LA PRODUCCIÓN DE FRUTOS CARNOSOS EN DOS ESPINALES DEL NOROESTE DE ESPAÑA

por

MARCELINO FUENTES *

Resumen

FUENTES, M. (1991). La producción de frutos carnosos en dos espinales del noroeste de España. *Anales Jard. Bot. Madrid* 49(1): 83-93.

Se estudiaron la magnitud y estacionalidad de la producción de frutos carnosos en dos espinales del Bierzo (León, España). Los dos espinales difieren en la cobertura de las plantas productoras de frutos carnosos y, en consecuencia, en la producción total de frutos carnosos: 8×10^5 frutos maduros/Ha en uno de ellos (estudiado en 1988-89) y 8×10^4 frutos maduros/Ha en el otro (estudiado en 1989-90). Estas cifras contrastan con la ausencia casi total de frutos carnosos en los encinares adyacentes. El máximo de disponibilidad de fruto maduro ocurrió a principios de noviembre (1988) o finales de octubre (1989). Los frutos más abundantes son los de *Lonicera etrusca, Rubus* spp., *Rosa micrantha, Cornus sanguinea, Crataegus monogyna* y *Rubia peregrina.* Se discute el posible papel de la dispersión de semillas por las aves frugívoras en la conformación de esta comunidad.

Palabras clave: Producción de frutos, fenología de fructificación, dispersión de semillas, noroeste de España.

Abstract

FUENTES, M. (1991). Production of fleshy fruits in two thorn shrublands in northwestern Spain. *Anales Jard. Bot. Madrid* 49(1): 83-93 (in Spanish).

The magnitude and seasonality of fleshy fruit production was studied in each of two small (5 and 3 Ha) thorn shrublands of El Bierzo (León, northwestern Spain). These shrublands, mainly composed of *Crataegus monogyna, Rosa micrantha, Lonicera etrusca, Rubus* spp., *Cornus sanguinea* and *Quercus ilex,* constitute early successional stages of the mediterranean evergreen oak woodlands *(Quercus ilex, Arbutus unedo)* which grow on limestone soils in the study area. Data were obtained by combining information from periodic fruit counts in a sample of tagged plants of each species and fruit censuses in transects placed randomly throughout each site. Site A was studied in the 1988-89 fruiting season and site B in the 1989-90 season.

Total production in the whole annual cycle reached 8×10^5 ripe fruits/Ha, equivalent to 445 kg fresh weight and 160 kg dry weight, in site A and 8×10^4 ripe fruits/Ha, equivalent to 38.2 kg fresh weight and 15.9 kg dry weight, in site B. Qualitative observations of fruit production in site A during 1989-1990 indicated that the number of fruits produced was similar or greater than that of 1988-89 in the same site. Both percent cover and average plant size of fleshy fruit producing species were much greater in site A than in site B, as a result of the latter being older than the former; this fact accounted for the differences between the sites in the figures of fruit production. *Crataegus monogyna, Rosa micrantha, Rubus* spp., *Cornus*

* Área de Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Santiago. 15071 Santiago de Compostela.

sanguinea, Rubia peregrina and *Lonicera etrusca* accounted for most of the production. *Cornus sanguinea* and *Rubia peregrina* fruits were relatively more abundant and *Lonicera etrusca* less so in site A than in site B. Maximum fruit availability occurred in early November (site A, 1988, with more than 200000 fruits/Ha) or late October (site B, 1989, with more than 35000 fruits). Noticeable numbers of ripe fruits were present for seven (site A in 1988-89) and nine (site B in 1989-90) months.

The quantities mentioned contrasted with the extremely low production found in adjacent evergreen oak woodlands, and lay between those reported for southern Spanish Mediterranean shrublands and temperate deciduous woods. The spatial pattern of fruit abundance is similar to that of temperate deciduous woods: high concentrations in forest edges and clearings and low abundance in the forest interior. The possible role of seed dispersal by fruit-eating birds in shaping this community is discussed.

Key words: Fruit production, fruiting phenology, seed dispersal, northwestern Spain.

INTRODUCCIÓN

La producción de frutos carnosos suele estar concentrada en el tiempo —con ciclos anuales en los que se suceden períodos de gran abundancia y de escasez de frutos— y en el espacio, contrastando áreas relativamente pequeñas en las que abundan las plantas productoras de frutos carnosos con extensiones mayores en las que éstas son escasas. Esta heterogeneidad temporal y espacial es un factor muy importante en los procesos demográficos de las plantas productoras de frutos carnosos (LEVEY, 1988; MALMBORG & WILLSON, 1988; MURRAY, 1988) y en la ecología de los animales que se alimentan de frutos y actúan como dispersantes de las semillas (TERBORGH, 1986; LEVEY, 1988; BLAKE & LOISELLE, 1991).

La escala en la que ocurren estas variaciones espaciales y temporales en la producción de frutos carnosos es muy distinta en diferentes ecosistemas. En los bosques templados de latitudes medias se dan cambios abruptos, al pasar de unos hábitats a otros: en los claros y bordes del bosque pueden alcanzarse densidades considerables de frutos carnosos, mientras en el bosque maduro la producción es por lo general muy escasa (SHERBURNE, 1972; BAIRD, 1980; SORENSEN, 1981; GUITIÁN, 1984; BLAKE & HOPPES, 1986). Las etapas iniciales de la sucesión en estas comunidades se caracterizan por una incidencia mucho mayor, respecto a las fases maduras, de arbustos productores de frutos carnosos (MARKS, 1974; SMITH, 1975; CANHAM & MARKS, 1985; FENNER, 1987). En los bosques tropicales ocurre algo similar, pero las diferencias entre los claros y el bosque maduro son menos marcadas (HERRERA, 1985; LEVEY, 1988; BLAKE & LOISELLE, 1991). En cambio, en otros hábitats, como ciertos matorrales mediterráneos del sur de España, se producen grandes cantidades de fruto carnoso de forma continua y uniforme en amplias extensiones (HERRERA, 1984a; JORDANO, 1984). En estas comunidades las plantas productoras de frutos carnosos reemplazan a arbustos productores de frutos secos, dominantes en las etapas iniciales de la sucesión (HOUSSARD & *al.*, 1980; HERRERA, 1984a, b; JORDANO, 1984).

La producción de frutos carnosos por unidad de superficie es también muy distinta según los ecosistemas de que se trate. Se ha encontrado un gradiente que va desde las cantidades relativamente bajas de los bosques templados de latitudes medias hasta el bosque tropical lluvioso, pasando por ciertos matorrales mediterráneos y el bosque caducifolio tropical y subtropical (HERRERA, 1985).

En este trabajo se estudian la magnitud y fenología de la producción de fruto en dos espinales del noroeste de España, aportando además datos sobre la varia-

ción espacial en la producción entre los espinales y los encinares que los rodean. Estas comunidades están situadas en una zona de transición entre las regiones mediterránea y eurosiberiana, por lo que puede resultar interesante comparar su producción de frutos con la de hábitats previamente estudiados de cada una de esas regiones.

ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

Se llevó a cabo el estudio en las cercanías de La Barosa (Carucedo, León; 42°30' N, 6°51' O; 550-600 m de altitud s.n.m.). La temperatura media anual en Villafranca del Bierzo, distante 11 km de la zona de estudio y situada a similar altitud, es de 12,3 °C, y la precipitación anual de 901 mm. La vegetación natural de la zona está constituida por encinares y sus comunidades de sustitución (IZCO *& al.*, 1989). Los espinales son matorrales de sustitución del encinar en terrenos calizos. Poseen una diversidad relativamente alta de especies de arbustos, la mayoría de las cuales producen frutos carnosos (GUITIÁN & GUITIÁN, 1990). Se estudiaron dos espinales: uno, en adelante el "espinal A", solo en la temporada de fructificación de 1988-1989, y otro, en adelante el "espinal B", solo en la temporada 1989-1990. También se hicieron algunas observaciones —de carácter cualitativo— sobre la producción de frutos carnosos del espinal A en la temporada 1989-1990, que solo comentaré brevemente.

El espinal A, de unas 5 Ha, se encuentra entre un encinar *(Quercus ilex, Arbutus unedo)* sobre calizas, orientado al norte y un hábitat de prados y cultivos abandonados. Las especies más abundantes, *Crataegus monogyna* y *Rosa micrantha,* forman una masa muy densa, de unos 4 m de altura, de la que sobresalen algunas encinas. También es muy abundante en algunos puntos del espinal *Cornus sanguinea,* con una talla de hasta 4-5 m. Hay una mayor abundancia relativa de *Prunus spinosa, Rosa micrantha, Daphne gnidium* y *Cytisus scoparius* en las zonas más abiertas, y de *Quercus ilex* y *Arbutus unedo* en las más cercanas al encinar. GUITIÁN & GUITIÁN (1990) aportan datos sobre la estructura de la vegetación de esta parcela y sobre la fenología de fructificación de las especies productoras de frutos carnosos.

El espinal B tiene 3 Ha y se encuentra en el interior de un encinar. Este espinal se ha comenzado a desarrollar más recientemente, por lo que la cobertura de vegetación leñosa es mucho menor que la de la parcela A. Una gran parte de la superficie de esta parcela es suelo desnudo o está ocupada por herbáceas o arbustos no productores de frutos carnosos, como *Cytisus scoparius.* Todas las especies productoras de frutos carnosos, salvo *Lonicera etrusca,* son más escasas y tienen menor porte (por lo general no sobrepasan los 2-3 m de altura) que en el espinal A. *Crataegus monogyna* y *Rosa micrantha* son también en esta parcela las especies más abundantes. *Cornus sanguinea* está representado por sólo dos clones.

Para estimar la producción de fruto en el espinal A se contaron, en dos fechas de 1988, todos los frutos presentes en 21 transectos de 10 m^2. En el espinal B se contaron en una fecha de 1989 todos los frutos de *Crataegus monogyna, Rosa* spp. y *Rubia peregrina* presentes en 215 semicírculos de 1,5 m de radio. En las dos parcelas para las especies muy escasas, y en el espinal B, también para *Lonicera etrusca* y *Rubus ulmifolius,* se contaron directamente todas las infrutescencias o

frutos presentes en todo el espinal. Combinando estos datos de abundancia con la información fenológica obtenida mediante el seguimiento periódico (cada 6-15 días, según la especie) de frutos en plantas marcadas, se pudo trazar la curva de disponibilidad de frutos maduros a lo largo del año para cada especie (para una detallada discusión de este método, ver JORDANO, 1984). En la tabla 1 pueden verse los tamaños de muestra utilizados para el seguimiento de los frutos. Las especies del género *Rubus* en el espinal A (que no fueron identificadas) y del género *Rosa* (que incluye las especies o formas *R. micrantha, R. pouzinii, R. nitidula, R. corymbifera, R. squarrosa* y *R. canina)* se tratan conjuntamente.

Para calcular la producción de biomasa se tomaron los datos de peso de los frutos de una muestra de 30 frutos de cada especie.

RESULTADOS

En el espinal A, durante la temporada 1988-1989, maduraron 866.500 frutos/Ha, que equivalen a 445 kg de masa fresca y 160 kg de masa seca. Seis "especies" (tomando cada uno de los géneros *Rubus* y *Rosa* como una especie) superan el 1 % de la producción total (tabla 1). Produjeron cantidades menores *Lonicera etrusca, Lonicera periclymenum, Pistacia terebinthus, Prunus spinosa, Daphne gnidium, Hedera helix* y otras especies muy escasas en el área de estudio.

TABLA 1

TAMAÑO DE MUESTRA PARA LA ESTIMACIÓN DE LA VARIACIÓN TEMPORAL DE LA DISPONIBILIDAD DE FRUTO MADURO (a, NÚMERO DE PLANTAS MARCADAS; b, NÚMERO DE FRUTOS SEGUIDOS) Y PRODUCCIÓN ANUAL (c, EN MILES DE FRUTOS POR HA), PARA LAS ESPECIES QUE SUPERAN EL 1% DE LA PRODUCCION TOTAL DE LA COMUNIDAD

Especie	Espinal A			Espinal B		
	a	b	c	a	b	c
Cornus sanguinea	1	1.032	161	2	977	1
Crataegus monogyna	14	4.839	182	11	2.159	31
Lonicera etrusca				10	1.280	12
Prunus spinosa	6	589	8			
Rosa spp. [1]	17	2.509	159	33	1.697	23
Rubia peregrina	24	4.274	104	16	754	5
Rubus spp. [2]	18	3.631	193	8	1.445	13

[1] Principalmente, *Rosa micrantha.*
[2] En el espinal B, *Rubus ulmifolius.*

Si se excluye a especies muy escasas que produjeron frutos al principio del verano y a *Hedera helix,* que presentó frutos hasta principios de abril, en el espinal hubo frutos maduros durante siete meses (ver también GUITIAN & GUITIÁN, 1990). El máximo número de frutos se alcanzó en la primera semana de noviembre, con más de 200.000 frutos/Ha (fig. 1A). El máximo de biomasa de frutos se alcanzó a mediados de octubre (fig. 2A).

Durante la temporada 1989-1990, en el espinal B maduraron 86.000 frutos maduros/Ha, que equivalen a 38,2 kg de masa fresca y 15,9 de masa seca. Seis especies *(Lonicera etrusca, Cornus sanguinea, Rubus ulmifolius, Crataegus monogyna, Rosa micrantha* y *Rubia peregrina)* superaron el 1% de la producción total (tabla 1). *Prunus mahaleb, Prunus spinosa, Lonicera periclymenum, Pistacia terebinthus, Tamus communis* y *Daphne gnidium* produjeron cantidades inferiores a 50 frutos maduros/Ha. Otras especies de *Rosa (R. pouzinii, R. canina* y *R. nitidula)* y *Rubus* (sin identificar) produjeron también pequeñas cantidades de frutos.

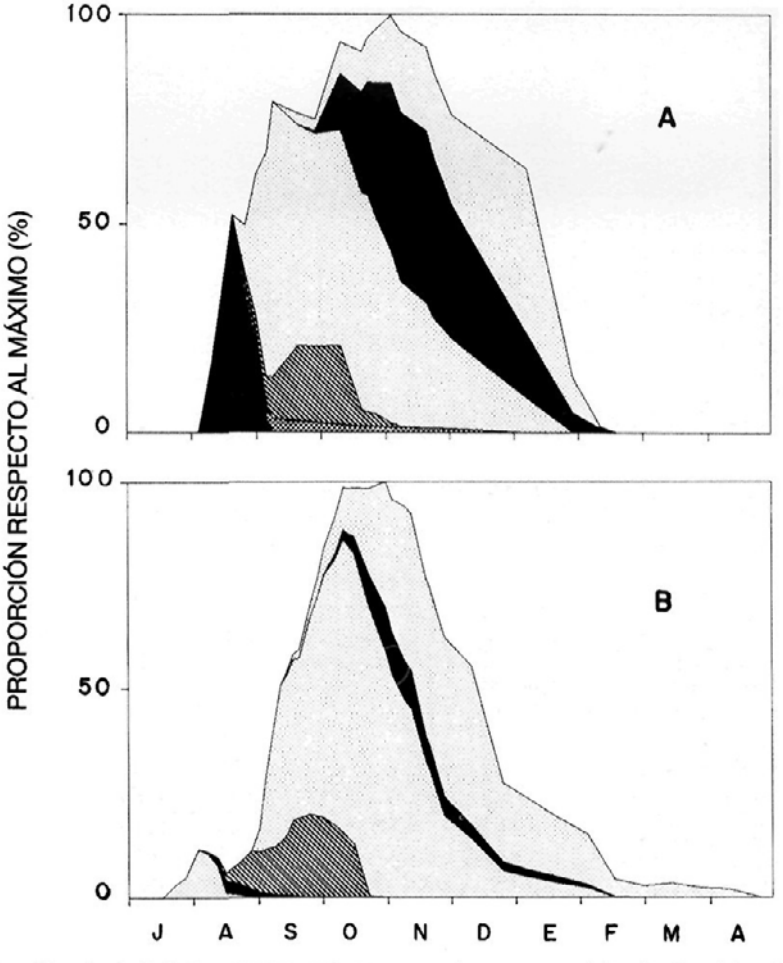

Fig. 1.—Abundancia de frutos carnosos maduros, expresada como porcentaje sobre la máxima disponibilidad de frutos, de las distintas especies a lo largo del tiempo en el espinal A (estudiado en 1988-89) y el espinal B (estudiado en 1989-90). De izquierda a derecha: *Lonicera etrusca* (punteado claro, solo en B), *Cornus sanguinea* (negro), *Prunus spinosa* (punteado oscuro, solo en A), *Rubus* spp. (rayado; en B es *R. ulmifolius), Crataegus monogyna* (punteado claro), *Rubia peregrina* (negro) y *Rosa* spp. (punteado claro; la mayor parte es *R. micrantha).*

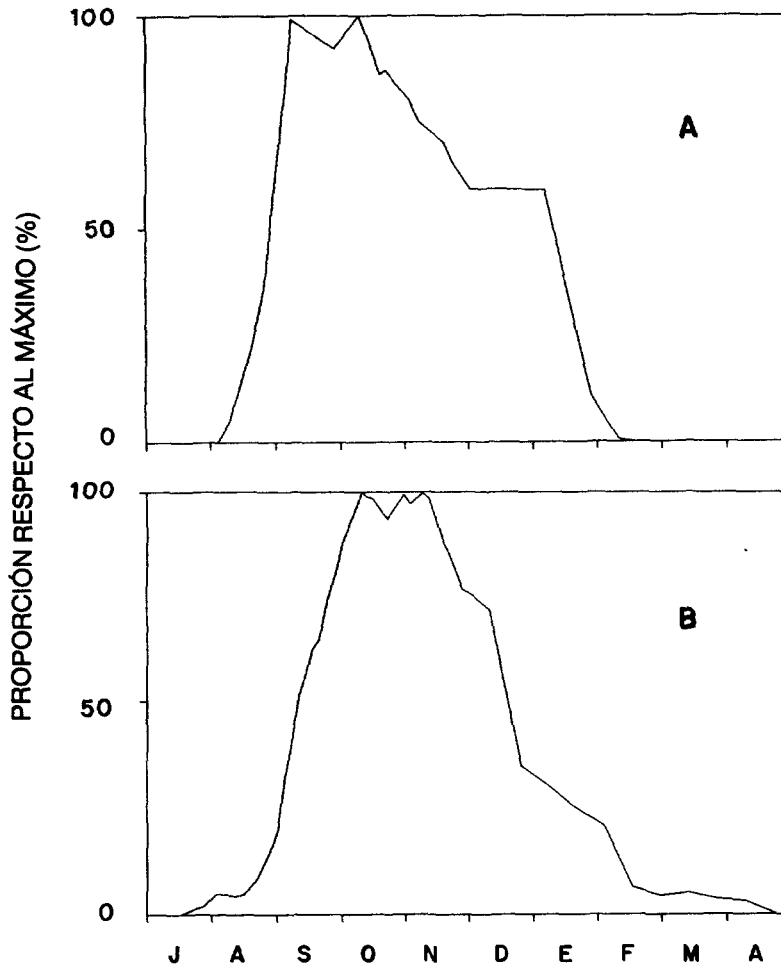

Fig. 2.—Biomasa total de frutos carnosos maduros, expresada como porcentaje sobre la máxima biomasa de frutos, a lo largo del tiempo en el espinal A (estudiado en 1988-89) y el espinal B (estudiado en 1989-90).

Hubo frutos maduros en esta parcela durante nueve meses, desde mediados de julio hasta mediados de abril. La mayor duración respecto al espinal A se debió a la mayor abundancia de *Lonicera etrusca,* que empezó a madurar a mediados de julio y a la persistencia hasta más tarde de los frutos de *Rosa.* El máximo número de frutos se alcanzó en la última semana de octubre, con más de 35.000 frutos/Ha (fig. 1B). En la misma época tuvo lugar el máximo de biomasa (fig. 2B).

Aunque no se llevó a cabo un muestreo cuantitativo, resultó evidente que la producción del espinal A en 1989-1990 fue similar o superior a la de la misma parcela en la temporada anterior, por la mayor maduración de frutos de *Crataegus,* y a pesar de que la producción de *Rosa* fue menor *(obs. pers.).* Por tanto, la diferencia de producción de fruto entre las parcelas debe atribuirse a la menor densidad y tamaño medio de las plantas productoras de frutos en la parcela B respecto de la

A, y no a una hipotética variación interanual en el número de frutos producidos. Asimismo, es descartable que las pequeñas diferencias en los métodos empleados en la estimación de la abundancia de frutos en cada espinal puedan haber originado una diferencia tan enorme en las cantidades obtenidas. La mayor aportación relativa de *Rubia* y *Cornus* en el espinal A y de *Lonicera* en el espinal B se explica también por la diferente cobertura relativa de estas especies en las respectivas parcelas.

La importancia relativa de las diferentes especies en distintas épocas del período de presencia de frutos difirió poco entre los dos espinales (fig. 3). Al principio del período de disponibilidad de frutos, la especie con más frutos fue *Cornus sanguinea* en el espinal A y *Lonicera etrusca* en el espinal B; a mediados de sep-

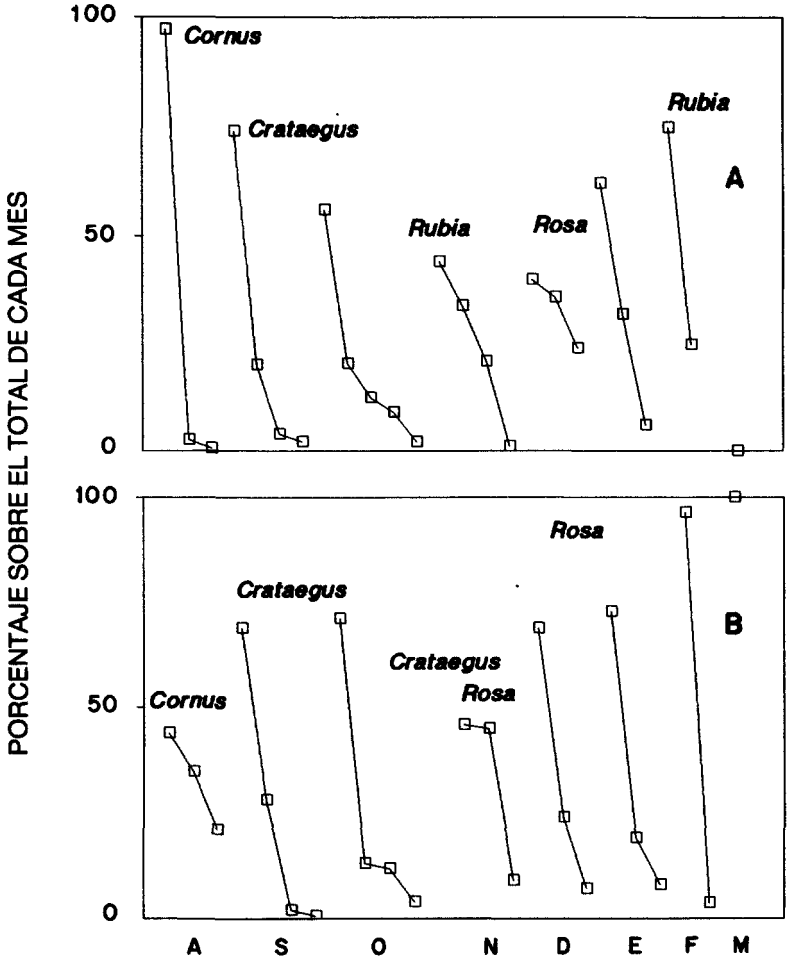

Fig. 3.—Proporción de frutos carnosos de cada especie sobre el total a lo largo del período de fructificación en el espinal A (estudiado en 1988-89) y el espinal B (estudiado en 1989-90), estimada en intervalos de un mes. Las líneas unen las abundancias relativas de frutos de las especies más abundantes durante un mes, especificándose en cada uno la especie más abundante.

tiembre y octubre fue *Crataegus monogyna* en los dos espinales, y de diciembre en adelante fue *Rosa micrantha* también en los dos espinales, aunque la importancia relativa en esta época de *Rubia peregrina* fue mayor en el espinal A que en el B. La mayor equitatividad en las abundancias de frutos de las distintas especies se dio en otoño e invierno en el espinal A y en verano y el mes de noviembre en el espinal B.

Es importante resaltar que aunque la producción alcanzada en las parcelas es muy grande, ésta se concentra en una superficie muy pequeña. En los encinares adyacentes la cobertura de las especies productoras de frutos es muy baja y, consecuentemente, la producción es escasa. A finales de febrero de 1988 se contaron 8.000 frutos/Ha en un transecto de 2.400 m^2 a los lados de un camino que parte del espinal A y se adentra en una zona de encinar poco denso. Esta cifra contrasta con los 650.000 frutos/Ha estimados para el espinal en las mismas fechas (J. GUITIÁN & B. LÓPEZ, *com. pers.*).

DISCUSIÓN

Los resultados indican que, en los espinales del límite noroccidental de la vegetación mediterránea en la Península Ibérica, se alcanzan densidades de frutos similares a las de los matorrales mediterráneos más productivos del sur de España (HERRERA, 1984a, 1985; JORDANO, 1984; ver tabla 2). La biomasa de frutos que se produce en uno de los espinales estudiados (más de 400 kg de masa fresca por Ha) es muy superior a la de bosques caducifolios templados y comparable a la de bosques tropicales secos (deciduos), aunque claramente inferior a la de los bosques tropicales lluviosos. Sin embargo, la alta producción encontrada se da solo en hábitats de extensión muy reducida. Además, existe una gran variación en la cantidad de frutos entre espinales de similar composición florística pero diferente grado de cobertura de las especies.

En los espinales estudiados no se aprecia un predominio claro de ninguna especie sobre las demás en la producción global, aunque sí durante determinados períodos de tiempo (fig. 2). Esto contrasta con lo encontrado en un lentiscar de Andalucía occidental, donde una especie, *Pistacia lentiscus,* acapara más del 95 % de la producción total de fruto (JORDANO, 1984). HERRERA (1984a) también encuentra una preponderancia de determinadas especies —*Phillyrea latifolia, Pistacia lentiscus* o *Viburnum tinus,* según los años— sobre las demás en un matorral montano de Cazorla y una diversidad algo mayor en un matorral de llanura del valle bajo del Guadalquivir.

La distribución de la producción en el espacio difiere notablemente entre las comunidades estudiadas en el norte y el sur de España. En esta última zona, las plantas productoras de frutos carnosos reemplazan a arbustos productores de frutos secos dominantes en las etapas iniciales de la sucesión (HOUSSARD & *al.*, 1980; HERRERA, 1984a, b; JORDANO, 1984). Los lentiscares y acebuchares resultantes de este proceso de sustitución ocupan vastas extensiones en las que los frutos se distribuyen de manera relativamente continua y uniforme (HERRERA, 1984a). En cambio, la distribución espacial de la producción de frutos en los espinales estudiados se caracteriza por la gran concentración de frutos en matorrales de claros

TABLA 2

PRODUCCIÓN DE FRUTOS CARNOSOS EN DIVERSAS REGIONES Y COMUNIDADES VEGETALES. PARTE DE LOS DATOS FUERON CALCULADOS POR HERRERA (1985) A PARTIR DE LA INFORMACIÓN ORIGINAL

Hábitat	N.º de frutos ($\times 10^3$/Ha)	Masa fresca (kg/Ha)	Masa seca (kg/Ha)	Referencia
Bosques caducifolios				
Nueva Jersey, EE.UU.	16,3	2,7	1,3	BAIRD, 1980
Nueva Jersey, EE.UU.	12,2	2,6	1,3	BAIRD, 1980
Nueva Jersey, EE.UU.	74,0	22,6	7,4	BAIRD, 1980
Inglaterra	14,9	1,8	0,5	SORENSEN, 1981
Noroeste de España (*)	45,2	10,5	2,1	GUITIÁN, 1984
Pinares				
Georgia, EE.UU.	—	32,9	—	JOHNSON & LANDERS, 1978
Texas, EE.UU.	—	—	64,4-129,9	STRANSKY & HALLS, 1980
Bosques mixtos				
Sur de España (*)	120-190	—	12,0	OBESO, 1985
Matorral mediterráneo				
Sur de España (*)	65,6-433,2	11,9-104,5	6,1-40,1	HERRERA, 1984a
Sur de España	1.400,0	233,7	97,7	HERRERA, 1984a
Sur de España	3.457,0	432,0	258,0	JORDANO, 1984
Noroeste de España	866,5	445,4	160,3	Presente estudio
Noroeste de España	86,0	38,2	15,9	Presente estudio
Bosque tropical lluvioso				
Panamá	—	—	983,3	LEIGH, 1975
Bosque tropical húmedo				
Sin especificar	—	—	500,0	FLEMING, 1979
Bosque tropical sucesional				
Guayana	397,5	—	180,4	CHARLES-DOMINIQUE *& al.*, 1981

(*) Localidades de montaña.

y bordes de bosques y por bajas densidades en las fases maduras de la sucesión dominadas por especies productoras de frutos secos. Este esquema es similar al que se da en los bosques caducifolios templados y algunos bosques tropicales. BLAKE & HOPPES (1986) encontraron una densidad de 6.000 frutos por Ha en los claros y 700 por Ha en el interior del bosque a principios de septiembre, en Illinois (EE.UU.) (ver también SHERBURNE, 1972; BAIRD, 1980; SORENSEN, 1981). En un bosque tropical húmedo de Costa Rica, BLAKE & LOISELLE (1991) encontraron un máximo de 80.000 frutos maduros por Ha en etapas tempranas de regeneración del bosque y 14.000 por Ha en el bosque maduro.

Esta distribución desigual de la producción de frutos carnosos se debe a que la mayoría de las especies productoras de frutos carnosos en estos hábitats son arbustos de etapas tempranas de la sucesión que necesitan zonas abiertas para

establecerse (AMIGO, 1984; M. FUENTES, *obs. pers.;* ver también SHERBURNE, 1972; MARKS, 1974; SMITH, 1975; MCCUNE & COTTAM, 1985; CANHAM & MARKS, 1985; PIPER, 1986; FENNER, 1987). Además, en algunas especies, los individuos que se encuentran en las zonas abiertas producen más frutos que los que están en el interior del bosque, gracias a la mayor disponibilidad de luz (THOMPSON & WILLSON, 1978; PIPER, 1986, 1989; DENSLOW & *al.*, 1986; LEVEY, 1988).

La actividad de las aves frugívoras dispersantes de las semillas de las plantas estudiadas (ver FUENTES, 1990) puede contribuir a la elevada concentración de plantas productoras de frutos carnosos en los claros. Debido a que los pájaros tienden a alimentarse en los claros y bordes del bosque, en parte atraídos por la presencia de frutos (WILLSON & *al.*, 1982; BLAKE & HOPPES, 1986; MARTIN & KARR, 1986; MALMBORG & WILLSON, 1988; LEVEY, 1988), estos hábitats reciben una mayor lluvia de semillas por unidad de superficie que el interior del bosque (HOPPES, 1988). Esto puede favorecer la distribución contagiosa de las plantas que producen los frutos carnosos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis padres su ayuda económica; a Emilia Vergne y José María y Encarnación Bello, su hospitalidad en el Bierzo; a Javier Amigó y Javier Guitián, la identificación de las especies del género *Rosa;* a Fernando Cabero, su ayuda en el campo, y a José Guitián, Carlos Herrera y Pedro Jordano, por sus críticas del manuscrito inicial.

Parte de este trabajo fue financiado por la Xunta de Galicia (Beca de Tercer Ciclo y proyecto XUGA 8030789) y el Ministerio de Educación y Ciencia (Beca de FPI y proyecto PB 86-0453).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AMIGO, J. (1984). *Estudio de los matorrales y bosques de la Sierra del Caurel (Lugo).* Tesis doctoral. Univ. Santiago.

BAIRD, J. W. (1980). The selection and use of fruit by birds in an eastern forest. *Wilson Bull.* 92: 63-73.

BLAKE, J. G. & W. G. HOPPES (1986). Influence of resource abundance on use of treefall gaps by birds in an isolated woodlot. *Auk* 103: 328-340.

BLAKE, J. G. & B. A. LOISELLE (1991). Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. *Auk* 108: 114-130.

CANHAM, C. D. & P. L. MARKS (1985). The response of woody plants to disturbances: patterns of establishment and growth. *In:* S. T. A. Pickett & P.S. White (eds.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics:* 197-216. Academic Press, Orlando.

CHARLES-DOMINIQUE, P., M. ATRAMENTOWICZ, M. CHARLES-DOMINIQUE, H. GERARD, H. HLADIK, C. M. HLADIK & M. F. PREVOST (1981). Les Mammiféres frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: Inter-relations plantes-animaux. *Terre & Vie (Rev. Ecol.)* 35: 341-435.

DENSLOW, J. S., T. C. MOERMOND & D. J. LEVEY (1986). Spatial components of fruit display in understory trees and shrubs. *In:* A. Estrada & T. H. Fleming (eds.), *Frugivores and seed dispersal:* 37-44. Dr. W. Junk, Dordrecht.

FENNER, M. (1987). Seed characteristics in relation to succession. *In:* A. J. Gray & *al.* (eds.), *Colonization, succession and stability:* 103-114. Blackwell, Oxford.

FLEMING, T. H. (1979). Do tropical frugivores compete for food? *Amer. Zool.* 19: 1157-1172.

FUENTES, M. (1990). Relaciones entre pájaros y frutos en un espinal del norte de España: variación estacional y diferencias con otras áreas geográficas. *Ardeola* 37: 53-66.

GUITIÁN, J. (1984). *Ecología de la comunidad de passeriformes de un bosque montano de la Cordillera Cantábrica occidental.* Tesis doctoral. Univ. Santiago.

GUITIÁN, J. & P. GUITIÁN (1990). Fenología de la floración y fructificación en plantas de un espinal del Bierzo (León, noroeste de España). *Anales Jard. Bot. Madrid* 48: 53-61.

HERRERA, C. M. (1984a). A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecol. Monogr.* 54: 1-23.

HERRERA, C. M. (1984b). Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del sur de España. *Stud. Oecol.* 5: 7-34.

HERRERA, C. M. (1985). Habitat-consumer interactions in birds. *In:* M. L. Cody (ed.), *Habitat selection in birds:* 341-365. Academic Press, Orlando.

HOPPES, W. G. (1988). Seedfall pattern of several species of bird-dispersed plants in an Illinois woodland. *Ecology* 69: 320-329.

HOUSSARD, C., J. ESCARRÉ & F. ROMANE (1980). Development of species diversity in some mediterranean plant communities. *Vegetatio* 43: 59-72.

IZCO, J., J. AMIGO & J. GUITIÁN (1989). Dificultades en la definición y sistematización de los bosques de Quercetea ilicis y sus series en el noroeste ibérico. *Not. Fitosoc. Italiano* 22: 83-114.

JOHNSON, A. S. & J. L. LANDERS (1978). Fruit production in slash pine plantations in Georgia. *J. Wildlife Managem.* 42: 606-613.

JORDANO, P. (1984). *Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del área de Doñana.* Tesis doctoral. Univ. Sevilla.

LEIGH, E. G. (1975). Structure and climate in tropical rainforest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 67-86.

LEVEY, D. J. (1988). Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. *Ecology* 69: 1076-1089.

MALMBORG, P. K. & M. F. WILLSON (1988). Foraging ecology of avian frugivores and some consequences for seed dispersal in an Illinois woodlot. *Condor* 90: 173-186.

MARKS, P. L. (1974). The role of pin cherry (Prunus pensylvanica) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecol. Monogr.* 44: 73-88.

MARTIN, T. E. & J. R. KARR (1986). Patch utilization by migrating birds: resource oriented? *Ornis Scand.* 17: 165-174.

MCCUNE, B. & G. COTTAM (1985). The successional status of a southern Wisconsin oak woods. *Ecology* 66: 1270-1278.

MURRAY, K. G. (1988). Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecol. Monogr.* 58: 271-298.

OBESO, J. R. (1985). *Comunidades de Passeriformes y frugivorismo en altitudes medias de la Sierra de Cazorla.* Tesis doctoral. Univ. Oviedo.

PIPER, J. K. (1986). Effects of habitat and size of fruit display on removal of Smilacina stellata (Liliaceae) fruits. *Can. J. Bot.* 64: 1050-1054.

PIPER, J. K. (1989). Light, flowering, and fruiting within patches of Smilacina racemosa and Smilacina stellata (Liliaceae). *Bull. Torrey Bot. Club.* 116: 247-257.

SHERBURNE, J. A. (1972). *Effects of seasonal changes in the abundance of northeastern woody shrubs on patterns of exploitation by frugivorous birds.* Tesis doctoral, Ann Arbor, Michigan.

SMITH, A. J. (1975). Invasion and ecesis of bird-disseminated woody plants in temperate forest sere. *Ecology* 56: 19-34.

SORENSEN, A. E. (1981). Interactions between birds and fruits in a British woodland. *Oecologia* 50: 242-249.

STRANSKY, J. J. & L. K. HALLS (1980). Fruiting of woody plants affected by site preparation and prior land use. *J. Wildlife Managem.* 44: 258-263.

TERBORGH, J. (1986). Community aspects of frugivory in tropical forests. *In:* A. Estrada & T. H. Fleming (eds.), *Frugivores and seed dispersal:* 371-384. Dr. W. Junk, Dordrecht.

THOMPSON, J. N. & M. F. WILLSON (1978). Disturbance and the dispersal of fleshy fruits. *Science* 200: 1161-1163.

WILLSON, M. F., E. A. PORTER & R. S. CONDIT (1982). Avian frugivore activity in relation to forest light gaps. *Caribbean J. Sci.* 18: 1-6.

Aceptado para publicación: 10-V-1991