

FRUCTIFICACIÓN, DISPERSIÓN Y RECLUTAMIENTO DEL AVELLANILLO ('FRANGULA ALNUS' SUBSP. 'BAETICA') EN LOS CANUTOS DEL PARQUE NATURAL LOS ALCORNOCALES

Arndt Hampe / Dpto. de Biología Vegetal y Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Sevilla

Resumen

Se estudiaron la fructificación del avellanillo, la dispersión de sus semillas y la emergencia y supervivencia de sus plántulas en varios canutos del Parque Natural Los Alcornocales. El grado de fructificación de la especie es muy bajo (3,45 %) y la distribución de los tamaños de cosechas es altamente sesgada hacia la izquierda. Consecuentemente, pocos árboles contribuyen a la mayoría del potencial regenerativo de las poblaciones y a la información genética proporcionada a futuras generaciones. Doce especies de pájaros fueron observadas consumiendo frutos del avellanillo, pero solamente tres (petirrojo, *Erithacus rubecula*, curruca capirotada, *Sylvia atricapilla*, y mirlo, *Turdus merula*) fueron dispersantes importantes de semillas. Muchas de las semillas consumidas fueron depositadas bajo copas de árboles fructificantes, por lo que la eficacia de la dispersión de semillas por pájaros parece ser baja. La distribución espacial y los microhábitats de la emergencia de plántulas difieren de la lluvia de semillas, obviamente por un importante transporte secundario de semillas debido a la elevada corriente inercial de los arroyos. La mortalidad de plántulas (principalmente por desecación, arrastre por la corriente inercial y herbivoría de invertebrados) es muy elevada, y menos del 1% de los individuos sobreviven hasta el segundo año. Se discuten las consecuencias de la reproducción y el reclutamiento observados para la viabilidad de las poblaciones y se proponen posibles medidas de conservación.

Palabras clave: demografía, dispersión de semillas, *Frangula alnus* subsp. *baetica*, nivel de fructificación, tamaño efectivo poblacional.

Abstract

Fruit set, seed dispersal and recruitment of the Alder Buckthorn (*Frangula alnus* subsp. *baetica*) in the *canutos* of the Los Alcornocales Natural Park - The present study describes the fruit set, seed dispersal, seedling emergence and survival of the Alder Buckthorn in several *canutos* (deep, narrow gorges) of the Los Alcornocales Natural Park. The fruit set of the species is very low (3,45 %), and the distribution of crop sizes is highly left-skewed. Consequently, few trees contribute the mayor part of the population reproductive potential and the genetic diversity transported to future generations. Twelve bird species were observed ingesting Alder Buckthorn fruits, but only three (Robin *Erithacus rubecula*, Blackcap *Sylvia atricapilla* y Blackbird *Turdus merula*) were important seed dispersers. Many of the ingested seeds were defecated beneath fruiting canopies, and the efficiency of the bird dispersal appears thus low. The spatial distribution and microhabitats of the seed rain and the seedling emergence differed considerably, obviously due to an important secondary seed transport by the elevated water flow during winter. The seedling mortality (mostly due to desiccation, water flow damages and herbivory by invertebrates) is quite high, and less than 1% of the seedlings survived until the second year. The consequences of the observed reproductive and recruitment patterns for the population viability are discussed and conservation measures are proposed.

Keywords: demography, effective population size, *Frangula alnus* subsp. *baetica*, fruit set, seed dispersal.

Introducción

La viabilidad de cualquier población de plantas está determinada por su potencial regenerativo, que a su vez depende de la capacidad de reproducción y el reclutamiento exitoso de nuevos individuos (Harper 1977). Si queremos conocer el grado de vulnerabilidad de una especie, tenemos que plantearnos por lo tanto dos preguntas: ¿Cuáles son las fases vitales de su regeneración que tienen mayor efecto en el crecimiento y la persistencia de sus poblaciones? La respuesta a esta pregunta parte de un análisis detallado de aquellos aspectos de la biología de la especie que constituyen los mayores peligros para su supervivencia. Y segundo, ¿cuáles son las causas biológicas que tienen mayor impacto en la dinámica poblacional de la especie? Sólo disponiendo de esta información podemos iniciar esfuerzos exitosos para su conservación y recuperación. Este tipo de aproximación parte de la idea básica de que la regeneración natural de cualquier especie vegetal es un proceso secuencial, concatenado, de fases (véase Figura 1) de tal manera que diferentes efectos que actúen en cada una de ellas pueden constituir "cuellos de botella" demográficos que colapsen el ciclo regenerativo completo (Schemske et al. 1994).

Normalmente las fases demográficas más sensibles son la reproducción y el establecimiento de nuevas plantas en la población (Harper 1977). La producción de semillas, su dispersión a sitios aptos para la germinación y la supervivencia de las plántulas suelen por lo tanto ser los procesos que determinan en mayor o menor grado la viabilidad o vulnerabilidad de una especie en su área de distribución (véase e.g. Herrera et al. 1994, Hulme 1997, Escudero et al. 1999, García et al. 1999 para estudios en ámbitos mediterráneos).

El presente estudio examina la producción y dispersión de semillas y el establecimiento de las plántulas en poblaciones del avellanillo en el Campo de Gibraltar. En otras regiones de su distribución el avellanillo ha desaparecido en los últimos años (Blanca et al. 1998) o se encuentra en regresión. Por lo tanto se ha incluido el taxón en el *Catálogo de la Flora Amenazada de Andalucía* (Blanca et al. 2000). En el área del Parque Natural Los Alcornocales el avellanillo es una de las especies leñosas típicas de los llamados *canutos*, y aquí es donde se encuentran las poblaciones más grandes y más estables de la subespecie *F. alnus baetica*, endémica del sur ibérico y noroeste de Marruecos.

Estudios recientes han examinado la polinización y el desarrollo de frutos de la especie (Medán 1994), su estructura poblacional (Hampe & Bairlein 1999) y aspectos de la dispersión de sus semillas por pájaros (Hampe & Bairlein 2000a,b,

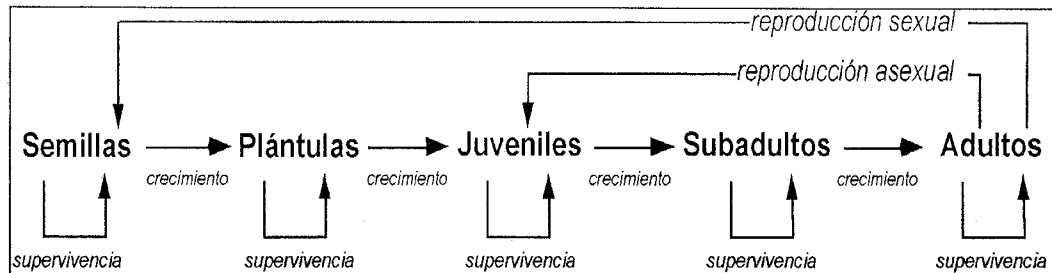


Figura 1. Fases secuenciales en el proceso de regeneración natural de las plantas (modificado a partir de Schemske et al. 1994).

Hampe 2001). Sin embargo, todavía desconocemos en gran parte los procesos de regeneración, así como las fases demográficas y los factores ambientales que determinen el potencial regenerativo del avellanillo en el área del Campo de Gibraltar. El presente trabajo pretende aportar informaciones sobre su ecología reproductiva e indicar posibles estrategias para la protección de esta especie en el área del Parque Natural Los Alcornocales.

Áreas y métodos de estudio

Se realizó el presente trabajo en cinco canutos de la Sierra del Aljibe (las Gargantas del Montero, Puerto Oscuro, Medio, Aljibe y Pasada Llana), localizados en los términos municipales de Alcalá de los Gazules y Cortes de la Frontera. La producción de frutos fue estudiada en todos ellos, mientras que la dispersión de semillas y los posteriores procesos de reclutamiento se estudiaron en dos canutos (Puerto Oscuro y Aljibe).

Para el estudio de los patrones de fructificación se eligió un tramo representativo del cauce de los arroyos estudiados y se marcaron individualmente todos los árboles a partir de una altura de 1,5 metros hasta llegar a un número de unos 120 individuos (en la Garganta de la Pasada Llana todos los árboles encontrados). Durante el marcaje se midió el diámetro del tronco (medida dbh, a 1,4 m encima del suelo) de cada árbol. Los individuos con flores fueron relocalizados a principios de las épocas de floración y fructificación y su respectivo número de flores y frutos fue estimado con la ayuda de prismáticos (Zeiss 10x40). La estructura de la copa del avellanillo (follaje poco denso, posición terminal de las inflorescencias, etc.) permitió estimaciones con razonable fiabilidad, como se pudo documentar antes del propio muestreo en un número de árboles mediante censos repetidos en diferentes días.

La avifauna frugívora fue estudiada mediante observaciones sistemáticas de ocho árboles con cosechas de entre 3200 y 17000 frutos. Se observaron los árboles con prismáticos desde distancias entre 15 y 30 metros y se anotaron las visitas frugívoras de diferentes especies. Cada árbol fue observado durante 6 a 7,5 horas a través de la época de fructificación.

La lluvia de semillas y los posteriores procesos de reclutamiento fueron estudiados en puntos de muestreo repartidos a lo largo de transectos. Una unidad de transectos (réplica) estuvo constituida por una doble fila de 16 puntos, respectivamente, en ambos lados del cauce del arroyo, y una fila de 10 puntos en dirección transversal con respecto al arroyo. La distancia entre los puntos de cada transecto fue de cuatro metros. Se marcaron tres réplicas de transectos en cada uno de los dos canutos estudiados, lo que resultó en un total de 252 puntos de muestreo. Cada punto de muestreo fue asignado a uno de siete diferentes microhábitats (roca, piedras gruesas, piedras finas, arena, suelo mineral de fondo, raíces y musgo). Al principio de la época de fructificación se colocó un par de bandejas de aluminio de 20 x 30 x 5 cm (cubiertas por una malla para evitar la entrada de ratones) para registrar la lluvia de semillas. Las bandejas fueron controladas cada dos semanas. En los mismos puntos, la emergencia y supervivencia de plántulas fue examinada en áreas permanentemente marcadas. Se controlaron las áreas cada dos a cuatro semanas hasta finales del invierno siguiente, se retiraron las plántulas muertas y se determinó la respectiva causa de mortalidad cuando fue posible.

Resultados

Patrones de fructificación

Los árboles de los cinco canutos estudiados produjeron unos 12166 ± 16254 (media \pm desviación estándar) flores y 565 ± 1079 frutos. La fracción de flores convertidas en frutos fue de $3,45 \pm 5,14$ %. Los números absolutos de flores y frutos variaron significativamente entre canutos, mientras que la tasa de fructificación no cambió (véase Tabla 1).

	Aljibe	Montero	Pasada Llana	Puerto Oscuro	Medio	p
diámetro tronco	$9,4 \pm 5,5$	$11,7 \pm 4,7$	$11,1 \pm 6,8$	$6,7 \pm 3,5$	$10,7 \pm 4,9$	< 0,001
nº flores	13086 ± 16123	11562 ± 16208	10986 ± 14334	5194 ± 7358	16270 ± 19678	< 0,001
nº frutos	681 ± 1367	734 ± 1274	421 ± 697	188 ± 431	556 ± 911	0,02
% fructificación	$3,2 \pm 4,0$	$4,7 \pm 7,0$	$3,5 \pm 5,7$	$2,1 \pm 3,4$	$2,9 \pm 3,5$	0,18
N	102	107	75	48	96	

Tabla 1. Producción de flores y frutos por árboles de avellanillo en cinco canutos de la Sierra del Aljibe; se incluye la media \pm 1 desviación estándar, así como los resultados de las comparaciones entre canutos mediante el test de Kruskal-Wallis.

La edad del árbol se correlaciona no sólo con la producción absoluta de flores y frutos (coeficientes de correlación de Pearson: $r = 0,64$ y $0,60$, respectivamente; $n = 428$; $p < 0,001$), sino también con el nivel relativo de fructificación, es decir el porcentaje de flores que se convirtieron en frutos ($r = 0,40$; $n = 428$; $p < 0,001$).

La distribución de los tamaños de cosechas fue altamente sesgada hacia la izquierda, i.e. pocos árboles grandes contribuyeron a la gran mayoría de la producción de flores y frutos registrados (Figura 2).

Dispersión de semillas y reclutamiento

Se registraron un total de 526 visitas de pájaros frugívoros de doce especies, todas menos una (la curruca mosquitera, *Sylvia borin*) nidificantes en el área de estudio. Siete especies dispersaron regularmente las semillas ingeridas, tres estropearon los frutos sin dispersar las semillas y dos especies actuaron normalmente como predadores aunque casualmente también dispersaron semillas (Tabla 2). Sin embargo, la gran mayoría de las visitas registradas (97,1%) fue realizada por sólo cuatro especies, tres de ellas (petirrojo, curruca capirotada y mirlo) dispersantes y una (herrerillo común) depredadora.

	nº observaciones	frugivoría
Petirrojo (<i>Erithacus rubecula</i>)	254	D
Curruca capirotada (<i>Sylvia atricapilla</i>)	122	D
Mirlo común (<i>Turdus merula</i>)	74	D
Herrerillo común (<i>Parus caeruleus</i>)	61	PP (D) ¹
Trepador azul (<i>Sitta europaea</i>)	4	PS (D) ²
Papamoscas gris (<i>Muscicapa smata</i>)	3	D
Zorzal charlo (<i>Turdus viscivorus</i>)	2	D
Carbonero común (<i>Parus major</i>)	2	PP
Curruca mosquitera (<i>Sylvia borin</i>)	1	D
Arrendajo (<i>Garulus glandarius</i>)	1	D
Plinzón vulgar (<i>Fringilla coelebs</i>)	1	PS
Pico picapinos (<i>Dendrocopus major</i>)	1	PS
	S	526

¹ en cuatro ocasiones el pájaro observado llevó un fruto en el pico al salir del árbol

² en dos ocasiones el pájaro observado llevó un fruto en el pico al salir del árbol

Tabla 2. Observaciones de pájaros que consumen frutos de avellanillo; tipo de frugivoría: D = dispersante, PS = predador de semillas; PP = predador de pulpa.

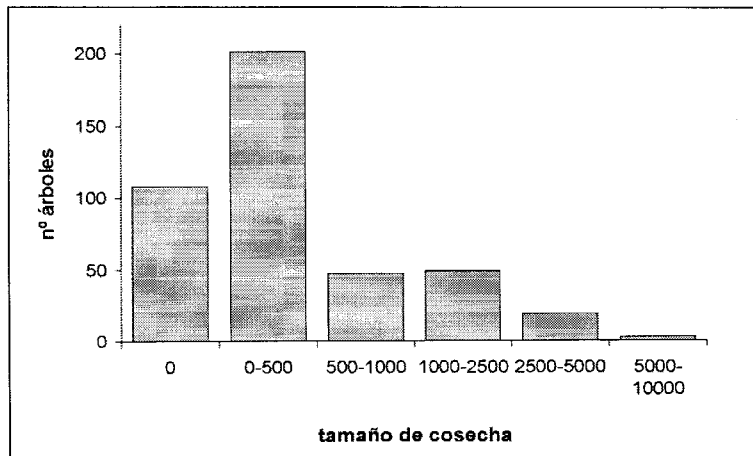


Figura 2. Distribución de tamaños de la cosecha de frutos en el avellanillo. Se incluyen solamente aquellos árboles que florecieron en el año de estudio.

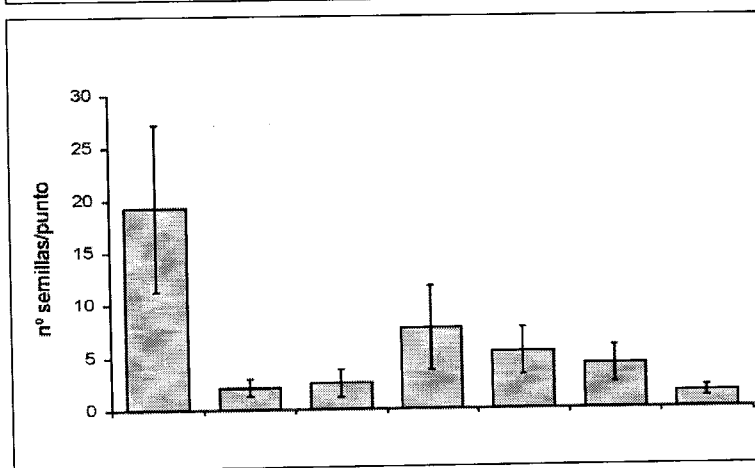
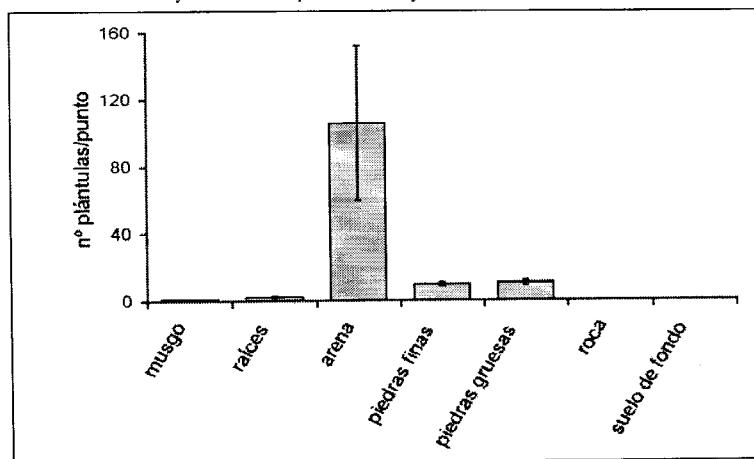


Figura 3. Lluvia de semillas y emergencia de plántulas del avellanillo en diferentes microhábitats.

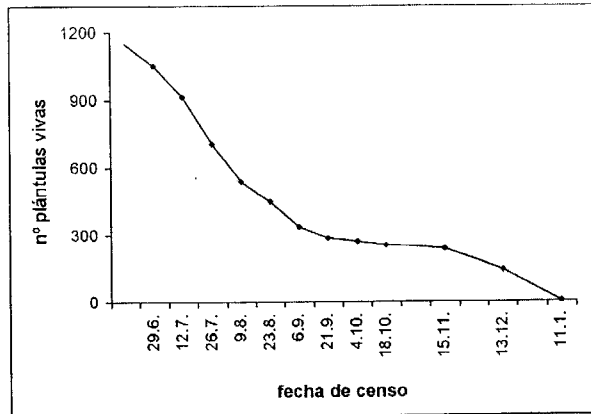


Figura 4. Supervivencia de plántulas del avellanillo a lo largo del tiempo.

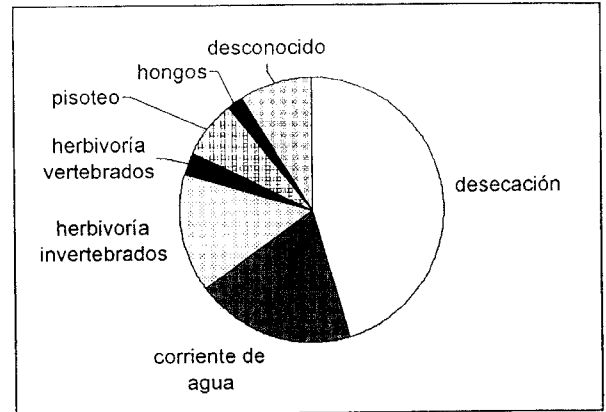


Figura 5. Factores de mortalidad de plántulas en el avellanillo.

El tamaño del árbol observado influyó en la actividad de pájaros frugívoros: Árboles con mayores cosechas recibieron significativamente más visitas por hora (regresión lineal: $r^2 = 0,75$; g.l. = 7; $p < 0,01$). Sin embargo, la tasa de visitas por fruto descendió con un mayor tamaño del árbol ($r^2 = 0,53$; g.l. = 7; $p < 0,05$).

Las trampas de frutos recogieron un total de 136 frutos maduros intactos y 856 semillas procesadas por pájaros. Basado en un número medio de 2,9 semillas por fruto (véase Hampe & Bairlein 2000), se puede estimar que unos 69 % de todos los frutos producidos fueron ingeridos por pájaros frugívoros.

Un total de 1.071 plántulas emergieron en las áreas marcadas en los puntos de muestreo. Su patrón de emergencia se distinguió bastante del patrón de semillas registradas en las trampas de frutos (Figura 3). Destaca una fuerte concentración de plántulas en bancos de arena, mientras que relativamente pocas emergieron en el microhábitat que había recibido el mayor número de semillas (musgo).

La mortalidad de plántulas fue muy elevada (Figura 4), y sólo dos individuos sobrevivieron todo el periodo de muestreo. El principal factor de mortalidad fue la sequía veraniega, seguida por la herbivoría por invertebrados y la corriente invernal de agua (Figura 5).

Discusión

Patrones de fructificación

El presente estudio reveló que las poblaciones examinadas de avellanillo presentan un nivel de fructificación bastante bajo. Las plantas con frutos carnosos no suelen producir cosechas muy grandes (Jordano 2000), y las Rhamnaceae con sus flores pequeñas y poco costosas suelen experimentar un grado de fructificación relativamente bajo (Medán 1994). Pero aún así el valor observado de 3,5 % de flores convertidas en frutos es claramente más bajo que los niveles de otras especies. ¿Cuál puede ser la razón de este pobre éxito reproductor? Observaciones en el campo documentan que el desarrollo de frutos no está limitado por la abundancia de polinizadores, pues los avellanillos suelen recibir muchas visitas de una gran variedad de insectos (Hampe, datos inéditos). Sin embargo, un cierto tipo de limitación de polen puede causar el bajo grado de fructificación: el avellanillo es autoincompatible (Medán 1994), es decir, la fecundación de flores depende de la llegada de polen de otros árboles no estrechamente relacionados - típicamente individuos más lejanos. Un alto grado de consanguinidad dentro de los canutos y un escaso intercambio de polen entre canutos puede por lo tanto ser la causa del bajo nivel de

fructificación, un efecto ampliamente observado en poblaciones pequeñas y fragmentadas (*inbreeding depression*, véase e.g. Ellstrand & Elam 1993, Hedrick & Kalinowski 2000).

Problemas de consanguinidad entre árboles vecinos (véase también Medán 1994) explicarían también la observación de que grandes árboles experimentan un mayor nivel *relativo* de fructificación (i.e. el porcentaje de flores convertidas en frutos), porque suelen ser los más vistosos y atraen por lo tanto más a los insectos que llegan de otras áreas. La resultante desigualdad en la producción de frutos origina la observada situación que la gran mayoría de las semillas producidas en una población provienen de relativamente pocos árboles. Esta situación promueve el aumento de consanguinidad y puede en pequeñas poblaciones acelerar los problemas descritos más arriba (Ellstrand & Elam 1993).

Los resultados de este estudio sugieren que las estrategias de protección deberían promover el intercambio genético entre canutos y poner especial énfasis en la protección de poblaciones pequeñas y ellas que pueden servir como "puentes" entre canutos más alejados y promover el intercambio de pollen y/o semillas.

Dispersión de semillas y reclutamiento

Aunque los problemas descritos más arriba pueden afectar e incluso impedir la regeneración en poblaciones pequeñas y periféricas del avellanillo, la abundancia de semillas no parece constituir un "cuello de botella" demográfico en las poblaciones estudiadas en detalle.

La dispersión de las semillas es obviamente un proceso complejo con aspectos que hay que tratar por separado. En el Campo de Gibraltar el avellanillo es una de las especies zoócoras con fructificación más temprana, y sus frutos son por lo tanto consumidos casi exclusivamente por pájaros nidificantes. Comparadas con aves migratorias, las nidificantes suelen mantener territorios y no alejarse mucho de los árboles que constituyen una fuente predecible de alimento. Por lo tanto cabe esperar que las semillas estén defecadas debajo de copas de avellanillos (o el mismo árbol madre o individuos cercanos) - en otras palabras, que la dispersión por pájaros es poco eficiente.

Sin embargo, la comparación de los patrones espaciales de semillas y plántulas indica que existe un importante transporte secundario de semillas por la elevada corriente invernal de agua, que transporta las semillas caídas y las deposita preferentemente en ciertos microhábitats (sobre todo bancos de arena recién formados). Experimentos preliminares con "semillas artificiales" de plástico coloreado (Hampe, datos inéditos) sugieren que la distancia de dispersión puede alcanzar cientos de metros; incluso parece probable que la corriente de agua aleje muchas semillas de los tramos aptos para el establecimiento de las plantas, aunque resulta prácticamente imposible cuantificar estas pérdidas de semillas. Sin embargo, parece poco probable que éstas limiten la regeneración del avellanillo, ya que, comparado con otras especies leñosas de los canutos, las plántulas del avellanillo suelen ser abundantes (Hampe, datos inéditos).

Al contrario, la escasa supervivencia de las plántulas parece constituir un verdadero "cuello de botella" demográfico para la regeneración de las poblaciones del avellanillo. La mayoría de las plántulas muere por factores abióticos - y curiosamente factores "contrapuestos": la sequía veraniega y el arrastre de la corriente invernal de agua. Entre estos dos factores es muy difícil predecir el mejor sitio para la supervivencia de plántulas, pues en lugares marginales del cauce sufren desecación y en lugares cercanos al centro están arrastradas por el agua. Observaciones en el campo sugieren que la supervivencia de plántulas es mayor en sitios bajos con estructuras protectoras ante la corriente (p.ej. grandes rocas, troncos o raíces).

La situación descrita sugiere que, bajo puntos de vista demográficos, las medidas de protección deberían intentar reducir el impacto de los factores abióticos que causan la elevada mortalidad de plántulas. Así, parece importante controlar las amplias tomas veraniegas de agua desde los arroyos. Por otra parte, se deberían evitar "limpiezas" de arroyos para mantener la mayor

riqueza posible de estructuras potectoras. Finalmente, los mejores efectos de conservación a mayor plazo se debe conseguir con la protección de un cinturón de vegetación alrededor de la propia vegetación riparia. Éste mantendría una mayor humedad ambiental durante los meses de verano; además ayudaría a reducir picos de avenidas después de fuertes lluvias invernales. La protección de una vegetación intacta, que no se refiera solamente a los bosques riparios, parece por lo tanto la estrategia más deseable para proteger tanto el avellanillo como las otras especies leñosas de los canutos.

Agradecimientos

Agradezco mucho a Felipe Oliveros, director del Parque Natural Los Alcornocales, por ofrecernos la posibilidad de trabajar en el Parque y permitirnos el uso de la casa forestal de El Picacho. Numerosas discusiones con Juan Arroyo han formado la base para esta Comunicación. Begoña Garrido ayudó a mejorar el idioma. Este estudio pudo ser realizado gracias a la financiación por Gestión de Infraestructuras de Andalucía (GIASA, Sevilla), el proyecto FEDER-CICYT 1FD97-0743-C03-03 y una beca predoctoral de la DGEIC (proyecto PB 98-1144).

Referencias

- BLANCA, G., B. Cabezedo, J.E. Hernández-Bermejo, C.M. Herrera, J. Molero Mesa, J. Muñoz y B. Valdés. 2000. *Libro Rojo de la Flora Silvestre Amenazada de Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.
- BLANCA, G., M. Cueto, M.J. Martínez Lirio y J. Molero Mesa. 1998. "Threatened vascular flora of Sierra Nevada (Southern Spain)". *Biol. Conserv.* 85: 269-283.
- ELLSTRAND, N.C. y D.R. ELAM. 1993. "Population genetic consequences of small population size: Implications for plant conservation". *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 217-242.
- ESCUADERO, A., R.C. Somolinos, J.M. Olano y A. Rubio. 1999. "Factors controlling establishment of *Helianthemum squamatum*, an endemic gypsophile of semi-arid Spain". *J. Ecol.* 87: 290-302.
- GARCÍA, D., R. Zamora, J.A. Hódar y J.M. Gómez. 1999. "Age structure of *Juniperus communis* L. in the Iberian peninsula: Conservation of remnant populations in Mediterranean mountains". *Biol. Conserv.* 87: 215-220.
- HAMPE, A. 2001. "The role of fruit diet within a temperate breeding bird community in southern Spain". *Bird Study* 48: 116-123.
- HAMPE, A. y F. Bairlein. 1999. "Starke phänotypische Differenzierung in disjunkten Populationen des Faulbaums (*Frangula alnus*, Rhamnaceae): Ergebnis seiner nacheiszeitlichen Wiederbesiedlung Mitteleuropas?" *Verh. Ges. Ökologie* 29: 59-64.
- HAMPE, A. y F. Bairlein. 2000a. "Modified dispersal-related traits in disjunct populations of *Frangula alnus* (Rhamnaceae): a result of its Quaternary distribution shifts?" *Ecography* 23: 603-613.
- HAMPE, A. y F. Bairlein. 2000b. "Nahrungssuche und Vergesellschaftung frugivorer Brut- und Zugvögel". *J. Ornithol.* 141: 300-308.
- HARPER, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- HEDRICK, P.W. y S.T. Kalinowski. 2000. "Inbreeding depression in conservation biology". *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 139-162.
- HERRERA, C.M., P. Jordano, L. López Soria y J.A. Amat. 1994. "Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment". *Ecol. Monogr.* 64: 315-344.
- HULME, P.E. 1997. "Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands". *Oecologia* 111: 91-98.
- JORDANO, P. 2000. "Fruits and frugivory". In: *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (Fenner M., ed.). CAB International, Wallingford, UK, pp. 125-165.
- MEDÁN, D. 1994. "Reproductive biology of *Frangula alnus* (Rhamnaceae) in Southern Spain". *Pl. Syst. Evol.* 193: 173-186.
- SCHEMSKE, D.W., B.C. Husband, M.H. Ruckelshaus, C. Goodwillie, I.M. Parker y J.G. Bishop. 1994. "Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants". *Ecology* 75: 584-606.