

CARACTERIZACIÓN MORFOMÉTRICA DE LAS SEMILLAS DE FRUTOS CARNOSOS DE LA FLORA DEL NORTE DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

PALOMA TORROBA¹, ÁNGEL HERNÁNDEZ² Y PILAR ZALDÍVAR²

RESUMEN

Las especies de plantas productoras de frutos carnosos y de vertebrados implicados en el consumo de dichos frutos son muy numerosas en diferentes ecosistemas del mundo. Este estudio ofrece información morfométrica sobre las semillas de 75 especies productoras de frutos carnosos pertenecientes, principalmente, a la mitad norte de la Península Ibérica, y establece un primer análisis de su variabilidad intraespecífica. Por otra parte, los datos aportados serán una referencia útil en algunas líneas de investigación sobre estas relaciones planta-animal. Para su realización se recogieron cuatro lotes por especie en distintas localidades y años, cada uno formado por 30 frutos procedentes de un mismo individuo. Predominan las especies con menos de 6 semillas por fruto; dimensiones de semilla por debajo de 7 mm, 6 mm y 5 mm para longitud, anchura y espesor respectivamente; formas bastante redondeadas y globosas (índice de aplanamiento <2,5; índice de circularidad <1,8); y pesos inferiores a los 100 mg/semilla. La correlación entre dimensiones fue positiva y significativa ($r > 0,80$), con una tendencia a un mayor alargamiento de las semillas cuando su tamaño aumenta. Todas las especies mostraron al menos un rasgo morfométrico con variabilidad intraespecífica entre lotes. El porcentaje de especies que mostró variabilidad intraespecífica entre lotes para el número de semillas por fruto fue menor que para las dimensiones y el peso.

Palabras clave: tamaño, peso, forma, semillas, variabilidad intraespecífica, frugivoría.

SUMMARY

Plant species which produce fleshy fruits and animal species which consume them are numerous in different ecosystems around the world. This study offers morphometric information about seeds of 75 fleshy fruited species, mostly from northern Iberian Peninsula, and also analyses their intraspecific variation. Moreover, the results can be used in the study of plant-animal interactions. Four samples per species were collected, each one composed of 30 fruits from the same individual. Most species presented less than 6 seeds per fruit and seeds whose length, width and thickness were smaller than 7 mm, 6 mm and 5 mm respectively, showing quite spherical shapes (flatness Index <2.5; eccentricity Index <1.8) and weights under 100 mg/seed. Correlation between dimensions were positive and statistically significant ($r > 0.80$), and seeds tended to be longer when their sizes got larger. All the

¹ Área de Ecología, E.T.S. de Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid, Campus La Yutera, Avda. de Madrid 44, 34071, Palencia, Spain. Correo electrónico: paloma.torroba@gmail.com

² Área de Zoología, E.T.S. de Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid, Campus La Yutera, Avda. de Madrid 44, 34071, Palencia, Spain. Correo electrónico: ahernan@agro.uva.es

³ Área de Botánica, E.T.S. de Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid, Campus La Yutera, Avda. de Madrid 44, 34071, Palencia, Spain. Correo electrónico: zaldivar@agro.uva.es

species showed significant differences between seed samples in one or more morphometric traits. The percentage of species showing intraspecific variation between seed samples was lower for number of seeds per fruit than for seed size and seed weight.

Key words: size, weight, shape, seeds, intraspecific variability, frugivory.

INTRODUCCIÓN

El tamaño y el peso de las semillas de las plantas en general es estable en ciertas especies (estenospermas) mientras que en otras es muy variable (eurispermas) (KOZLOWSKI & GUNN, 1972), siendo a veces muy notable la variabilidad dentro de la misma planta (HERRERA, 2009). Ambos rasgos están determinados genéticamente, pero también se ven afectados por los factores ambientales durante su periodo de desarrollo (HORISON, 1973). Además, el tamaño de la semilla deriva de la selección ejercida sobre otras características de la planta, como forma de crecimiento, tamaño de la plántula, área de la hoja o tolerancia a la sombra (SALISBURY, 1974; FOSTER, 1986; KELLY, 1993; WESTOBY *et al.*, 1996; HERRERA 2002b; MOLES *et al.*, 2005a, b). Para frutos carnosos se ha demostrado una correlación positiva entre el tamaño del fruto y la semilla, particularmente si contienen una o pocas semillas (ALCÁNTARA & REY, 2003; HERNÁNDEZ, 2009). Asimismo, el tamaño de la semilla está sujeto a presiones de selección conflictivas, algunas favoreciendo semillas pequeñas, con mayor probabilidad de dispersión y distancia de diseminación debido a la facilidad de manipulación, y otras, que parecen ser más fuertes, favoreciendo grandes semillas, con mayor probabilidad de germinación y mayor vigor de la plántula por acumular más nutrientes (ALCÁNTARA & REY, 2003; FENNER & THOMPSON, 2005; PIZO *et al.*, 2006). A pesar de todo, es un rasgo que puede servir como característica diagnóstica en muchos taxones (WERKER, 1997). En cuanto al número de semillas de un fruto, normalmente es inversamente proporcional al tamaño de éste, compensando pequeñas dimensiones con la abundancia de semillas (HORISON, 1973).

A nivel mundial las especies de plantas productoras de frutos carnosos y de vertebrados implicados en el consumo de dichos frutos son muy numerosas, interviniendo en estas relaciones sobre todo plantas leñosas, aves y mamíferos (JORDANO, 2000; HERRERA, 2002a). Entre los animales frugívoros algunos se consideran dispersantes de semillas, si ingieren los frutos enteros y regurgitan o defecan las semillas a cierta distancia de la planta madre en condiciones adecuadas para la germinación, y otros se consideran parásitos si consumen exclusivamente la pulpa o las semillas descartando el resto del fruto, lo que supone un perjuicio para la planta (SNOW & SNOW, 1988; JORDANO & SCHUPP, 2000; HERRERA, 2004).

Frugívoros típicamente dispersantes pueden actuar en ocasiones como parásitos (HERRERA, 2004). Por ejemplo, el tamaño de los frutos carnosos y de sus semillas determina si el animal es capaz de tragar el fruto entero y si las semillas pueden pasar a través de su intestino, de forma que sólo picoteará la pulpa de frutos demasiado grandes con semillas demasiado grandes (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981; GAUTIER-HION *et al.*, 1985; MOERMOND & DENSLOW, 1985; WHEELWRIGHT, 1985; REY *et al.*, 1997; LEVEY *et al.*, 2007; HERNÁNDEZ, 2008, 2009). Además, los parámetros físicos de las semillas son características que influyen no sólo en su dispersión primaria por frugívoros, sino también en su dispersión secundaria (desplazamiento post-dispersivo) (CERDÀ & GARCÍA-FAYOS, 2002; ISSELIN-NONDEU *et al.*, 2006).

Las especies de plantas productoras de frutos carnosos son numerosas en la Península Ibérica, tanto en la región Eurosiberiana como en la Mediterránea (HERRERA, 1984a,b; GARCÍA & OBESO, 1988; HERNÁNDEZ, 1997; BUIDE

et al., 1998), y las aves son el principal grupo de dispersantes de sus semillas (HERRERA, 2004), ayudadas por diferentes especies de mamíferos como el zorro, la marta o el oso (CLEVENGER & PURROY, 1991; HERNÁNDEZ, 1993; FERNÁNDEZ & RUIZ DE AZÚA, 2005). Son frecuentes los estudios sobre las características físicas de los frutos carnosos en trabajos sobre endozoocoria (LORD, 2004; DONATI *et al.*, 2007; SCHAEFER & SCHAEFER, 2007), existiendo descripciones centradas en la flora ibérica (HERRERA, 1987). Sin embargo, poco se ha tratado el tamaño, peso y forma de las semillas en relación con la endozoocoria (ALCÁNTARA *et al.*, 2000; FORGET *et al.*, 2007; HERNÁNDEZ, 2009).

Considerando lo expuesto, el objetivo de este estudio es aportar información morfológica sobre las semillas de las especies productoras de frutos carnosos de la Península Ibérica, principalmente de su mitad norte, y establecer un primer análisis de su variabilidad intraespecífica. Se ofrece una visión integradora que permita plantear cuestiones más concretas en futuros estudios. La información facilitada no existía hasta la fecha, salvo datos dispersos en algunas publicaciones (CERDÀ *et al.*, 2000; BAS *et al.*, 2002; CASTROVIEJO *et al.*, 1986-2010). Por otra parte, los datos aportados resultarán de utilidad en diferentes líneas de investigación sobre las relaciones entre frugívoros y plantas con frutos carnosos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio y especies consideradas

Los lugares de procedencia de las semillas analizadas comprenden la Cornisa Cantábrica, los Pirineos, los Sistemas Ibérico y Central, y las llanuras y estepas castellanas. De forma puntual algunas semillas se recogieron en el centro (Cáceres, Ciudad Real) y sur (Málaga) de la Península Ibérica. Por tanto, los datos representan los distintos territorios biogeo-

gráficos ibéricos a excepción del mediterráneo más termófilo. Se estudiaron 75 especies de plantas pertenecientes a 27 familias (Apéndice 1).

Recolección de los frutos y extracción de las semillas

La recogida de frutos se realizó entre los años 2001-2008, de forma aleatoria sobre diferentes poblaciones e individuos. De cada especie se recogieron generalmente cuatro lotes diferentes. Cada lote, de 30 frutos, procedía de un individuo distinto y, en la medida de lo posible, se intentó hacer un reparto de lotes equitativo entre regiones y años.

La extracción de las semillas fue manual, inmediata a la recogida de frutos o después de un corto periodo de almacenamiento en frío, tras lo cual se limpiaban, se secaban a temperatura ambiente y se envasaban, separadas por lotes e identificadas. Las semillas abortadas no se consideraron en los análisis.

Toma de datos

Durante la extracción se realizó el conteo del número de semillas por fruto, y posteriormente se caracterizaron las semillas mediante sus dimensiones, peso y forma, obteniendo un valor medio final mediante una media aritmética.

Dimensiones

La longitud (L) se consideró como el eje mayor de la semilla y se midió en idéntica posición para todas las semillas de la misma especie. La anchura (A) era el eje medio de la semilla y el espesor (E) el eje menor de la semilla. En semillas esféricas las dimensiones de anchura y espesor son casi idénticas, pero en semillas comprimidas o aplanadas, la anchura se refiere a la dimensión mayor y el espesor a la más pequeña. Las dimensiones se tomaron perpen-

dicularmente entre sí y de cada lote se midieron 10 semillas escogidas al azar mediante un calibre digital con precisión de 0,01 mm.

Forma

El Índice de Aplanamiento de POESEN (1987) ($IA = (L+A)/2E$) informa del grado de abultamiento de la semilla. Valores del índice iguales a la unidad o próximos a ella señalan que las semillas son prácticamente esféricas, y valores de hasta 2,5 se presentan en semillas todavía bastante abultadas sin gran desequilibrio entre las dimensiones, con unas proporciones de 3:2:1 para longitud:anchura:espesor en el límite de este rango. Valores superiores a 2,5 indican semillas muy planas.

El Índice de Circularidad (CERDÀ & GARCÍA-FAYOS, 2002) ($IC = L/A$) indica que la silueta de la semilla es prácticamente circular cuando toma valores iguales o próximos a 1, con dimensiones de longitud y anchura similares. En semillas con valores de 2 o superiores, la longitud es como mínimo dos veces la anchura, lo que se relaciona con semillas visiblemente alargadas.

Peso (P)

De cada lote se pesaron 30 semillas, en grupos de 10 semillas debido a su poca masa. La medición se realizó mediante una báscula con precisión de 0,0001 g.

Análisis estadísticos

Las relaciones entre dimensiones se estimaron mediante modelos lineales, con transformación logarítmica neperiana para mejorar la linealidad en los casos necesarios, y aplicando el coeficiente de correlación de Pearson (r). En ausencia de linealidad, la correlación se estimó con el coeficiente de correlación de Spearman (ρ). El análisis de variabilidad entre lotes se estudió mediante distintos métodos. Para la variabilidad de la longitud, anchura y

espesor se consideraron diez semillas por lote, y para el peso se utilizaron los tres grupos de 10 semillas medidos por lote, y se aplicó el análisis de varianzas de una vía (ANOVA). El cumplimiento de las hipótesis de normalidad y homocedasticidad se aseguró a partir de gráficas de normalidad estandarizadas y el test de homogeneidad de varianzas de Levene, respectivamente (FOWLER *et al.*, 2001; MILTON, 2001). En ocasiones fue necesario eliminar los outlier o someter los datos a una transformación logarítmica decimal, y sólo en pocos casos no se cumplió la homogeneidad de varianzas, lo que no es grave si se dispone de muestras de igual tamaño (MILTON, 2001), como ocurre en este estudio de forma general. Además LINDMAN (1974) asegura que el estadístico es bastante robusto ante el incumplimiento de esta hipótesis. El estudio de la variabilidad del número de semillas por fruto se realizó mediante el análisis de varianzas de una vía (ANOVA) basada en la distribución de Poisson para variables de tipo discreto. Además, se recurrió al Test de Kruskal-Wallis en especies como *Pyrus pyraaster* o *Vitis vinifera*, con ausencia de semillas viables en algunos frutos. Aquellas especies de las que se disponía de un solo lote se eliminaron de todos los análisis de variabilidad entre lotes, y también se descartaron las especies con una sola semilla en el análisis de variabilidad del número de semillas por fruto. En el caso concreto de *Ribes petraeum* se disponía de dos lotes, uno de ellos con las semillas mal formadas, por lo que se excluyó del análisis de la variabilidad de dimensiones y peso. El nivel de significación se fijó en $p < 0,05$ para todos los análisis estadísticos, que se llevaron a cabo mediante el programa STATISTICA 6.0.

RESULTADOS

Las rosáceas y caprifoliáceas fueron las familias mejor representadas, con 19 (25,3%) y 12 (16,0%) especies, respectivamente, de las 75 totales. Predominaron las plantas leñosas (89% de las especies), siendo el resto herbáceas. Bayas y drupas (o sus homólogos) fueron los tipos de frutos más frecuentes, con el 40,0% y el

30,6% de las especies respectivamente, seguidos del pomo, fruto exclusivo de las rosáceas, con el 14,6% de las especies (Figura 1).

Número de semillas por fruto

Del total de 75 especies, 62 (82,7%) estuvieron incluidas en el intervalo 0-5 semillas por fruto, y 32 (42,7%) en el intervalo 1-2 semillas por fruto (Figura 2). Sólo 13 especies sobrepasaron

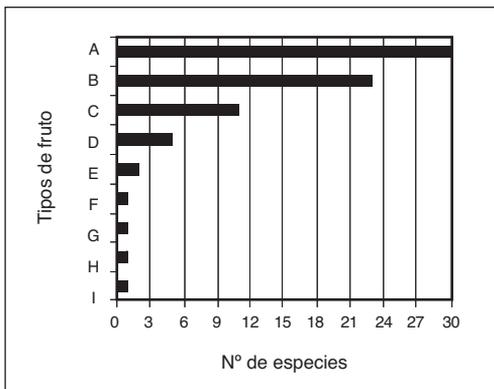


Figura 1. Frecuencia de aparición de cada tipo de fruto: A-Baya o bacciforme, B-Drupa o drupáceo, C-Pomo, D-Gálbulo, E-Polidrupa, F-Semilla con arilo, G-Esquizocarp, H-Cinorrodon, I-Cápsula con semillas ariladas.

Figure 1. Frequency plot for appearance of each kind of fruit: A-Berry, B-Drupe, C-Pome, D-Galbule, E-Polidrupe, F-Seed with a fleshy aril, G-Schizocarp, H-Cynorrhodon, I-Capsule with seeds enclosed in a fleshy aril.

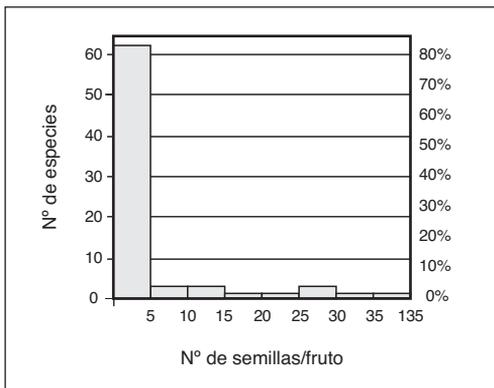


Figura 2. Distribución de frecuencias del número medio de semillas por fruto.

Figure 2. Frequency plot for mean number of seeds per fruit.

las cinco semillas por fruto. El valor mínimo se dio en *Pyrus pyraister*, con 0,9 semillas por fruto, resultado de la ausencia de semillas viables en muchos de sus pomos, que potencialmente podrían contener hasta 10 semillas. El valor máximo correspondió a las bayas de *Atropa belladonna*, con 130,4 semillas por fruto, muy alejado del estimado para el resto de especies.

Dimensiones de las semillas: longitud, anchura y espesor

De las 75 especies, 69 (92,0%) mostraron semillas con una longitud inferior a 7 mm, y 37 (49,3%) estuvieron en el intervalo 4-6 mm (Figura 3). En cuanto a la anchura, el 92,0% de las especies se situó en el intervalo 1-6 mm, y el 49,3% dentro del intervalo 2-4 mm (Figura 4). Respecto al espesor, el 92,0% de las especies no alcanzaron los 5 mm, agrupándose el 61,3% de las especies en el intervalo 1-3 mm (Figura 5). Las semillas más pequeñas fueron las de *Vaccinium uliginosum*, con longitud, anchura y espesor de 1,24 mm, 0,58 mm y 0,50 mm, y las de *Vaccinium myrtillus*, con 1,36 mm, 0,80 mm y 0,54 mm, seguidos por *Atropa belladonna*, con 1,71 mm, 1,40 mm y 0,89 mm. Las semillas más grandes correspondieron a *Laurus nobilis*, con longitud, anchura y espesor de 11,20 mm, 9,14 mm y 8,77 mm respectivamente, seguido por *Prunus lusitanica* (9,48 mm, 5,87 mm, 5,34 mm),

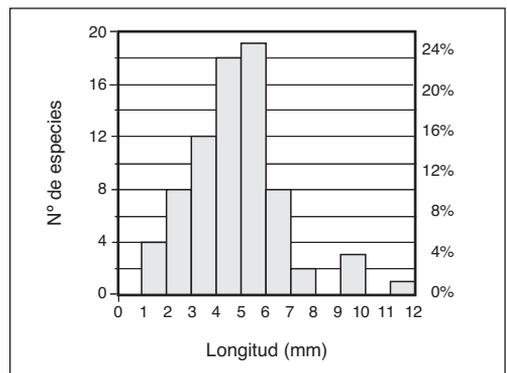


Figura 3. Distribución de frecuencias de la longitud media de las semillas.

Figure 3. Frequency plot for mean seed length.

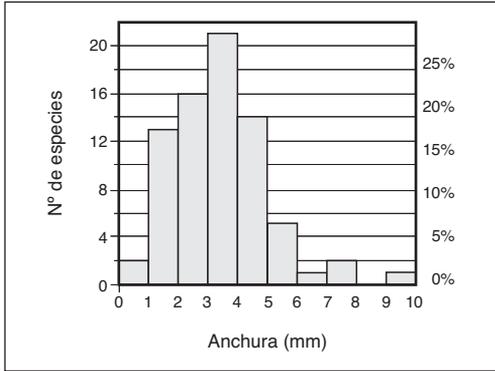


Figura 4. Distribución de frecuencias de la anchura media de las semillas.

Figure 4. Frequency plot for mean seed width.

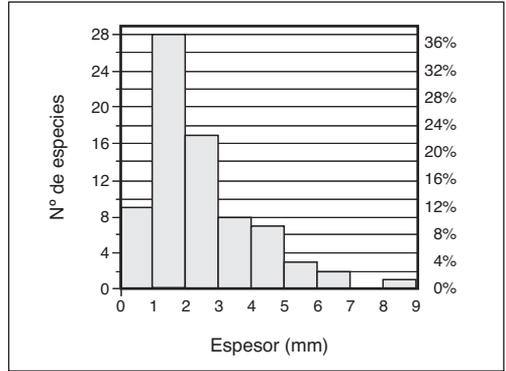


Figura 5. Distribución de frecuencias del espesor medio de las semillas.

Figure 5. Frequency plot for mean seed thickness.

Prunus spinosa (9,25 mm, 7,39 mm, 5,31 mm), *Prunus avium* (9,05 mm, 7,64 mm, 6,09 mm), y *Ruscus aculeatus* (7,45 mm, 5,83 mm, 6,31 mm). Asimismo, *Viburnum opulus* presentó valores muy altos de longitud (7,63 mm) y anchura (6,59 mm), aunque no en espesor (1,61 mm). Los tipos de fruto correspondientes a estas grandes semillas fueron bayas o drupas con una sola semilla a excepción del rusco, cuyo fruto tipo baya puede llegar a contener hasta cuatro semillas. Las correlaciones entre longitud, anchura y peso fueron positivas y significativas ($r > 0,8$ y $p < 0,001$ en todos los casos), disminuyendo el valor del coeficiente de correlación según el

gradiente longitud-anchura, anchura-espesor y longitud-espesor (Figuras 6, 7 y 8).

Según el modelo lineal obtenido, por cada milímetro que aumenta la longitud, la anchura se incrementa en 0,78 mm por término medio (Figura 6). Puesto que el intervalo de confianza al 95% del valor de la pendiente no contiene el valor 1 (Tabla 1), ambas variables no aumentan al mismo ritmo, sino que el incremento en anchura siempre será inferior al que ocurre en longitud.

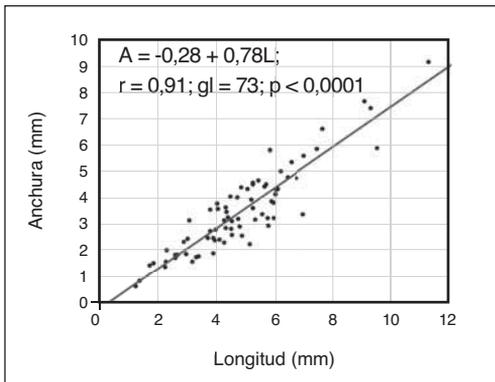


Figura 6. Gráfico de dispersión de la longitud media (L) y la anchura media (A) de las semillas. Cada punto es una especie diferente.

Figure 6. Regression for mean seed length (L) versus mean seed width (A). Each point is a different species.

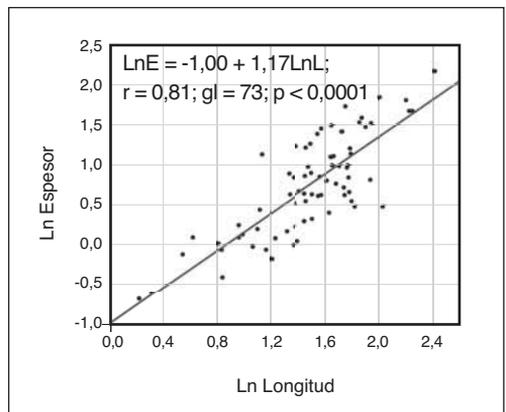


Figura 7. Gráfico de dispersión de los logaritmos neperianos de la longitud media (L) y del espesor medio (E) de las semillas. Cada punto es una especie diferente.

Figure 7. Regression for log(mean seed length) versus log(mean seed thickness). L-Mean length, E-Mean thickness. Each point is a different species.

	n	Pendiente	95% IC	Significado
Longitud - Anchura	75	0,78	0,69 - 0,86	Pte < 1
Ln Longitud - Ln Espesor	75	1,17	0,97 - 1,37	Pte = 1
Ln Anchura - Ln Espesor	75	1,08	0,94 - 1,23	Pte = 1

Tabla 1. Relación entre las dimensiones de las semillas pertenecientes a las 75 especies productoras de frutos carnosos estudiadas. (Pte: pendiente; IC: Intervalo de confianza del 95 %).

Table 1. Relationship between fleshy fruit seed dimensions for 75 species. (Pte: slope; IC: Confidence Interval for p-level = 0.05).

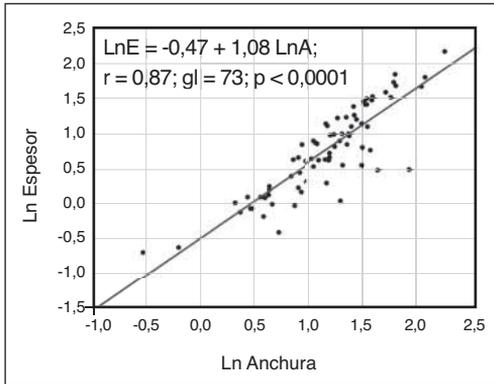


Figura 8. Gráfico de dispersión de los logaritmos neperianos de la anchura media (A) y el espesor medio (E) de las semillas. Cada punto es una especie diferente.

Figure 8. Regression for log(mean seed width) versus log(mean seed thickness). A-Mean width, E-Mean thickness. Each point is a different species.

En la pendiente de los modelos con las variables transformadas mediante logaritmos no se puede indicar el valor absoluto del incremento, pero es interpretable como porcentaje. Así, el incremento de un 1% de la longitud lleva

asociado un aumento del espesor en 1,17% (Figura 7), mientras que cuando la anchura aumenta en un 1%, el espesor se ve incrementado en 1,08% (Figura 8). En estos dos últimos modelos el intervalo de confianza al 95% del valor de la pendiente sí incluye el valor 1, de manera que no se puede afirmar que la pendiente de la recta sea distinta a la unidad. Sin embargo, al estar trabajando con porcentajes, el incremento del 1% del espesor es una cantidad inferior al aumento de un 1% en la longitud o la anchura, por ser estas últimas dimensiones mayores.

Forma de las semillas

De las 75 especies totales, 60 (80,0%) presentaron valores de IA inferiores a 2,5, y 44 (58,7%) estuvieron por debajo de 2, es decir, la mayoría de las semillas mostraron una forma bastante globosa, mientras que sólo 15 (20,0%) especies presentaron valores de IA mayores de 2,5, es decir, semillas muy planas (Figura 9). Las semillas más esféricas fueron las de *Tamus com-*

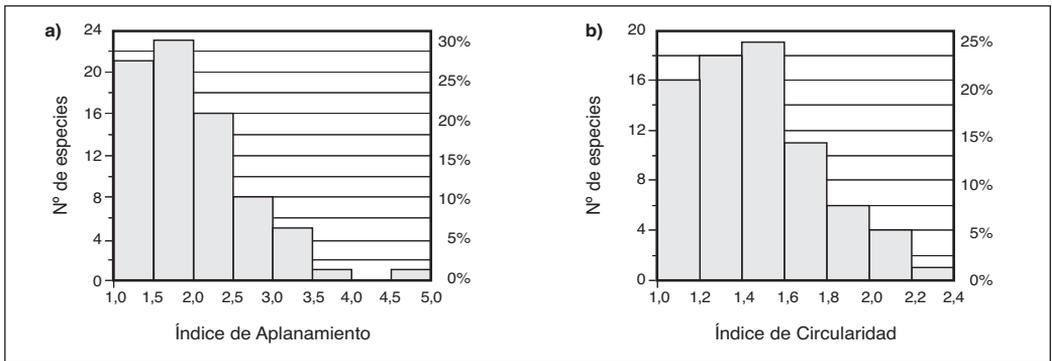


Figura 9. Distribución de frecuencias del a) Índice de Aplanamiento medio e b) Índice de Circularidad medio de las semillas.

Figure 9. Frequency plot for a) mean Flatness Index and b) mean Eccentricity Index of seeds.

munis (IA = 1,00), *Osyris alba* (IA = 1,02), *Ruscus aculeatus* (IA = 1,06) y *Cornus sanguinea* (IA = 1,08), y las más planas fueron las de *Viburnum opulus* (IA = 4,72), *Viscum album* (IA = 3,75) y *Sorbus domestica* (IA = 3,50). Cerca del 85% de las especies presentaron valores de IC inferiores a 1,8 (Figura 9). Las semillas de *Tamus comunis* (IC = 0,98) y *Osyris alba* (IC = 1,00) fueron las más circulares, seguidas de *Rubia peregrina* (IC = 1,07); mientras que las semillas de *Berberis vulgaris* (IC = 2,31) resultaron ser las más alargadas, seguidas de *Vaccinium uliginosum* (IC = 2,13) y *Sorbus aucuparia* (IC = 2,11).

Peso

Del total de 75 especies, 71 (94,6%) presentaron semillas con pesos inferiores a 100 mg, y 27 (36,0%) estuvieron por debajo de 10 mg (Figura 10). Los valores mínimos se registraron en *Vaccinium myrtillus* y *Vaccinium uliginosum*, con 0,2 mg en ambas especies, seguidos por *Atropa belladonna*, con 1,1 mg. *Laurus nobilis* mostró las semillas más pesadas (472,6 mg), seguido de *Ruscus aculeatus* (207,6 mg). En general, las semillas más ligeras fueron las más pequeñas, y las más pesadas fueron las más grandes, con correlaciones positivas y significativas entre peso y dimensiones ($r_{L-P} = 0,72$; $r_{A-P} = 0,77$; $r_{E-P} = 0,81$; g.l. = 73 y $p < 0,001$ en los tres casos). Por

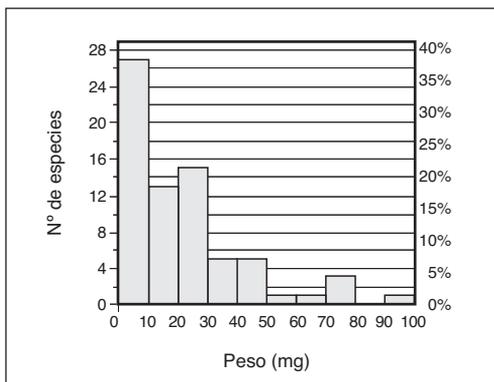


Figura 10. Distribución de frecuencias del peso medio de las semillas, considerando sólo especies con un peso medio de semilla inferior a 100 mg.

Figure 10. Frequency plot for mean seed weight. It only includes species whose mean seed weight is below 100 mg.

el contrario, el peso de la semilla y el número de semillas por fruto estuvieron inversamente relacionados ($\rho = -0,69$; $p < 0,001$).

Variabilidad intraespecífica de las semillas

El porcentaje de especies que presentaron una variación significativa entre lotes fue muy alto (77 - 86%) en lo que respecta a la longitud, anchura, espesor y peso de las semillas, y moderadamente alto (62%) en cuanto al número de semillas por fruto (Tabla 2). La falta de significación estadística entre lotes en un rasgo no conlleva necesariamente que los otros rasgos no sean variables.

Quince especies mostraron diferencias estadísticamente significativas entre lotes para todas las variables estudiadas (longitud, anchura, espesor y número de semillas por fruto): *Arbutus unedo*, *Arum italicum*, *Euonymus europaeus*, *Frangula alnus*, *Hedera helix*, *Juniperus communis*, *Juniperus oxycedrus*, *Juniperus phoenicea*, *Lonicera periclymenum*, *Lonicera xylosteum*, *Malus sylvestris*, *Rubus idaeus*, *Smilax aspera*, *Sorbus aria* y *Vitis vinifera*.

Además, se pudo estudiar la variabilidad en 18 especies que tienen una sola semilla por fruto, donde 14 fueron altamente variables tanto en dimensiones como en peso: *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna*, *Laurus nobilis*, *Osyris alba*, *Phillyrea angustifolia*, *Phillyrea latifolia*, *Pistacia terebinthus*, *Prunus avium*, *Prunus mahaleb*, *Prunus padus*, *Taxus baccata*, *Viburnum lantana*, *Viburnum opulus* y *Viscum album*.

Las especies sin diferencias significativas en el número de semillas por fruto fueron *Arctostaphylos uva-ursi*, *Berberis vulgaris*, *Bryonia dioica*, *Cotoneaster integerrimus*, *Ilex aquifolium*, *Jasminum fruticans*, *Juniperus sabina*, *Ligustrum vulgare*, *Lonicera implexa*, *Rhamnus alaternus*, *Rhamnus alpina*, *Ribes petraeum*, *Rubia peregrina*, *Ruscus aculeatus*, *Sambucus ebulus*, *Sambucus nigra* y *Sambucus racemosa*, *Sorbus chamaemespilus*, *Sorbus domestica* y *Tamus comunis*. El tipo

Variable	Significativo (p < 0,05)		No significativo (p > 0,05)		Nº total de especies analizadas
	%	Nº de especies	%	Nº de especies	
Nº de semillas/fruto	62	32	38	20	52
Longitud (L)	84	58	16	11	69
Anchura (A)	77	53	23	16	69
Espesor (E)	86	59	14	10	69
Peso de 10 semillas	83	57	17	12	69

Tabla 2. Porcentajes de especies que muestran variaciones estadísticamente significativas y no significativas entre lotes en las variables analizadas. Se utilizó ANOVA, excepto para especies con ausencia de semillas viables en algún fruto, en cuyo caso se utilizó el test de Kruskal-Wallis. El número de frutos y semillas considerados para cada especie y lote en cada variable fueron: N° semillas/fruto: n = 30 frutos; Longitud: n = 10 semillas; Anchura: n = 10 semillas; Espesor: n = 10 semillas; Peso de 10 semillas: n = 3 grupos. **Table 2.** Percentage of species with statistically significant and no significant variations among samples for the parameters studied. We generally used ANOVA, except for species which presented some fruits without seeds inside. In this latter case, we used Kruskal-Wallis test. The number of fruits and seeds considered within each species and sample for each parameter was: No. seeds/fruit: n = 30 fruits; Length: n = 10 seeds; Width: n = 10 seeds; Thickness: n = 10 seeds; 10 seeds weight: n = 3 groups.

de fruto en estas especies no fue homogéneo, pues presentaron frutos drupáceos y bacciformes, pomos, gálbulos y esquizocarpos.

Solamente las semillas de *Ribes uva-crispa* no mostraron diferencias significativas entre lotes para las dimensiones, y en 12 especies el peso de las semillas no varió de forma significativa, a pesar de que alguna o todas sus dimensiones sí mostraban diferencias estadísticamente significativas entre lotes. En este grupo se encuentran *Atropa belladonna*, *Cucubalus baccifer*, *Daphne gnidium*, *Lonicera etrusca*, *Lonicera implexa*, *Lonicera pyrenaica*, *Rhamnus alaternus*, *Sambucus nigra*, *Sambucus racemosa*, *Solanum dulcamara*, *Sorbus torminalis* y *Vaccinium myrtillus*.

DISCUSIÓN

La alta proporción de especies de plantas leñosas con frutos carnosos entre las consideradas en el presente estudio se corresponde con el patrón general de dispersión de semillas en la flora del norte ibérico, donde el 46% de las especies de árboles y arbustos, y sólo el 8% de las herbáceas, son dispersadas por vertebrados (BUIDE *et al.*, 1998).

Número de semilla por fruto, dimensiones, forma y peso

La longitud es una indicación del tamaño de la semilla y está altamente correlacionada con la anchura (MACK, 1993; MAZER & WHEELWRIGHT, 1993), lo cual también se constata en este estudio. Pero además, el análisis de correlación entre dimensiones parece indicar que las semillas de mayor longitud tienden a ser algo más alargadas y esbeltas que las de menor longitud, pues un incremento en la longitud de la semilla conlleva un aumento, pero en menor proporción, de las otras dos dimensiones. Por tanto, la relación es de alometría negativa, indicando que la anchura y el espesor de las semillas aumentan de forma más lenta que la longitud (FORGET *et al.*, 2007). Varios estudios relacionan evolutivamente las dimensiones de las semillas con la limitación que supone el diámetro del intestino de los animales que las dispersan, de forma que las semillas más grandes tienden a ser más alargadas, y así pueden ser ingeridas y defecadas más fácilmente que las esféricas a igualdad de volumen por ser más estrechas (GAUTIER-HION *et al.*, 1985; FORGET *et al.*, 2007). El tamaño de los frutos y las semillas actuales podría reflejar en parte la selección ejercida por frugívoros extintos que podían tragar frutos y defecar semillas de un determinado tamaño (JANZEN & MARTIN,

1982; HERRERA, 1982, 1985; DONATTI *et al.*, 2007; GUIMARÃES *et al.*, 2008); en este sentido, en el presente estudio algunas de las semillas de mayor tamaño corresponden a especies relictas de flora subtropical lauroide, que conviven hoy con animales dispersantes más modernos y más pequeños con los que probablemente no han tenido tiempo de coevolucionar, como es el caso del laurel (*Laurus nobilis*), el loro (*Prunus lusitanica*), el rusco (*Ruscus aculeatus*), y el mundillo (*Viburnum opulus*). Estas especies de plantas «anacrónicas» pueden encontrar otros caminos para la dispersión aparte de la endozoocoria, como por ejemplo el almacenamiento imperfecto por parte de roedores, que permite la dispersión efectiva de semillas muy grandes cuando no son recuperadas por los animales (FORGET & VANDER WALL, 2001; GÓMEZ *et al.*, 2008). No obstante, otros factores también influyen sobre el tamaño de los frutos y las semillas, como la inercia filogenética (JORDANO, 1995a; HERRERA, 1986, 1987; GORCHOV, 1990), variaciones en el tamaño de otras estructuras de la planta como las hojas, o incluso variaciones de los factores abióticos (HERRERA, 2002b).

Como señala WERKER (1997), el tamaño de la semilla es uno de los factores que más influye en el peso. Pero esta coincidencia no es absoluta, ya que encontramos semillas con gran longitud y anchura, como las de *Viburnum opulus*, que pesan bastante menos que otras de grandes dimensiones, como las de *Laurus nobilis* y *Ruscus aculeatus*. Ocurre también que semillas de tamaños dispares, como las de *Prunus lusitanica* y las de *Crataegus monogyna*, con mayor tamaño las primeras frente a las segundas, pesan prácticamente lo mismo. Incluso, las semillas de *Osyris alba* son más pequeñas que las de *Prunus lusitanica*, pero más pesadas (Apéndice 1). Así, otros factores que pueden determinar el peso de una semilla son la estructura que presenta la semilla y el contenido celular de los diferentes tejidos. Esto se debe a que según el tipo de tejido, las paredes celulares presentan grosos diferentes y el lumen de las células puede contener unas u otras sustancias o incluso estar vacío (WERKER, 1997). Además, el volumen y el

peso fresco de la pulpa de los frutos pueden estar directamente relacionados con el peso de las semillas, que a su vez, puede presentar una relación inversa con el número de semillas por fruto (ERIKSSON & EHRLÉN, 1991) como también se ha visto en este estudio.

En general, las semillas estudiadas han mostrado formas bastante redondeadas y compactas. Se podría decir que el hueso de *Prunus spinosa* o de *Pistacia terebinthus* representan la forma tipo de las especies consideradas en este estudio. Valores inferiores a 2 en el índice de aplanamiento parecen comunes en las semillas de la flora de la Península Ibérica, ya que el 50% de las semillas estudiadas por CERDÀ *et al.* (2000), procedentes de diferentes tipos de fruto, entre ellos los carnosos, también se encontraba en ese intervalo. Según varios autores (GRIME *et al.*, 1988; THOMPSON *et al.*, 1993; REES, 1996), en las especies de la flora templada, por lo general, tamaños pequeños de semilla se relacionan con una forma más compacta, dos características que favorecen el enterramiento de las semillas, escapar de los depredadores y poseer mecanismos de letargo de la germinación. Esto contribuiría a explicar en parte la relación encontrada entre dimensiones, de manera que tamaños de semilla mayores conllevan formas ligeramente más alargadas.

Variabilidad intraespecífica

La variabilidad obtenida entre lotes de la misma especie en el número de semillas por fruto fue menor que la obtenida considerando las dimensiones y el peso. Esto probablemente se deba a la naturaleza del fruto, que limitará a un máximo el número de semillas que puede desarrollar, relacionado a su vez con el número de carpelos que posee. Otros factores pueden influir en el número de semillas por fruto que llegan a buen término, como son el origen del polen o una limitación de este (polinizadores), el aborto selectivo de los embriones o la competencia entre estos, y causas relacionadas con la fertilización y los procesos de crecimiento del fruto (LEE, 1988; UMA SHAANKER *et al.*, 1988; HERRERA, 1981, 1984c; HEDGE, GA-

NESHAIA & UMA SHAANKER, 1991; JORDANO, 1995a).

Las dimensiones de las semillas fueron muy variables, como se ha comprobado también en otros estudios sobre variabilidad intraespecífica de semillas de frutos carnosos (por ejemplo BALLIAN, 2000). Varios factores pueden determinar la variabilidad intraespecífica en las dimensiones de las semillas en general, como las condiciones predominantes durante el desarrollo de la semilla, que pueden ser de tipo externo como la duración de los días, de tipo interno como la disponibilidad de nutrientes, pero también genéticos, como la procedencia del polen o, en ocasiones, si se ha producido polinización cruzada o no (SCHLICHTING & DEVLIN, 1992). Asimismo, depende del número de semillas cuajadas que deben repartirse los recursos (HAMPE, 2003). Sin embargo, las plantas normalmente responden a la limitación de recursos con el aborto de frutos y semillas antes que reduciendo el tamaño de las semillas maduras (STEPHENSON, 1981; HO, 1992).

El peso de las semillas mostró también una variabilidad alta entre lotes, en concordancia con otros estudios sobre plantas con frutos carnosos (JORDANO, 1995b; OBESO, 1998; BALLIAN, 2000). Entre los factores que influyen en la variabilidad intraespecífica del peso de las semillas en general destacan las dimensiones de las semillas, aunque no es el único factor que lo afecta, como ya se ha comentado y comprobado, puesto que se han encontrado espe-

cies con un peso de semilla estable cuando las dimensiones no lo eran. Por otro lado, como las dimensiones de las semillas, y por tanto el peso, están positivamente correlacionados con el tamaño del fruto, particularmente en frutos con una o pocas semillas, factores que afectasen al fruto, entre ellos las condiciones climáticas, podrían afectar también a las semillas, ya sea en tamaño, peso o número (CHIARUCCI *et al.*, 1993; JOHANSSON *et al.*, 1997; WERKER, 1997; GARCÍA *et al.*, 2000; KOLLMANN & PFLUGSHAUPT, 2001; ALCÁNTARA & REY, 2003; HERNÁNDEZ, 2009).

En este estudio, todas las especies mostraron variaciones significativas entre lotes en algún rasgo morfométrico, ya fueran lotes de la misma población y/o año o de procedencia variada. Por tanto, no es posible señalar un rasgo clave para identificar de forma precisa las semillas de una especie determinada, sino que deben tenerse en cuenta en conjunto, unido a características cualitativas (como forma, color, rugosidad, cicatrices).

AGRADECIMIENTOS

Nuestro agradecimiento a Valentín Pando, por su ayuda en los procedimientos estadísticos; a Baudilio Herrero por su labor en la recolección de frutos; y a María Hernández y Adoración Teruel por su trabajo en la toma de datos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCÁNTARA, J.M. & REY, P.J. 2003. Conflicting selection pressures on seed size: evolutionary ecology of fruit size in a bird-dispersed tree, *Olea europaea*. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 1168-1176.
- ALCÁNTARA, J.M., REY, P.J., VALERA, F. & SÁNCHEZ-LAFUENTE, A.M. 2000. Factors shaping the seedfall pattern of a bird-dispersed plant. *Ecology* 81: 1937-1950.
- BALLIAN, D. 2000. Preliminary study of variation in morphological characteristics of wild cherry (*Prunus avium*) seeds. *Sumarski List* 124: 271-278.
- BAS, J.M., GÓMEZ, C. & PONS, P. 2002. Caracterización morfológica y estructural de los frutos del aladierno (*Rhamnus alaternus* L.) en el noroeste de la Península Ibérica. *Studia Botanica* 21: 89-103.

- BUIDE, M.L., SÁNCHEZ, J.M. & GUITIÁN, J. 1998. Ecological characteristics of the flora of the Northwest Iberian Peninsula. *Plant Ecology* 135: 1-8.
- CASTROVIEJO, S. (coord.). 1986-2010. Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. 16t., en 17 vols. Real Jardín Botánico, C.S.I.C. Madrid.
- CERDÀ, A. & GARCÍA-FAYOS, P. 2002. The influence of seed size and shape on their removal by water erosion. *Catena* 48: 293-301.
- CERDÀ, A., GARRIGÓS, N. & GARCÍA-FAYOS, P. 2000. Erosión hídrica de semillas en relación con su forma y su tamaño. *Edafología* 7 (1): 97-106.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., ATRAMENTOWICZ, M., CHARLES-DOMINIQUE, M., GÉRARD, H., HLADIK, A., HLADIK, C.-M. & PRÉVOST, M.-F. 1981. Les mamifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 35: 341-435.
- CHIARUCCI, A., PACINI, E. & LOPPI, S. 1993. Influence of temperature and rainfall on fruit and seed production of *Arbutus unedo* L. *Botanical Journal of the Linnean Society* 111: 71-82.
- CLEVENGER, A.P. & PURROY, F.J. 1991. *Ecología del oso pardo en España*. CSIC. Madrid.
- DONATTI, C.I., GALETTI, M., PIZO, M.A., GUIMARÃES, P.R. & JORDANO, P. 2007. Living in the land of ghosts: fruit traits and the importance of large mammals as seed dispersers in the Pantanal, Brazil. En: Dennis *et al.* (eds.) *Seed Dispersal: Theory and its Application in a Changing World*. pp. 104-123. CAB International. Wallingford.
- ERIKSSON, O. & EHRLÉN, J. 1991. Phenological variation in fruit characteristics in vertebrate-dispersed plants. *Oecologia* 86:463-470.
- FENNER, M. & THOMPSON, K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press. Cambridge.
- FERNÁNDEZ, J.M. & RUÍZ DE AZÚA, N. 2005. Dieta y solapamiento trófico primaveral del zorro rojo *Vulpes vulpes* y de *Martes* sp. en simpatria en Álava (Norte de España). *Ecología* 19: 167-182.
- FORGET P.M., DENNIS, À.J., MAZER, S.J., JANSEN, P.A., KITAMURA, S., LAMBERT, J.E. & WESTCOTT, D.A. 2007. Seed Allometry and Disperser Assemblages in Tropical Rainforest: A Comparison of Four Floras on Different Continents. En: Dennis *et al.* (eds.). *Seed Dispersal: Theory and its Application in a Changing World*. pp. 5-36. CAB International. Wallingford.
- FORGET, P.M. & VANDER WALL, S.B. 2001. Scatter-hoarding rodents and marsupials: convergent evolution on diverging continents. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 65-67.
- FOSTER, S.A. 1986. On the adaptative value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review* 52: 260-299.
- FOWLER, J., COHEN, L. & JARVIS, P. 2001. *Practical Statistics for Field Biology*. Second Edition. John Wiley & Sons Ltd. Chichester.
- GARCÍA, D., ZAMORA, R., GÓMEZ, J.M. JORDANO, P. & HÓDAR, J.A. 2000. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *Journal of Ecology* 88: 436-446.
- GARCÍA, P. & OBESO, J.R. 1988. Incidencia de la endozoocoria en formaciones leñosas de la vegetación asturiana. *Revista de Biología de la Universidad de Oviedo* 6: 137-142.
- GAUTIER-HION, A., DUPLANTIER, J.M., QURIS, R., FEER, F., SOURD, C., DECOUX, J., DUBOST, G., EMMONS, L., ERARD, C., HECKETSWEILER, P., MOUNGAZI, A., ROUSSILHON, C. & THIOLLAY, J.M. 1985. Fruit characters as basis of fruit choice, and seed dispersal by a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65: 324-337.
- GÓMEZ, J.M., PUERTA-PIÑERO, C. & SCHUPP, E.W. 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia* 155:529-537.
- GORCHOV, D.L. 1990. Pattern, adaptation, and constraint in fruiting synchronic within vertebrate-dispersed woody plants. *Oikos* 58: 169-180.
- GRIME, J.P., HODGSON, J.G. & HUNT, R. 1988. *Comparative Plant Ecology. A Functional Approach to Common British Species*. Unwin-Hyman. London.

- GUIMARÃES, P.R. JR., GALETTI, M. & JORDANO, P. 2008. Seed Dispersal Anachronisms: Rethinking the Fruits Extinct Megafauna Ate. PLoS ONE 3(3): e1745. doi:10.1371/journal.pone.0001745
- HAMPE, A. 2003. Large-scale geographical trends in fruits traits of vertebrate-dispersed temperate plants. *Journal of Biogeography* 30: 487-496.
- HEDGE, S.G., GANESHAIA, K.N. & UMA SHAANKER, R. 1991. Fruit preference criteria by avian frugivores: Their implications for the evolution of clutch size in *Solanum pubescens*. *Oikos* 60: 20-26.
- HERNÁNDEZ, A. 1993. The role of birds and mammals in the dispersal ecology of *Rhamnus alpinus* (Rhamnaceae) in the Cantabrian Mountains. *Folia Zoologica* 42: 105-109.
- HERNÁNDEZ, A. 1997. Endozooecoria: las complejas relaciones entre frutos carnosos, semillas y animales. *Medio Ambiente en Castilla y León* 8: 2-9.
- HERNÁNDEZ, A. 2008. Cherry removal by seed-dispersing mammals: mutualism through commensal association with frugivorous birds. *Polish Journal of Ecology* 56: 127-138.
- HERNÁNDEZ, A. 2009. Birds and guelder rose *Viburnum opulus*: selective consumption and dispersal via regurgitation of small-sized fruits and seeds. *Plant Ecology* 203: 111-122.
- HERRERA, C.M. 1981. Fruit variation and competition for dispersers in natural population of *Smilax aspera*. *Oikos* 36: 51-58.
- HERRERA, C.M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63(3): 773-785.
- HERRERA, C.M. 1984a. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs* 54: 1-23.
- HERRERA, C.M. 1984b. Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* 65: 609-617.
- HERRERA, C.M. 1984c. Selective pressures on fruit seediness: Differential predation of fly larvae on the fruits of *Berberis hispanica*. *Oikos* 42: 16-170.
- HERRERA, C.M. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44: 132-141.
- HERRERA, C.M. 1986. Vertebrate-dispersed plants: Why they don't behave the way they should. En: A. Estrada & T.H. Fleming (eds.) *Frugivores and seed dispersal*. pp. 5-18. Junk. Dordrecht.
- HERRERA, C.M. 1987. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs* 57: 305-331.
- HERRERA, C.M. 2002a. Seed dispersal by vertebrates. En: C.M. Herrera & O. Pellmyr (eds.) *Plant-animal Interactions. An evolutionary Approach*. pp. 185-208. Blackwell Science. Oxford.
- HERRERA, C.M. 2002b. Correlated evolution of fruit and leaf size in bird-dispersed plants: species-level variance in fruit traits explained a bit further? *Oikos* 92: 426-432.
- HERRERA, C.M. 2004. Ecología de los pájaros frugívoros ibéricos. En: J.L. Tellería (ed.) *La Ornitología Hoy. Homenaje al Profesor Francisco Bernis Madrazo*. pp. 127-153. Editorial Complutense. Madrid.
- HERRERA, C.M. 2009. Multiplicity in Unity. *Plant Subindividual Variation and Interactions with Animals*. The University of Chicago Press. Chicago.
- HO, L.C. 1992. Fruit growth and sink strength. En: C. Marshall & J. Grace (eds.) *Fruit and Seed Production: aspects of development, environmental physiology and ecology*. pp. 101-124. Cambridge University Press. Cambridge.
- HORISON, I.H. 1973. Seed ecology, present and future. En: W. Heydecker (ed.) *Seed Ecology*. pp. 497-519. Butterworths. London.
- ISSELIN-NONDEDEU, F.; REY, F. & BÉDÉCARRATS, A. 2006. Contributions of vegetation cover and cattle hoof prints towards seed runoff control on ski pistes. *Ecological Engineering* 27: 193-201.
- JANZEN, D.H. & MARTIN, P.S. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science* 215: 19-27.

- JOHANSSON, A.K., KUUSISTO, P.H., LAAKSO, P.H., DEROME, K.K., SEPPONEN, P.J., KATAJISTO, J.K. & KALLIO, H.P. 1997. Geographical variations in seed oils from *Rubus chamaemorus* and *Empetrum nigrum*. *Phytochemistry* 44: 1421-1427.
- JORDANO, P. & SCHUPP, E.W. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70: 591-615.
- JORDANO, P. 1995a. Angiosperm fleshy fruit and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interaction. *American Naturalist* 145: 163-191.
- JORDANO, P. 1995b. Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb*. *Ecology* 76: 2627-2639.
- JORDANO, P. 2000. Fruits and frugivory. En: M. Fenner (ed.) *Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2ª edición. pp. 125-165. CABI Publishing, Wallingford.
- KELLY, C.K. 1993. Seed size and establishment conditions in tropical trees. *Oecologia* 94: 356-360.
- KOLLMANN, J. & PFLUGSHAUPT, K. 2001. Flower and fruit characteristics in small and isolated population of a fleshy fruited shrub. *Plant Biology* 3: 62-71.
- KOZLOWSKI, T. T. & GUNN, C.R. 1972. Importance and characteristics of seeds. En: T. T. Kozlowski (ed.) *Seed Biology*. pp. 1-20. Acad. Press. New York-London.
- LEE, T.D. 1988. Patterns of fruit and seed production. En: J. Lovett-Doust & L. Lovett-Doust (eds.) *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. pp. 179-202. Oxford University Press. New York.
- LEVEY, D.J., TEWKSBURY, J.J., IZHAKI, I., TSAHAR, E. & HAAK, D.C. 2007. Evolutionary ecology of secondary compounds in ripe fruit: case studies with capsaicin and emodin. En: Dennis *et al.* (eds.). *Seed Dispersal: Theory and its Application in a Changing World*. pp. 37-58. CAB International. Wallingford.
- LINDMAN, H. R. 1974. *Analysis of variance in complex experimental designs*. W. H. Freeman & Co. San Francisco.
- LORD, J.M. 2004. Frugivore gape size and the evolution of fruit size and shape in southern hemisphere floras. *Austral Ecology* 29: 430-436.
- MACK, A.L. 1993. The sizes of vertebrate-dispersed fruits: a Neotropical-Paleotropical comparison. *American Naturalist* 142: 840-856.
- MAZER, S.J. & WHEELWRIGHT, N.T. 1993. Fruit size and shape: allometry at different taxonomic levels in bird-dispersed plants. *Evolutionary Ecology* 7: 556-575.
- MILTON, J.S. (2001) *Estadística para biología y ciencias de la salud*. McGraw-Hill. Madrid.
- MOERMOND, T.C. & DENSLOW, J.S. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology and nutrition, with consequences for fruit selection. En: P.A. Buckley, M.S. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely & F.G. Buckley (eds.) *Neotropical Ornithologist*. pp. 865-897. American Ornithologist Union. Washington.
- MOLES A.T., ACKERLY, D.D., WEBB, C.O., TWEDDLE, J.C., DICKIE, J.B., PITMAN, A.J. & WESTOBY, M. 2005a. Factors that shape seed mass evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 102: 10540-10544.
- MOLES A.T., ACKERLY, D.D., WEBB, C.O., TWEDDLE, J.C., DICKIE, J.B. & WESTOBY, M. 2005b. A brief history of seed size. *Science* 307: 576-580.
- OBESO, J.R. 1998. Patterns of variation in *Ilex aquifolium* fruit traits related to fruit consumption by birds and seed predation by rodents. *Écoscience* 5: 463-469.
- PIZO, M.A., VON ALLMEN, C. & MORELLATO, L.P.C. 2006. Seed size variation in the palm *Euterpe edulis* and the effects of seed predators on germination and seedling survival. *Acta Oecologica* 29: 311-315.
- POESEN, J. 1987. Transport of rocks fragments by rill flow: a field study. *Catena Supplement* 8: 35-54.
- REES, M. 1996. Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351: 1299-1308.

- REY, P.J., GUTIERREZ, J.E., ALCÁNTARA, J.M. & VALERA, F. 1997. Fruit size in wild olives: implication for avian seed dispersal. *Functional Ecology* 11: 611-618.
- SALISBURY, E. 1974. Seed size and mass in relation to environment. *Proceedings of the Royal Society London B* 186: 83-88.
- SCHAEFER, H.M. & SCHAEFER, V. 2007. The evolution of Visual Fruit Signals: Concepts and Constrains. En: Dennis *et al.* (eds.). *Seed Dispersal: Theory and its Application in a Changing World*. pp. 5-36. CAB International. Wallingford.
- SCHLICHTING, C.D. & DEVLIN, B. 1992. Pollen and ovule sources affect seed production of *Lobelia cardinalis* (Lobeliaceae). *American Journal of Botany* 79: 891-898.
- SNOW, B. & SNOW, D. 1988. *Birds and Berries*. Poyser. Calton.
- STEPHENSON, A.W. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253-279.
- THOMPSON, K., BAND, S.R. & HODGSON, J.G. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* 7: 236- 241.
- UMA SHAANKER, R., GANESHAIA, K.N. & BAWA, K.S. 1988. Parent-offspring conflict, sibling rivalry, and brood size patterns in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:177-205.
- WERKER, E. 1997. *Seed Anatomy*. Gebrüder Borntraeger. Berlin.
- WESTOBY, M., LEISHMAN, M. & LORD, M. 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 351: 1309-1318.
- WHEELWRIGHT, N.T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66: 808-818.

Familia	Especie	Lotes	Tipo de fruto	Nº semillas/fruto	DS	L (mm)
Anacardiaceae	<i>Pistacia terebinthus</i>	3	drupa	1,0	-	6,01
Aquifoliaceae	<i>Ilex aquifolium</i>	4	drupáceo	3,4	0,6	5,85
Araceae	<i>Arum italicum</i>	5	baya	2,4	1,4	4,45
Araliaceae	<i>Hedera helix</i>	4	bacciforme	2,1	1,0	5,23
Berberidaceae	<i>Berberis vulgaris</i>	4	baya	1,4	0,6	5,11
Caprifoliaceae	<i>Lonicera alpigena</i>	2	baya	2,8	1,6	6,07
	<i>Lonicera etrusca</i>	2	baya	2,3	1,5	4,26
	<i>Lonicera implexa</i>	2	baya	2,5	1,4	4,31
	<i>Lonicera periclymenum</i>	5	baya	3,5	2,1	3,70
	<i>Lonicera pyrenaica</i>	3	baya	6,4	2,4	2,28
	<i>Lonicera xylosteum</i>	4	baya	2,6	1,3	2,87
	<i>Sambucus ebulus</i>	4	drupa	3,2	0,5	2,66
	<i>Sambucus nigra</i>	4	drupa	2,9	0,3	3,30
	<i>Sambucus racemosa</i>	4	drupa	2,9	0,3	3,38
	<i>Viburnum lantana</i>	4	drupa	1,0	-	6,53
	<i>Viburnum opulus</i>	5	drupa	1,0	-	7,63
	<i>Viburnum tinus</i>	4	drupa	1,0	-	5,61
Caryophyllaceae	<i>Cucubalus baccifer</i>	3	bacciforme	23,9	12,0	1,84
Celastraceae	<i>Euonymus europaeus</i>	4	cápsula con semillas ariladas	3,2	1,3	5,53
Cornaceae	<i>Cornus sanguinea</i>	4	drupáceo	1,0	-	4,83
Cucurbitaceae	<i>Bryonia dioica</i>	5	bacciforme	3,4	1,2	4,72
Cupressaceae	<i>Juniperus communis</i>	4	gálbulo	2,4	0,7	4,29
	<i>Juniperus oxycedrus</i>	4	gálbulo	2,4	0,8	5,98
	<i>Juniperus phoenicea</i>	4	gálbulo	7,0	2,9	4,26
	<i>Juniperus sabinia</i>	3	gálbulo	1,4	0,6	4,39
	<i>Juniperus thurifera</i>	4	gálbulo	3,4	1,5	5,17
Dioscoreaceae	<i>Tamus communis</i>	5	baya	4,1	1,4	3,07
Ericaceae	<i>Arbutus unedo</i>	4	baya	15,7	7,4	3,16
	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	4	drupa	4,7	1,2	3,96
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	4	baya	27,9	20,7	1,36
	<i>Vaccinium uliginosum</i>	2	baya	10,2	8,2	1,24

Apéndice 1. Especies de plantas con frutos carnosos estudiadas, tipos de fruto, y valores medios y desviación estándar del número de semillas por fruto, y de las dimensiones, peso e índices de aplanamiento y circularidad de las semillas. El número de frutos y semillas considerados para cada especie y lote en cada variable fueron: N° de semillas/fruto: n = 30 frutos; Longitud: n = 10 semillas; Anchura: n=10 semillas; Espesor: n = 10 semillas; Peso de 10 semillas: n = 3 grupos. L-Longitud media, A-Anchura media, E-Espesor medio, P-Peso medio, IA-Índice de Aplanamiento medio, IC-Índice de Circularidad medio, DS-Desviación estándar.

DS	A (mm)	DS	E (mm)	SD	P (g)	DS	IA	DS	IC	DS
0,72	4,29	0,28	3,10	0,19	0,0244	0,0046	1,66	0,09	1,40	0,11
0,42	3,84	0,32	2,61	0,16	0,0256	0,0029	1,86	0,15	1,54	0,17
0,45	4,03	0,56	3,51	0,64	0,0386	0,0149	1,23	0,16	1,12	0,17
0,51	3,60	0,54	2,69	0,54	0,0289	0,0088	1,69	0,28	1,47	0,16
0,43	2,22	0,16	1,49	0,23	0,0099	0,0017	2,50	0,40	2,31	0,24
0,26	4,31	0,21	1,72	0,21	0,0254	0,0035	3,06	0,33	1,41	0,08
0,39	3,13	0,21	1,33	0,15	0,0088	0,0007	2,81	0,43	1,37	0,15
0,25	3,63	0,22	1,71	0,15	0,0146	0,0007	2,33	0,17	1,19	0,08
0,52	2,44	0,31	1,19	0,20	0,0055	0,0006	2,64	0,55	1,52	0,14
0,15	1,56	0,12	0,94	0,06	0,0017	0,0002	2,05	0,17	1,47	0,12
0,30	2,30	0,21	0,98	0,13	0,0036	0,0008	2,67	0,35	1,26	0,14
0,19	1,81	0,26	1,14	0,13	0,0019	0,0008	1,98	0,19	1,49	0,22
0,34	1,73	0,19	0,84	0,09	0,0025	0,0002	3,04	0,42	1,93	0,26
0,29	1,75	0,16	1,09	0,12	0,0031	0,0003	2,39	0,35	1,95	0,28
0,45	5,34	0,43	1,91	0,21	0,0339	0,0046	3,15	0,33	1,23	0,14
0,70	6,59	0,65	1,61	0,23	0,0370	0,0099	4,72	2,13	1,17	0,17
0,60	4,41	0,32	4,10	0,30	0,0459	0,0054	1,23	0,15	1,28	0,16
0,09	1,50	0,07	1,10	0,08	0,0014	0,0005	1,53	0,13	1,23	0,06
0,94	3,34	0,56	2,68	0,65	0,0292	0,0111	1,71	0,29	1,67	0,19
0,76	4,38	0,74	4,28	0,65	0,0566	0,0263	1,08	0,08	1,11	0,06
0,30	3,19	0,22	1,84	0,20	0,0137	0,0011	2,18	0,28	1,48	0,15
0,47	2,84	0,59	2,35	0,44	0,0144	0,0044	1,54	0,17	1,56	0,30
0,62	4,11	0,79	3,32	0,57	0,0415	0,0123	1,55	0,23	1,50	0,29
0,74	2,27	0,36	1,88	0,32	0,0085	0,0019	1,75	0,23	1,90	0,27
0,45	3,23	0,45	2,65	0,43	0,0151	0,0048	1,46	0,20	1,38	0,17
0,70	3,91	0,78	3,00	0,74	0,0373	0,0106	1,56	0,26	1,35	0,19
0,29	3,12	0,18	3,10	0,14	0,0212	0,0021	1,00	0,05	0,98	0,07
0,45	1,54	0,19	0,94	0,15	0,0028	0,0005	2,59	0,60	2,07	0,33
0,37	2,78	0,37	1,68	0,27	0,0090	0,0018	2,06	0,34	1,45	0,23
0,12	0,80	0,12	0,54	0,10	0,0002	0,0001	2,08	0,43	1,74	0,29
0,12	0,58	0,04	0,50	0,07	0,0002	0,0002	1,84	0,30	2,13	0,25

Appendix 1. Fleshy fruited plant species, type of fruit, and mean and standard deviation for number of seed per fruit, seed length, seed width, seed thickness, seed weight, and seed shape indexes. The number of fruits and seeds considered within each species and sample for each parameter was: No. seeds/fruit: n = 30 fruits; Length: n = 10 seeds; Width: n = 10 seeds; Thickness: n = 10 seeds; 10 seeds weight: n = 3 groups. L-Mean Length, A-Mean Width, E-Mean Thickness, P-Mean Weight, IA-Mean Flatness Index, IC-Mean Eccentricity Index, DS-Standard deviation.

(Continúa en página siguiente)

(Viene de página anterior)

Familia	Especie	Lotes	Tipo de fruto	Nº semillas/fruto	DS	L (mm)
Grossulariaceae	<i>Ribes alpinum</i>	1	baya	6,9	2,0	2,58
	<i>Ribes petraeum</i>	2	baya	1,3	1,4	3,01
	<i>Ribes uva-crispa</i>	2	baya	11,7	5,8	2,96
Lauraceae	<i>Laurus nobilis</i>	4	baya	1,0	-	11,20
Liliaceae	<i>Ruscus aculeatus</i>	4	baya	1,5	0,6	7,45
Oleaceae	<i>Jasminum fruticans</i>	4	baya	1,3	0,4	5,40
	<i>Ligustrum vulgare</i>	5	baya	1,7	0,9	4,52
	<i>Phillyrea angustifolia</i>	3	drupa	1,0	-	4,32
	<i>Phillyrea latifolia</i>	2	drupa	1,0	-	4,69
Rhamnaceae	<i>Frangula alnus</i>	4	drupa	2,0	0,8	5,04
	<i>Rhamnus alaternus</i>	2	drupáceo	2,6	0,7	4,85
	<i>Rhamnus alpina</i>	4	drupáceo	2,9	0,3	4,51
	<i>Rhamnus cathartica</i>	4	drupáceo	2,3	0,8	4,48
	<i>Rhamnus saxatilis</i>	1	drupáceo	2,1	0,3	4,10
Rosaceae	<i>Amelanchier ovalis</i>	5	pomo	3,8	2,3	3,94
	<i>Cotoneaster integerrimus</i>	4	pomo	3,4	0,6	3,78
	<i>Crataegus laevigata</i>	1	pomo	2,0	0,2	5,21
	<i>Crataegus monogyna</i>	4	pomo	1,0	-	6,41
	<i>Malus sylvestris</i>	4	pomo	3,7	3,0	5,93
	<i>Prunus avium</i>	4	drupa	1,0	-	9,05
	<i>Prunus lusitanica</i>	4	drupa	1,0	-	9,48
	<i>Prunus mahaleb</i>	4	drupa	1,0	-	6,98
	<i>Prunus padus</i>	4	drupa	1,0	-	5,66
	<i>Prunus spinosa</i>	4	drupa	1,0	-	9,25
	<i>Pyrus pyraster</i>	4	pomo	0,9	0,6	5,94
	<i>Rosa canina</i>	4	cinorrodon	14,5	6,2	4,78
	<i>Rubus idaeus</i>	4	polidrupa	26,5	12,2	2,23
	<i>Rubus ulmifolius</i>	4	polidrupa	34,3	11,3	2,59
	<i>Sorbus aria</i>	4	pomo	2,7	1,2	5,76
	<i>Sorbus aucuparia</i>	4	pomo	2,3	1,3	3,88
	<i>Sorbus chamaemespilus</i>	2	pomo	1,5	0,7	6,96
<i>Sorbus domestica</i>	2	pomo	3,7	1,3	6,18	
<i>Sorbus torminalis</i>	5	pomo	2,6	1,3	5,72	

Apéndice 1. Especies de plantas con frutos carnosos estudiadas, tipos de fruto, y valores medios y desviación estándar del número de semillas por fruto, y de las dimensiones, peso e índices de aplanamiento y circularidad de las semillas. El número de frutos y semillas considerados para cada especie y lote en cada variable fueron: N° de semillas/fruto: n = 30 frutos; Longitud: n = 10 semillas; Anchura: n=10 semillas; Espesor: n = 10 semillas; Peso de 10 semillas: n = 3 grupos. L-Longitud media, A-Anchura media, E-Espesor medio, P-Peso medio, IA-Índice de Aplanamiento medio, IC-Índice de Circularidad medio, DS-Desviación estándar.

DS	A (mm)	DS	E (mm)	SD	P (g)	DS	IA	DS	IC	DS
0,25	1,82	0,28	1,29	0,15	0,0034	0,0000	1,73	0,24	1,46	0,35
0,22	2,41	0,36	1,56	0,25	0,0071	0,0003	1,78	0,36	1,27	0,21
0,37	1,83	0,25	1,23	0,21	0,0041	0,0003	2,01	0,47	1,66	0,36
1,09	9,14	1,12	8,77	1,07	0,4726	0,2069	1,17	0,09	1,24	0,19
0,61	5,83	1,06	6,31	0,63	0,2076	0,0333	1,06	0,13	1,32	0,26
0,63	4,65	0,45	2,13	0,47	0,0297	0,0097	2,43	0,39	1,16	0,08
0,60	3,10	0,48	1,86	0,32	0,0147	0,0054	2,10	0,40	1,47	0,16
0,37	3,45	0,34	3,37	0,34	0,0184	0,0048	1,15	0,04	1,25	0,08
0,36	4,00	0,38	3,99	0,29	0,0290	0,0050	1,09	0,03	1,18	0,08
0,28	4,32	0,33	2,22	0,18	0,0208	0,0028	2,11	0,17	1,17	0,07
0,28	2,54	0,13	1,85	0,18	0,0103	0,0005	2,01	0,21	1,91	0,12
0,34	2,56	0,32	1,37	0,13	0,0072	0,0030	2,60	0,21	1,77	0,12
0,31	2,79	0,39	2,44	0,35	0,0132	0,0019	1,49	0,21	1,60	0,27
0,12	2,38	0,18	1,94	0,10	0,0092	0,0004	1,67	0,07	1,73	0,11
0,38	2,37	0,25	1,26	0,18	0,0065	0,0013	2,57	0,58	1,67	0,18
0,43	2,72	0,44	1,89	0,24	0,0089	0,0026	1,74	0,26	1,41	0,21
0,15	4,54	0,24	3,00	0,28	0,0409	0,0026	1,64	0,14	1,15	0,06
0,42	4,74	0,47	4,61	0,38	0,0787	0,0159	1,21	0,07	1,36	0,12
0,67	3,78	0,41	2,31	0,27	0,0230	0,0089	2,13	0,27	1,58	0,18
1,08	7,64	1,07	6,09	0,89	0,1976	0,0601	1,38	0,12	1,20	0,15
0,46	5,87	0,34	5,34	0,34	0,0786	0,0162	1,43	0,09	1,60	0,16
0,73	5,58	0,41	4,56	0,42	0,0659	0,0111	1,38	0,07	1,25	0,12
0,67	4,50	0,40	4,13	0,45	0,0443	0,0144	1,23	0,09	1,26	0,10
0,66	7,39	0,59	5,31	0,33	0,1839	0,0242	1,57	0,09	1,26	0,09
0,72	3,22	0,29	1,92	0,30	0,0182	0,0023	2,44	0,42	1,86	0,29
0,43	2,88	0,40	2,34	0,35	0,0161	0,0023	1,67	0,24	1,69	0,27
0,28	1,34	0,13	1,02	0,13	0,0016	0,0004	1,77	0,23	1,66	0,16
0,23	1,69	0,19	1,10	0,15	0,0025	0,0005	1,98	0,28	1,55	0,18
0,48	2,92	0,29	1,85	0,38	0,0175	0,0038	2,43	0,46	1,99	0,19
0,25	1,87	0,21	1,00	0,14	0,0045	0,0010	2,95	0,48	2,11	0,30
0,45	3,36	0,42	2,25	0,36	0,0255	0,0034	2,36	0,44	2,10	0,25
0,69	4,98	0,78	1,60	0,11	0,0226	0,0076	3,50	0,38	1,25	0,10
0,42	3,21	0,25	2,04	0,30	0,0201	0,0013	2,24	0,38	1,79	0,18

Appendix 1. Fleshy fruited plant species, type of fruit, and mean and standard deviation for number of seed per fruit, seed length, seed width, seed thickness, seed weight, and seed shape indexes. The number of fruits and seeds considered within each species and sample for each parameter was: No. seeds/fruit: n = 30 fruits; Length: n = 10 seeds; Width: n = 10 seeds; Thickness: n = 10 seeds; 10 seeds weight: n = 3 groups. L-Mean Length, A-Mean Width, E-Mean Thickness, P-Mean Weight, IA-Mean Flatness Index, IC-Mean Eccentricity Index, DS-Standard deviation.

(Continúa en página siguiente)

(Viene de página anterior)

Familia	Especie	Lotes	Tipo de fruto	Nº semillas/fruto	DS	L (mm)
Rubiaceae	<i>Rubia peregrina</i>	4	esquizocarpo	1,0	0,1	3,76
Santalaceae	<i>Osyris alba</i>	4	drupáceo	1,0	_	5,79
Smilacaceae	<i>Smilax aspera</i>	4	baya	1,6	0,7	4,01
Solanaceae	<i>Atropa belladonna</i>	4	baya	130,4	36,8	1,71
	<i>Solanum dulcamara</i>	6	baya	28,8	8,7	2,29
Taxaceae	<i>Taxus baccata</i>	4	semilla con arilo	1,0	-	6,72
Thymelaeaceae	<i>Daphne gnidium</i>	5	bacciforme	1,0	-	3,88
	<i>Daphne laureola</i>	1	bacciforme	1,0	-	5,31
	<i>Daphne mezereum</i>	1	bacciforme	1,0	-	5,21
Viscaceae	<i>Viscum album</i>	4	bacciforme	1,0	-	4,04
Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i>	4	baya	1,7	0,9	5,89

Apéndice 1. Especies de plantas con frutos carnosos estudiadas, tipos de fruto, y valores medios y desviación estándar del número de semillas por fruto, y de las dimensiones, peso e índices de aplanamiento y circularidad de las semillas. El número de frutos y semillas considerados para cada especie y lote en cada variable fueron: N^o de semillas/fruto: n = 30 frutos; Longitud: n = 10 semillas; Anchura: n=10 semillas; Espesor: n = 10 semillas; Peso de 10 semillas: n = 3 grupos. L-Longitud media, A-Anchura media, E-Espesor medio, P-Peso medio, IA-Índice de Aplanamiento medio, IC-Índice de Circularidad medio, DS-Desviación estándar.

DS	A (mm)	DS	E (mm)	SD	P (g)	DS	IA	DS	IC	DS
0,56	3,53	0,54	2,44	0,43	0,0202	0,0067	1,51	0,13	1,07	0,06
0,45	5,76	0,38	5,67	0,38	0,0907	0,0110	1,02	0,05	1,01	0,09
0,24	3,75	0,40	3,41	0,62	0,0368	0,0085	1,17	0,18	1,08	0,12
0,12	1,40	0,13	0,89	0,10	0,0011	0,0002	1,77	0,25	1,23	0,09
0,20	1,99	0,16	0,67	0,08	0,0015	0,0002	3,21	0,40	1,16	0,08
0,56	4,73	0,22	4,37	0,29	0,0701	0,0072	1,31	0,07	1,42	0,13
0,29	2,45	0,17	2,34	0,17	0,0079	0,0011	1,36	0,07	1,59	0,14
0,32	3,15	0,10	3,02	0,14	0,0143	0,0017	1,40	0,04	1,69	0,07
0,27	4,49	0,10	4,46	0,10	0,0474	0,0009	1,09	0,02	1,16	0,05
1,05	3,56	1,06	1,04	0,28	0,0130	0,0079	3,75	0,93	1,16	0,16
0,97	3,81	0,44	2,69	0,45	0,0272	0,0102	1,82	0,14	1,55	0,22

Appendix 1. Fleshy fruited plant species, type of fruit, and mean and standard deviation for number of seed per fruit, seed length, seed width, seed thickness, seed weight, and seed shape indexes. The number of fruits and seeds considered within each species and sample for each parameter was: No. seeds/fruit: n = 30 fruits; Length: n = 10 seeds; Width: n = 10 seeds; Thickness: n = 10 seeds; 10 seeds weight: n = 3 groups. L-Mean Length, A-Mean Width, E-Mean Thickness, P-Mean Weight, IA-Mean Flatness Index, IC-Mean Eccentricity Index, DS-Standard deviation.