

MECANISME D'OBERTURA DELS ENDOCARPIS I ALLIBERAMENT DE LLAVORS EN L'ALADERN (*Rhamnus alaternus* L.)

Josep M. Bas, Crisanto Gómez

Unitat de Zoologia, Departament de Ciències Ambientals, campus de Montilivi. Universitat de Girona. 17071 Girona. *A/e: josep.bas@udg.es

RESUM

Es descriu el procés d'obertura dels endocarps i l'alliberament de les llavors en *Rhamnus alaternus*, i es determina si s'origina un desplaçament de llavors des dels punts d'origen. Igualment es contrasten aquests resultats amb el que succeeix en *Rhamnus ludovici-salvatoris*. En assecar-se l'ítem (endocarp + llavor) s'origina una obertura majoritària dels endocarps (90% dels casos), que expulsen les llavors a distàncies curtes (mitjana \pm s.e.=3,70 \pm 5,96 cm) però que arriben fins als 0,5 metres. Aquestes distàncies són majors que les aconseguides quan els ítems estan fixats (mitjana \pm s. e.= 1,27 \pm 1,22 cm) (ex. femta d'un vertebrat). Les distàncies que s'originen en *R. ludovici-salvatoris* són fins a sis vegades més curtes (mitjana \pm s. e.= 0,61 \pm 2,87 cm). El mecanisme té tres conseqüències: allunyar les llavors del punt d'origen, deixar-les disponibles a diferents organismes que podrien de nou remoure-les (ex. formigues i/o rosegadors) i afavorir l'emergència de plàntules.

RESUMEN

Se describe el proceso de apertura de los endocarpos y la liberación de las semillas en *Rhamnus alaternus*, y se determina si se origina un desplazamiento de las semillas desde los puntos de origen. Igualmente se contrastan estos resultados con lo que se da en *Rhamnus ludovici-salvatoris*. Cuando se seca el ítem (endocarpio + semilla) se origina una apertura mayoritaria de los endocarpos (90% de los casos) expulsando las semillas a distancias cortas (media \pm s. e.=3,70 \pm 5,96 cm) pero llegando hasta los 0,5 metros. Estas distancias son mayores que cuando los ítems están pegados a un substrato (media \pm s. e.= 1,27 \pm 1,22 cm) (ej. excremento de vertebrado). Las distancias que se originan en *R. ludovici-salvatoris* son hasta seis veces menores (media \pm s. e.= 0,61 \pm 2,87 cm). El mecanismo tiene tres consecuencias: alejar las semillas del punto de origen, dejarlas disponibles a diferentes organismos que podrían de nuevo removerlas (ej. hormigas y/o roedores) y favorecer la emergencia de plántulas.

ABSTRACT

Endocarp opening and seed expulsion mechanism in evergreen buckthorn (*Rhamnus alaternus* L.)

This paper presents a description of endocarp opening and seed release in *Rhamnus alaternus*. The seed movement from the original situation is studied and the results are compared with another species of this genus: *Rhamnus ludovici-salvatoris*. When the item (seed + endocarp) becomes dry a gap appears on the endocarp (90% of cases) which expels the seeds to short distances (mean \pm s.e.=3,70 \pm 5,96 cm; range=0-52,1 cm). Distances are greater when the items are attached (vertebrate faeces). The *R. alaternus* distances generated are six times greater than the *R. ludovici-salvatoris* distances. The mechanism generates 3 outcomes: seed removal from the original situation, supply of seeds for animals that can remove the seeds (ants and rodents) and contribution to the seedling emergence.

Keywords: endocarp opening, Rhamnaceae, seeds, seed dispersal, seed expulsion mechanism, *Rhamnus alaternus*.

INTRODUCCIO

La dispersió de llavors o disseminació és el procés actiu (dinàmic) de transportar o moure llavors en condicions de poder germinar des de la planta mare fins a un altre lloc. Aquesta dispersió de llavors és un pas important en el cicle reproductiu de moltes plantes que afavoreix el reclutament de noves plàntules (Herrera et al. 1994, Howe i Smallwood 1982, Schupp i Fuentes 1995, Van der Pijl 1972, Willson 1993). Els diferents tipus de dispersió de llavors s'han establert a partir dels seus agents dispersants o bé segons la intenció. Els agents dispersants poden ser biòtics o abiòtics, i depenent de si es tracta d'una dispersió de la mateixa planta, d'animals, del vent o de l'aigua, parlem respectivament d'autocòria (o dispersió balística), zocòria, anemocòria o hidrocòria.

Les plantes amb llavors (espermatòfits) desenvolupen fruits a partir de la transformació del gineceu de la flor, que engloba la totalitat de les llavors. Aquests fruits, que poden ser secs o bé carnosos, presenten una coberta o pericarpí que envolta una o més llavors. En els fruits carnosos el pericarpí presenta tres capes ben diferenciades: l'epicarpí o exocarpí, que correspon a la part més externa i sol tenir una única capa tova de cèl·lules; l'endocarpí, que és la més interna i també presenta una capa monoestratificada sovint lignificada; i el mesocarpí, que es troba entre les altres dues, i és tou i pluriestratificat. D'entre els diferents tipus de fruits carnosos que existeixen, els majoritaris són les baies i les drupes. La diferència bàsica entre ambdós tipus de fruits és que les drupes tenen l'endocarpí lignificat i dur, mentre que les baies el tenen tou i carnós (Masalles et al. 1988, Howe i Westley 1988).

L'estudi se centra en *Rhamnus alaternus* (aladern o llampuga), espècie que pertany a la família *Rhamnaceae* juss. És un arbust o petit arbre llenyós, perennifoli i dioic, freqüent en màquies, garrigues i alzinars de la regió mediterrània, i que als Països Catalans viu a la terra baixa i a la muntanya mitjana mediterrània, arribant fins als 1.200 metres (Bolòs i Vigo 1990, Masalles et al. 1988). Presenta fruits de tipus drupa que poden ser ingerits per vertebrats, i llavors amb una estructura amb funció d'eleosoma que pot ser atractiu a les formigues (Aronne i Wilcock 1994). De tota manera, són pocs els estudis on s'ha detectat la frugivoria i/o dispersió de llavors sobre l'espècie objecte d'estudi (Debussche i Isenmann 1983, 1989, Herrera 1984, Korine et al. 1998, Sunyer 1994), donant-se majoritàriament endozocòria per vertebrats. En canvi no s'ha documentat si pot existir una dispersió balística o per autocòria en aquesta espècie quan l'endocarpí se separa de la llavor.

En aquest treball es descriu el mecanisme d'obertura dels endocarpis i es valora si existeix una possible dispersió de les llavors que es troben al seu interior, factors que podrien influir en processos posteriors com són la dispersió de llavors per formigues o l'emergència de plàntules. També compararem si aquests desplaçaments en l'aladern són similars als que presenta una altra espècie de la mateixa família, *Rhamnus ludovici-salvatoris*.

MATERIAL I MÈTODES

S'han recollit fruits de *Rhamnus alaternus* en dues localitats dels massissos muntanyosos de la província de Girona, Aixart d'en Pi al Montgrí (100 m altitud, 42°04'56''N i 03°10'52''E) i Mas de la Figuera a les Gavarres (300 m altitud, 41°58'59''N i 02°52'02''E). Aquestes localitats presenten unes comunitats vegetals característiques formades per l'associació *Quercetum cocciferae subass. rosmarinetosum* i *Quercetum ilicis galloprovinciale subass. suberetosum* respectivament (Folch et al. 1984). Igualment, i de manera complementària, s'han utilitzat fruits de *Rhamnus ludovici-salvatoris* provinents de l'illa de Cabrera (Illes Balears).

Per valorar el funcionament del mecanisme d'obertura i les seves conseqüències, hem executat unes proves al laboratori en condicions controlades. S'extreien manualment els ítems (conjunt endocarpi + llavor) dels fruits i, sobre un full de paper secant, es col·locaven seguint una distribució regular, situats en les diferents posicions naturals que tindrien en caure sobre un substrat. A més registràvem dues situacions: ítems completament lliures o bé fixats sobre la superfície amb silicona. La fixació o no dels ítems pretenia simular respectivament el procés en una deposició consistent i en una deposició líquida o en absència seva. Abans d'iniciar l'experiment, tots els ítems a utilitzar eren pesats per determinar si tenien valors habituals de pes en les llavors i els endocarps. Es descartaven els que presentaven valors anormals i que podien correspondre probablement a endocarps sense llavor o amb llavors atrofiades.

En total es va valorar l'obertura de 504 endocarps, repartits en 189 i 315 ítems lliures i fixats respectivament. Per tal que els endocarps s'obriessin, els ítems se situaven sota una font de calor artificial durant dues o tres hores. Una vegada el procés d'obertura havia acabat i els endocarps havien deixat les llavors visibles i lliures, es mesuraven les distàncies dels moviments de les llavors i es pesaven les llavors i els endocarps per determinar si existia alguna relació d'aquestes variables amb l'obertura d'endocarps. Igualment en *Rhamnus ludovici-salvatoris* es van valorar les obertures de 126 ítems disposats lliurement, que permetrien descriure el procés en aquesta espècie i sobretot detectar les possibles diferències respecte a *Rhamnus alaternus*. Les dades han estat expressades amb mesures de tendència central i de dispersió, i analitzades amb proves no paramètriques perquè no complien els supòsits de normalitat i homoscedasticitat (Zar 1984).

RESULTATS

La dessecació dels ítems (llavors + endocarps) provoca l'obertura de l'endocarpi a partir d'una sutura o esquerda lineal que permet la sortida i l'alliberament de la llavor del seu interior (figures 1 i 2). La llavor, abans d'obrir-se l'endocarpi, s'orienta al seu interior amb l'eleosoma situat al costat contrari de l'obertura. Ara bé, aquest mecanisme d'obertura no es dona en tots els ítems experimentats, ja que el 10,10% dels endocarps (n=504 endocarps) queden tancats i no alliberen les llavors desen-



Figura 1. Obertura dels endocarpis en tres fases (de dreta a esquerra).

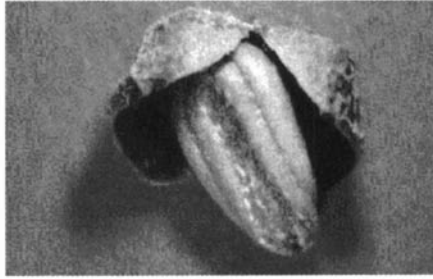


Figura 2. Llavor amb l'endocarpí completament obert.

volupades del seu interior, tot i la seva total dessecació. El 60,9% de les llavors van registrar moviments superiors a 1 cm, amb moviments extrems de 37,6 i 52,1 cm de dues llavors d'ítems lliures. Per la totalitat de les llavors es donen distàncies majors en els ítems lliures, amb $3,70 \pm 5,96$ cm (mitjana \pm s. e, rang=0-52,1 cm, n=189) que en els ítems fixats, amb $1,27 \pm 1,22$ cm (mitjana \pm s. e, rang=0-6,0 cm, n=315) (Test Mann-Whitney, $U=19246$, $p<0.05$). Les corbes de la distribució de les distàncies són també diferents (test Kolmogorov-Smirnov, $Z=2.829$, $p<0.05$) (figures 3 i 4). Això pot ser una conseqüència del fet que el mateix moviment i desplaçament de l'endocarpí en els ítems lliures contribueix a allunyar més les llavors; cosa que no passaria en els ítems fixats. Les llavors són projectades a causa del moviment dels endocarpis. En els endocarpis que s'obren no hi ha relació entre les distàncies dels desplaçaments i el pes de les llavors o els endocarpis ($r_1=-0.002$, $p=0.975$ i $r_2=-0.020$, $p=0.780$ respectivament).

En *Rhamnus ludovici-salvatoris*, el percentatge d'endocarpis oberts (98,4%) és superior al que trobem en l'aladern (89,9%). El nombre de desplaçaments per sobre d'1 cm és de 7,1% (n=126), que és de l'ordre de 8,6 vegades més petit que els registrats en l'altra espècie. Les distàncies dels desplaçaments en *R. ludovici-salvatoris* són també molt menors, de l'ordre de 6,1 vegades més petites, amb $0,61 \pm 2,87$ cm (mitjana \pm s. e.) (rang=0-23,4 cm, n=126).

DISCUSSIÓ

Els endocarpis es deshidraten i s'hi produeix un procés mecànic d'obertura, de manera que les llavors s'alliberen en la majoria dels casos (89,90% dels endocarpis). El procés és més ràpid que el detectat en altres espècies de fruits carnosos que presenten mecanismes d'autocòria (Clifford i Monteith 1989). Aquest mecanisme d'obertura podria tenir dues finalitats: que les llavors lliures s'allunyin petites distàncies des del punt d'origen (més lluny com menys fixats estiguin els ítems) i que alhora els eleosomes de les llavors quedin accessibles per als organismes que els poden aprofitar (ex. formigues). Els resultats obtinguts semblen indicar que,

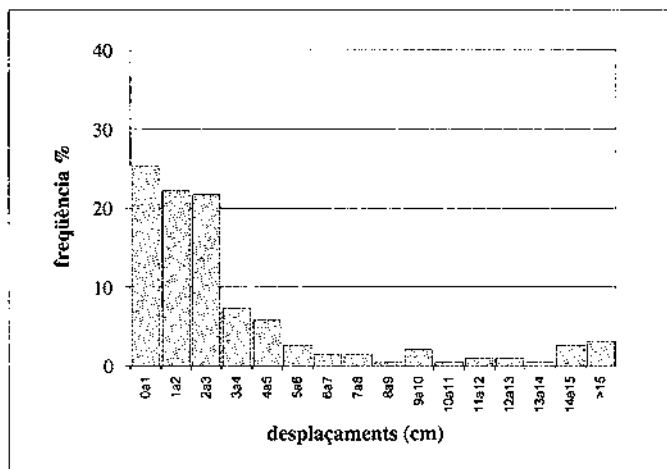


Figura 3. Distribució de freqüències dels desplaçaments de les llavors de *Rhamnus alaternus* amb els endocarps lliures (n=189).

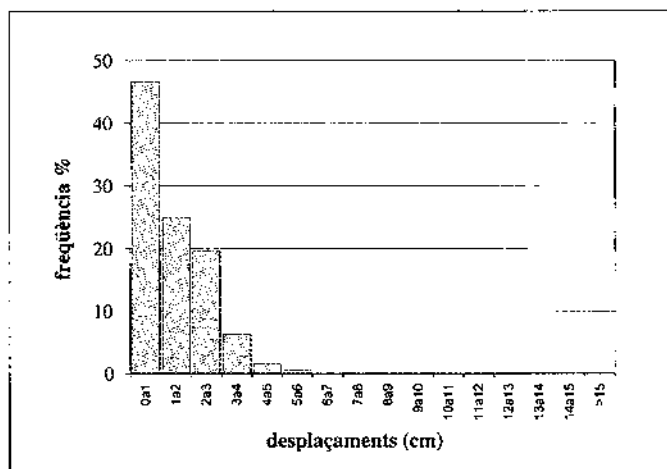


Figura 4. Distribució de freqüències dels desplaçaments de les llavors de *Rhamnus alaternus* amb els endocarps fixats a una superfície (n=315).

com més dens i consistent sigui el contingut global on es trobi l'ítem (ex. deposició d'ocell), més curts seran els desplaçaments des del punt inicial. El tancament de les llavors a l'interior dels endocarps podria tenir també conseqüències en la capacitat de germinació de llavors i en l'emergència de plàntules. A partir del mecanisme d'obertura, l'altra espècie de *Rhamnaceae* estudiada (*Rhamnus ludovici-salvatoris*) acaba deixant un nombre de llavors lliures (98,4%) més gran que l'espècie principal d'estudi. De tota manera, però, els desplaçaments en *R. ludovici-salvatoris* són sis vegades més curts que els detectats en l'aladern.

Tot i que en general hem de considerar que les distàncies mitjanes del desplaçament són petites, és cert que en alguns casos les llavors poden arribar als 50 cm de distància sobre superfícies més o menys llises. Aquestes distàncies màximes detectades

són similars a les que originen algunes formigues en determinades plantes mirmecòcores (Andersen 1988a, Gómez i Espadaler 1998a). També, i encara que les distàncies de dispersió de bona part de les espècies de plantes autòcores (explosiva) són més grans (Berg 1966, Van der Burgt 1997), en alguns casos es donen desplaçaments de menor envergadura (Gómez 1995, Lisci i Pacini 1997, Ohkawara i Higashi 1994, Stamp i Lucas 1990) semblants a les distàncies màximes registrades. Essent la dispersió de llavors el procés dinàmic de traslladar llavors en condicions per germinar a llocs concrets, ens podríem preguntar si el mecanisme d'obertura dels endocarpis en *Rhamnus* és un procés d'autocòria, encara que de poca importància quant a distàncies aconseguides. Les distàncies detectades encara són menys importants si les llavors es mantenen fixades o semifixades en una deposició d'un vertebrat, el qual s'hauria alimentat dels fruits. El fet que els endocarpis envoltin completament les llavors mentre no s'assequen ha estat explicat com un mecanisme de protecció de la llavor mentre passa pel tracte digestiu dels vertebrats frugívors (Izhaki i Safriel 1990). En altres gèneres de la família també es descriu la dispersió explosiva, fins al punt que en alguns gèneres amb fruits més o menys carnosos (gènere *Retanilla*) ja es detecta una dispersió explosiva dels endocarpis (Medan i Aagesen 1995).

AGRAÏMENTS

Cal agrair sobretot a Gemma Vila l'ajuda prestada en les proves fetes al laboratori, i a Pere Pons els profitosos comentaris i suggeriments fets. Igualment, al Ministeri de Medi Ambient, al Patronat del Parc Nacional del Arxipèlag de Cabrera, a Anna Traveset i Gabriel Gargallo el fet de poder disposar del permís d'estada corresponent i el fet de poder mostrejar sense problemes a l'illa de Cabrera (Illes Balears). Aquest treball ha estat finançat parcialment pels projectes DGES PB96-1164 i REN2000-0300-CO2-02/GLO, finançat pel MICYT, i per l'ajut per projectes de recerca UdG (2000).

Bibliografia

- ANDERSEN, A.N. 1988. Dispersal distance as a benefit of myrmecochory. *Oecologia* (Berlín) 75: 507-511.
- ARONNE, G. i WILCOCK, C.C. 1994. First evidence of myrmecochory in fleshy-fruited shrubs of the Mediterranean region. *New Phytologist* 127: 781-788.
- BERG, R.Y. 1966. Seed dispersal of *Dendromecon*: its ecologic, evolutionary, and taxonomic significance. *American Journal of Botany* 53(1): 61-73.
- BOLOS, O. DE I VIGO, J. 1990. *Flora dels Països Catalans*. Vol 2. Ed. Barcino.
- CLIFFORD, H.T. i MONTEITH, G.B. 1989. A three phase seed dispersal mechanism in Australian quinine bush (*Petalostigma pubescens* Domin). *Biotropica* 21(3): 284-286.
- DEBUSSCHE, M. i ISENMANN, P. 1983. La consommation des fruits chez quelques fauvelles méditerranéennes (*Sylvia melanocephala*, *S. cantillans*, *S. hortensis*, *S. undata*) dans la région de Montpellier (France). *Alauda* 51(4): 302-308.

- DEBUSSCHE, M. I ISENMANN, P. 1989. Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos* 56:327-338.
- FOLCH, R., FRANQUESA, T. I CAMARASA, J. M. 1984. Vegetació, vol. 7. Dins: Folch, R. (ed.) *Història natural dels Països Catalans*. Enciclopèdia Catalana. Barcelona. 442 p.
- GOMEZ, C. 1995. Influencia de las hormigas en el proceso de dispersión de semillas (mirmeocoria) del género *Euphorbia* L. en áreas de vegetación esclerófila del Mediterráneo Occidental. Tesi de llicenciatura. Universitat Autònoma de Barcelona. 251 p.
- GOMEZ, C. I ESPADALER, X. 1998. Seed dispersal curve of a Mediterranean myrmecochore: Influence of ant size and the distance to nests. *Ecological Research* 13: 347-354.
- HERRERA, C. M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs* 54 (1): 1-23.
- HERRERA, C. M., JORDANO, P., LOPEZ-SORIA, L. I AMAT, J. A. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64 (3): 315-344.
- HOWE, H. F. I SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- HOWE, H. F. I WESTLEY, L. C. 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press. New York. EUA.
- IZHAKI, I. I SAFRIEL, U. N. 1990. The effect of some mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology* 78: 56-65.
- KORINE, C., IZHAKI, I. I ARAD, Z. 1998. Comparison of fruit syndromes between the Egyptian fruit-bat (*Rousettus aegyptiacus*) and birds in East Mediterranean habitats. *Acta Oecologica* 19(2): 147-153.
- LISCI, M. I PACINI, E. 1997. Fruit and seed structural characteristics and seed dispersal in *Mercurialis annua* (Euphorbiaceae). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 66(3-4): 379-386.
- MASALLES, R.M., CARRERAS, J., FARRÀS, A., NINOT, J. M. I CAMARASA, J. M. 1988. Plantes superiors, vol. 6. Dins: Folch, R. (ed.) *Història natural dels Països Catalans*. Enciclopèdia Catalana. Barcelona.
- MEDAN, D. I AAGESEN, L. 1995. Comparative flower and fruit structure in the Colletiae (Rhamnaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 117(4): 531-564.
- OHKAWARA, K. I HIGASHI, S. 1994. Relative importance of ballistic and ant dispersal in two diplochorous *Viola* species (Violaceae). *Oecologia* 100: 135-140.
- SCHUPP, E. W. I FUENTES, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* 2(3): 267-275.
- STAMP, N. E. I LUCAS, J. R. 1990. Spatial patterns and dispersal distances of explosively dispersing plants in Florida sandhill vegetation. *Journal of Ecology* 78: 589-600.
- SUNYER, J. R. 1994. Observacions de la dispersió ornitòcora del llampúdol (*Rhamnus alaternus*). *Anuari Ornitològic Balear* 9: 47-50.
- VAN DER BURGT, X. M. 1997. Explosive seed dispersal of the rainforest tree *Tetralberlinia moreliana* (Leguminosae-Caesalpinioideae) in Gabon. *Journal of Tropical Ecology* 13: 145-151.

- VAN DER PIJL, L. 1972. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Springer-Verlag. New York. 161 p.
- WILLSON, M. F. 1993. The Ecology of seed dispersal. In: *The ecology of regeneration in plant communities*. Fenner, M. (ed.). CAB International. 61-87 p.
- ZAR, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. 2a ed. Prentice Hall Interantional Editions. EUA. 718 p.