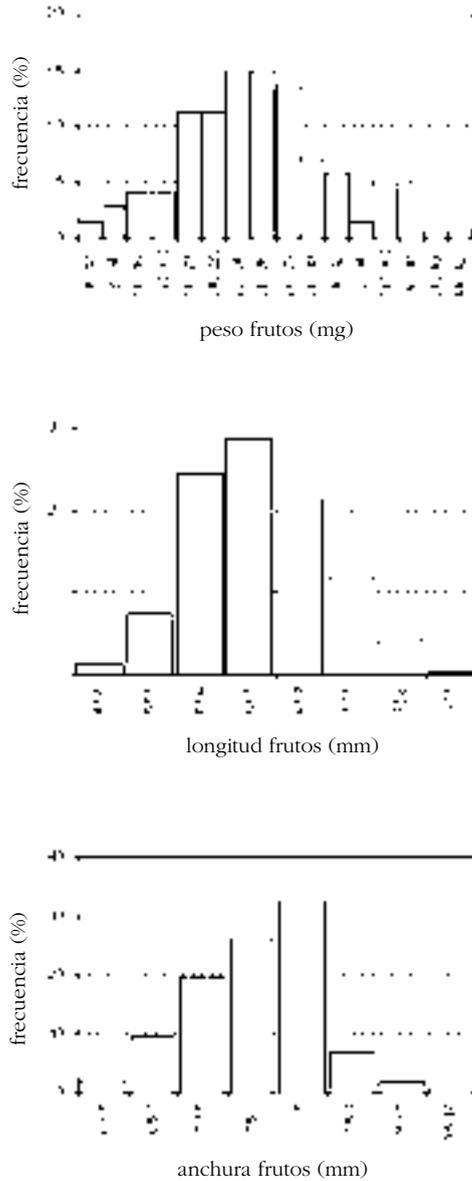


FIGURA 2. Distribución de frecuencias de la longitud, anchura y peso fresco de los frutos de *Rhamnus alaternus* (n = 239 frutos).

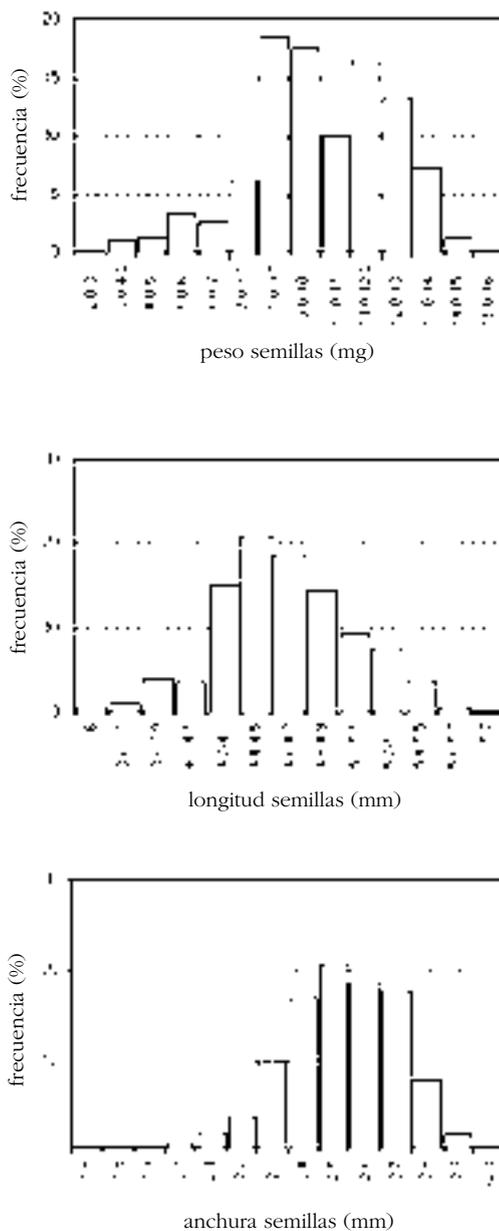


Figura 3. Distribución de frecuencias de la longitud, anchura y peso fresco de las semillas de *Rhamnus alaternus* (n = 239 frutos).

Estos endocarpos, que se deshidratan y se abren por un proceso mecánico, liberan las semillas que se desplazan a cortas distancias desde el punto de origen en la mayoría de los casos (BAS & GÓMEZ, 2001), y al mismo tiempo las semillas con sus correspondientes eleosomas quedan accesibles para los organismos que los aprovechan (incluidas las hormigas) (BAS, 2001). Esta liberación de semillas desde los endocarpos es similar al proceso detectado en otras especies del mismo género (BAS & GÓMEZ, 2001; obs. personal). La media de semillas/fruto registrada ($2,93 \pm 0,03$, media \pm s.e.) y su rango (2-5 semillas), no diverge excesivamente a lo encontrado por otros autores: 3 semillas (HERRERA, 1982a; HERRERA, 1987; DEBUSSCHE & ISENMANN, 1992; IZHAKI, 1992) o 2-3 semillas (DEBUSSCHE, 1988). De todas maneras, y debido a que algunos endocarpos no se abren o bien las semillas no son viables, los frutos de *R. alaternus* presentan por término medio 2,49 semillas viables y libres por fruto.

Las semillas de la especie estudiada tienen un surco simple y longitudes similares o más pequeñas a las encontradas por otros autores (VALDÉS & *al.*, 1987; LÓPEZ & *al.*, 1997). Todas las semillas presentaban el surco abierto en menor o mayor grado, a diferencia de lo detectado por LÓPEZ & *al.* (1997) que registran algunas semillas con el surco cerrado. El peso de la semilla (9,14 mg) es menor a los registrados por otros autores (12,0 mg; HERRERA, 1987). También el porcentaje en peso respecto la totalidad del fruto ($10,53\% \pm 3,34$, media \pm s.e.) es menor en nuestro estudio que los detectados en otros trabajos ($28,0\% \pm 0,09$; IZHAKI, 1992). El hecho de que estos autores no consideren en ningún caso los endocarpos en el fruto, hace suponer que habrían valorado conjuntamente las semillas y los endocarpos, repercutiendo en la sobrevaloración de los datos citados más arriba. Aun así, no se descarta que pueda haber variabilidad geográfica de estas características. En el interior del surco existe una estructura lipídica (ARONNE & WILCOCK, 1994a), detectada en todas las semillas observadas y que representa el 4,05% del peso total de la semilla. Este porcentaje de la estructura lipídica, que funciona como un eleosoma (BAS, 2001), está dentro de los valores habituales de las plantas mirmecócoras (WESTOBY & *al.*, 1982). En concreto y comparando con otras especies del mismo género: es mayor que en *R. ludovici-salvatoris* (1,96%) y *R. saxatilis* (3,68%); y menor que en *R. lycioides* (7,92%), *R. pumilus* (6,12%) y *R. alpinus* (4,45%) (BAS, 2001; obs. personal).

Las características de los frutos y semillas de *R. alaternus* influirán sobre el mecanismo de la dispersión de semillas, interacción mutualística planta-animal que ha estado considerado en general como evolutivamente importante ya que supone ventajas para las plantas (HOWE & SMALLWOOD, 1982; BEATTIE, 1985; HERRERA & PELLMYR, 2002). Por un lado los frutos carnosos de *R. alaternus* son engullidos parcial o totalmente por aves frugívoras y dispersaran las semillas mediante una regurgitación o defecación posterior (DEBUSSCHE & ISENMANN, 1989; HERRERA, 1984a; SUNYER, 1994; BAS, 2001). En este sentido, el tamaño considerable de algunos frutos de *R. alaternus* puede condicionar la accesibilidad al consumo por determinadas aves (JORDANO, 1984; OBESO & HERRERA, 1994) debido básicamente a la limitación morfológica del pico (HERRERA, 1984b). El mayor número de semillas por fruto obtenidos hace pensar que el número de semillas ingeridas y dispersadas por unidad de

esfuerzo sea mayor, pero la presencia de endocarpos con semillas abortadas, sin semillas o semillas no viables no modifica sustancialmente la media de semillas viables por fruto. Los frutos que tenían algún endocarpo con semilla abortada o sin semilla (4,53% de los endocarpos) no eran diferentes externamente de los otros, y aunque ello reducirá el número de semillas dispersadas por unidad de esfuerzo (OBESO, 1998), no debería afectar al comportamiento de los frugívoros sobre el consumo de frutos. Además la presencia de un endocarpo cerrando la semilla, permitirá la no digestión de las semillas durante el paso por el tracto digestivo del frugívoro.

Por otro lado, las semillas con eleosoma de *R. alaternus* son atractivas para las hormigas que las transportarán hacia sus nidos (ARONNE & WILCOCK, 1994a; BAS, 2001). Este eleosoma está compuesto básicamente de lípidos y concretamente la presencia de la 1,2 dioleína (diglicérido) es la que provoca la respuesta de transporte hacia el nido (MARSHALL & *al.*, 1979; KUSMENOGLU & *al.*, 1989). Así pues, *R. alaternus* puede considerarse como una planta mirmecócora (BUCKLEY, 1982; WESTOBY & *al.*, 1982; BEATTIE, 1985), sumándose a las ya descritas en la cuenca mediterránea (LISCI & PACINI, 1997; GABAY & *al.*, 1994; GÓMEZ, 1995). De hecho, aunque entre un 10-20% de las plantas en todo el mundo han estado descritas como mirmecócoras (WILLSON & *al.*, 1990), probablemente un número importante de especies mirmecócoras queden aún por citar. En este segundo proceso las hormigas reestructuran la distribución espacial inicial generada por las aves incorporando las semillas a los nidos (ROBERTS & HEITHAUS, 1986; PIZO & OLIVEIRA, 1998; BAS, 2001). Por último, el tamaño de los eleosomas y las semillas de las diferentes *Rhamnaceae* podrían repercutir sobre la capacidad de atracción a las hormigas dispersoras (GUNTHER & LANZA, 1989; HUGHES & WESTOBY, 1992).

En definitiva podemos concluir afirmando que los frutos y semillas de *R. alaternus* presentan una variabilidad morfológica y estructural considerable. Aun habiendo gran variabilidad de las diásporas, la mayor parte del fruto corresponde a un pericarpo carnoso atractivo a vertebrados, mientras que las semillas, proporcionalmente menos voluminosas y con carúncula, serán atractivas para las hormigas. En consecuencia, la duplicidad en la atractividad de las diásporas hace considerar que *R. alaternus* sea a la vez endozoócora y mirmecócora, y que por tanto pueda existir una diplocoria (VAN DER PIJL, 1972). En el caso de que los dos procesos actúen de forma secuencial existirá dispersión primaria y dispersión secundaria respectivamente (CHAMBERS & MACMAHON, 1994). La particularidad del aladierno contrasta con el hecho de que la mayor parte de procesos diplocóricos donde participan hormigas se da en especies sin frutos carnosos y con una fase inicial de dispersión balística o anemócora (VAN DER PIJL, 1972). El parecido de sus semillas con las de la mayoría de especies del género *Rhamnus* (LÓPEZ & *al.*, 1997; obs. personal) hace suponer que el doble mecanismo en este género sea bastante frecuente.

AGRADECIMIENTOS

A Gemma Vila la ayuda en los trabajos de laboratorio. También a Lluís Vilar y Joan Font por sus comentarios al manuscrito. Este trabajo ha sido financiado parcialmente por los proyectos DGES PB96-1164 y REN2000-0300-CO2-O2/GLO financiado por el MICYT.

BIBLIOGRAFÍA

- ARONNE, G. & C. C. WILCOCK (1994a): First evidence of myrmecochory in fleshy-fruited shrubs of the Mediterranean region. *New Phytologist*, 127: 781-788.
- (1994b): Reproductive characteristics and breeding system of shrubs of the Mediterranean region. *Functional Ecology*, 8: 69-76.
- (1995): Reproductive lability in pre-dispersal biology of *Rhamnus alaternus* L. (*Rhamnaceae*). *Protoplasma*, 187: 49-59.
- BAS, J. M. (2001): *Frugivoria, dispersió i depredació de llavors en l'aladern (Rhamnus alaternus L.): paper dels ocells, rosegadors i formigues*. Tesis doctoral. Universitat de Girona, Girona.
- BAS, J. M. & C. GÓMEZ (2001): Mecanisme d'obertura dels endocarps i alliberament de llavors en l'aladern (*Rhamnus alaternus* L.). *Scientia gerundensis*, 25: 19-26.
- BEATTIE, A. J. (1985): *The evolutionary ecology of ant-plant mutualism*. Cambridge University Press. U.K.
- BERG, R. Y. (1966): Seed dispersal of Dendromecon: its ecologic, evolutionary, and taxonomic significance. *American Journal of Botany*, 53: 61-73.
- BOLÓS, O. de & J. VIGO (1990): *Flora dels Països Catalans*, vol. 2. Ed. Barcino.
- BOLÓS, O. de, J. VIGO, R. M. MASALLES & J. M. NINOT (1990): *Flora Manual dels Països Catalans*. Ed. Pòrtic.
- BRONSTEIN, J. L. (1994): Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 214-217.
- BUCKLEY, R. C. (1982): Ant-plant interactions: a world review. In: R. C. Buckley (ed.), *Ant-Plant interactions in Australia*: 111-143. Dr. W. Junk publishers. The Hague.
- CHAMBERS, J. C. & J. A. MACMAHON (1994): A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and manager systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25: 263-292.
- CHIARUCCI, A., E. PACINI, E. & S. LOPPI (1993): Influence of temperature and rainfall on fruit and seed production of *Arbutus unedo* L. *Botanical Journal of Linnean Society*, 111: 71-82.
- COSTE, L'A. H. (1937): *Flore descriptive et illustré de la France de la Corse et des contrees Limitrophes*, vol. 1. Librairie des Sciences et des Arts. Paris.
- DAFNI, A. & C. O'TOOLE (1994): Pollination syndromes in the Mediterranean: generalizations and peculiarities. In: M. Arianooutsou & R. H. Groves (eds.), *Plant-animal interactions in Mediterranean type ecosystems*: 125-137. Kluwer Academic Editions. Dordrecht.
- DEBUSSCHE, M. (1988): La diversité morphologique des fruits charnus en Languedoc méditerranéen: relations avec les caractéristiques biologiques et la distribution des plantes, et avec les disséminateurs. *Acta Oecologica*, 9: 37-52.

- DEBUSSCHE, M. & P. ISENMANN (1989): Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos*, 56: 327-338.
- (1992): A Mediterranean bird disperser assemblage: composition and phenology in relation to fruit availability. *Revue d'Ecologie-Terre Vie*, 47: 411-431.
- DEBUSSCHE, M., J. CORTEZ & I. RIMBAULT (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.
- GABAY, R., U. PLITMANN & A. DANIN (1994): Factors affecting the dominance of *Silybum marianum* L. (*Asteraceae*) in the specific habitats. *Flora*, 189: 201-206.
- GÓMEZ, C. (1995): *Influencia de las hormigas en el proceso de dispersión de semillas (mirmeccoria) del género Euphorbia L. en áreas de vegetación esclerófila del Mediterráneo Occidental*. Tesis doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona. Barcelona.
- GRICE, A. C. (1996): Seed production, dispersal and germination in *Cryptostegia grandiflora* and *Ziziphus mauritiana*, two invasive shrubs in tropical woodlands of Northern Australia. *Australian Journal of Ecology*, 214: 324-331.
- GUTIÁN, J. (1995): Sex ratio, reproductive investment and flowering phenology in dioecious *Rhamnus alaternus* (*Rhamnaceae*). *Nordic Journal of Botany*, 15: 139-143.
- GUNTHER, R. W. & J. LANZA (1989): Variation in attractiveness of *Trillium* diaspores to a seed-dispersing ant. *American Midland Naturalist*, 122: 321-328.
- HERRERA, C. M. (1982a): Breeding systems and dispersal-related maternal reproductive effort of southern spanish bird-dispersed plants. *Evolution*, 36: 1299-1314.
- (1982b): Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology*, 63: 773-785.
- (1984a): A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs*, 54: 1-23.
- (1984b): Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology*, 65 (2): 609-617.
- (1987): Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs*, 57: 305-331.
- (1995): Plant-vertebrate seed dispersal systems in the mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 705-727.
- (1998): Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs*, 68: 511-538.
- (2002): Seed dispersal by vertebrates. In: C. M. Herrera & O. Pellmyr (eds.), *Plant-Animal Interactions. An Evolutionary Approach*: 185-208. Blackwell Science Ltd. Oxford.
- HEYDECKER, W. (1969): Report of the vigour test committee 1965-1968. *Proceedings of the International Seed Testing Association*, 34: 751-773.
- HOWE, H. F. & L. C. WESTLEY (1988): *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press. New York.
- HOWE, H. F. & J. SMALLWOOD (1982): Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 201-228.
- HUGHES, L. & M. WESTOBY (1992): Effect of diaspore characteristics on removal of seeds adapted for dispersal by ants. *Ecology*, 73: 1300-1312.
- IZHAKI, I. (1992): A comparative analysis of the nutritional quality of mixed and exclusive fruit diets for yellow-vented bulbuls. *The Condor*, 94: 912-923.

- IZHAKI, I. & U. N. SAFRIEL (1990): The effect of some mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology*, 78: 56-65.
- JORDANO, P. (1984): Seed weight variation and differential avian dispersal in blackberries *Rubus ulmifolius*. *Oikos*, 43: 149-153.
- KUSMENOGLU, S., L. L. ROCKWOOD & M. R. GRETZ (1989): Fatty acids and diacylglycerols from elaiosomes of some ant-disperse seeds. *Phytochemistry*, 28: 2601-2602.
- LISCI, M. & E. PACINI (1997): Fruit and seed structural characteristics and seed dispersal in *Mercurialis annua* (*Euphorbiaceae*). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 66: 379-386.
- LÓPEZ, M. J., E. PUENTE, F. LLAMAS & Á. PENAS (1997): Los *Rhamnus* de la Cordillera Cantábrica (NW de la Península Ibérica). *Studia Botanica*, 16: 45-57.
- MABBERLEY, D. J. (1997): *The Plant-book. A portable dictionary of the vascular plants*. Cambridge University Press. Cambridge.
- MARSHALL, D. L., A. J. BEATTIE & W. E. BOLLENBACHER (1979): Evidence for diglycerides as attractants in an ant-seed interaction. *Journal of Chemical Ecology*, 5: 335-344.
- MASALLES, R. M., J. CARRERAS, A. FARRÁS, J. M. NINOT & J. M. CAMARASA (1988): Plantas superiores, vol. 6. In: R. Folch (ed.), *Història Natural dels Països Catalans*. Enciclopedia Catalana. Barcelona.
- MEDAN, D. (1991): Reproductive phenology, pollination biology, and gynoeceum development in *Discaria americana* (*Rhamnaceae*). *New Zealand Journal of Botany*, 29: 31-42.
- OBESO, J. R. (1998): Patterns of variation in *Ilex aquifolium* fruits traits related to fruit consumption by birds and seed predation by rodents. *Ecoscience*, 5: 463-469.
- OBESO, J. R. & C. M. HERRERA (1994). Inter- and intraspecific variation in fruit traits in co-occurring vertebrate-dispersed plants. *International Journal of Plant Sciences*, 155: 382-387.
- PIZO, M. A. & P. S. OLIVEIRA (1998). Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (*Meliaceae*), in the Atlantic forest of Southeast Brazil. *American Journal of Botany*, 85: 669-674.
- ROBERTS, J. T. & E. R. HEITHAUS (1986). Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a Neotropical fig tree. *Ecology*, 67: 1046-1051.
- SCHARPF, R. F. (1970). Seed viability germination and radicle growth of dwarf mistletoe in California. In: *U.S.D.A. Forest Service Research Paper PSW-59*: 1-3.
- SUNYER, J. R. (1994): Observacions de la dispersió ornitòcora del llampúdol (*Rhamnus alaternus*). *Annuari Ornitològic Balear*, 9: 47-50.
- VALDÉS, B., S. TALAVERA & E. FERNÁNDEZ-GALIANO (1987): *Flora vascular de Andalucía Occidental*, vol. 2. Ed. Ketres.
- VAN DER PIJL, L. (1972): *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Springer-Verlag. New York.
- WESTOBY, M., B. RICE, J. M. SHELLEY, D. HAIG & J. L. KOHEN (1982): Plants' use of ants for dispersal at West Head, New South Wales. In: R. C. Buckley (ed.), *Ant-Plant interactions in Australia*: 75-89. Dr. W. Junk publishers. The Hague.
- WILLSON, M. F., B. L. RICE & M. WESTOBY (1990): Seed dispersal spectra: a comparison of temperate plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 1: 547-562.
- ZIETSMAN, P. C. (1990): Pollination of *Ziziphus mucronata* subsp. *mucronata* (*Rhamnaceae*). *South African Journal of Botany*, 56: 350-355.