

En prensa. R. Zamora y F. I. Pugnaire, editores, *Aspectos funcionales de los ecosistemas mediterráneos*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas – Asociación Española de Ecología Terrestre, Madrid.

Dispersión de semillas por animales en el Mediterráneo: ecología y evolución

Carlos M. Herrera

*Estación Biológica de Doñana,
Consejo Superior de Investigaciones Científicas,
Apartado 1056, 41080 Sevilla, España*

Resumen.- Muchas formaciones vegetales de la Cuenca Mediterránea dominadas por especies leñosas se caracterizan por la gran importancia que adquieren las especies con adaptaciones para la dispersión de semillas en el interior del cuerpo de animales (endozoócoras), especialmente aves de tamaño mediano y pequeño. En hábitats poco alterados, la relación entre las plantas endozoócoras mediterráneas y sus dispersantes es particularmente eficiente. El éxito de dispersión de los frutos suele ser extraordinariamente alto, y además el consumo de frutos juega un papel muy importante en la supervivencia de las aves frugívoras, la mayoría de las cuales se alimentan casi exclusivamente de frutos durante largos períodos del ciclo anual. Sin embargo, hay pocas razones para atribuir ese aparente “ajuste” a fenómenos de adaptación recíproca. Mientras que los dispersantes sí que muestran rasgos morfológicos, comportamentales y digestivos que pueden propiamente considerarse como adaptaciones al frugivorismo, no se puede decir lo mismo de las plantas cuyas semillas dispersan. La mayoría de los rasgos de las plantas que son importantes para la interacción con los dispersantes tienen una fuerte componente filogenética y son bastante independientes de las condiciones ecológicas concretas en que se desarrolla la interacción. Además, muchas de las características reproductivas de las especies actuales están más relacionadas con contingencias históricas que con el ambiente mediterráneo actual. Aunque se han esgrimido varios tipos de razones para explicar estos patrones, los resultados de estudios recientes a largo plazo indican que los patrones de interacción entre las especies de plantas endozoócoras y los vertebrados dispersantes varían profundamente entre años, y que los factores abióticos parecen resultar más determinantes que los bióticos. Esto sugiere que los sistemas planta-dispersante de ambientes mediterráneos se encuentran apartados crónicamente de una situación de equilibrio. Este hecho podría explicar por qué las presiones selectivas de los dispersantes no han sido capaces de moldear las características de las plantas y sus frutos, y superar así el papel preponderante de los efectos históricos y las correlaciones filogenéticas.

Palabras clave:

Anacardiaceae; Arbutus unedo; Chamaerops; Cistus; Cneorum tricoccon; coevolución; correlaciones filogenéticas; Cytisus; dieta frugívora; dispersión de semillas; efectos históricos; Erithacus rubecula; frugivorismo; Gallotia galloti; Gallotia stehlini; Genetta genetta; Helianthemum; Jasminum; Juniperus; Laurus abchasicus; Laurus azorica; Laurus nobilis; Macaca sylvanus; Martes foina; Martes martes; Meles meles; mutualismo; Myrtus; Olea; Phillyrea latifolia; Pistacia lentiscus; Pistacia mexicana; Pistacia weinmannifolia; Podarcis lilfordi; Podarcis pityusensis; producción de frutos; Prunus mahaleb; Quercus; Retama; Rhododendron; Rhus; Rousettus aegyptiacus; Rubia; Sierra de Cazorla; Smilax; Sylvia atricapilla; Sylvia borin; Thymus; Turdus; Ursus arctos; variación anual; Viburnum; Vulpes vulpes.

INTRODUCCIÓN

Un gran número de plantas mantienen una relación de mutualismo con animales de la que se deriva la dispersión de sus semillas. Estas plantas generalmente producen frutos carnosos como bayas o drupas, o estructuras funcionalmente análogas consistentes en alguna combinación de semillas con una parte comestible. Estos frutos son tragados por los animales, que digieren la parte comestible y descartan las semillas intactas y en condiciones adecuadas para germinar (Jordano 1992). Al actuar como vectores de las semillas, los animales frugívoros desempeñan un papel esencial en el ciclo reproductivo de las plantas. Esta circunstancia, unida a la naturaleza mutualista de la relación, ha despertado mucho interés en las consecuencias evolutivas del frugivorismo, tanto para las plantas como para los animales (Estrada y Fleming 1986, Fleming y Estrada 1993). Aunque los botánicos han estado interesados desde hace mucho tiempo en la historia natural de la dispersión de semillas por animales (Ridley 1930, van der Pijl 1972), el interés de los ecólogos evolucionistas por el tema es relativamente reciente. El número de publicaciones centradas en el estudio de la ecología evolucionista de las interacciones planta-dispersante ha crecido de manera importante a partir aproximadamente de 1975, en buena parte como secuela de la gran influencia ejercida por una serie de importantes investigaciones llevadas a cabo, entre otros, por Snow (1971), McKey (1975), Howe (1977) y Howe y Estabrook (1977). Lo reciente del interés por las implicaciones evolutivas de las relaciones planta-dispersante contrasta con la larga y acendrada tradición existente en el estudio de otros aspectos de la reproducción de las plantas tales como polinización, expresión sexual o sistema de reproducción, cuyo estudio fuera ya iniciado por el mismo Darwin hace más de un siglo.

Una buena parte del ímpetu inicial de los estudios modernos sobre la ecología de los sistemas planta-dispersante se debió a las investigaciones llevadas a cabo en bosques tropicales (Howe 1993), y este tipo de hábitats ha seguido contribuyendo desde entonces de manera decisiva al conocimiento de estos sistemas (Estrada y Fleming 1986, Fleming y Estrada 1993). Fuera de los trópicos, la mayoría de los estudios sobre mutualismos planta-dispersante se han efectuado en hábitats templados de América del Norte (revisiones en Willson 1986, 1993) y en la Cuenca Mediterránea. En esta última región se han realizado numerosas investigaciones en diversas localidades del noroeste, sur y sudeste de la Península Ibérica, sur de Francia, Italia e Israel, cuyos resultados, tomados en conjunto, han permitido llegar a un nivel de conocimiento de las relaciones planta-dispersante en el Mediterráneo difícilmente igualado por otra región mundial. Por limitaciones de espacio, esta contribución no pretende realizar una revisión exhaustiva del conocimiento existente, revisión que por otra parte ya fue presentada en una publicación anterior (Herrera 1995). En lugar de eso, el objetivo de este capítulo es resaltar aquellos rasgos importantes de la interacción planta-dispersante en la Cuenca Mediterránea que han permitido una reinterpretación de la influencia combinada que tienen los factores ecológicos, históricos y evolutivos como elementos que configuran su funcionamiento. Para ello, me voy a basar sobre todo en información presentada previamente en Herrera (1984a, 1987, 1992b, 1998), donde el lector interesado podrá encontrar muchos más detalles de los que aquí le serán ofrecidos. No se considerarán aquí aquellos sistemas de dispersión de semillas por vertebrados que funcionan como secuela de relaciones de antagonismo entre plantas y animales, tales como la depredación de semillas y la herbivoría, a pesar de que existen algunos ejemplos bien

documentados de este tipo de dispersión en hábitats mediterráneos (por ejemplo, Malo y Suárez 1995, 1996).

PARTICIPANTES

Plantas dispersadas por vertebrados

En los hábitats mediterráneos, las especies de plantas dispersadas por vertebrados predominan generalmente en bosques o matorrales poco perturbados, mientras que las especies asociadas con perturbaciones o con las etapas tempranas de la sucesión suelen tener frutos secos no adaptados a la dispersión por animales, tales como legumbres, aquenios o cápsulas. Los bosques y matorrales mediterráneos ocupan una posición intermedia entre los bosques templados y los tropicales en lo que se refiere a importancia relativa en número de especies (Fig. 1). Las especies dispersadas por vertebrados representan entre el 30-65% del número de especies, y entre el 20-95% de la cobertura de las especies leñosas locales (Jordano 1992). Su importancia relativa es máxima en la vegetación de las llanuras sobre suelos fértiles, y tiende a declinar a medida que disminuye la fertilidad del suelo o que aumentan la elevación, la aridez, o las perturbaciones como la nitrificación o el fuego (Ellner y Shmida 1981, Aronne y Wilcock 1994a). La producción de frutos puede llegar también a ser muy elevada, aunque está sujeta a importantes fluctuaciones anuales (Herrera 1998, Herrera et al. 1998), En localidades del sur de España, la producción anual de frutos oscila entre 60.000-1.400.000 frutos/ha (Jordano 1992).

A diferencia de lo que ocurre en hábitats templados situados más al norte, donde la mayoría de las especies con frutos carnosos pertenecen a un pequeño grupo de familias de plantas (sobre todo Ericaceae, Caprifoliaceae y Rosaceae en Europa y América), las agrupaciones locales de especies dispersadas por vertebrados en el Mediterráneo son taxonómicamente muy diversas a nivel de familia (Fig. 2). Esta mayor diversidad se debe sobre todo a la amplia distribución en las áreas más cálidas de varias familias cuya distribución actual está centrada en regiones tropicales y subtropicales (por ejemplo, Anacardiaceae, Oleaceae, Myrtaceae, Palmae). La mayoría de estas familias de afinidad tropical están representadas localmente por tan solo una o dos especies pertenecientes a un único género (por ejemplo, *Pistacia* en Anacardiaceae; *Olea* en Oleaceae; *Chamaerops* en Palmae). Como se mostrará más adelante, algunas de ellas juegan un papel muy importante en el mantenimiento de los sistemas planta-dispersante en el Mediterráneo, debido a su abundancia y a las características nutritivas de sus frutos.

Animales dispersantes

Las aves son, con mucha diferencia sobre cualquier otro grupo, los dispersantes de semillas más importantes de las plantas con frutos carnosos en la Cuenca Mediterránea. La mayoría de los dispersantes "legítimos" (es decir, aquellos que ingieren los frutos y dispersan las semillas sin dañarlas y en condiciones apropiadas para su germinación) son pájaros de tamaño pequeño o mediano (peso corporal entre 10-110 g) pertenecientes a las familias Turdidae (zorzales y mirlos), Sylviidae (currucas) y Muscicapidae (papamoscas). En todos los hábitats mediterráneos que han sido estudiados hasta la fecha, los dispersantes locales más importantes están constituidos por alguna combinación de especies de los géneros *Sylvia*, *Turdus* y *Erithacus* (por ejemplo, Herrera 1984a, Izhaki y Safriel 1985, Debussche e Isenmann 1992). La mayoría de las especies de estos géneros son frugívoros estacionales que se alimentan de una amplia gama de especies de frutos. En cuatro localidades del sur de España estudiadas por Jordano y Herrera (1981), *Sylvia atricapilla* consumió los frutos de 29 especies

diferentes de plantas en el transcurso del período Octubre-Marzo. En el sur de Francia, *Erithacus rubecula* se alimenta de 21 especies de frutos (Debussche e Isenmann 1985). Ocasionalmente, especies en otros géneros pueden también convertirse en consumidores importantes de los frutos de algunas plantas. Por ejemplo, en las montañas del sudeste de España *Phoenicurus ochruros* es responsable del 21% de las visitas de pájaros frugívoros recibidas por plantas de *Prunus mahaleb* (Rosaceae) con frutos maduros (Jordano 1994).

Varias especies de mamíferos carnívoros (esto es, pertenecientes al Orden Carnivora) siguen en importancia a las aves como agentes dispersantes de las plantas con frutos carnosos en hábitats mediterráneos poco perturbados (Herrera 1989). Ginetta (*Genetta genetta*), tejón (*Meles meles*), zorro (*Vulpes vulpes*), marta (*Martes martes*) y garduña (*Martes foina*) son frugívoros estacionales que dispersan las semillas de muchas plantas. En una localidad costera de Italia central, el tejón dispersó las semillas de por lo menos 10 especies de plantas (Pigozzi 1992), y en la Sierra de Cazorla, en el sudeste de España, tres especies de carnívoros dispersan conjuntamente las semillas de 27 especies, lo que representa aproximadamente el 40% de la flora regional con frutos carnosos (Herrera 1989). Otros mamíferos, como por ejemplo ungulados, conejos o erizos, también ingieren frutos esporádicamente y dispersan semillas, pero su importancia como dispersantes es probablemente pequeña y muy local. Lo mismo se puede decir del Oso Pardo (*Ursus arctos*) y la Mona de Gibraltar (*Macaca sylvanus*). Estos dos grandes mamíferos se alimentan profusamente de frutos carnosos y dispersan las semillas de muchas especies en las pocas regiones mediterráneas donde todavía sobreviven (referencias en Herrera 1989). En el Mediterráneo oriental, el murciélago frugívoro *Rousettus aegyptiacus* es un dispersante importante de varias especies (Korine et al. 1998).

Además de aves y mamíferos, otras especies de vertebrados e invertebrados también participan en la dispersión de las semillas de algunas plantas mediterráneas con frutos carnosos, y su papel puede llegar a ser muy importante en determinadas regiones o localidades concretas. Se han efectuado pocos estudios hasta la fecha sobre el papel de los reptiles como agentes dispersantes, pero parece que pueden llegar a ser importantes en algunas situaciones insulares. En islas del Archipiélago Balear, las lagartijas endémicas *Podarcis lilfordi* y *Podarcis pityusensis* son los dispersantes principales de las semillas del arbusto *Cneorum tricoccon* (Cneoraceae; Traveset 1995). En las Islas Canarias, los lagartos *Gallotia galloti* y *G. stehlini*, también endémicos, son dispersantes muy importantes de un buen número de plantas con frutos carnosos, particularmente en hábitats áridos (Valido y Nogales 1994, Nogales et al. 1998). Entre los invertebrados, las hormigas pueden algunas veces actuar como dispersantes secundarios de las semillas de algunas plantas mediterráneas con frutos carnosos (Aronne y Wilcock 1994b), aunque se necesitan todavía más estudios para determinar cómo de extendido está este fenómeno.

FUNCIONAMIENTO

La gran mayoría de las plantas mediterráneas con frutos carnosos son dispersadas solamente por aves o por una combinación de aves y mamíferos (Debussche e Isenmann 1989, Herrera 1989). En el segundo grupo, la importancia relativa de las aves y los mamíferos como agentes de dispersión todavía no se ha cuantificado bien para ninguna especie de planta, pero hay evidencias indirectas que sugieren que las aves son los dispersantes principales de casi todas las especies que tienen sistemas mixtos de

dispersión (para algunas excepciones, véanse referencias en Herrera 1989). Como grupo, por tanto, las aves son con mucho los principales dispersantes de semillas en el Mediterráneo, y por este motivo voy a concentrarme en ellas en lo que resta de capítulo.

Desde la perspectiva de las plantas con frutos carnosos, una medida de la eficiencia de su relación con los agentes dispersantes nos viene dada por el éxito con que sus frutos son consumidos por los dispersantes. En estos términos, la interacción con las aves frugívoras mediterráneas es muy eficiente para la mayoría de las especies de plantas implicadas. Las cosechas de frutos maduros son agotadas casi siempre por los dispersantes legítimos y, como consecuencia de ello, la mayoría de las semillas son dispersadas (Fig. 3). Existen, no obstante, algunas ligeras diferencias entre tipos de hábitats en cuanto a éxito de dispersión. Para las especies que ocupan hábitats de llanura esta magnitud alcanza un promedio de 90.2%, mientras que es de solo 62.1% para las especies que ocupan localidades de montaña. El éxito de dispersión tiende a disminuir en hábitats perturbados o cuando las poblaciones de dispersantes se sacian durante temporadas de una excepcional abundancia de frutos (Herrera 1995). Debe hacerse la salvedad, no obstante, que el hecho de que las semillas sean dispersadas y alejadas de la planta madre no garantiza un futuro exitoso, ya que ello dependerá también del lugar donde finalmente sean depositadas por los dispersantes (Herrera et al. 1994, Jordano y Herrera 1995). En cualquier caso, el que las semillas sean alejadas de la planta madre es una condición necesaria, aunque no sea suficiente, para que el proceso de dispersión sea exitoso en su conjunto.

Desde la perspectiva de las aves frugívoras que dispersan las semillas, la importancia de su relación con las plantas productoras de frutos carnosos puede medirse por su grado de dependencia de los frutos como fuente de alimento. En la Cuenca Mediterránea, todas las especies principales de aves dispersantes de semillas son ampliamente frugívoras durante largos períodos del ciclo anual (Fig. 4). En estas especies, los frutos generalmente contribuyen >75% del alimento, y a menudo su importancia en la dieta es superior al 90 % en volumen de materia ingerida. Además de esta gran importancia cuantitativa, los frutos desempeñan también un destacado papel cualitativo. El amplio consumo de frutos que hacen los pájaros migradores durante su travesía de la Cuenca Mediterránea juega un papel muy importante en la acumulación de grasa subcutánea, que a su vez es un recurso energético esencial para afrontar las demandas derivadas de los largos vuelos intercontinentales y la travesía del Desierto del Sahara. En el sur de la Península Ibérica, los individuos de *Sylvia borin* en migración otoñal que están alimentándose de frutos alcanzan un mayor peso corporal que sus congéneres que están comiendo solo insectos (Jordano 1988). Los pájaros frugívoros invernantes acumulan solamente pequeñas cantidades de grasa durante su periodo de estancia, entre Octubre y Marzo, pero también en esos casos ese recurso energético es importante para su supervivencia durante las largas y frías noches invernales. En *Sylvia atricapilla* y *Erithacus rubecula*, el peso corporal aumenta a lo largo del día como consecuencia de la acumulación progresiva de grasa, y la magnitud de dicha acumulación guarda una relación directa con el grado de frugivorismo (Debussche e Isenmann 1985, Jordano 1988).

ELEMENTOS CARACTERÍSTICOS DE LA INTERACCIÓN

El eficiente funcionamiento del sistema plantas-pájaros frugívoros en la Cuenca Mediterránea es en buena medida la consecuencia de una serie de características tanto

de las plantas como de los animales implicados. En este apartado se señalarán algunos de ellas.

Del lado de la planta, hay que destacar aspectos relacionados con la fenología de maduración y las características de los frutos, especialmente su tamaño y la composición nutritiva de la pulpa. Suele existir una estrecha coincidencia entre las curvas estacionales de abundancia de aves dispersantes y las de producción y/o disponibilidad de frutos (Herrera 1984a, Jordano 1985). Los picos de maduración de frutos suelen producirse en otoño-principios de invierno, y la disponibilidad se extiende a lo largo de esta última estación. En paralelo con este patrón fenológico predominante, el influjo masivo de pájaros migrantes e invernantes que se produce en las comunidades otoño-invernales de aves da lugar a un importante incremento en la importancia relativa de los pájaros frugívoros, que llegan a representar entre 25-50% de todas las aves. La coincidencia *temporal* entre disponibilidad de frutos y de dispersantes no es el único elemento que contribuye al eficiente funcionamiento del sistema, ya que hay también elementos de coincidencia *espacial*. Por ejemplo, el tamaño de los frutos y el tamaño corporal de los pájaros dispersantes están correlacionados entre tipos de hábitat (Herrera 1985a). Frutos y frugívoros de pequeño tamaño predominan en hábitats de llanura, mientras que en los hábitats de montaña tanto los frutos como los frugívoros son de mayor tamaño (Herrera 1995).

Las características nutritivas de los frutos son un importante aspecto diferencial de las relaciones planta-dispersante en los ambientes mediterráneos. Varios géneros de plantas muy característicos de la vegetación mediterránea producen frutos con un alto contenido en lípidos. Para el género *Pistacia*, por ejemplo, se han registrado altos contenidos lipídicos en distintas especies de Israel (58% del peso seco de la pulpa; Izhaki y Safriel 1989), sur de Francia (50-61%; Debussche et al. 1987) y sur de España (56-59%; Herrera 1987, Jordano 1989). Además de *Pistacia*, otros géneros de plantas mediterráneas con frutos muy ricos en lípidos son *Laurus*, *Olea*, *Juniperus*, *Rubia* y *Viburnum*. Como se ha señalado anteriormente, la existencia de estos frutos con tan alto contenido energético es esencial para el mantenimiento de una dieta tan intensamente frugívora como la que muestran las especies de pájaros frugívoros invernantes.

El valor nutritivo de los frutos de las distintas especies está relacionado significativamente con el período del año en que se produce la maduración. El contenido en agua de la pulpa disminuye en la dirección verano-otoño-invierno, mientras que el contenido en lípidos sigue justamente el curso contrario, alcanzando el valor máximo entre las especies que fructifican en invierno (Fig. 5). Este patrón estacional da lugar a que las especies con frutos más ricos en lípidos estén disponibles precisamente en la época del año en que las demandas energéticas de los pájaros dispersantes son probablemente máximas, y que los frutos con mayores contenidos en agua sean más frecuentes durante el período de sequía estival característico del clima mediterráneo, cuando la disponibilidad de agua para los pájaros seguramente es la más baja del año.

Las aves frugívoras mediterráneas, por su parte, muestran una serie de rasgos comportamentales y de fisiología digestiva que hacen posible el mantenimiento de una dieta intensamente frugívora. El elevado éxito de dispersión que muestran la mayoría de las especies (Fig. 3) se debe en parte a que los frugívoros mediterráneos son estacionalmente muy abundantes y poseen una cierta capacidad para "rastrear" las variaciones estacionales y geográficas en disponibilidad de frutos (Herrera 1995, Rey

1995). Pero otro elemento fundamental es su capacidad para pasar de tener una dieta insectívora en primavera-verano a mantener una dieta casi exclusivamente frugívora en otoño-invierno. Este cambio de dieta está, al menos en algunas especies, controlado por un ritmo endógeno de preferencias alimenticias. Ejemplares de *Sylvia atricapilla* y *S. borin* mantenidos en condiciones controladas de laboratorio y con una disponibilidad ilimitada de distintos tipos de alimento, muestran cambios estacionales de preferencias. A finales del verano, estas especies pasan espontáneamente de preferir insectos a preferir frutos cuando se les ofrecen simultáneamente los dos tipos de alimento (Berthold 1976, Bairlein y Gwinner 1994).

Los frugívoros dispersantes de semillas (por ejemplo, *Sylvia*, *Erithacus*, *Turdus*) llegan a desarrollar una dieta mucho más intensamente frugívora que otras especies de aves que también consumen frutos pero que realmente son depredadores de las semillas que ingieren (por ejemplo, *Parus* spp., Fringillidae), a pesar de que la disponibilidad de frutos es igualmente alta para ambos grupos. Estas diferencias entre frugívoros-dispersantes (es decir, mutualistas) y frugívoros-depredadores (no mutualistas) deben atribuirse en parte a pre-adaptaciones morfológicas de los primeros que les han facilitado la manipulación e ingestión de frutos completos de una forma suficientemente eficiente. Por ejemplo, los dispersantes tienden a tener picos más planos y anchos que los depredadores de frutos, y a tener una boca más ancha entre las comisuras en relación a la anchura del pico (Herrera 1984b, Jordano 1987). Sin embargo, son las adaptaciones digestivas de índole funcional las que parecen jugar el papel predominante en el mantenimiento prolongado de una dieta casi exclusivamente frugívora entre aquellas especies que se comportan como dispersantes. El tiempo de tránsito del alimento a través del tubo digestivo es considerablemente más corto para los dispersantes legítimos que para los frugívoros depredadores (Fig. 6). El peso seco de material nutritivo que puede obtenerse por unidad de masa de fruto ingerido es muy bajo, ya que está diluido por un alto contenido en agua y por la existencia de semillas indigeribles. Por este motivo, la capacidad para procesar rápidamente los frutos ingeridos en el tracto digestivo es un requisito esencial para que los frugívoros dispersantes puedan explotar este alimento superabundante pero de escaso valor unitario (Herrera 1984b).

ADAPTACIÓN Y FILOGENIA

Algunas de las características de plantas y animales mencionadas en los apartados precedentes y que contribuyen a hacer tan eficiente y exitosa la relación de mutualismo entre ambos grupos de organismos en la Cuenca Mediterránea se han interpretado como el resultado de adaptaciones recíprocas, fruto de presiones selectivas ejercidas mutuamente. En el caso de los animales, su comportamiento migratorio, el ritmo estacional en preferencias alimenticias, la tolerancia de los compuestos secundarios que con frecuencia se presentan en los frutos, y otros aspectos de su fisiología digestiva, efectivamente parecen ser rasgos que han evolucionado en relación con su comportamiento frugívoro (Herrera 1995, en prensa). No puede decirse lo mismo de las plantas. En este caso, muchos de los rasgos que sustentan su exitosa interacción con los pájaros dispersantes de semillas no parecen haber evolucionado en relación con su interacción actual con los dispersantes, sino que reflejan la influencia de las correlaciones filogenéticas y las contingencias históricas. A continuación se describen algunos ejemplos ilustrativos.

Como sucede en otras regiones mundiales (por ejemplo, French 1992), tampoco en la Cuenca Mediterránea parece haber sido la disponibilidad de dispersantes el agente

selectivo principal que ha moldeado las épocas de fructificación de las especies dispersadas por animales (Fuentes 1992). Por ejemplo, las poblaciones septentrionales de especies con una distribución latitudinal amplia no maduran sus frutos antes que las poblaciones meridionales, como cabría esperar si la fenología de fructificación reflejase ajustes adaptativos para hacer coincidir la producción de frutos con los momentos de máxima disponibilidad de dispersantes (Gutián 1998).

Como se ha señalado anteriormente, las características nutritivas de los frutos mediterráneos varían según la época en que madura cada especie, y esa variación estacional tiende a coincidir en rasgos generales con los requerimientos de los dispersantes. Aunque esta coincidencia fue interpretada en su día como el resultado de la coevolución difusa entre plantas y dispersantes (Herrera 1982a), estudios posteriores han sugerido que la estacionalidad en composición de los frutos refleja más bien las distintas fenologías de fructificación que tienen grupos taxonómicos que difieren intrínsecamente en la composición de sus frutos (Eriksson y Ehrlén 1991, Herrera 1995). Argumentos parecidos podrían también aducirse para explicar patrones altitudinales y geográficos en la composición de los frutos (Herrera 1985a). Dada la estrecha relación existente entre filogenia y composición química de la pulpa (Jordano 1995), muchas de las variaciones altitudinales, geográficas o estacionales en composición media de los frutos pueden explicarse simplemente por diferencias en la composición taxonómica de los colectivos locales de especies con frutos (Herrera en prensa). La importancia de tener en cuenta la influencia de las correlaciones filogenéticas a la hora de interpretar variaciones en las características de los frutos de las plantas dispersadas por animales fue inicialmente sugerida por Herrera (1986, 1987). Análisis posteriores más detallados por Herrera (1992a) y, sobre todo, Jordano (1995) pusieron de manifiesto de manera inequívoca la gran influencia de la filogenia sobre un variado conjunto de rasgos de los frutos de las plantas dispersadas por animales, incluidas las características nutritivas de la pulpa. En un análisis de las características de los frutos de una muestra amplia de 117 especies ibéricas, Herrera (1992a) encontró que las diferencias entre familias de plantas explican $\approx 20\%$ de la varianza total en longitud y diámetro, las diferencias entre géneros dentro de familia un 47% adicional, y las diferencias entre especies dentro de género $\approx 25\%$, lo que demuestra la existencia de importantes correlaciones filogenéticas para estas variables. La influencia de la filogenia puede llegar a ser incluso mayor en el caso de variables relacionadas con la composición química de la pulpa (Jordano 1995).

HISTORIA

Además de los análisis que han tenido en cuenta explícitamente la influencia de las correlaciones filogenéticas sobre los patrones observados, existen otras evidencias y consideraciones adicionales que también sugieren que muchas características de las plantas mediterráneas dispersadas por animales no constituyen realmente adaptaciones a sus dispersantes actuales. La mayoría de ellas han sido discutidas en detalle por Herrera (1985b, 1986, 1992a,b). Voy a mencionar a continuación un par de ejemplos ilustrativos, relacionados con el origen histórico de la dispersión de semillas por animales en la flora mediterránea actual, y con la persistencia a largo término de muchas características de los frutos a pesar de profundos cambios en el ambiente ecológico. Ambas líneas de evidencia sugieren que los aspectos históricos han de ser tenidos muy en cuenta a la hora de interpretar muchos de los patrones ecológicos contemporáneos mostrados por los sistemas planta-dispersante de la Cuenca Mediterránea.

La flora de la Cuenca Mediterránea está constituida por una compleja mezcla de taxones que poseen muy variadas afinidades biogeográficas, épocas de origen, e historias evolutivas (Quézel et al. 1980, Mai 1989, Palamarev 1989, entre otros). Algunos linajes se han originado con posterioridad a la aparición de las condiciones climáticas mediterráneas en la segunda mitad del Plioceno, y pueden por tanto considerarse propiamente “mediterráneos”, en la medida que su aparición y evolución han transcurrido bajo unas condiciones ecológicas más similares a las actuales. Otros taxones, en cambio, tienen un origen muy anterior, y ya formaban parte de las formaciones vegetales subtropicales que existían en la región con anterioridad al advenimiento de las condiciones mediterráneas. Se puede identificar a estos taxones “antiguos” pre-mediterráneos, y distinguirlos de los de origen más reciente, combinando dos tipos de evidencia complementaria: la existencia de fósiles cuya datación sea anterior a la mitad del Plioceno y de disyunciones intercontinentales muy amplias en sus áreas de distribución mundial (Herrera 1992b). Las disyunciones en la distribución geográfica de un grupo taxonómico determinado pueden ser causadas por muy diversas causas, pero generalmente indican un origen antiguo del linaje (Axelrod 1983, Fritsch 1996). Atendiendo a la evidencia anterior, los géneros de plantas leñosas mediterráneas pueden clasificarse en “antiguos” (es decir, con fósiles pre-mediterráneos y/o amplias disyunciones en su área de distribución mundial) o “recientes” (que no muestran ninguna de las características anteriores y que presumiblemente se originaron tras la aparición de las condiciones climáticas mediterráneas). En la primera categoría se encuentran, por ejemplo, géneros como *Arbutus*, *Jasminum*, *Myrtus*, *Pistacia*, *Quercus*, *Rhododendron*, *Rhus* y *Smilax*. En la segunda están, entre otros, *Cistus*, *Cytisus*, *Helianthemum*, *Retama* y *Thymus*. Un resultado muy llamativo, y con importantes implicaciones evolutivas, es que la dispersión de semillas por vertebrados no se distribuye por igual entre ambos grupos de géneros. Como se muestra en la Fig. 7, la gran mayoría de los géneros de plantas mediterráneas que producen frutos carnosos, y cuyas semillas son por tanto dispersadas por vertebrados, pertenecen al grupo de linajes “antiguos”. Por el contrario, los géneros “antiguos” y “recientes” están aproximadamente igual representados entre aquellos que poseen otros mecanismos de dispersión de semillas. Por tanto, el hábito de producir frutos carnosos es básicamente una característica antigua, pre-mediterránea, asociada con linajes que han persistido en la región tras la aparición de las condiciones mediterráneas, y no un hábito que haya aparecido o evolucionado bajo condiciones ecológicas relativamente similares a las actuales. Quiere esto decir que cualquier interpretación evolucionista de las características de las plantas mediterráneas con frutos carnosos en relación con los dispersantes y ambiente ecológico actuales deberá hacerse con suma cautela.

La conclusión anterior se ve aún más reforzada cuando se añade que, además de su origen predominantemente “antiguo”, muchos linajes de plantas mediterráneas dispersadas por vertebrados se caracterizan por la persistencia sin cambio, durante largos períodos (a escala geológica), de muchas de las características de sus frutos. Aunque este hecho parece ser aplicable a muchas, tal vez la mayoría, de las plantas dispersadas por vertebrados y no sólo a las de la Cuenca Mediterránea (por ejemplo, Janzen y Martin 1982, Herrera 1986), voy a ilustrar este hecho con dos ejemplos concretos referidos específicamente a esta región.

El primer ejemplo se refiere al género *Pistacia*, que comprende 11 especies de árboles y arbustos con una distribución mundial ampliamente disyunta (Asia oriental, América central y septentrional, y la Cuenca Mediterránea). La sección *Lentiscella*

contiene a *P. mexicana* (bosques tropicales secos caducifolios de México y Texas), y la sección *Eulentiscus* contiene a *P. lentiscus* (bosques y matorrales de la Cuenca Mediterránea) y *P. weinmannifolia* (bosques lluviosos templados de montaña en China). Los frutos maduros de estas tres especies son prácticamente idénticos en cuanto a su forma, color, tamaño, tipo de simetría, textura de la pulpa, y características de la semilla (Herrera 1986). La evidencia fósil indica que el género *Pistacia* probablemente se originó durante el Cretácico, y la divergencia entre las especies que integran las distintas secciones tuvo lugar hace alrededor de 35 M años. Parece por tanto que algunas de las características diferenciales de los frutos de algunas especies de *Pistacia* han persistido sin cambios a lo largo de un extenso período de tiempo, y ello a pesar de que las condiciones ecológicas que ocupan hoy en día son notablemente diferentes.

El género *Laurus* proporciona un segundo ejemplo ilustrativo de la persistencia a largo plazo de los rasgos de los frutos de plantas mediterráneas dispersadas por animales. Se reconocen dos especies actuales en el género *Laurus*, *L. azorica* de las Islas Azores y Canarias, y *L. nobilis* de la Cuenca Mediterránea. Las dos especies difieren en características morfológicas y número cromosómico, y presumiblemente proceden de un antecesor común, la especie extinguida *L. abchasica*, que durante el Terciario tenía una amplia distribución que abarcaba desde el centro y sur de Europa hasta Asia central (Ferguson 1974). En la actualidad, *L. azorica* y *L. nobilis* ocupan hábitats muy diferentes (laurisilva y bosques mediterráneos, respectivamente), y sus frutos son comidos por conjuntos muy diferentes de pájaros frugívoros. A pesar de ello, los frutos de las dos especies son virtualmente idénticos no solo en color y características métricas (Herrera 1986), sino también en aspectos detallados de la composición nutritiva de su pulpa (Fig. 8). Atendiendo a consideraciones biogeográficas, parece que la divergencia entre *azorica* y *nobilis* comenzó alrededor del Plioceno o incluso antes (≥ 7 M años). Al igual que en el ejemplo anterior referido a las especies de *Pistacia*, las características de los frutos de las dos especies de *Laurus* parecen haber permanecido sin cambio a lo largo de un dilatado período, a pesar de las profundas diferencias ecológicas que hoy separan a las dos especies.

Las correlaciones filogenéticas de las características de los frutos, señaladas en el apartado anterior, y su persistencia sin cambios importantes durante largos períodos a escala geológica, representan en realidad las dos caras de una misma moneda y son reflejo de un mismo proceso subyacente. La diferencia entre los dos conceptos radica tan solo en el tipo de aproximación a la cuestión. Las correlaciones filogenéticas se detectan en estudios “transversales”, en que se analizan en un mismo momento del tiempo las características de un colectivo de especies pertenecientes a muy variados linajes de una filogenia común. La persistencia prolongada de caracteres, por el contrario, es detectada en estudios “longitudinales”, casos en los que se dispone información de linajes concretos a lo largo del tiempo, como en el ejemplo del género *Laurus* expuesto anteriormente. En el caso de los frutos de las plantas mediterráneas dispersadas por animales, ambas aproximaciones reflejan uno y el mismo fenómeno: escasa diferenciación de los rasgos de los frutos más allá de lo “esperable” de la afiliación filogenética de cada especie o grupo de especies. Este resultado es particularmente llamativo si se tiene en cuenta que, como se señaló anteriormente, la mayoría de las especies implicadas existían ya en la Cuenca Mediterránea antes de la aparición de las condiciones ecológicas mediterráneas actuales en el Plioceno, y que desde entonces se han producido profundos cambios en el ambiente ecológico de la región.

LIMITACIONES ECOLÓGICAS A LA ADAPTACIÓN

La profunda influencia de las correlaciones filogenéticas sobre las características de los frutos mediterráneos señalada en el apartado anterior puede atribuirse a que no han existido presiones selectivas suficientes sobre esos rasgos para inducir cambios, y/o a que aun existiendo esas presiones selectivas, no se ha producido una respuesta a la selección por parte de las plantas. Aparte de las posibles limitaciones de índole genética (que no van a tratarse aquí; por ejemplo, escasez de varianza genética aditiva en los caracteres implicados), se han aducido varios grupos de factores ecológicos para explicar esta situación (Herrera 1985b, 1986, en prensa, Jordano 1995). De ellos, cabe destacar aquí los tres siguientes. (1) Existe generalmente una gran varianza ambiental asociada con el proceso de dispersión de las semillas (Herrera et al. 1994). Las plantas reproductoras pueden ejercer un “control” muy escaso sobre el destino final de sus semillas, una vez que éstas han sido dispersadas por los animales. Esto se debe en parte a la dificultad de predecir dónde y cuándo van a aparecer sitios adecuados para la germinación de las semillas y el establecimiento exitoso de las plántulas, pero también a la carencia intrínseca de mecanismos mediante los cuales las plantas con frutos puedan “dirigir” el comportamiento de sus dispersantes una vez que han ingerido los frutos y se alejan de ella con las semillas en el interior de su cuerpo (Wheelwright y Orians 1982, Herrera en prensa). (2) La intensidad de las presiones selectivas de los dispersantes sobre las plantas parece generalmente baja en comparación con la ejercida por otros organismos que no son dispersantes, como por ejemplo los depredadores de frutos y semillas. Los frutos de las plantas dispersadas por animales no solo representan un recurso alimenticio aprovechable por los vertebrados dispersantes, sino que también pueden ser explotados ventajosamente por otros organismos que dañan las semillas. Esto hace que tales organismos no mutualistas se conviertan en agentes de selección que ejercen presiones selectivas sobre las características de los frutos en la dirección, por ejemplo, de ser menos atractivos para los depredadores y/o estar mejor protegidos química y físicamente contra ellos (Herrera 1982b, 1984c). Esto hace que las características de los frutos dispersados por animales reflejen un compromiso entre atracción (de dispersantes legítimos) y defensa (de organismos no mutualistas), no pudiendo ser interpretadas en relación tan solo con los dispersantes (Cipollini y Levey 1997). (3) Evolutivamente, las plantas con frutos dispersados por animales tienen pocas opciones a su alcance, más allá de variaciones en el tamaño de los frutos o la arquitectura de la infrutescencia, para restringir la gama de especies de frugívoros legítimos que consumen sus frutos. Esto hace que sea difícil que una especie de planta concreta establezca interacciones de dispersión con un grupo reducido de animales que puedan concertadamente ejercer presiones selectivas estables, duraderas y consistentes en cuanto a su dirección. Como consecuencia de ello, se producirá una “dilución” de las presiones selectivas de las especies individuales de dispersante sobre las plantas, y también, por previsible efectos puramente estadísticos, la anulación de los efectos selectivos de unas especies por los de otras.

Las tres razones anteriores son de naturaleza genérica, aplicables a la mayoría de los sistemas planta-dispersante y no solamente a los mediterráneos (Herrera 1985b, 1986, en prensa, Jordano 1995). Existe una cuarta categoría de factores ecológicos que presumiblemente ha actuado conjuntamente con las anteriores para limitar el grado de adaptación de las plantas mediterráneas a sus dispersantes. Se trata de la inestabilidad de las relaciones planta-dispersante a escala de tiempo ecológico y su condición de sistemas crónicamente fuera de equilibrio. La naturaleza de este tipo de limitaciones se

ilustra en el siguiente apartado mediante la descripción de algunos de los resultados de un estudio a largo plazo realizado en una localidad concreta del sudeste de la Península Ibérica.

SISTEMAS FUERA DE EQUILIBRIO

La mayoría de las investigaciones sobre las relaciones entre plantas dispersadas por animales y sus agentes de dispersión llevadas a cabo durante las dos últimas décadas se han caracterizado por tener una duración bastante limitada, pero también, irónicamente, por la frecuente afirmación de que tales sistemas se caracterizan por una profunda variabilidad interanual en su funcionamiento. Quiere esto decir que mucho de lo que sabemos de su funcionamiento está basado en “fotografías instantáneas” que podrían no reflejar fielmente la realidad que tiene lugar a una escala temporal más acorde con el desarrollo de los procesos ecológicos y evolutivos. Esta presunción ha encontrado apoyo recientemente en los resultados obtenidos de un estudio a largo plazo sobre las relaciones entre plantas dispersadas por aves y sus principales especies de dispersantes en una localidad de la Sierra de Cazorla, en el sudeste de España (Herrera 1998). Durante 12 años, se estudió la abundancia de frutos y de pájaros, y la composición de la dieta de estos últimos, en el periodo Octubre-Diciembre. La abundancia de frutos se estimó mediante recuentos en parcelas permanentes y la de pájaros usando redes japonesas de una manera sistemática. La dieta de las dos especies principales de dispersantes (*Sylvia atricapilla* y *Erithacus rubecula*) se estudió mediante análisis microscópicos de muestras fecales y estomacales obtenidas de los ejemplares capturados.

La abundancia de frutos maduros varió ampliamente entre años, entre 5 y 77 frutos/m² (Fig. 9), y dicha fluctuación estuvo sobre todo relacionada con las variaciones interanuales que tuvieron lugar en la cantidad de precipitación caída durante la primavera precedente. La fluctuación entre años en abundancia de frutos se debió a que no todas las especies fructificaron todos los años, y a que las que lo hicieron fluctuaron ampliamente en su producción de frutos. A título de ejemplo, se muestran en la Fig. 10 las fluctuaciones en abundancia de dos especies que probablemente representan los dos extremos en cuanto a patrones de variación interanual. Por un lado, *Arbutus unedo* produjo frutos todos los años con solo moderadas variaciones de abundancia. En el extremo opuesto, *Phillyrea latifolia* solo produjo frutos en seis de los doce años de estudio, a menudo en forma de cosechas superabundantes (Herrera et al. 1994). Tanto la abundancia total como la composición específica de la comunidad de pájaros fluctuaron también de manera muy importante entre años. En contra de lo que hubiera podido esperarse, las variaciones anuales en abundancia de frugívoros no guardaban relación con las fluctuaciones en abundancia de frutos, sino que más bien dependieron de las variaciones anuales en las temperaturas otoñales. Pero además, la abundancia relativa de los frugívoros legítimos dispersantes de semillas y los depredadores de frutos y semillas varió de manera muy marcada y sin guardar tampoco relación con las variaciones en la disponibilidad de frutos. Algunos años, la comunidad otoño-invernal de pájaros estuvo dominada numéricamente por especies de dispersantes, mientras que en otros años fueron las especies depredadoras de frutos y semillas las dominantes (Fig. 11). Dependiendo de cuál año se tratase, los dispersantes podían representar entre 26-75% de las capturas, y los depredadores entre 21-70%. Esto quiere decir que, desde el punto de vista de las plantas, el ensamblaje de pájaros frugívoros con el que interactuaban pasaba de estar dominado por frugívoros mutualistas algunos años a estarlo por depredadores de frutos y semillas en otros. Un último resultado que debe

destacarse en el presente contexto es que, en el caso de las dos especies principales de dispersantes (*Sylvia atricapilla* y *Erithacus rubecula*), las variaciones anuales en la importancia relativa de los frutos en su dieta y en la composición específica de la fracción frugívora de ésta, no guardaron relación con los cambios en abundancia y composición de la provisión de frutos disponibles. Además, la composición específica de la fracción frugívora de la dieta varió ampliamente de un año a otro. Como ilustración, en la Fig. 12 se muestran las variaciones anuales en la contribución a la dieta de *Sylvia atricapilla* de tres de las especies de frutos más importantes para esta especie. En siete de los 12 años de estudio, esta especie de frugívoro dependió mayoritariamente de los frutos de una especie “dominante” en la dieta que aportó > 50 % de la masa de pulpa ingerida. La identidad de esta especie dominante, no obstante, varió entre años. La dieta de *S. atricapilla* estuvo dominada por los frutos de *Arbutus unedo* en cinco años, por los de *Phillyrea latifolia* en un año, y por los de *Pistacia lentiscus* en otro año más. En los cinco años restantes, la dieta estuvo constituida por una mezcla relativamente equitativa de estas tres especies.

Tomados en conjunto, estos y otros resultados del que hasta la fecha es el único estudio a largo plazo sobre un sistema planta-dispersante sugieren que se trata de un sistema crónicamente apartado de una situación de equilibrio (“non-equilibrium system”, en la terminología de, por ejemplo, Wiens 1984, DeAngelis y Waterhouse 1987). Entre los elementos que contribuyen a ello están las importantes fluctuaciones temporales, una mayor influencia de los factores abióticos que de los bióticos para explicar tales fluctuaciones, el desacoplamiento de las dinámicas temporales de las especies de plantas y dispersantes que interaccionan más estrechamente, y la débil dependencia recíproca que existe entre especies de plantas y especies de dispersantes (Herrera 1998). Estudios recientes tienden cada vez más a apoyar la idea de que las condiciones de equilibrio son probablemente la excepción más que la regla en las comunidades de aves (por ejemplo, Wiens 1989, Blake et al. 1994, MacNally 1996), y que las oscilaciones anuales en producción de semillas parece ser un atributo característico de las especies vegetales iteróparas (Herrera et al. 1998). Esto sugiere que los resultados obtenidos en el estudio a largo plazo de los frutos y los pájaros frugívoros en la Sierra de Cazorla seguramente son representativos de sistemas planta-dispersante en otras regiones. Si esto fuera así, entonces el carácter de sistemas fuera de equilibrio de los sistemas planta-dispersante tendría importantes implicaciones de carácter tanto práctico como conceptual.

En el terreno práctico, se pone de manifiesto la necesidad de que los estudios de las relaciones entre plantas y dispersantes tengan una duración apreciable, como ya han sugerido anteriormente otros autores (Jordano 1993, 1994, Willson y Whelan 1993). Los cambios anuales en aspectos descriptivos y funcionales de las interacciones pueden llegar a ser de tal magnitud que cualquier investigación de corta duración a menudo proporcionará, en el mejor de los casos, solo “instantáneas” poco informativas, y en el peor, imágenes erróneas o distorsionadas. En el terreno conceptual, una situación de desequilibrio crónico de las interacciones entre plantas y dispersantes dará lugar a inconsistencias temporales en la magnitud y dirección de las presiones selectivas asociadas con la interacción. Esto reducirá las posibilidades de que evolucionen adaptaciones mutuas entre las especies interactuantes (Herrera 1988a, 1998, Horvitz y Schemske 1990, Jordano 1993, 1994). La inestabilidad temporal en la naturaleza e intensidad de las interacciones puede por tanto jugar un papel decisivo como limitante

del grado de adaptación recíproca, y debería ser añadida al conjunto de factores ecológicos limitantes que se han venido considerando habitualmente.

CONSIDERACIONES FINALES

El estudio durante dos décadas de las relaciones entre animales frugívoros y las plantas mediterráneas cuyas semillas dispersan ha permitido identificar cuáles son las líneas maestras que gobiernan la interacción, así como delimitar los factores ecológicos, filogenéticos e históricos que, con su actuación superpuesta, han hecho de los sistemas planta-dispersante mediterráneos lo que hoy son. Siendo mucho lo que ya conocemos de estos sistemas, sería sin embargo erróneo concluir que no quedan terrenos por explorar y problemas por resolver en su ecología y evolución. Por ejemplo, es particularmente importante el poder disponer de más estudios detallados a largo plazo en localidades concretas que permitan refrendar la propuesta de que la separación crónica del equilibrio es norma en la interacción planta-dispersante en el Mediterráneo. Se hace también necesario conocer cuál es el grado de congruencia espacial de las interacciones entre especies particulares de plantas y dispersantes, un aspecto que hasta la fecha ha sido abordado en muy pocas ocasiones pero que tiene una importancia decisiva para comprender la base de muchas limitaciones ecológicas a las adaptaciones recíprocas (Herrera 1988b, Guitián et al. 1992, Jordano 1993, 1994). Tampoco se conocen cuáles son las consecuencias genéticas para las poblaciones de plantas de la dispersión de sus semillas por animales en comparación con aquellas que son dispersadas por el viento o por otros medios, ni tampoco si tales consecuencias son diferentes dependiendo de la composición específica del colectivo de vertebrados dispersantes (por ejemplo, solamente aves frente a aves + mamíferos). Estos y otros temas relacionados son caminos prometedores que gratificarán a los ecólogos evolucionistas que se adentren en su estudio.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Aronne, G., y C. C. Wilcock. 1994a. Reproductive characteristics and breeding system of shrubs of the Mediterranean region. *Functional Ecology* **8**: 69-76.
- Aronne, G., y C. C. Wilcock. 1994b. First evidence of myrmecochory in fleshy-fruited shrubs of the Mediterranean region. *New Phytologist* **127**: 781-788.
- Axelrod, D. I. 1983. Biogeography of oaks in the Arcto-Tertiary province. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **70**: 629-657.
- Bairlein, F., y E. Gwinner. 1994. Nutritional mechanisms and temporal control of migratory energy accumulation in birds. *Annual Review of Nutrition* **14**: 187-215.
- Berthold, P. 1976. The control and significance of animal and vegetable nutrition in omnivorous songbirds. *Ardea* **64**: 140-154.
- Blake, J. G., J. M. Hanowski, G. J. Niemi, and P. T. Collins. 1994. Annual variation in bird populations of mixed conifer-northern hardwood forests. *Condor* **96**: 381-399.
- Cipollini, M. L., y D. J. Levey. 1997. Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: adaptive hypotheses and implications for seed dispersal. *American Naturalist* **150**: 346-372.
- DeAngelis, D. L., y J. C. Waterhouse. 1987. Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecological Monographs* **57**: 1-21.
- Debussche, M., y P. Isenmann. 1985. Frugivory of transient and wintering European robins *Erithacus rubecula* in a Mediterranean region and its relationship with ornithochory. *Holarctic Ecology* **8**: 157-163.

- Debussche, M., J. Cortez, y 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.
- Debussche, M., y P. Isenmann. 1989. Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos* **56**: 327-338.
- Debussche, M., y J. Lepart. 1992. Establishment of woody plants in mediterranean old fields: opportunity in space and time. *Landscape Ecology* **6**: 133-145.
- Ellner, S., y A. Shmida. 1981. Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants ? *Oecologia* **51**: 133-144.
- Eriksson, O., y J. Ehrlén. 1991. Phenological variation in fruit characteristics in vertebrate-dispersed plants. *Oecologia* **86**: 463-470.
- Estrada, A., y T. H. Fleming, editores. 1986. *Frugivores and seed dispersal*. Junk, Dordrecht, Holanda.
- Ferguson, D. K. 1974. On the taxonomy of recent and fossil species of *Laurus* (Lauraceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **68**: 51-72.
- Fleming, T. H., y A. Estrada, editores. 1993. *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Kluwer, Dordrecht, Holanda.
- Fritsch, P. 1996. Isozyme analysis of intercontinental disjuncts within *Styrax* (Styracaceae): implications for the Madrean-Tethyan hypothesis. *Amer. J. Bot.* **83**: 342-355.
- French, K. 1992. Phenology of fleshy fruits in a wet sclerophyll forest in southeastern Australia: are birds an important influence ? *Oecologia* **90**: 366-373.
- Fuentes, M. 1992. Latitudinal and elevational variation in fruiting phenology among western European bird-dispersed plants. *Ecography* **15**: 177-183.
- Gutián, J., M. Fuentes, T. Bermejo, y B. López. 1992. Spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and frugivorous birds. *Oikos* **63**: 125-130.
- Gutián, P. 1998. Latitudinal variation in the fruiting phenology of a bird-dispersed plant (*Crataegus monogyna*) in Western Europe. *Plant Ecology* **137**: 139-142.
- Herrera, C. M. 1982a. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* **63**: 773-785.
- . 1982b. Defense of ripe fruits from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. *American Naturalist* **120**: 218-241.
- . 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**: 609-617.
- . 1984c. Selective pressures on fruit seediness: differential predation of fly larvae on the fruits of *Berberis hispanica*. *Oikos* **42**: 166-170.
- . 1985a. Habitat-consumer interactions in frugivorous birds. Páginas 341-365 *en* M. L. Cody, editor. *Habitat selection in birds*. Academic Press, New York.
- . 1985b. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* **44**: 132-141.
- . 1986. Vertebrate-dispersed plants: why they don't behave the way they should. Páginas 5-18 *en* A. Estrada y T. H. Fleming, editores. *Frugivores and seed dispersal*. Junk, Dordrecht, Holanda.
- . 1987. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs* **57**: 305-331.
- . 1988a. Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of an insect pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society* **35**: 95-125.

- . 1988b. Avian frugivory and seed dispersal in Mediterranean habitats: regional variation in plant-animal interaction. Páginas 509-517 *en* H. Ouellet, editor. Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici, Vol. 1. National Museum Natural Sciences, University of Ottawa Press, Ottawa, Canada.
- . 1989. Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos* **55**: 250-262.
- . 1992a. Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology* **73**: 1832-1841.
- . 1992b. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *American Naturalist* **140**: 421-446.
- . 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-yr study. *Ecological Monographs* **68**: 511-538.
- . *en* prensa. Seed dispersal by vertebrates. *En* C. M. Herrera y O. Pellmyr, editores. Plant-animal interactions. An evolutionary approach. Blackwell, Oxford.
- Herrera, C. M., P. Jordano, L. López-Soria, y J. A. Amat. 1994. Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* **64**: 315-344.
- Herrera, C. M., P. Jordano, J. Guitián, and A. Traveset. 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *American Naturalist* **152**: 576-594.
- Horvitz, C. C., y D. W. Schemske. 1990. Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. *Ecology* **71**: 1085-1097.
- Howe, H. F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology* **58**: 539-550.
- . 1993. Specialized and generalized dispersal systems: where does 'the paradigm' stand? Páginas 3-13 *en* T. H. Fleming y A. Estrada, editores. Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects. Kluwer, Dordrecht, Holanda.
- Howe, H. F., y G. F. Estabrook. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *American Naturalist* **111**: 817-832.
- Howe, H. F., y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* **13**: 201-228.
- Izhaki, I., y U. N. Safriel. 1985. Why do fleshy-fruit plants of the mediterranean scrub intercept fall- but not spring-passage of seed-dispersing migratory birds? *Oecologia* **67**: 40-43.
- Izhaki, I., y U. N. Safriel. 1989. Why are there so few exclusively frugivorous birds? Experiments on fruit digestibility. *Oikos* **54**: 23-32.
- Janzen, D. H., y P. S. Martin. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the Gomphotheres ate. *Science* **215**: 19-27.
- Jordano, P. 1985. El ciclo anual de los passeriformes frugívoros en el matorral mediterráneo del sur de España: importancia de su invernada y variaciones interanuales. *Ardeola* **32**: 69-94.
- . 1987. Frugivory, external morphology and digestive system in mediterranean sylviid warblers *Sylvia* spp. *Ibis* **129**: 175-189.
- . 1988. Diet, fruit choice and variation in body condition of frugivorous warblers in Mediterranean scrubland. *Ardea* **76**: 193-209.

- . 1989. Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos* **55**: 375-386.
- . 1992. Fruits and frugivory. Páginas 105-156 en M. Fenner, editor. *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford, Inglaterra.
- . 1993. Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. Páginas 85-104 en T. H. Fleming y A. Estrada, editores. *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Kluwer, Dordrecht, Holanda.
- . 1994. Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos* **71**: 479-491.
- . 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist* **145**: 163-191.
- Jordano, P., y C. M. Herrera. 1981. The frugivorous diet of Blackcap populations *Sylvia atricapilla* wintering in southern Spain. *Ibis* **123**: 502-507.
- Jordano, P., and C. M. Herrera. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience* **2**: 230-237.
- Korine, C., I. Izhaki, y Z. Arad. 1998. Comparison of fruit syndromes between the Egyptian fruit-bat (*Rousettus aegyptiacus*) and birds in East Mediterranean habitats. *Acta Oecologica* **19**: 147-153.
- MacNally, R. 1996. A winter's tale: among-year variation in bird community structure in a southeastern Australian forest. *Australian Journal of Ecology* **21**: 280-291.
- Mai, D. H. 1989. Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plant Systematics and Evolution* **162**: 79-91.
- Malo, J. E., y F. Suárez. 1995. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia* **104**: 246-255.
- Malo, J. E., y F. Suárez. 1996. *Cistus ladanifer* recruitment - not only fire, but also deer. *Acta Oecologica* **17**: 55-60.
- McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. Páginas 159-191 en L. E. Gilbert y P. H. Raven, editores. *Coevolution of animals and plants*. Univ. Texas Press, Austin, Texas.
- Nogales, M., J. D. Delgado, y F. M. Medina. 1998. Shrikes, lizards and *Lycium intricatum* (Solanaceae) fruits: a case of indirect seed dispersal on an oceanic island (Alegranza, Canary Islands). *Journal of Ecology* **86**: 866-871.
- Palamarev, E. 1989. Paleobotanical evidences of the Tertiary history and origin of the Mediterranean sclerophyll dendroflora. *Plant Systematics and Evolution* **162**: 93-107.
- Pigozzi, G. 1992. Frugivory and seed dispersal by the European badger in a Mediterranean habitat. *Journal of Mammalogy* **73**: 630-639.
- Quézel, P., J. Gamisans, y M. Gruber. 1980. Biogéographie et mise en place des flores méditerranéennes. *Naturalia Monspeliensia, Hors Série*, pp. 41-51.
- Rey, P. J. 1995. Spatio-temporal variation in fruit availability and frugivorous bird abundance in Mediterranean olive orchards. *Ecology* **76**: 1625-1635.
- Ridley, H. N. 1930. *The dispersal of plants throughout the world*. Reeve, Ashford, Kent, Inglaterra.
- Snow, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* **113**: 194-202.
- Traveset, A. 1995. Seed dispersal of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) by lizards and mammals in the Balearic Islands. *Acta Oecologica* **16**: 171-178.

- Valido, A., y M. Nogales. 1994. Frugivory and seed dispersal by the lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary Islands. *Oikos* **70**: 403-411.
- van der Pijl, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. 2ª edición. Springer, Berlin.
- Wheelwright, N. T., y G. H. Orians. 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *American Naturalist* **119**: 402-413.
- Wiens, J. A. 1984. On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. Páginas 439-457 en D. R. Strong, D. Simberloff, L. G. Abele, y A. B. Thistle, editores. *Ecological communities. Conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- . 1989. *The ecology of bird communities. Volumen 2. Processes and variations*. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.
- Willson, M. F. 1986. Avian frugivory and seed dispersal in eastern North America. *Current Ornithology* **3**: 223-279.
- . 1993. Mammals as seed-dispersal mutualists in North America. *Oikos* **67**: 159-176.
- Willson, M. F., y C. J. Whelan. 1993. Variation of dispersal phenology in a bird-dispersed shrub, *Cornus drummondii*. *Ecological Monographs* **63**: 151-172.

PIÉS DE LAS FIGURAS

Fig. 1. Importancia relativa de las especies con frutos carnosos (bayas, drupas y estructuras funcionalmente análogas) cuyas semillas son dispersadas por vertebrados en distintos tipos de bosques templados, mediterráneos y tropicales. 1, bosques templados de coníferas; 2, bosques templados caducifolios; 3, bosques tropicales secos; 4, bosques subtropicales húmedos; 5, bosques tropicales húmedos; 6, pluvisilvas tropicales. Se muestran los valores medios para distintas comunidades vegetales, basado en datos de Jordano (1992).

Fig. 2. Relación entre el número de familias y el número de especies de plantas con frutos carnosos presentes localmente en comunidades vegetales mediterráneas de la Península Ibérica. Cada punto corresponde a una localidad diferente, y la línea continua es la recta de regresión ajustada. Como referencia, se muestra también la recta de regresión correspondiente a localidades europeas no mediterráneas (línea de puntos), aunque en este caso se han omitido los puntos correspondientes para mayor claridad (C. M. Herrera, datos inéditos).

Fig. 3. Distribución de frecuencias de la proporción de la cosecha de plantas dispersadas por vertebrados que es consumida por los dispersantes. Basado en datos presentados por Herrera (1995: Tabla 1).

Fig. 4. Importancia media de los frutos en la dieta de las principales especies de aves mediterráneas dispersantes de semillas. TTOR, *Turdus torquatus*; TILI, *T. iliacus*; TVIS, *T. viscivorus*; TPHI, *T. philomelos*; SBOR, *Sylvia borin*; SATR, *S. atricapilla*; TMER, *Turdus merula*; SCOM, *Sylvia communis*; SMEL, *S. melanocephala*; ERUB, *Erithacus rubecula*. Basado en datos presentados por Herrera (1995: Tabla 2). Cuando hay varias estimas diferentes para una misma especie, obtenidas en distintos años o localidades, se ha representado el valor medio acompañado de su error estándar (segmento horizontal).

Fig. 5. Diferencias estacionales en la concentración de agua y lípidos en la pulpa de frutos dispersados por vertebrados en especies del sur de la Península Ibérica. Se muestran los promedios para las especies que maduran sus frutos predominantemente en verano, otoño e invierno. Basado en Herrera (1982a).

Fig. 6. Variación en el tiempo de tránsito del alimento por el tubo digestivo de especies de aves del sur de la Península Ibérica que son frugívoros ocasionales (círculos negros, recta continua) y frugívoros intensivos (círculos blancos, recta discontinua), en función de la masa corporal (representada en escala logarítmica en el eje horizontal). Basado en Herrera (1984b).

Fig. 7. Proporción de géneros de plantas leñosas de Andalucía Occidental con origen pre- y post-mediterráneo en relación con el modo de dispersión de las semillas. La antigüedad de los géneros se evaluó en función del registro fósil y de la existencia de disyunciones intercontinentales amplias en su distribución geográfica mundial actual. Pre- y post-mediterráneo significan anterior y posterior, respectivamente, a la aparición en el Plioceno de las condiciones climáticas que caracterizan hoy en día a la Cuenca Mediterránea. Basado en Herrera (1992b).

Fig. 8. Comparación de la composición de la pulpa de los frutos de *Laurus nobilis* (barras en gris) y *Laurus azorica* (barras negras). Basado en Herrera (en prensa).

Fig. 9. Fluctuaciones interanuales en la densidad de frutos de especies dispersadas por aves en una localidad de la Sierra de Cazorla (Jaén, sudeste de España). Se muestra la densidad media para el período otoñal para todas las especies combinadas (círculos negros) junto con ± 1 error estándar (segmentos verticales). Basado en Herrera (1998).

Fig. 10. Variaciones interanuales en la densidad media de los frutos de dos especies representativas de plantas dispersadas por aves en una localidad de la Sierra de Cazorla (Jaén, sudeste de España). Basado en Herrera (1998).

Fig. 11. Fluctuaciones interanuales en las proporciones numéricas relativas de aves frugívoras dispersantes y depredadoras de semillas en una localidad de la Sierra de Cazorla (Jaén, sudeste de España). Las abundancias se estimaron mediante el uso de redes japonesas. Basado en Herrera (1998).

Fig. 12. Variación interanual en la importancia cuantitativa de tres especies representativas de frutos en la dieta frugívora de *Sylvia atricapilla* en una localidad de la Sierra de Cazorla (Jaén, sudeste de España). Basado en Herrera (1998).

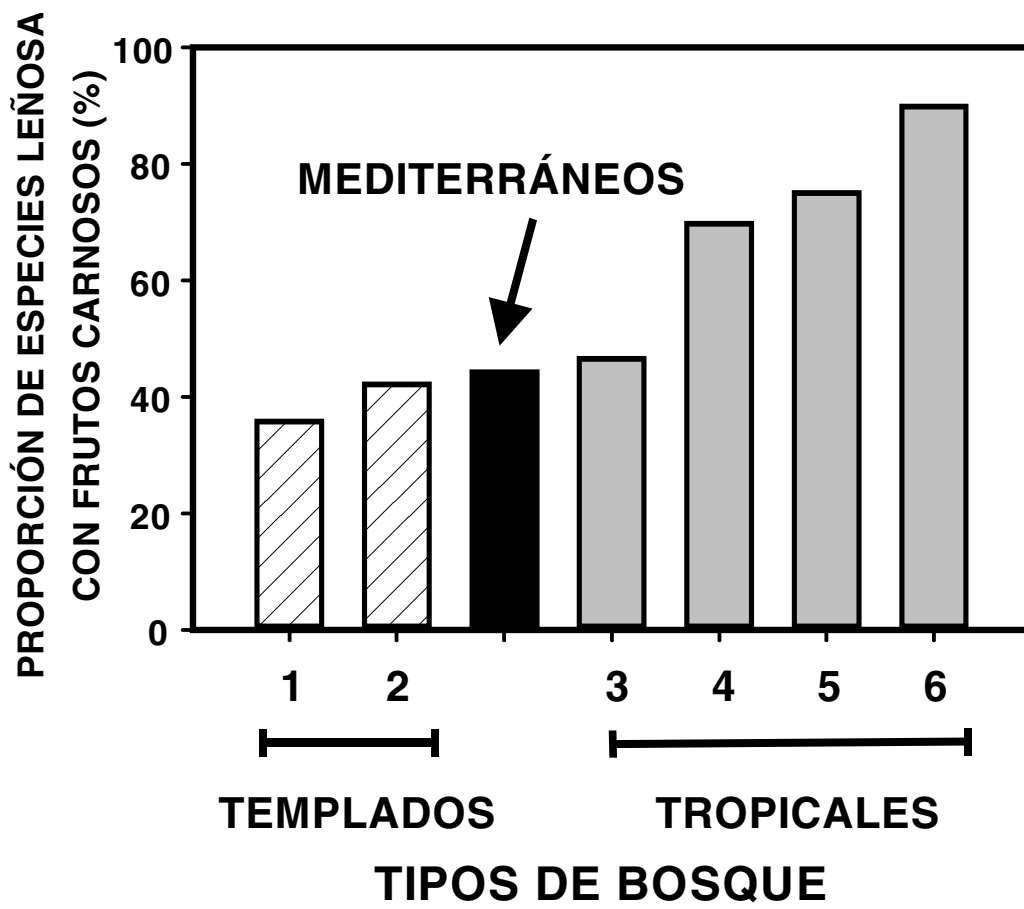


Fig. 1
C. M. Herrera

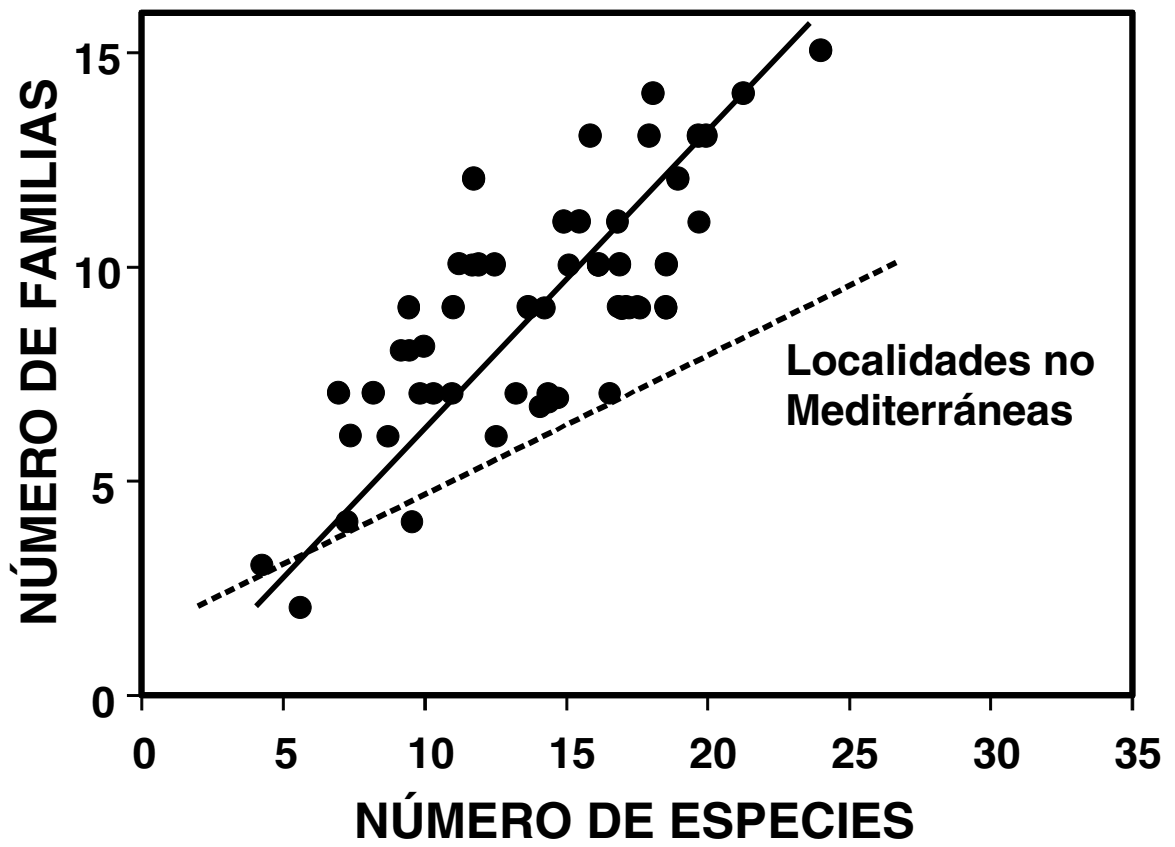


Fig. 2
C. M. Herrera

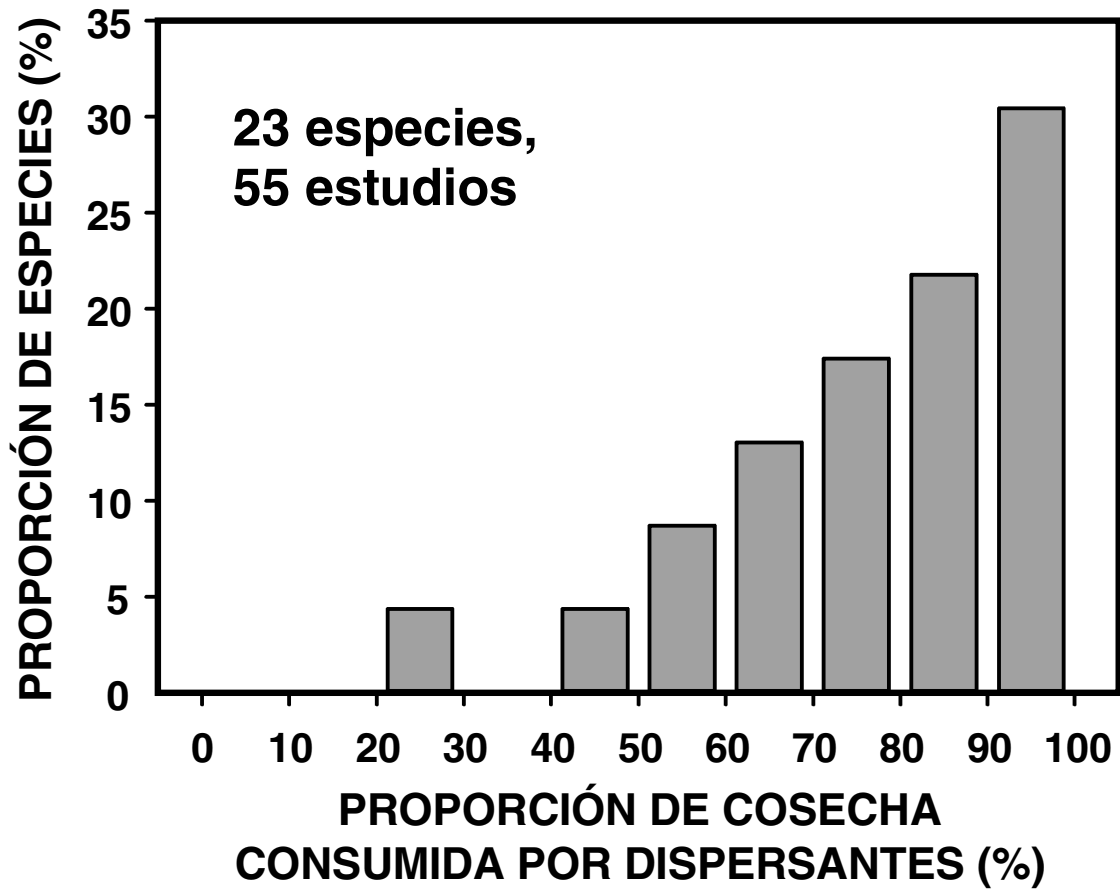


Fig. 3
C. M. Herrera

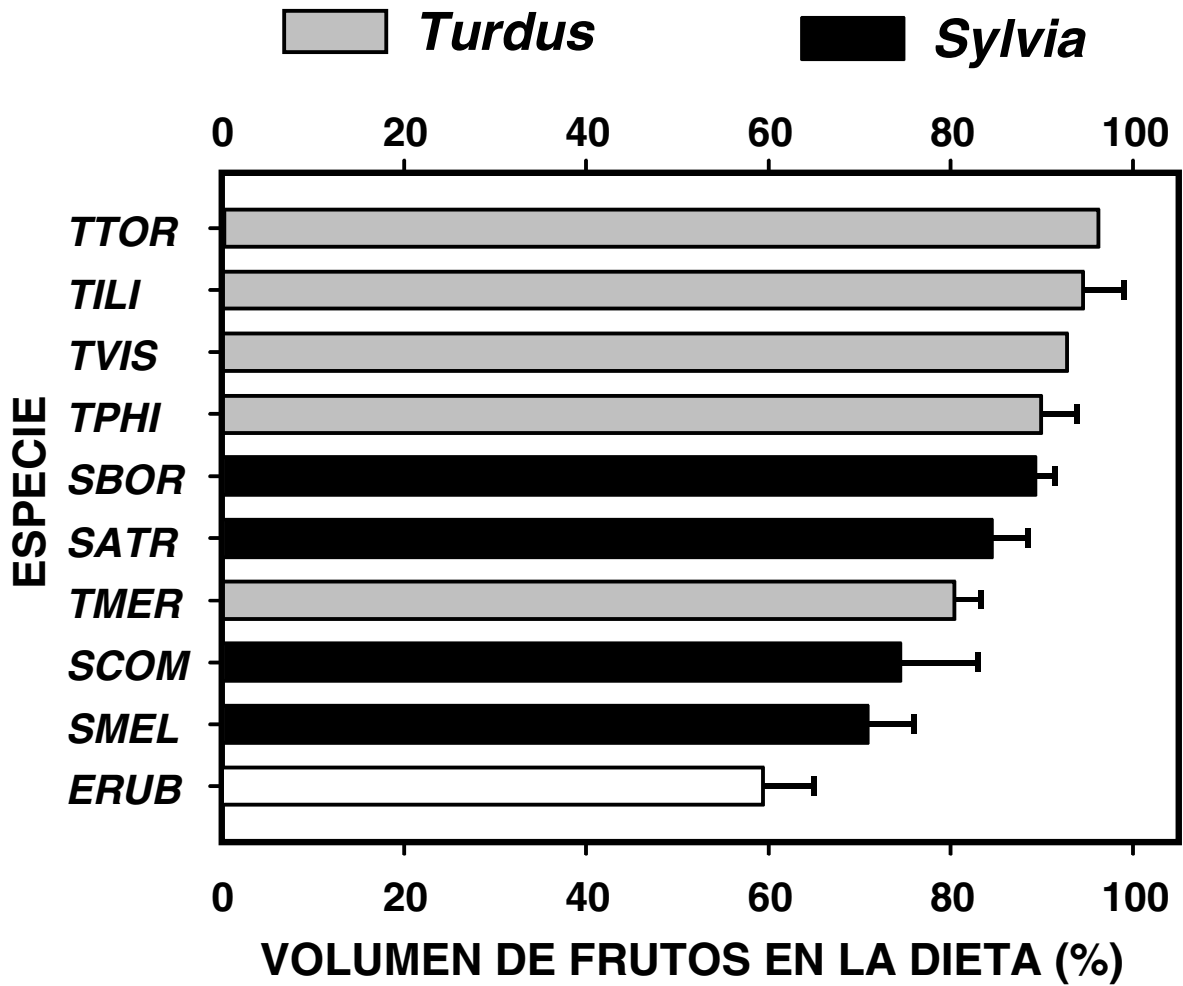


Fig. 4
C. M. Herrera

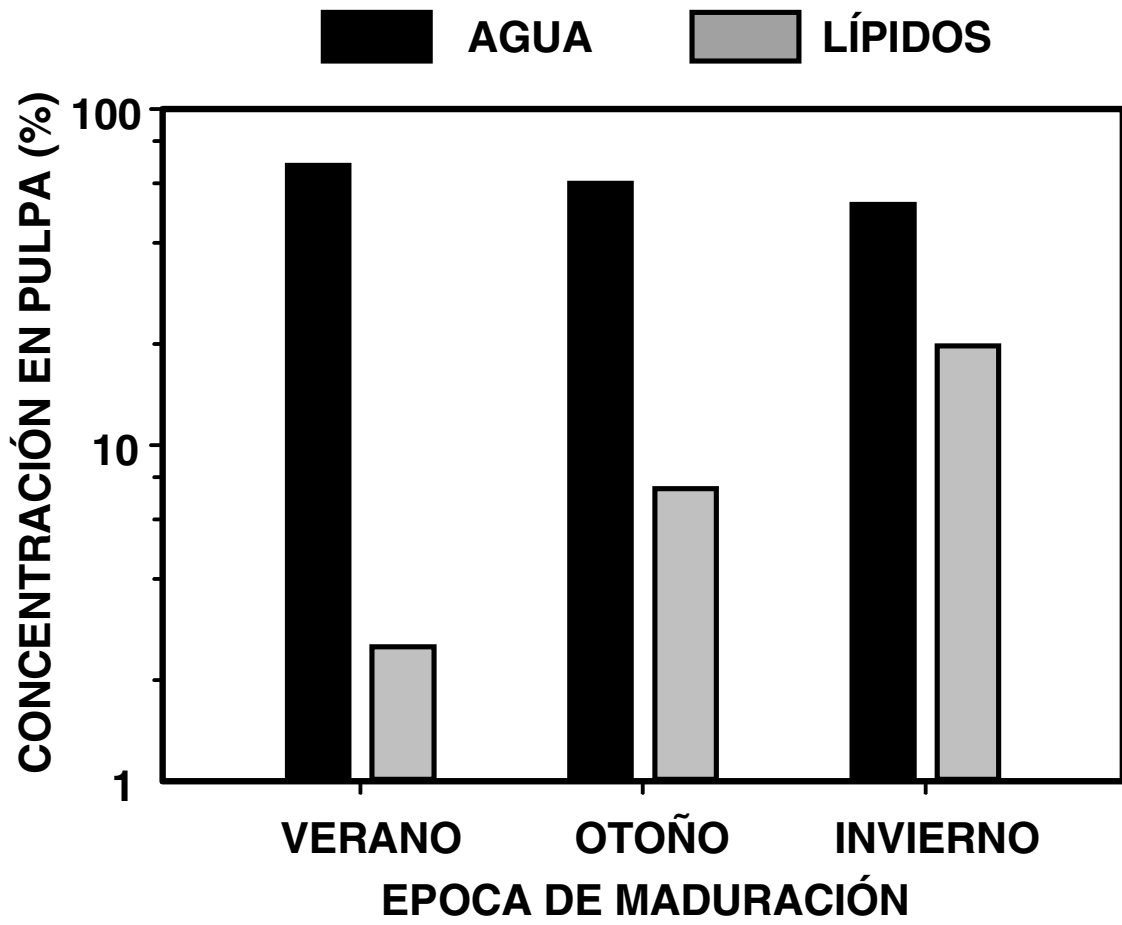


Fig. 5
C. M. Herrera

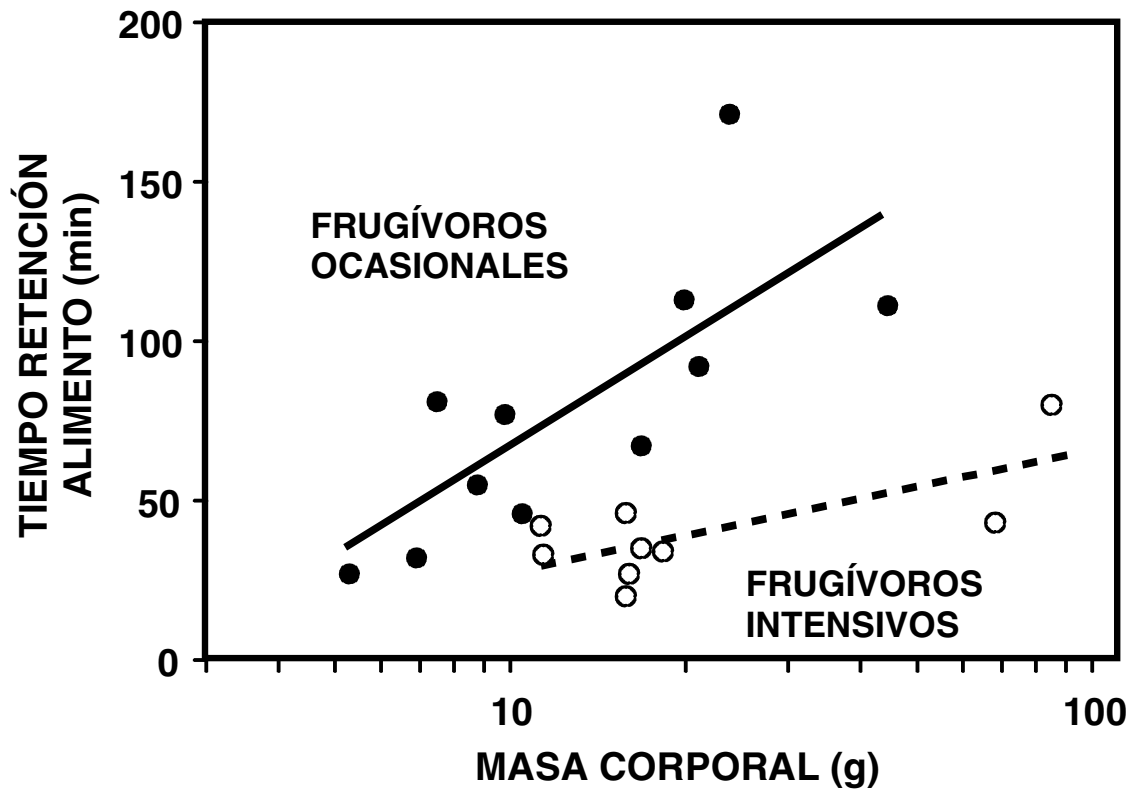


Fig. 6
C. M. Herrera

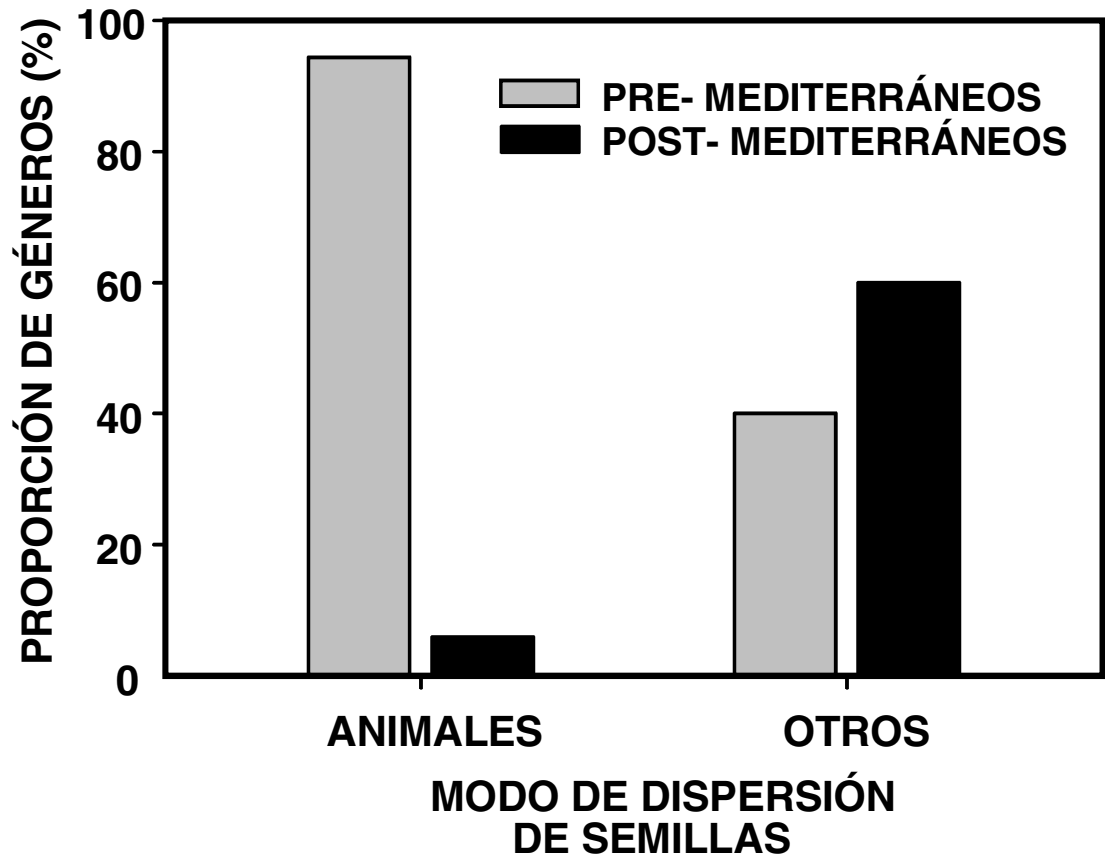


Fig. 7
C. M. Herrera

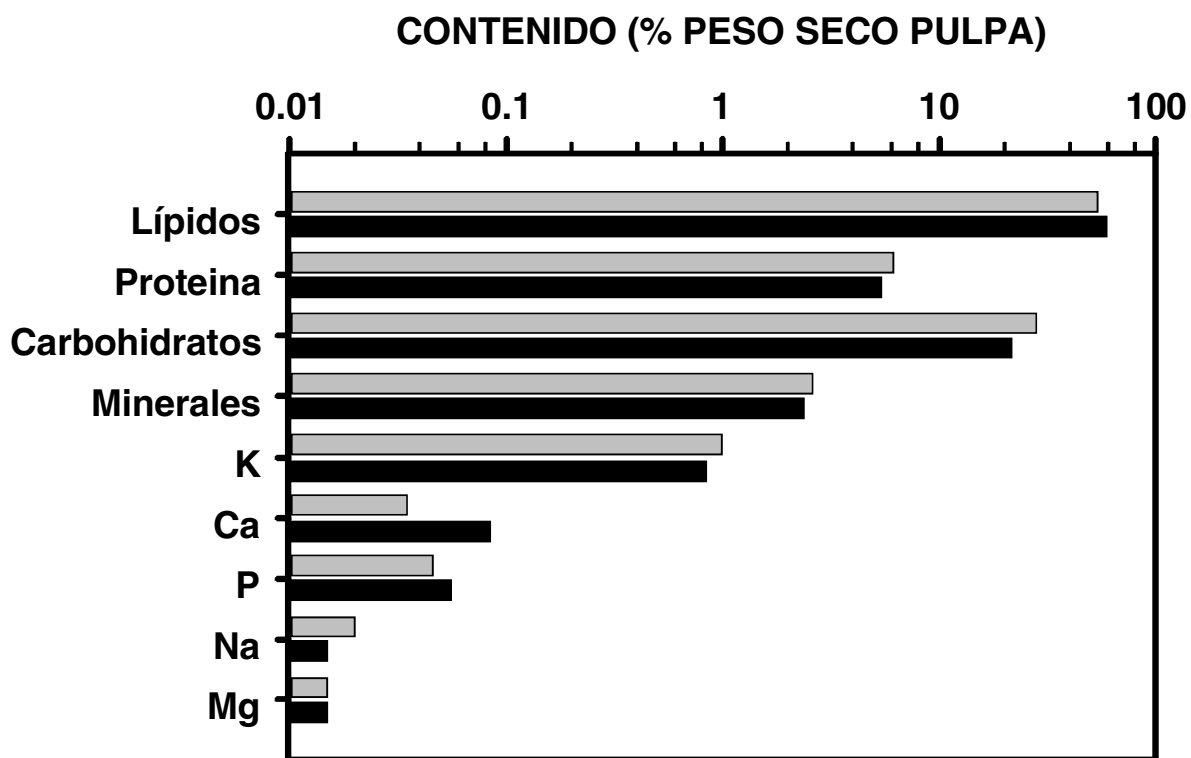


Fig. 8
C. M. Herrera

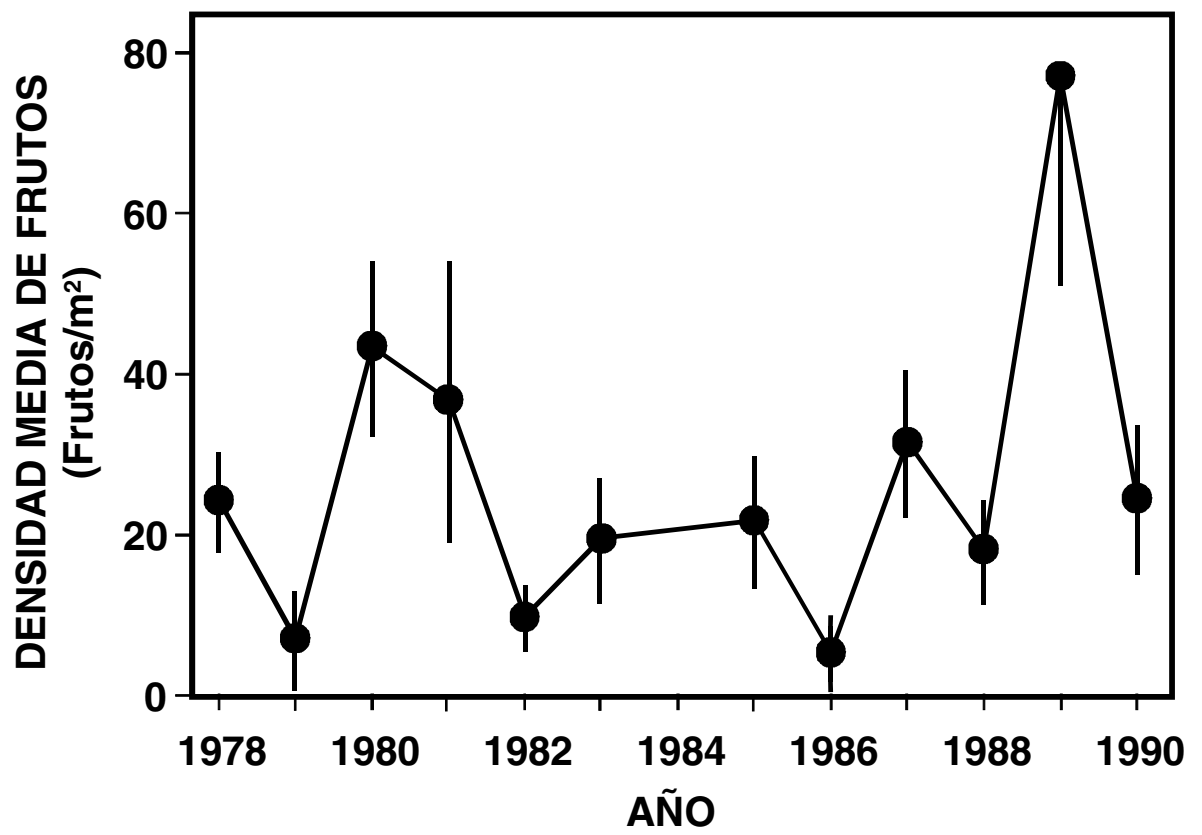


Fig. 9
C. M. Herrera

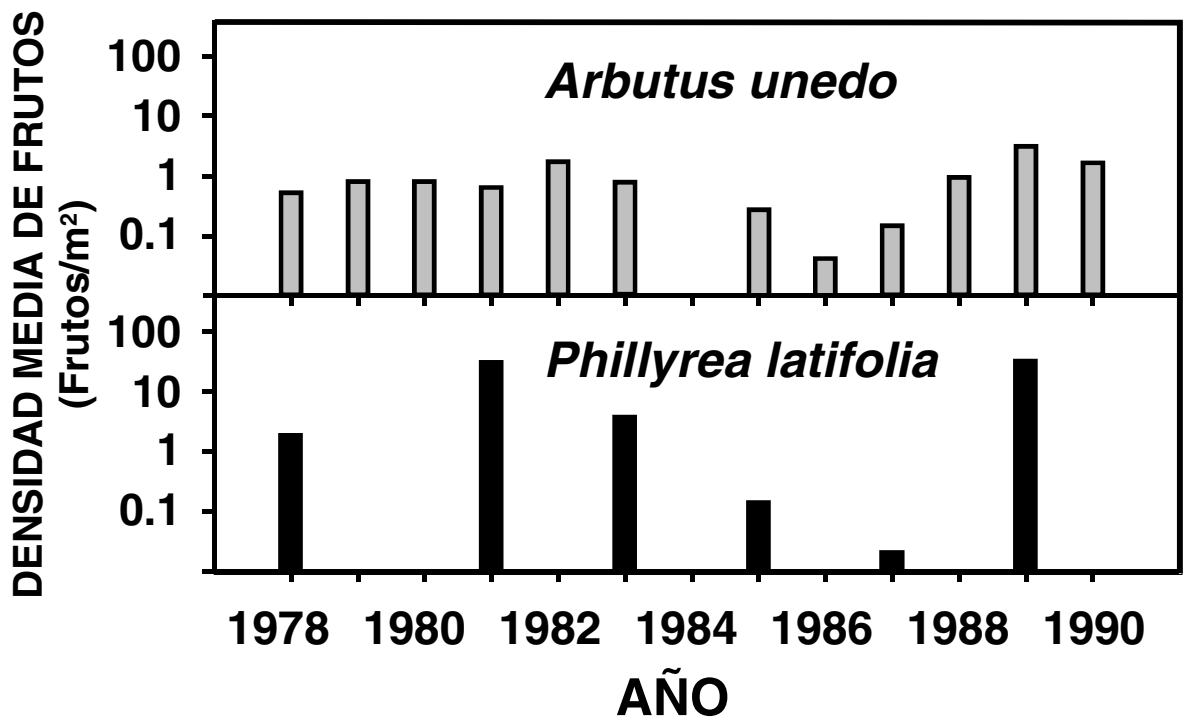


Fig. 10
C. M. Herrera

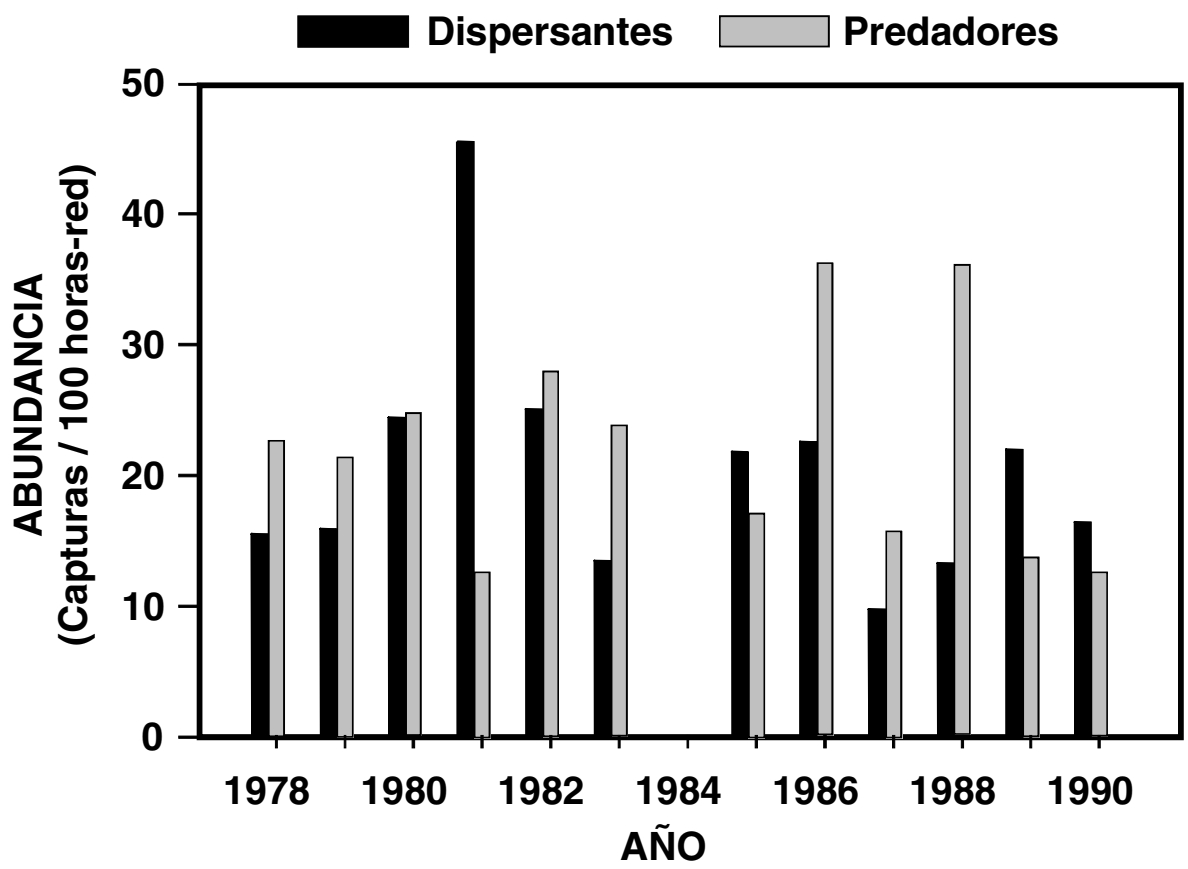


Fig. 11
C. M. Herrera

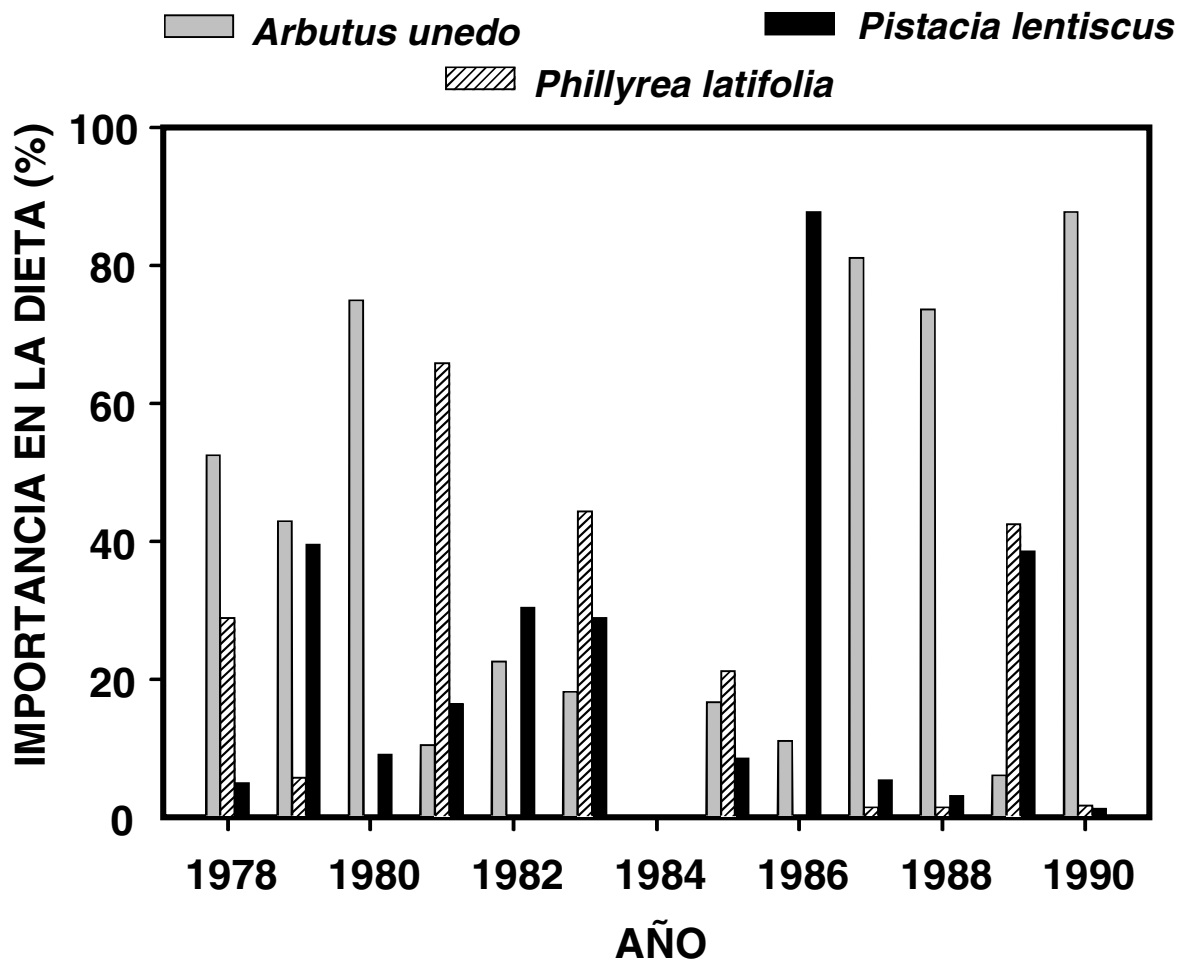


Fig. 12
C. M. Herrera