

PÉRDIDAS DE FRUTO Y MOVILIZACIÓN DE SEMILLAS EN *OLEA EUROPAEA* VAR. *SYLVESTRIS* BROT. (OLEACEAE)

por

JULIO M. ALCÁNTARA, PEDRO J. REY, FRANCISCO VALERA
& ALFONSO M. SÁNCHEZ-LAFUENTE*

Resumen

ALCÁNTARA, J.M., P.J. REY, F. VALERA & A.M. SÁNCHEZ-LAFUENTE (1997). Pérdidas de fruto y movilización de semillas en *Olea europaea* var. *sylvestris* Brot. (Oleaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 55(1): 101-110.

Se analizan varios aspectos de la biología de reproducción del acebuche [*Olea europaea* var. *sylvestris* Brot. (Oleaceae)] relacionados con la dispersión de semillas. Se compara el éxito de remoción en dos hábitat —uno en dos temporadas— y se analizan las similitudes y diferencias en las causas de pérdidas de frutos por agentes bióticos y abióticos. En general, el esfuerzo de producción de fruto fue poco recompensado, ya que el éxito de remoción fue bajo. Las pérdidas totales de fruto variaron considerablemente entre años, pero aparentemente no limitaron la dispersión de semillas. Los agentes abióticos causaron más pérdidas que los bióticos. Al final de la temporada permanecían muchos frutos en las ramas, lo que sugiere que la cantidad de dispersantes fue limitante para el éxito de remoción. La importancia relativa de la remoción y de cada tipo de pérdida permaneció constante entre hábitat y tendió a mantenerse entre individuos. En conclusión, aunque el porcentaje de remoción fue bajo, los resultados sugieren que el éxito de la función de fructificación de los acebuches en estas parcelas dependió fundamentalmente de la acción de los dispersantes.

Palabras clave: *Oleaceae*, *Olea europaea* var. *sylvestris*, destino de los frutos, fenofase de fructificación, remoción de fruto.

Abstract

ALCÁNTARA, J.M., P.J. REY, F. VALERA & A.M. SÁNCHEZ-LAFUENTE (1997). Fruit losses and fruit removal in *Olea europaea* var. *sylvestris* Brot. (Oleaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 55(1): 101-110 (in Spanish).

We analyzed several aspects of the reproductive biology of wild olive (*Olea europaea* var. *sylvestris* Brot.) related to seed dispersal. The importance of several fruit fates (the way and condition in which fruits leave the tree) is considered in two different habitats, one of which was surveyed in two consecutive years. We distinguished the following fruit fates: (a) consumption by avian seed dispersers (fruit removal), (b) loss due to different biotic (e.g. birds and insects), abiotic (e.g. weather) and plant-controlled factors (e.g. abscission), and (c) fruits remaining on the tree by the end of the season. The ranking of importance of each fruit fate did not differ between habitats, and was similar among individual trees, although the net values of each fate were highly variable among trees. On the average, in the two habitats and seasons the plant investment in fruit crop yielded a low reward in terms of fruit removal success (between 16 and 33 % of the total fruit crop). This was attributable to different factors in the two habitats; in one of them, wild olive fruit crop satiated the scarce avian seed dispersers, whereas in the other, interspecific competition for avian seed dispersers with *Phyllirea latifolia* probably diminished wild olive removal success. Total fruit losses

* Departamento de Biología Animal, Vegetal y Ecología, Área de Ecología, Universidad de Jaén. E-23071 Jaén.

increased during the second season (from 8 to 40 % of the total fruit crop). However, it did not set a limit to the total amount of seeds being dispersed. Fruit losses were mainly caused by abiotic factors rather than by biotic ones. The percentage of fruits (both unripe and ripe) falling apparently healthy from the branches was higher than the percentage damaged by climatic factors (desiccated and frozen fruits). Among damaging biotic agents (pests and birds), the most frequent one was the larvae of the fly *Dacus oleae*, followed by birds (both dispersers that drop the fruit while handling and fruit predators) and, accounting for a negligible percentage, the larvae of the moth *Prays oleae*. By the end of the season, in both plots, a high percentage of the fruit crop remained on the trees (up to 75 % in the first year in one plot). This, together with the high variability between individuals in removal success, suggests a strong intraspecific competition for avian seed dispersers. In conclusion, although removal success in the studied populations was low, our results indicate an important role for dispersers in the success of the fruiting phase as part of the wild olive reproductive cycle.

Key words: *Oleaceae*, *Olea europaea* var. *sylvestris*, fruit fate, fruiting phase, removal success.

INTRODUCCIÓN

El ciclo reproductor anual de una planta implica varias etapas sucesivas (producción de yemas florales, flores, semillas y frutos). Entre cada uno de estos pasos hay una fuerte reducción del potencial reproductivo—v.g., la mayoría de las flores no llegan a cuajar frutos con semillas maduras (STEPHENSON, 1981; KRÜSI & DEBUSSCHE, 1988; JORDANO, 1987a, 1989; GUITIÁN & *al.*, 1992)—. Durante cada una de las dos fenofases implicadas en la reproducción de la planta (floración y fructificación), flores y frutos pueden concluir con éxito su función, o perderse de diversas formas, según sea el resultado de su interacción con factores bióticos (v.g., herbívoros, polinizadores, dispersantes y parásitos), abióticos (v.g., temperatura, humedad y viento), o según procesos controlados por la planta (v.g., aborto, partenocarpia o abscisión). Los efectos de estos y otros destinos (entendidos como las diversas formas en que flores y/o frutos dejan el árbol) van acumulándose hasta determinar el número máximo de semillas que son dispersadas y, por tanto, el número máximo de descendientes que podrían generar los individuos de una población en un evento reproductor (JORDANO, 1989). Es de considerable interés para el conocimiento de la biología de la planta cuantificar los distintos destinos que pueden seguir flores y frutos, así como la variación entre individuos, hábitat y años en la importancia de sus efectos. Estudios de este tipo permiten explorar en qué medida distintos agentes nocivos, al ac-

tuar sobre flores y frutos, limitan el resultado final de la reproducción por disminución del número de semillas dispersadas (KRÜSI & DEBUSSCHE, 1988; JORDANO, 1989).

En plantas cuyas semillas son dispersadas por vertebrados, una función fundamental del fruto es inducir la dispersión de la semilla o semillas que contiene, atrayendo al dispersante para que lo consuma (HOWE, 1986). Sin embargo, el fruto y las semillas se enfrentan con múltiples agentes bióticos y abióticos que pueden condicionar el éxito de movilización de las semillas de la planta (JORDANO, 1989; SALLABANKS, 1992; SALLABANKS & COURTNEY, 1992).

En este estudio analizamos la magnitud, orden de importancia y posibles variaciones entre hábitats y temporadas de los distintos destinos que afectan a los frutos del acebuche (*Olea europaea* var. *sylvestris*). Específicamente, tratamos de responder a las siguientes cuestiones: 1) ¿en qué medida la inversión reproductiva en la fenofase de fructificación se traduce en movilización de semillas?; 2) ¿cuáles son los principales agentes (bióticos y abióticos) que causan pérdidas predisersivas de fruto?; 3) ¿cuál es la importancia relativa de dispersantes y agentes nocivos como determinantes del éxito final de la fenofase de fructificación del acebuche?

MATERIAL Y MÉTODOS

El acebuche se distribuye por el sur de Europa, noroeste de África, sudoeste de Asia y

Macaronesia (VALDÉS & *al.*, 1987). Como especie dominante –formando acebuchares– solo aparece en zonas termomediterráneas, aunque también llega a zonas mesomediterráneas (como nuestra zona de estudio). Sus semillas son dispersadas fundamentalmente por aves (JORDANO, 1987a; REY, 1992). La fructificación se produce durante los meses de julio a septiembre, en los que el fruto alcanza su tamaño definitivo; la maduración se completa desde octubre a enero. Los frutos comienzan a secarse en el mes de marzo para finalmente caer al suelo a partir de abril. Entre sus enemigos naturales se cuentan una serie de parásitos con su ciclo de vida adaptado al de la planta. Los más importantes son: *Dacus oleae* Gmelin (Diptera: *Tephritidae*) (*Dacus*, de aquí en adelante) y *Prays oleae* Bern. (Lepidoptera: *Yponomeutidae*) (*Prays*, de aquí en adelante). Estas dos especies son responsables del 80 a 90 % de los daños debidos a plagas sufridos por *O. europaea* (JORDANO, 1987a).

El presente trabajo se realizó en la Sierra de Jaén, situada en la vertiente sur del Guadalquivir. El área de estudio se sitúa en el piso mesomediterráneo inferior (PEINADO & RIVAS MARTÍNEZ, 1987). En esta área se seleccionaron dos parcelas separadas por menos de 2 km. La parcela I ocupa 4,5 ha, con 9 acebuches/ha y muy escasa cobertura y diversidad de especies. La parcela II ocupa 2,5 ha, con 17 acebuches/ha y una elevada cobertura y diversidad de especies. En la parcela II, además del acebuche, *Phillyrea latifolia* mostró una elevada cosecha de fruto.

El estudio se realizó durante el período de fructificación del acebuche en dos temporadas consecutivas. Durante la primera (1992-1993) el trabajo se centró en la parcela I, donde marcamos todos los árboles que produjeron fruto ($n = 40$). En la segunda (1993-1994) solo se pudieron seguir 17 árboles en esta parcela, ya que el resto no produjo fruto. En esta misma temporada se utilizó además la parcela II, en la que se marcaron todos los acebuches con fruto ($n = 39$). En los dos años de estudio las precipitaciones (447,7 mm y 291,3 mm, respectivamente) se situaron bastante por debajo de la media anual característica en esta zona (600 mm).

Destinos de los frutos

Durante la temporada 1992-1993 solamente se consideraron tres destinos generales de los frutos: a) pérdidas en verde o en maduro; b) remoción (frutos que son consumidos por aves dispersantes); y c) permanencia en el árbol (frutos sanos que permanecieron en el árbol una vez que los dispersantes abandonaron el área, de modo que tuvieron la oportunidad de haber sido consumidos por dispersantes pero no lo fueron). Este último destino conduce al mismo resultado final que las pérdidas, ya que los frutos terminan por secarse en las ramas y caer. Sin embargo, lo hemos considerado aparte, ya que el origen de su pérdida es claramente distinto.

En la temporada 1993-1994 se consideraron los tres destinos generales descritos anteriormente; pero, además, las pérdidas fueron desglosadas según el agente causante. Así, los destinos fueron clasificados en las siguientes categorías: 1) remoción; 2) frutos que permanecieron sanos en el árbol al final de la temporada; y 3) pérdidas de frutos: 3a) verdes sanos, 3b) maduros sanos, 3c) maduros secos, 3d) maduros dañados por heladas (identificables por la presencia de una gruesa raja longitudinal que solo afecta a la pulpa), 3e) picoteados por aves (permanece la semilla con restos de pulpa), 3f) tirados, por error de manipulación o rechazo, por aves (se observan las señales del pico sobre la pulpa del fruto), 3g) infectados por *Prays*, 3h) infectados por *Dacus* (JORDANO, 1987a, para la identificación de los frutos infectados por estas plagas), y 3i) otras pérdidas (se incluyen en esta categoría frutos infectados por otras plagas del acebuche, tanto invertebrados como hongos).

Cuantificación de los destinos

Se consideraron tres tipos de información para cuantificar los destinos:

a) Para determinar la cantidad de pérdidas en verde que se producen antes de iniciarse la fase de maduración de los frutos, se recolectaron, a primeros de septiembre, todos los frutos presentes en el suelo bajo cada acebuche y se clasificaron según el tipo de daño que

presentaban. Para traducir estas pérdidas a porcentaje de cosecha del árbol, cada acebuche fue asignado (de forma independiente por cuatro personas) a una de las siguientes clases de cosecha: 0-500 frutos, 500-1000, 1000-2500, 2500-5000, 5000-10000, 10000-20000 y más de 20000. El punto medio de cada intervalo se consideró como el valor de la cosecha que permitía estimar porcentajes de pérdidas en esta etapa. Aunque la estima de las cosechas en intervalos puede introducir fuertes sesgos en los cálculos que se deriven de su uso, consideramos que el sesgo introducido en este estudio es muy bajo, ya que las pérdidas en verde fueron muy escasas ($0,3 \pm 0,7\%$, en la parcela I, y $1,5 \pm 2,7\%$, en la parcela II). Como mostraremos a continuación, los valores de cosecha no fueron necesarios para los cálculos de porcentajes de pérdidas de fruto durante las etapas de maduración de los frutos y dispersión de las semillas. El uso de los intervalos en estos cálculos podría haber introducido fuertes sesgos.

Las sucesivas pérdidas de frutos se cuantificaron mediante:

b) La revisión de frutos en cuatro ramas marcadas; y

c) La revisión del número de frutos en cuatro cuadrados permanentes situados en el suelo bajo los acebuches.

El análisis de estos tres tipos de información se describe a continuación.

De modo general, los frutos de una rama pueden desaparecer por caer al suelo verdes (sanos o dañados), por caer al suelo maduros (sanos o dañados) o por ser ingeridos completos por aves (remoción). Por último, en la rama aún quedarían otro tipo de frutos; los que permanecen maduros tras la marcha de los dispersantes.

A partir de las ramas identificamos el número de frutos que caían en verde, el número de frutos maduros dañados que desaparecieron (MDD) y el número de frutos maduros sanos que desaparecieron (MSD). El número total de frutos maduros desaparecidos (MD) sería el resultado de:

$$MD = MDD + MSD \quad [1]$$

A su vez los frutos maduros sanos que de-

saparecen (MSD) pueden haberlo hecho por caer sanos (MSDC) o pueden haber sido objeto de remoción (MSDR). Es fundamental distinguir entre MSDR y MSDC, o de lo contrario podríamos sobrestimar seriamente la remoción. En definitiva, volviendo a [1], se genera a partir de la información de las ramas la siguiente ecuación.

$$MD = MDD + MSDR + MSDC \quad [2]$$

Para calcular la cantidad de fruto maduro sano desaparecido (MSD) por remoción (MSDR) y por caída (MSDC), usamos la información de los cuadrados del suelo, asumiendo que la razón MDD/MSDC caída de las ramas debe ser la misma que la que se encuentre en el suelo. Esta suposición es válida siempre que los posibles predadores en el suelo (principalmente, roedores) no consuman diferencialmente frutos sanos o dañados. Puesto que los roedores consumen las semillas no es de esperar que preden diferencialmente los frutos. De hecho, observamos escasa predación de frutos por roedores, mientras que fue muy frecuente encontrar semillas roídas. En definitiva, la razón MDD/MSDC encontrada en el suelo fue usada para aclarar el valor de MSDC en la ecuación [2]. Por ejemplo, una razón MDD/MSDC = 1 : 2 en el suelo significaría que, por cada fruto MDD que detectábamos que desaparecía de las ramas, dos frutos maduros sanos debieron haber caído. Puesto que el valor exacto de MDD lo conocíamos, pudimos estimar MSDC y despejar el número de frutos desaparecidos por remoción (MSDR) en la ecuación [2].

El siguiente paso en el análisis de la información fue determinar las diferentes causas de pérdidas de fruto.

La cuantificación de las causas de pérdidas de frutos fue realizada a partir de la información de los cuadrados del suelo. Para ello se evaluó el porcentaje que representaba cada tipo de fruto respecto al total de frutos en el suelo. Esos porcentajes se referían posteriormente a la cantidad de fruto total caído de las ramas (todo aquel fruto desaparecido menos el considerado en la categoría de remoción).

Todo este proceso de cuantificación de

destinos y causas de pérdidas se repitió quincenalmente desde octubre hasta el momento en que la mayor parte de las aves frugívoras habían abandonado el área (marzo, en la primera temporada, y abril, en la segunda). La magnitud final de cada destino y causa de pérdidas es el resultado de acumular los valores obtenidos para cada quincena más la cantidad de frutos dañados por cada causa que aún permanecían en las ramas al final de la temporada, más los frutos verdes perdidos por cada causa antes del inicio de la fase de maduración de los frutos.

Análisis estadísticos

Los análisis realizados incluyen tests paramétricos (tests de la *t* para muestras independientes y tests de la *t* para valores apareados) y no paramétricos (correlación de Spearman, tests de signos, test de la mediana, test de Wilcoxon, test de la *U* de Mann-Whitney y test de Concordancia de Kendall), aplicados según ZAR (1984). Para los análisis que usan tests paramétricos, los datos de porcentaje se transformaron para normalidad mediante transformación angular. En todos los casos, la información se expresa como media \pm desviación típica.

RESULTADOS

Cosechas y éxito de maduración

En los tres casos analizados (parcela I en las temporadas 1992-1993 y 1993-1994, parcela II en la temporada 1993-1994) los individuos fueron muy variables en el tamaño de cosecha, apareciendo desde árboles con muy poco fruto (0 a 500 frutos) a otros con gran cantidad (más de 10.000 frutos). Los árboles de la parcela I disminuyeron significativamente sus cosechas en la segunda temporada (test de la mediana, $\chi^2 = 21,06$, $P < 0,01$; mediana 7.500 frutos en la primera temporada y 1.750 frutos en la segunda). No hubo diferencias significativas en cosecha entre los árboles de las dos parcelas durante 1993-1994 (test de la mediana, $\chi^2 = 0,77$, $P > 0,1$; mediana de la parcela II = 750 frutos).

Durante la primera temporada, todos los árboles de la parcela I maduraron el 100% de sus frutos. Sin embargo, el éxito de maduración (porcentaje de la cosecha que maduró) bajó para los árboles que fructificaron en esta parcela al año siguiente (Wilcoxon, $Z = 2,79$, $P < 0,01$, $n = 17$); concretamente 11 de 17 individuos no maduraron el 100 % de sus frutos. De forma similar, solamente 17 de los 39 acebuches de la parcela II maduraron la totalidad de su cosecha. No hubo diferencias significativas en el éxito de maduración de los acebuches de las dos parcelas (Mann-Whitney, $Z = 0,32$, $P > 0,7$, $n = 56$).

Destinos generales

Las pérdidas generales de fruto fueron escasas (8,3 % de promedio) en la temporada 1992-1993, aunque muy variables entre individuos (tabla 1). Al año siguiente aumentaron considerablemente (40 % de promedio) y de forma significativa. Esta tendencia de incremento de pérdidas en la segunda temporada fue generalizada entre los individuos de la parcela.

Por su parte, la remoción alcanzada por los acebuches de la parcela I fue baja y similar en las dos temporadas. Además en ambas temporadas resultó muy variable entre individuos (tabla 1).

El porcentaje de fruto que permanecía en los acebuches de la parcela I al final de la primera temporada fue muy alto y disminuyó significativamente al año siguiente (tabla 1). La tendencia a disminuir fue generalizada entre los individuos de la parcela.

No hubo diferencias significativas entre los acebuches de las dos parcelas en el porcentaje de frutos que se incluía en cada destino general (tabla 1).

Causas de pérdida y remoción de fruto

Los valores de las distintas causas de pérdidas y su variación entre individuos se resumen en la tabla 2. No hubo diferencias entre árboles de las dos parcelas para ninguna de las causas de pérdidas. La única excepción fueron las pérdidas debidas a *Prays*, que fueron significativamente mayores en los acebuches situados en la parcela II, si bien su magnitud fue muy baja en ambas.

TABLA I

PORCENTAJE DE COSECHA ASIGNADO A CADA UNO DE LOS DESTINOS PRINCIPALES
EN CADA TEMPORADA Y PARCELA

[Se ofrecen porcentajes medios por parcela (± 1 d.t.) y su rango de variación (entre paréntesis). Se indican los resultados de la comparación de la magnitud de cada destino: (a) entre temporadas considerando todos los individuos que fructificaron en cada una (test de la *t*), (b) entre temporadas para los individuos que fructificaron en ambas (test de la *t* apareada) y (c) entre parcelas (test de la *t*). Además se incluyen los resultados del análisis de tendencias (test de signos) interanuales de los individuos que fructificaron en ambas temporadas (d)]

		Temporada 1992-93	Temporada 1993-94	(a) <i>t</i>	(b) <i>t</i> apareada	(d) Test de signos
Parcela I	Pérdidas*	8,3 \pm 5,8 (0-25,6)	40,0 \pm 27,5 (6,8-100)	<i>t</i> = -7,0 <i>P</i> < 0,01	<i>t</i> = -5,1 <i>P</i> < 0,01	<i>Z</i> = 2,75 <i>P</i> < 0,01
	Remoción*	16,1 \pm 15,4 (0-60,0)	26,4 \pm 20,2 (0-59,9)	<i>t</i> = -1,8 <i>P</i> > 0,05	<i>t</i> = -0,8 <i>P</i> > 0,1	<i>Z</i> = 0 <i>P</i> = 1
	Permanencia*	75,6 \pm 16,9 (32,7-96,6) <i>n</i> = 40	33,6 \pm 33,5 (0-90,2) <i>n</i> = 17	<i>t</i> = -6,0 <i>P</i> < 0,01 <i>gl</i> = 55	<i>t</i> = -5,1 <i>P</i> < 0,01 <i>gl</i> = 16	<i>Z</i> = 3,25 <i>P</i> < 0,01 <i>n</i> = 17
(c) <i>t</i>						
Parcela II	Pérdidas**		45,4 \pm 29,2 (5,6-100)	<i>t</i> = -0,6 <i>P</i> > 0,1		
	Remoción**		32,9 \pm 29,0 (0-87,5)	<i>t</i> = -0,7 <i>P</i> > 0,1		
	Permanencia**		21,7 \pm 29,2 (0-88,0) <i>n</i> = 39	<i>t</i> = -0,3 <i>P</i> > 0,1 <i>gl</i> = 54		

* Se ofrecen los resultados de distintos tests para comparación de la variable entre temporadas (ver texto).

** Se ofrecen los resultados de la comparación de la variable entre parcelas para una misma temporada.

El orden de importancia de las distintas vías de desaparición de fruto fue semejante entre los individuos de la misma parcela (Análisis de Concordancia de Kendall, *W* = 0,43, *P* < 0,001, *n* = 17 en la parcela I; *W* = 0,30, *P* < 0,001, *n* = 39 en la parcela II). Además, la posición relativa de las medias de las distintas vías de desaparición (fig. 1) fue prácticamente la misma en las dos parcelas (*r_s* = 0,93, *P* < 0,001, *n* = 11).

La mayor parte de los frutos o quedaron en las ramas al final de la temporada o bien fueron consumidos por dispersantes (tabla 2, fig. 1).

En lo referente a las plagas, las pérdidas debidas a *Dacus* fueron significativamente mayores que las debidas a *Prays* (test de la *t* apareada; *t* = -2,20, *P* < 0,05, *n* = 17 en la parcela I; *t* = -2,62, *P* < 0,05, *n* = 39 en la par-

cela II). El efecto sumado de estos dos insectos sobre las cosechas no superó en ninguna parcela el 6 %.

Los factores climáticos tuvieron un efecto algo distinto en cada parcela. El porcentaje de frutos que se secó antes del final de la temporada fue significativamente mayor que el dañado por heladas en la parcela I (test de la *t* apareada; *t* = 4,31, *P* < 0,01, *n* = 17), pero no en la parcela II (test de la *t* apareada; *t* = 0,38, *P* > 0,1, *n* = 39).

DISCUSIÓN

Éxito de remoción

En las tres situaciones estudiadas (parcela I en dos temporadas y parcela II en una) el

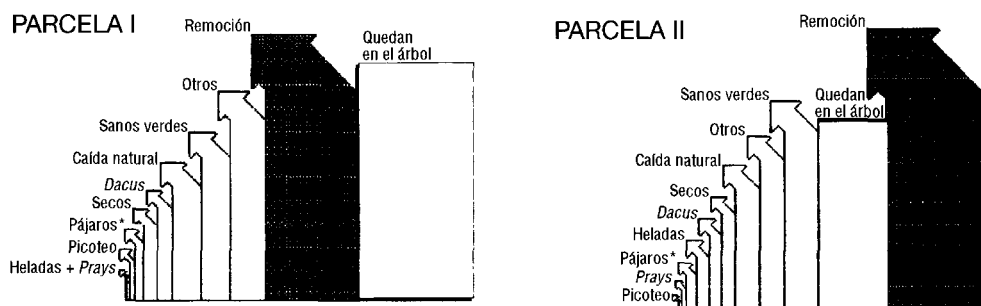


Fig. 1.—Distribución de los destinos generales de los frutos en cada temporada y parcela. Los valores indican porcentaje medio de pérdidas y se corresponden con el grosor de la columna respectiva.

éxito de remoción resultó bajo en comparación con el 50 y 90,2 % obtenido por JORDANO (1987a) para la especie en otra zona de su área de distribución. En concreto, el máximo general de remoción no llegó a un tercio de la cosecha total producida en la parcela (tabla 1). Tan escasos niveles de remoción de fruto han sido raramente observados en plantas dispersadas por vertebrados en el área mediterránea (HERRERA, 1995). Los casos que han mostrado bajos porcentajes de remoción se corresponden con casos de bajo nivel de maduración de las cosechas —*Daphne gnidium* (JORDANO, 1984), *Pistacia lentiscus* (JORDANO, 1989), *Pistacia terebinthus* (TRAVESET, 1993)—, hábitat degradados en los que normalmente aparecen bajas densidades de frugívoros (JORDANO, 1982; KRÜSI & DEBUSSCHE, 1988), o con casos de muy elevadas producciones de fruto por la planta (JORDANO, 1987a; HERRERA & al., 1994). Al menos en las dos últimas situaciones la causa del bajo éxito de remoción es, posiblemente, la saciación de los dispersantes, que tiene lugar cuando la oferta energética en fruto presente en una zona supera a la demanda energética de los frugívoros. Una posibilidad adicional es que diferentes agentes bióticos o abióticos provoquen gran cantidad de pérdidas de fruto impidiendo o dificultando la acción de los dispersantes (MANZUR & COURTNEY, 1984; OBESO, 1989). Aparentemente, el fracaso en movilización en nuestras parcelas no se debió a esto último. Así, en el primer año las pérdidas fueron escasas (< 10%); y en el segundo año, aunque aumentaron considerablemente

(hasta un 40% en la parcela I y un 45% en la parcela II), también quedó una buena parte de la cosecha sin ser consumida tras la marcha de los dispersantes, lo que cuestiona el efecto limitador de las pérdidas sobre la remoción. Además, no hubo correlación negativa significativa entre cualquier tipo de pérdidas y la remoción (correlación de Pearson, $P < 0,1$ en todos los casos).

La explicación de la baja remoción en ambas parcelas es probablemente distinta. En el caso de la parcela I, posiblemente se produjo saciación de los dispersantes en ambas temporadas debido a la escasez de aves frugívoras (ALCÁNTARA & al., 1995). En la parcela II, sin embargo, la densidad de frugívoros fue muy elevada, del orden de cuatro veces la de la parcela I, y la demanda energética de los frugívoros superó la oferta en fruto de acebuche (ALCÁNTARA & al., 1995). Una causa probable del bajo éxito de remoción en esta parcela es la competencia por los dispersantes con *Phillyrea latifolia*, que parecía ser preferida al acebuche al menos durante la primera mitad de la temporada (ALCÁNTARA & al., 1995).

Los bajos éxitos de remoción obtenidos muestran un claro desajuste entre producción y consumo, lo que significa que, en términos generales, el esfuerzo de producción de fruto realizado por la planta se vio poco recompensado. Así, como máximo, uno de cada tres o cuatro frutos resultó movilizado. De hecho, pocos árboles estuvieron cerca de movilizar toda su cosecha madura. Los bajos niveles de remoción de fruto y su fuerte variabilidad in-

TABLA 2

PORCENTAJE DE COSECHA ASIGNADO A CADA UNO DE LOS DESTINOS
EN LA SEGUNDA TEMPORADA EN CADA PARCELA
[Se ofrecen porcentajes medios por parcela (± 1 d.t.) y su rango de variación
(entre paréntesis). Además se incluyen los resultados de la comparación de cada
destino entre parcelas mediante el test de la t (ns: $P > 0,05$; *: $P < 0,05$)]

Destino	Parcela I (n = 17)	Parcela II (n = 39)	t
Pérdidas de fruto verde sano	8,4 \pm 18,5 (0-77,9)	11,5 \pm 25,9 (0-91,2)	-0,43 ns
Desecación	4,0 \pm 3,5 (0,5-16,0)	4,4 \pm 4,8 (0-24,4)	-0,35 ns
Congelación	0,3 \pm 0,9 (0-3,6)	3,7 \pm 12,0 (0-60,0)	-1,16 ns
Picoteo por aves	1,5 \pm 4,4 (0-18,1)	0,9 \pm 2,4 (0-11,1)	0,65 ns
Abscisión	8,3 \pm 13,5 (0-39,2)	8,1 \pm 12,7 (0-46,0)	0,04 ns
Tirados por aves	2,7 \pm 4,8 (0-14,6)	3,3 \pm 6,6 (0-24,5)	-0,36 ns
Dacus	4,5 \pm 9,2 (0-30,7)	3,8 \pm 9,7 (0-49,9)	0,25 ns
Prays	0,01 \pm 0,03 (0-0,1)	1,4 \pm 2,4 (0-9,1)	-2,34*
Otros	10,4 \pm 14,9 (0-47,1)	8,3 \pm 9,9 (0-38,0)	0,62 ns
Remoción	26,4 \pm 20,2 (0-59,9)	32,9 \pm 29,0 (0-87,5)	-0,84 ns
Frutos que permanecen	33,6 \pm 33,5 (0-90,2)	21,7 \pm 29,2 (0-88,0)	1,34 ns

terindividual sugieren una fuerte competencia intraespecífica por los dispersantes. La información disponible para la especie (JORDANO, 1987; presente estudio) sugiere que el éxito de remoción de frutos puede ser muy variable entre poblaciones. Como se ha mostrado para otras especies, esta variación puede surgir entre años, entre hábitat y entre localidades (GUTIÁN & *al.*, 1992).

Causas de pérdidas

Nuestro estudio refleja una baja cantidad de pérdidas de fruto durante 1992-1993 (al menos durante el período de estancia de los frugívoros en el área de estudio), mientras

que aumentaron considerablemente en 1993-1994. Desafortunadamente, solo exploramos las causas de pérdidas en la segunda temporada, lo que no nos permite aclarar la razón de esta notable diferencia. En cualquier caso, de la revisión de la tabla 2, parece claro que la mayoría de las causas de pérdidas debieron incrementar su efecto en la segunda temporada. Curiosamente, la cuantía de las pérdidas fue semejante entre parcelas muy distintas estructuralmente y, además, la importancia relativa de cada uno de los tipos de pérdidas parece mantenerse tanto entre los individuos de la misma parcela como, en general, entre las dos parcelas. La similitud climática moti-

vada por la proximidad de ambas parcelas parece ser más determinante para las pérdidas que las diferencias en complejidad, diversidad florística y composición y abundancia de aves entre ellas (ALCÁNTARA, 1995).

A pesar de la considerable magnitud de las pérdidas durante 1993-1994, que superaron en ambas parcelas a la cantidad de fruto movilizado, la multiplicidad de causas de pérdida originó que ninguna de ellas fuera suficientemente importante para haber podido afectar a la remoción media. De hecho, ninguna de las causas de pérdida representó cantidades mayores que la remoción.

En lo referente a los agentes bióticos, la incidencia de las dos plagas principales de los frutos fue muy similar al 6 % encontrado por JORDANO (1987a) para un año de baja cosecha, aunque queda muy por debajo del 27,1 % encontrado por el mismo autor para un año de cuantiosa cosecha. Una posible causa para los bajos niveles de infección es el clima. Los niveles poblacionales de algunas especies de *Dacus* y *Prays* se ven disminuidos por efecto de una fuerte sequía (RUIZ CASTRO, 1948, 1951; LÓPEZ BELLIDO, 1977; DREW & HOOPER, 1983; FITT, 1984), como la que sufrió la región durante los años de estudio. En términos generales, los bajos niveles de infección por estas plagas en nuestro estudio sugieren que difícilmente ejercieron un papel negativo importante sobre la remoción. No obstante, en el caso de *Dacus*, el amplio rango de variación en la infección entre los acebuches sugiere que determinados individuos sí pudieron ser perjudicados seriamente por esta plaga.

Por lo que respecta a las pérdidas ocasionadas por aves, ya sea por picoteo o por caída del fruto durante su manipulación, su incidencia fue menor del 5 % en las dos parcelas. El picoteo de pulpa puede ser llevado a cabo por aves predatoras de pulpa —por ejemplo, páridos y fringílicos— (HERRERA, 1984; JORDANO, 1987c) o por aves dispersantes de semillas. En este último caso, el picoteo es un fenómeno asociado al tamaño del fruto; así, las mismas especies de aves que actúan como dispersantes de unos frutos son predatoras de pulpa en otros de mayor tamaño (HOWE &

VANDE KERKHOVE, 1981; JORDANO, 1987b; REY, 1992). Esto mismo ocurre en el acebuche: *Sylvia atricapilla* y *Erithacus rubecula* picotean los frutos de tamaño superior a su anchura bucal (Rey & al., inéd.). Por otro lado, el tamaño del fruto también afecta al éxito de manipulación de estas mismas especies (Rey & al., inéd.).

La principal fuente de pérdidas de fruto maduro por causas ajenas a la planta fueron factores climáticos. Como era de esperar, dadas las escasísimas precipitaciones ocurridas en la segunda temporada, la sequía produjo más pérdidas que las heladas, que fueron escasas.

Otra causa importante de pérdidas de fruto en las dos parcelas fue la abscisión natural de fruto maduro. Este hecho afecta a frutos que llevan demasiado tiempo maduros en la rama. Así, hubo correlación significativa entre la quincena de inicio de la maduración (quincena en la que aparecen los primeros frutos maduros en las ramas marcadas) y el porcentaje de frutos que caen por abscisión (parcela I: $r_s = -0,63$, $P < 0,01$, $n = 17$; parcela II: $r_s = -0,31$, $P < 0,05$, $n = 39$).

La permanencia del fruto en los árboles al final de la temporada fue, con diferencia, el destino más importante durante la primera temporada, superando con creces a la remoción. En la segunda temporada también permaneció gran cantidad de fruto en los árboles tras la marcha de los dispersantes.

En definitiva, del presente estudio se extraen dos conclusiones principales:

- 1) A pesar de la baja remoción de fruto en las poblaciones estudiadas, los dispersantes de semillas, por sí solos, determinaron los niveles generales de remoción de fruto, y en consecuencia fueron de gran importancia en el éxito final de la fenofase de fructificación. Dos hechos apoyan este papel de los dispersantes: a) una fuerte variabilidad interindividual en la remoción, que unida a unos bajos niveles generales de remoción en la población, sugiere una fuerte competencia entre árboles por los dispersantes; y b) la inexistencia de una relación negativa entre la remoción y las causas de pérdida de fruto, tanto consideradas independientemente como en su conjunto.

2) A pesar de que, a nivel de la población, las pérdidas de fruto maduro no tuvieron efecto sobre la remoción, estas pérdidas fueron muy variables entre individuos. Ello pudo imponer a algunos árboles (aquellos con más pérdidas) una limitación en la remoción de sus frutos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Regino Zamora, Pedro Jordano y un revisor anónimo sus interesantes comentarios al estudio. Carlos Fernández López nos brindó su ayuda durante todo el trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCÁNTARA, J. (1995). *Variabilidad interindividual en el éxito de dispersión de semillas en el acebuche (Olea europaea var. sylvestris) en una zona del sur de España*. Tesis de licenciatura, Universidad de Jaén. Jaén.
- ALCÁNTARA, J., P.J. REY, A.M. SÁNCHEZ-LAFUENTE & F. VALERA (1995). Temporal pattern of seed dispersal of wild olive (*Olea europaea* var. *syvestris*): its effect on intraspecific competition. *Actas del VIII OPTIMA Meeting. Sevilla, 1995* (en prensa).
- DREW, R.A. & G.H.S. HOOPER (1983). Population studies of fruit flies (Diptera: Tephritidae) in south-east Queensland. *Oecologia* 56: 152-159.
- FITT, G.P. (1984). Ovipositional behavior of two tephritid fruit flies, *Dacus tryoni* and *Dacus jarvisi*, as influenced by the presence of larvae in host fruit. *Oecologia* 62: 37-46.
- GUITIÁN, J.J., M. FUENTES, T. BERMEJO & B. LÓPEZ (1992). Spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and frugivorous birds. *Oikos* 63: 125-130.
- GUITIÁN, J.J., M. SÁNCHEZ & P. GUITIÁN (1992). Niveles de fructificación en *Crataegus monogyna* Jacq., *Prunus mahaleb* L. y *Prunus spinosa* L. *Anales Jard. Bot. Madrid* 50: 239-246.
- HERRERA, C.M. (1984). A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in mediterranean scrublands. *Ecol. Monogr.* 54: 1-23.
- HERRERA, C.M. (1995). Plant-vertebrate seed dispersal systems in the mediterranean: Ecological, Evolutionary, and Historical Determinants. *Annu. Rev. Ecol. Sys.* 26: 705-727.
- HERRERA, C.M., P. JORDANO, L. LÓPEZ-SORIA & J.A. AMAT (1994). Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecol. Monogr.* 64: 315-344.
- HOWE, H.F. (1986). Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. In: D.R. Murray (ed.), *Seed dispersal*: 123-190. North Ryde, Australia.
- HOWE, H.F. & G.A. VANDE KERCKHOVE (1981). Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crop by birds. *Ecology* 62: 1093-1106.
- JORDANO, P. (1984). *Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del área de Doñana*. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla. Sevilla.
- JORDANO, P. (1987a). Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size, and insect damage. *Ecology* 68: 1711-1723.
- JORDANO, P. (1987b). Frugivory, external morphology and digestive system in Mediterranean sylviid warblers *Sylvia* spp. *Ibis* 129: 175-189.
- JORDANO, P. (1987c). Notas sobre la dieta no insectívora de algunos Muscipidae. *Ardeola* 34: 89-98.
- JORDANO, P. (1989). Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos* 55: 375-386.
- KRUSI, B.O. & M. DEBUSSCHE (1988). The fate of flowers and fruits of *Cornus sanguinea* L. in three contrasting Mediterranean habitats. *Oecologia* 74: 592-599.
- LÓPEZ BELLIDO, L. (1977). *El prays del olivo: biología, daños, parasitismo y dinámica de la población*. Publicaciones del Monte de Piedad y Caja de Ahorros de Córdoba, Córdoba.
- MANZUR, M.I. & S.P. COURTNEY (1984). Influence of insect damage in fruits of hawthorn on bird foraging and seed dispersal. *Oikos* 43: 265-270.
- PEINADO, M. & S. RIVAS MARTÍNEZ (1987). *La vegetación de España*. Universidad de Alcalá de Henares. Madrid.
- REY, P.J. (1992). *Preadaptación de la avifauna frugívora invernante al cultivo del olivar*. Tesis doctoral, Universidad de Granada. Granada.
- RUIZ CASTRO, A. (1948). *Fauna entomológica del olivo en España I. Generalidades, Coleoptera y Diptera*. Trabajos del Instituto Español de Entomología, CSIC, Madrid.
- RUIZ CASTRO, A. (1951). *Fauna entomológica del olivo en España II. Hemiptera, Lepidoptera y Thysanoptera*. Trabajos del Instituto Español de Entomología, CSIC, Madrid.
- SALLABANKS, R. (1992). Fruit fate, frugivory, and fruit characteristics: a study of the hawthorn, *Crataegus monogyna* (Rosaceae). *Oecologia* 91: 296-304.
- SALLABANKS, R. & S.P. COURTNEY (1992). Frugivory, seed predation, and insect-vertebrate interactions. *Ann. Rev. Entomol.* 37: 377-400.
- STEPHENSON, A.G. (1981). Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 12: 253-279.
- TRAVESET, A. (1993). Weak interactions between avian and insect frugivores: the case of *Pistacia terebinthus* L. (Anacardiaceae). *Vegetatio* 107/108: 191-203.
- VALDÉS, B., S. TALAVERA & E. FERNÁNDEZ-GALIANO (1987). *Flora vascular de Andalucía occidental*. Barcelona.
- ZAR, J.H. (1984). *Biostatistical analysis*. London.