

Dispersión por aves y éxito reproductivo de dos especies de *Ligustrum* (Oleaceae) en un relicto de selva subtropical en la Argentina

Avian dispersal and reproductive success of two species of *Ligustrum* (Oleaceae) in a subtropical forest relict in Argentina

NORBERTO H. MONTALDO

Cátedra de Botánica, Departamento de Ecología. Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires, Avenida San Martín 4453, 1417 Buenos Aires, Argentina.

RESUMEN

Durante el período 1986-1988 se estudió la floración, fructificación y diseminación de semillas por aves de dos especies exóticas (*Ligustrum lucidum* Ait. y *Ligustrum sinense* Lour.) en un relicto de selva ribereña situado en la región central de Argentina. *L. lucidum* ha invadido esta selva, mientras que la colonización lograda por *L. sinense* es pobre, sin que esto pueda justificarse por su menor relación fruto/flor (14% vs. 21%) ni por su menor producción de semillas. Los frutos de ambas especies son consumidos por 11 especies de aves nativas residentes en el área. Sólo tres de ellas son importantes para la dispersión efectiva de las semillas, mientras que otras dos las destruyen. La abundancia de la principal predatora aumenta considerablemente durante la época de oferta de frutos maduros de *Ligustrum*. Las especies diseminadoras difieren en la forma de dispersar las semillas (semillas aisladas o en grupos). Las aves frugívoras migratorias no intervienen en la dispersión de estas plantas. En la zona *L. lucidum* y *L. sinense* están perfectamente naturalizadas sin que la dispersión por aves parezca necesaria para su perpetuación. Sin embargo, la ornitocoria explicaría la colonización inicial de la reserva. No se hallaron diferencias significativas en la germinación de las semillas dispersadas y las procedentes de frutos no ingeridos por las aves.

Palabras claves: frugivoría, plantas exóticas, ornitocoria, germinación, aves frugívoras.

ABSTRACT

Flowering, fruit production, and seed dispersal by birds of two exotic plants (*Ligustrum lucidum* Ait. and *Ligustrum sinense* Lour.) were studied from 1986 to 1988 in a riparian forest relict located in central Argentina. *L. lucidum* has heavily invaded this forest whereas *L. sinense* has been less successful. This fact is not clearly explained either by *L. sinense*'s lower fruit/flower ratio (14% vs. 21%) or by its lower seed production. Eleven native bird species living permanently in the area eat fruits of both introduced plants. Of these, only three species are important for effective seed dispersal, while two others destroy the seeds. The population of the main seed predator increases considerably during the availability period of ripe *Ligustrum* fruits. Dispersal mode varies according to different species (isolated seeds or clumps of seeds). Migrant fruit-eating birds are not involved in seed dispersal of these plants. *Ligustrum lucidum* and *L. sinense* are perfectly naturalized in the area. Avian seed dispersal is apparently not essential for *Ligustrum* perpetuation although such dispersal was probably instrumental in colonization. There were no significant differences in germination between bird-dispersed seeds and those that had not passed through the birds' digestive tracts.

Key words: frugivory, exotic plants, ornithochory, germination, fruit-eating birds.

INTRODUCCION

En muchas plantas con flores el éxito reproductivo depende de numerosos factores ecológicos, contándose entre ellos las interacciones con animales polinizadores y dispersores de semillas (Barrett y Eckert 1990). Cuando los cambios evolutivos resultan de interacciones entre grupos de especies, puede decirse que entre esas poblaciones ocurre una coevo-

lución difusa (Janzen 1980). Los antecedentes sobre mutualismo entre plantas dispersadas por aves y las aves frugívoras indican que normalmente las especies están vinculadas por relaciones de naturaleza difusa, con pocos casos de especialización (e.g. Herrera 1982, 1984a, 1984b, Wheelwright 1985, 1988, Jordano 1987). Por lo tanto, plantas que dependen de frugívoros en su lugar de origen también pueden establecer relaciones mutua-

listas en otras áreas, sin ser necesario que hayan coevolucionado con los dispersores locales (Janzen 1980, cf. Herrera 1985 y referencias en éste).

El género *Ligustrum* no tiene representantes americanos, pero algunas especies se naturalizaron en diversos lugares del continente. Ocurre en el NO de los Estados Unidos con *L. vulgare*, "indudablemente debido a la diseminación por aves" (Hitchcock *et al.* 1959), y con por lo menos otras tres especies en el SE de ese país (Wilson & Wood 1959). En Argentina *L. lucidum* Ait. (ligustro) y *L. sinense* Lour. (ligustrina), originarias de China y muy utilizadas con fines ornamentales (Milano 1949), han invadido la zona del Delta del Río Paraná y en la ribera del Río de la Plata (*e.g.* Cabrera 1965).

Debido a que los frutos de *L. lucidum* y de *L. sinense* tienen síndrome ornitócorico (cf. Ridley 1930, Van der Pijl 1969, Howe 1986) y a que en Argentina son consumidos por aves nativas (Klimaitis & Moschione 1987; observación personal), se decidió estudiar si las aves dispersan las semillas y qué rol tienen sobre su germinación. Además se estudió la producción de frutos de estas especies, las características de los frutos y el momento en que están disponibles. Estos aspectos de la biología reproductiva influyen en la interacción entre las plantas y las aves consumidoras (*e.g.* Thompson & Willson 1979, Moermond & Denslow 1985, Wheelwright 1985, Wheelwright & Janson 1985, Murray 1987), y pueden contribuir a explicar el éxito reproductivo de *Ligustrum* en los ecosistemas nativos.

MATERIALES Y METODOS

Sitio del estudio

Los trabajos de campo se desarrollaron en la Reserva Natural de Selva Marginal de Punta Lara, provincia de Buenos Aires. Entre fines de 1986 y de 1988 se visitó la reserva en 42 oportunidades, durante la mayor parte del estudio dos o tres veces por mes y en el último tercio con un intervalo de 30 a 45 días.

La reserva de Punta Lara tiene una superficie de 30 ha y se ubica sobre la ribera del Río de la Plata (34° 47' S y 58° 1' W) (Fig. 1), encontrándose en ella el relicto meridional de

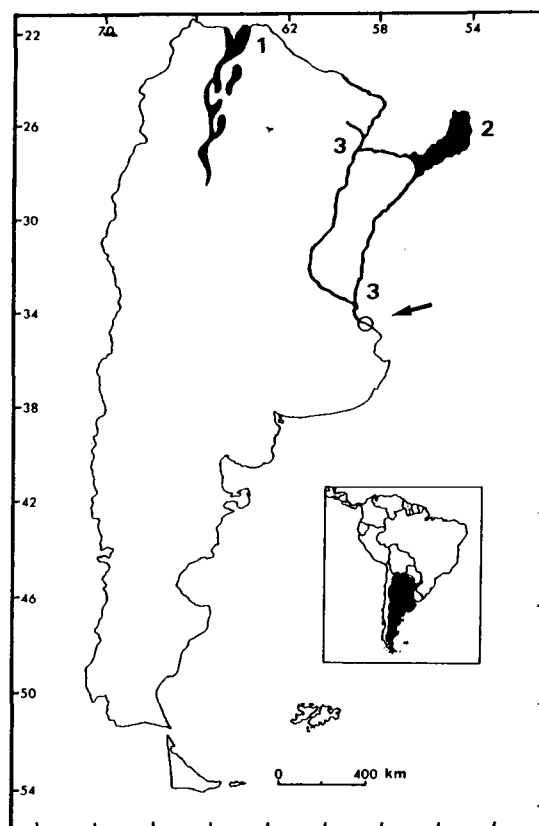


Fig. 1: Distribución de las selvas subtropicales en la Argentina y ubicación de la reserva de Punta Lara (indicada por la flecha): 1) selva de las Yungas, 2) selva Paranaense, 3) selvas ribereñas (adaptado de Cabrera 1976).

Distribution of subtropical forests in Argentina and location of the Punta Lara reserve (indicated by arrow): 1) Yungas forest, 2) Paranaense forest, 3) riparian forests (adapted from Cabrera 1976).

las selvas ribereñas de los ríos Paraná y Uruguay (Cabrera 1976). Esta selva ocupa aproximadamente 10 ha, a ambos lados del arroyo Las Cañas, y en la actualidad está muy invadida por *L. lucidum*, mientras que es escasa la colonización lograda por *L. sinense* (observación personal). Para una amplia descripción del clima, suelo y comunidades vegetales de la reserva, ver Cabrera & Dawson (1944). La avifauna fue estudiada por Klimaitis & Moschione (1987) y por Darrieu *et al.* (1988).

Aspectos reproductivos de *Ligustrum*

Los frutos y semillas se midieron y pesaron con aproximaciones de 0,02 mm y 0,01 g respectivamente. El volumen se determinó por desplazamiento de agua en una probeta graduada (0,1 cm³).

Los registros fenológicos (floración y fructificación) se basan en el sistema de Ledesma (1953). La eficiencia de producción de frutos fue medida por la relación frutos maduros/botones florales, para lo cual en 1986 se marcaron inflorescencias. En *L. sinense* se contaron todos los botones florales, mientras que en *L. lucidum*, que produce muchas flores en inflorescencias simétricas, sólo se contó la cuarta parte de la inflorescencia y luego se calculó el total de flores. Al mes de la marcación y poco antes de la madurez se hizo el recuento de frutos. Se consideró comienzo de madurez al momento en que empezaron a verse frutos de color negro-violáceo uniforme. A partir de este momento se observaron aves comiéndolos y fueron halladas semillas en las deyecciones. Para estimar el número de flores por planta se determinaron las inflorescencias producidas por m² de copa (en el cálculo se consideró a las plantas como semiesferas).

Con el fin de estudiar la germinación de las semillas de *L. lucidum* en el área, se limitaron dos parcelas de 0,5 m de lado, eliminándose las plántulas preexistentes. La parcela 1 se encontraba cerca del borde del arroyo Las Cañas y fue frecuentemente inundada por éste, recibiendo el aporte de frutos traídos por el agua. La parcela 2 estaba sobre una elevación y al pie de un gran ligustro que fructificó abundantemente y constituyó su principal fuente de frutos; en raras ocasiones fue alcanzada por el agua del arroyo. En las sucesivas visitas se contaron las "semillas germinadas", entendiendo por tales a las nuevas plántulas observadas y a las semillas que, si bien germinaron, no lograron arraigar. Este ensayo no se hizo en *L. sinense* debido a su menor importancia como invasora y a la imposibilidad de encontrar sitios con abundancia de plántulas, como ocurre con *L. lucidum*.

Aves frugívoras

Para conocer la población de aves frugívoras se adaptó la metodología que emplearon en el

área Klimaitis y Moschione (1987). Los censos se hicieron recorriendo dos transectas en la selva (una por visita, en forma alternativa) de aproximadamente 300 m, a media mañana y durante 30 min, anotándose los individuos observados o escuchados en una franja de terreno de 30-35 m de ancho.

El rol de las aves frugívoras como predatoras de frutos o dispersoras de semillas (*sensu* Snow 1971, cf. Herrera 1984a) de *Ligustrum* fue evaluado mediante el análisis de deyecciones y/o regurgitaciones de individuos capturados con redes de neblina, por observación directa en el campo y, para algunas especies, también con ejemplares cautivos (un ejemplar por especie).

Germinación en laboratorio

El efecto de las aves dispersoras sobre la germinación se investigó mediante dos grupos de ensayos: a media sombra y temperatura ambiente, procurando reproducir las condiciones naturales, y en oscuridad y con temperatura constante de 20° C y alternada de 20-30° C, durante 15 y 9 h. Se utilizaron cajas plásticas con papel de filtro y en cada una se colocaron 25 semillas, revisándolas cada tres días. Para lograr oscuridad se envolvieron las cajas con polietileno negro y los recuentos fueron hechos bajo luz verde.

En los ensayos se usaron semillas extraídas de frutos cosechados de las plantas (= tratamiento control), semillas recogidas de deyecciones de aves en el terreno, y semillas regurgitadas por un ejemplar de *Turdus rufiventris* mantenido en cautiverio. Para *L. lucidum* se hicieron dos tratamientos adicionales: a muestras aleatorias de semillas defecadas y extraídas de frutos se les quitó el endocarpo que las recubría (ver más adelante).

Se empleó un diseño al azar con cuatro repeticiones (= cajas de germinación) por tratamiento. Para expresar y comparar los datos se usaron los siguientes índices (Côme 1970, Debussche 1985): 1) capacidad de germinación, es decir el porcentaje de semillas que germina en las condiciones de la experiencia (PG = poder germinativo), y 2) tiempo necesario para alcanzar el 50% de la capacidad de germinación (T50 = velocidad o energía de germinación). Los resultados se analizaron mediante test de Student, análisis de varianza

(ANOVA) y test de Tukey. A los datos de poder germinativo (porcentajes) se les aplicó la transformación angular o arco-seno (Sokal & Rohlf 1969). También se utilizaron las pruebas no paramétricas equivalentes de Mann-Whitney (test U) y de Kruskal-Wallis (Siegel 1975).

Además se hicieron ensayos preliminares para conocer la longevidad de las semillas, extraídas de frutos y almacenadas, y luego puestas a germinar en forma periódica a temperatura ambiente.

RESULTADOS

Caracterización de los frutos y semillas

Los frutos de ambas especies son drupas casi esféricas (Tabla 1) y presentan a la madurez coloración negra-violácea. Por lo general contienen un solo pireno, ovoide en *L. sinense* y lenticular en *L. lucidum*. Es posible encontrar tres tipos de frutos: con uno o dos pirenos uniseminados, o con uno biseminado. Sobre una muestra de mil frutos los tres tipos aparecieron en las siguientes proporciones: 98,5, 1 y 0,5% para *L. sinense*, y 80, 13 y 6% para *L. lucidum*. En ésta se hallaron, además, dos frutos que contenían un pireno biseminado y uno uniseminado. En el presente trabajo se denomina semilla al pireno, sin considerar la variabilidad de su estructura.

En *L. sinense* el endocarpo está reducido a una membrana transparente y puede deterio-

TABLA 1

Tamaño y peso de los frutos y semillas de *Ligustrum sinense* y *L. lucidum*

Dimensions and weight of *Ligustrum sinense* and *L. lucidum* fruits and seeds

Carácter ¹	<i>L. sinense</i>	<i>L. lucidum</i>
1. diámetro del fruto (mm)	4,59 ± 0,77	5,25 ± 0,59
2. diámetro o ancho de la semilla (mm)	3,65 ± 0,50	3,62 ± 0,60
3. peso de 10 frutos (g)	0,90	1,20
peso de las semillas (g)	0,48 (53)	0,49 (41)
4. volumen de 10 frutos (cm ³)	0,98	1,23
volumen de las semillas (cm ³)	0,42 (43)	0,43 (35)

¹ Tamaño de la muestra: 30 frutos por especie. 1 y 2 = media ± desviación estándar, 3 y 4 = media (se dividió la muestra en tres grupos) y porcentaje del total entre paréntesis.

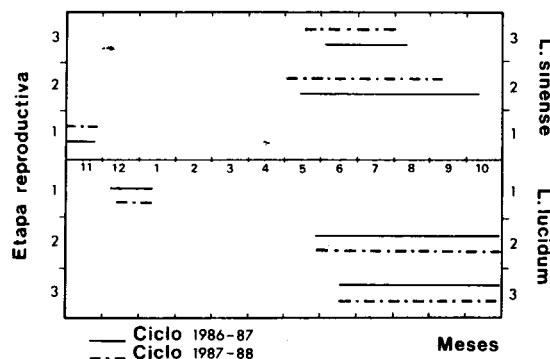


Fig. 2: Fenología reproductiva de *Ligustrum sinense* y *L. lucidum* en los años 1986 a 1988: 1) floración, 2) disponibilidad de frutos maduros, 3) dispersión activa de semillas. Los números en el eje x indican los meses del año (1 = enero, 12 = diciembre).

Reproductive phenology of *Ligustrum sinense* and *L. lucidum* from 1986 to 1988: 1) flowering, 2) availability of ripe fruits, 3) active seed dispersal. Numbers on the x axis are the months of the year (1 = january, 12 = december).

rarse al separar a la semilla del fruto o como consecuencia del pasaje por el tracto digestivo de las aves, desapareciendo con frecuencia en este caso. En *L. lucidum* el endocarpo es leñoso y delgado pero persiste, sin daños aparentes, en las semillas dispersadas.

Fenología reproductiva

En 1986-87 y 1987-88 la época y duración de las fenofases controladas fueron similares (Fig. 2). Las especies no mostraron diferencias importantes en la duración de la floración y oferta de frutos maduros. Ambas presentaron frutos maduros durante todo el invierno y hasta la entrada de la primavera, pero *L. sinense* tuvo un período de dispersión de semillas más corto (en *L. lucidum* casi coincidió con el de oferta de frutos). La época de dispersión se estimó en base a la cantidad de deyecciones encontradas. El mayor consumo de frutos de *L. sinense* ocurrió en el breve lapso en que aún no habían madurado los de *L. lucidum* y en los primeros tiempos de oferta conjunta. Posteriormente predominó la ingesta de *L. lucidum*.

Producción de frutos

De acuerdo a la Tabla 2, en el ciclo 1986-87, una planta de *L. sinense* produjo aproximada-

TABLA 2

Eficiencia de producción y producción de frutos por planta en *Ligustrum sinense* y *L. lucidum*.
Fruit-production efficiency and fruit crop size in *Ligustrum sinense* and *L. lucidum*.

Carácter ¹	<i>L. sinense</i>	<i>L. lucidum</i>
1. botones florales por inflorescencia (ni = 56 y 36)	87 ± 38 (27 - 184)	1027 ± 538 (122 - 2409)
2. frutos que iniciaron desarrollo por inflorescencia (ni = 55 y 36)	22 ± 28,50 (0 - 141)	265 ± 187 (32 - 810)
3. frutos próximos a madurez por inflorescencia (ni = 49 y 34)	12 ± 16 (0 - 79)	214 ± 157 (29 - 595)
4. eficiencia de producción de frutos (%) = (3 x 100)/1	13,79	20,84
5. inflorescencias por m ² de copa (na = 12)	82,67	17,66
6. botones florales por m ² de copa (en miles) = 1 x 5	7,19	18,14
7. frutos que iniciaron desarrollo por m ² de copa (en miles) = 2 x 5	1,82	4,68
8. frutos próximos a madurez por m ² de copa (en miles) = 3 x 5	0,99	3,78
9. superficie de copa (m ²) (n = 4)	14	56,50
0. frutos próximos a madurez por planta (en miles) = 8 x 9	13,86	213,57

Los valores corresponden a 4 plantas de *L. sinense* y 4 de *L. lucidum*. Promedios ± desviación estándar, rango entre paréntesis. ni = número de inflorescencias. En un principio se marcaron 14 inflorescencias por planta en *L. sinense* y 9 en *L. lucidum*. na = número de áreas. En cada especie se hicieron 3 determinaciones por planta marcada.

nente 100.700 botones florales. Al mes un 25% de los botones dieron frutos en desarrollo y el 55% de éstos llegó a madurez, con semillas aptas para ser dispersadas (eficiencia reproductiva = 13,8%). Los valores respectivos para *L. lucidum* fueron 1.025.000 botones, 26% y 31% (eficiencia = 20,8%). La menor eficiencia en la producción de frutos de *L. sinense* fue debida a que una mayor proporción de ellos no completaron su desarrollo, ya que entre las especies casi no hubo diferencias en el porcentaje de frutos iniciados. Por otra parte, una planta de *L. lucidum* ofertó a las aves en promedio unos 15 kg de pulpa madura, mientras que una de *L. sinense* sólo 600 g (Tablas 1 y 2).

Germinación de *Ligustrum lucidum*

Desde fines de julio comenzaron a verse frutos de *L. lucidum* en el suelo de las parcelas. Luego cayeron en gran cantidad a fines de octubre-principios de noviembre, poco antes de la floración. La germinación se extendió hasta principios del otoño (Fig. 3). Como la viabilidad de las semillas es limitada (0% de PG en semillas almacenadas durante un año), cada ciclo de germinación presumiblemente correspondió en su totalidad a frutos recién caídos y no a semillas remanentes de años anteriores. Por lo observado en las parcelas, se considera despreciable la cantidad de semillas que las aves aportaron a ellas.

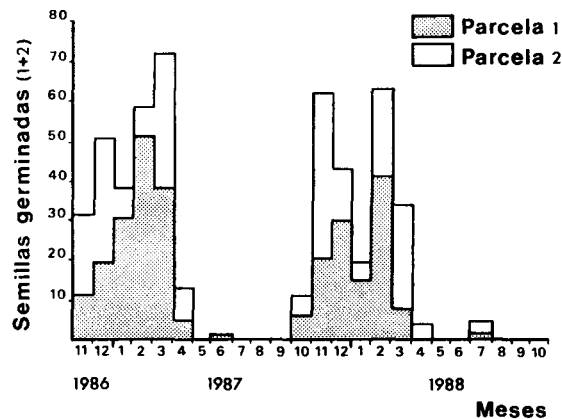


Fig. 3: Germinación de semillas de *Ligustrum lucidum* en la reserva de Punta Lara en los años 1986 a 1988.

Germination of *Ligustrum lucidum* seeds at the Punta Lara reserve from 1986 to 1988.

Aves consumidoras de frutos

En la selva de Punta Lara se registraron 37 especies de aves. A partir de octubre comenzaron a arribar 11 especies migratorias, que permanecen en el área durante el período primavera-estival. Entre éstas se encuentran varias de hábitos frugívoros (Tabla 3) (cf. Sick 1986, Foster 1987), cuya llegada se produce poco antes de finalizar o ya terminada la fructificación de *Ligustrum*. *Elaenia parvirostris* y *Vireo olivaceus* tienen una densidad poblacional elevada cuando aún quedan frutos (ob-

TABLA 3

Aves frugívoras migratorias en la reserva de Punta Lara
Migratory fruit-eating birds at the Punta Lara reserve

Especie	Familia	Status en la selva
1. cuclillo pico negro (<i>Coccyzus melancoryphus</i>)	Cuculidae	escasa
2. benteveo rayado (<i>Myiodinastes maculatus</i>)	Tyrannidae	común
3. benteveo real (<i>Tyrannus melancholicus</i>)	Tyrannidae	ocasional
4. viudita pico corto (<i>Elaenia parvirostris</i>)	Tyrannidae	abundante
5. viudita grande (<i>Elaenia spectabilis</i>)	Tyrannidae	ocasional
6. mosqueta parda (<i>Empidonax euleri</i>)	Tyrannidae	escasa
7. anambé (<i>Pachyramphus polychopterus</i>)	Cotingidae	común
8. chiví (<i>Vireo olivaceus</i>)	Vireonidae	abundante

TABLA 4

Aves que se alimentan de frutos de *Ligustrum* spp. en la reserva de Punta Lara.
Bird species feeding on *Ligustrum* spp. fruits at the Punta Lara reserve.

Especie ¹	Familia	Status en la selva	Categoría
- Consumo frecuente			
1. picazuro (<i>Columba picazuro</i>) ² (p,s) ³	Columbidae	residente común	predadora
2. yerufí (<i>Leptotila verreauxi</i>) (p,s)	Columbidae	residente común	predadora
3. benteveo (<i>Pitangus sulphuratus</i>) ² (p,s)	Tyrannidae	residente común	dispersora
4. zorzal colorado (<i>Turdus rufiventris</i>) ² (p,s)	Turdidae	residente abundante	dispersora
5. zorzal blanco (<i>Turdus amaurochalinus</i>) (p,s)	Turdidae	residente común	dispersora
6. cardenal azul (<i>Stephanophorus diadematus</i>) ² (p)	Thraupidae	residente escasa	predadora
- Consumo ocasional			
7. Juan chiviro (<i>Cyclarhis gujanensis</i>) (p,s)	Vireonidae	residente común	posible dispersora ⁴
8. celestino (<i>Thraupis sayaca</i>) (p)	Thraupidae	ocasional	predadora
9. chingolo (<i>Zonotrichia capensis</i>) (p)	Emberizidae	ocasional	predadora
10. monterita rojiza (<i>Poospiza lateralis</i>) (p)	Emberizidae	ocasional	predadora
11. boyerito alférez (<i>Icterus cayanensis</i>) (p,s)	Icteridae	ocasional	posible dispersora ⁴

¹ En nomenclatura se sigue a Narosky & Yzurieta (1987).

² Se contó con un ejemplar testigo (en cautiverio).

³ Parte del fruto ingerida: p = pulpa, s = semillas.

⁴ Especie perteneciente a una familia de aves con antecedentes de dispersores de semillas (e.g. Moermond & Denslow 1985, Foster 1987).

servación personal), pero no se observó que los ingieran.

En la Tabla 4 se hallan las aves para las que se verificó consumo de frutos de *Ligustrum* y en la Fig. 4 el resultado de los censos de algunas de éstas en función de dicha oferta de frutos. Los gráficos corresponden a la especie más importante dentro de cada categoría de interacción con *Ligustrum* (dispersora de semillas o predadora de frutos, e.g. Snow 1971) y de sus diferentes modalidades. *Turdus rufiventris* y *Pitangus sulphuratus* actúan como dispersoras, sea porque regurgitan semillas agrupadas (*Pitangus*) o bien porque regurgitan

unidades aisladas y defecan grupos de ellas (*Turdus*). En cambio, tanto *Columba picazuro* como *Stephanophorus diadematus* se comportan como predadoras de frutos, ya que la primera destruye las semillas que ingiere y la segunda no las aleja de la planta madre. *S. diadematus* tiene una "técnica de manejo de frutos" (cf. Moermond & Denslow 1985, Levey 1987) distinta a las otras, que tragan el fruto entero, porque ingiere la pulpa y descarta las semillas ("predadora de pulpa", Herrera 1984b), que caen debajo de la planta. No obstante, debe señalarse que un ejemplar cautivo tragó una pequeña cantidad de semillas de *L.*

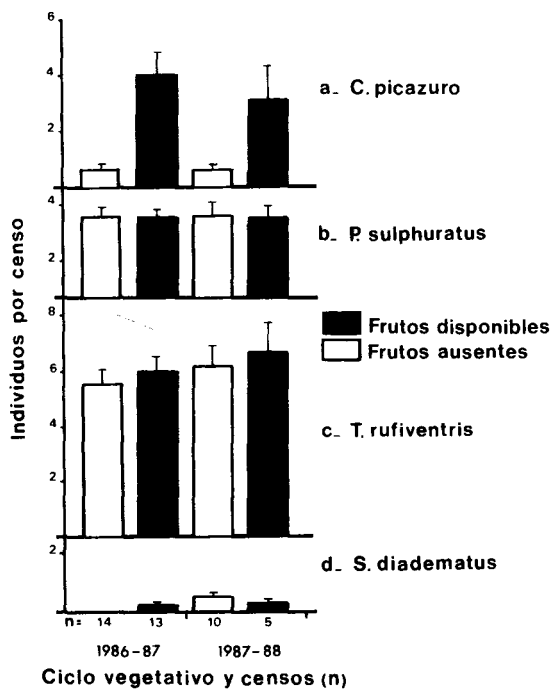


Fig. 4: Densidad poblacional de las principales aves frugívoras, de cada categoría y modalidad, en relación con la disponibilidad de frutos maduros de *Ligustrum*: media (columna) y error estándar (línea). A) *Columba picazuro*: predadora de semillas, b) *Pitangus sulphuratus*: dispersora (semillas agrupadas), c) *Turdus rufiventris*: dispersora (semillas agrupadas y aisladas), d) *Stephanophorus diadematus*: predadora de pulpa.

Population density of the main fruit-eating birds, for each feeding mode, relative to the availability of ripe *Ligustrum* fruits: mean (column) and standard error (line). A) *Columba picazuro*: seed predator, b) *Pitangus sulphuratus*: disperser (leaving clumps of seeds), c) *Turdus rufiventris*: disperser (leaving clumps and isolated seeds), d) *Stephanophorus diadematus*: pulp predator.

lucidum, pero no de *L. sinense*, que eliminó íntegras con las deyecciones. Lo mismo ocurriría con el otro representante de esta familia de aves (observación personal) (Tabla 4, N° 8).

Se analizó la densidad poblacional de las especies que consumen con frecuencia frutos de *Ligustrum* (Tabla 4) en relación con la disponibilidad o ausencia de frutos maduros. Para ello se consideró en conjunto todos los censos realizados en las dos situaciones (test U de Mann-Whitney), y se obtuvieron dos modelos poblacionales diferentes (se admite que el resultado no implica necesariamente una relación causal en todos los casos): A) el número promedio de individuos por censo fue significativamente mayor cuando existió oferta (n =

18 censos), con respecto a cuando no la hubo (n = 24 censos). B) el número promedio de individuos fue semejante en ambas situaciones. —Modelo A: *Columba picazuro* (3,67 vs. 0,64, Z = 4,46, p < 0,01) (Fig. 4: a), *Turdus amaurochalinus* (2,5 vs. 0,84, Z = 2,66, p < 0,01) y *Leptotila verreauxi* (1,78 vs. 0,92, Z = 2,48, p < 0,05). —Modelo B: *Pitangus sulphuratus* (2,83 vs. 2,80, Z = 0,14, p > 0,05), *Turdus rufiventris* (6,05 vs. 5,56, Z = 0,55, p > 0,05) y *Stephanophorus diadematus* (0,17 vs. 0,16, Z = 0,35, p > 0,05). (Fig. 4: b, c, y d). Con referencia a este último grupo, las observaciones indican que *P. sulphuratus* y *T. rufiventris* mantuvieron una población estable a lo largo del año, mientras que *S. diadematus* sólo fue hallada cuando hubo frutos en la reserva, no sólo de *Ligustrum* como demuestra el análisis realizado. Si bien *S. diadematus* es siempre escasa (a tal punto que hay épocas en que no apareció en los censos) (Fig. 4: d), su población presenta fluctuaciones probablemente asociadas con la disponibilidad de frutos de tamaño apropiado (cf. Wheelwright 1985, Armesto *et al.* 1987, Levey 1987, Montaldo, inédito), para ser consumidos por este tráupido.

Experimentos de germinación

En ninguno de los ensayos se observaron diferencias significativas de poder germinativo o de velocidad de germinación entre las semillas dispersadas por aves y el grupo control (Tabla 5). En cambio, el tiempo de germinación se redujo cuando se eliminó el endocarpo de las semillas de *L. lucidum* (Tablas 5, N° 4 y 5). La modalidad de dispersión influyó en el comportamiento germinativo de las semillas de *L. sinense* (Tablas 5, N° 1), pero aunque esta diferencia fue estadísticamente significativa, es tan pequeña que probablemente carezca de significado biológico.

DISCUSION

Exito diferencial de las especies

Ligustrum sinense y *lucidum* tienen características que indican baja especialización en términos de los dispersores potenciales de sus semillas: frutos negros, frutos y semillas de ≤ 5 mm (Tabla 1), fructificación abundante y

TABLA 5

Poder germinativo (PG) y velocidad de germinación (T50) de las semillas de *Ligustrum sinense* y *L. lucidum*.

Percentage germination (PG) and germination rate (T50) of *Ligustrum sinense* and *L. lucidum* seeds.

Especie	Ensayo	Trata- miento ¹	PG (%) ²	Prueba estadística ³	T50 (días) ²	Prueba estadística ³
<i>L. sinense</i>	1. luz y tempe- ratura am- biente	p	96	F _{2,9} = 6,27* Hc ₂ = 6* <u>ad p ar</u>	21	F _{2,9} = 5,69* Hc ₂ = 8,09* <u>ad p ar</u>
		ad	92		21,75	
		ar	100		19	
	2. oscuridad y 20-30° C	p	91	t ₆ = 1,09 ^{ns} U _{4,4} = 4 ^{ns}	13,5	t ₆ = 0,97 ^{ns} U _{4,4} = 5,5 ^{ns}
		ad	85		14,5	
	3. oscuridad y 20° C	p	96	t ₆ = 2,32 ^{ns} U _{4,4} = 2 ^{ns}	14,25	t ₆ = 0 ^{ns} U _{4,4} = 8 ^{ns}
ad		88	14,25			
<i>L. lucidum</i>	4. luz y tempe- ratura am- biente	p	98	F _{4,15} = 1,55 ^{ns} Hc ₄ = 2,54 ^{ns} <u>ad p ar pe ade</u>	19,5	F _{4,15} = 82,53** Hc ₄ = 13,49** <u>ade pe ad p ar</u>
		ad	96		19,25	
		ar	100		19,75	
		pe	100		13,25	
		ade	100		12,25	
	5. oscuridad y 20-30° C	p	91	F _{3,12} = 3,24 ^{ns} Hc ₃ = 6,23 ^{ns} <u>p ad pe ade</u>	31,25	F _{3,12} = 38,20** Hc ₃ = 11,45** <u>pe ade ad p</u>
		ad	97		29,5	
		pe	99		14,5	
		ade	100		15	
		6. oscuridad y 20° C	p		87	
ad	92	16,25				

¹ p = semillas extraídas de frutos (control), ad = semillas defecadas, ar = semillas regurgitadas, pe = semillas extraídas de frutos y sin endocarpo, ade = semillas defecadas y sin endocarpo.

² PG = poder germinativo (media), T50 = velocidad de germinación (media), ver Métodos.

³ F: ANOVA, t: test de Student, Hc: análisis de la varianza de Kruskal-Wallis (corregido), U: test de Mann-Whitney. En los tres primeros se indican los grados de libertad, y en el último n₁ y n₂.

^{ns} = p > 0,05, * = p < 0,05, ** = p < 0,01. Los tratamientos subrayados con una misma línea no difieren entre sí (fueron ordenados de menor a mayor).

maduración sincrónica (e.g. Murray 1987 y referencias en éste). Es de esperar entonces que, dependiendo de la riqueza de la avifauna del lugar, estos frutos sean consumidos por gran variedad de aves, tanto predominantemente frugívoros como oportunistas (Wheelwright 1985, Howe 1986).

En la reserva de Punta Lara los frutos de *Ligustrum* empiezan a ser consumidos cuando están comenzando a madurar. El consumo de frutos verdes ocurre sobre todo en épocas de baja disponibilidad de frutos maduros (Foster 1977, Moermond & Denslow 1985), sin embargo esto no sucede en Punta Lara porque otras especies, nativas y exóticas (observación personal), proveen alimento a las aves frugívoras antes de la maduración de *Ligustrum*. Si bien la población de *L. sinense* es escasa y de porte y producción de frutos por planta mucho menores que los de *L. lucidum*, que es común

y más eficiente en la fructificación (Tabla 2), su maduración más temprana le permite iniciar la dispersión con anterioridad a *L. lucidum* (Fig. 2). Cuando se inicia la oferta de frutos de este último, su mayor fructificación (Tabla 2) y mejor relación pulpa/semilla (Tabla 1) (cf. Moermond & Denslow 1985, Howe 1986, y referencias en éstos), determinarían que las aves los prefieran. Como, no obstante, muchas semillas de *L. sinense* con elevado poder germinativo (Tabla 5) son diseminadas cada año por las aves, su escaso éxito para establecerse sería atribuible a otros factores (e.g. presencia de un estrato arbóreo denso) más que a causas reproductivas o a competencia por dispersores. Los ejemplares más desarrollados y de mejor fructificación de *L. sinense* se encuentran en los bordes de la selva, mientras que el interior está invadido por *L. lucidum*. Los claros del bosque, donde podría prosperar,

se hallan invadidos por *Rubus ulmifolius*, que parece ser un colonizador más eficiente. *R. ulmifolius* también es dispersada por aves (e.g. Jordano 1982; observación personal), pero una vez instalada se propaga en forma vegetativa e impide el desarrollo de otra vegetación.

A pesar de que *L. lucidum* invadió la selva no interferiría en la diseminación de la mayoría de las especies nativas omitócoras, ya que ofrece los frutos en distinto tiempo. Sólo se superpone considerablemente con la fructificación con *Citharexylum montevidense*, menos generalista que *Ligustrum* respecto a sus dispersores. Con esta última especie podría competir, porque gran parte de sus frutos no son removidos por las aves y se momifican sobre las plantas.

Elenco consumidor

Once especies de aves consumen frutos de *Ligustrum* en Punta Lara (Tabla 4). Cinco de ellas lo hacen con asiduidad y poseen una población considerable durante la fructificación. Sólo tres actúan como dispersoras legítimas (*sensu* Snow 1971). *Turdus rufiventris* es la especie más abundante (Fig. 4, c) y la principal diseminadora de estas plantas exóticas. Las semillas ingeridas con los frutos son luego eliminadas por regurgitación y con las deyecciones. Si bien *Pitangus sulphuratus* mantiene una población importante y regular a lo largo del año (Fig. 4, b), únicamente dispersa estas semillas mediante bolos de regurgitación (Montaldo, inédito). Ello implicaría una menor eficiencia dispersiva. *Turdus amaurochalinus*, inferior en número, se comporta de manera similar a *T. rufiventris*. Dos palomas (*Columbidae*) destruyen semillas de *Ligustrum*. La frecuencia de una de ellas (*Columba picazuro*) aumenta en forma notoria durante la época de frutos maduros de *L. lucidum* (Fig. 4, a). Es probable que dicho incremento poblacional se deba en parte a la fructificación simultánea de *Citharexylum montevidense*, cuyas drupas también integran su dieta. Algunos de los carozos de la especie nativa *Citharexylum* logran atravesar el poderoso tracto digestivo de *C. picazuro* (Ziswiler & Farmer 1972) y al ser defecados contienen semillas viables, en el caso de la exótica *Ligustrum* la destrucción es total (Montaldo, inédito). Por último, *Stephanophorus diade-*

matus es una especie escasa en el área (Fig. 4, d), pero de hábitos eminentemente frugívoros. Aunque no destruye las semillas, no las dispersa en forma efectiva.

Se considera que en Punta Lara sólo las especies de aves mencionadas tendrían alguna importancia ecológica (positiva o negativa) sobre la dispersión de semillas en el área. El efecto de las restantes consumidoras sería despreciable, por ser de ocurrencia ocasional en la selva o por su bajo consumo de frutos (Tabla 4). Tampoco las aves frugívoras migratorias intervienen en dicho proceso. Sin embargo, una de ellas (*Elaenia parvirostris*) es importante para la dispersión de las semillas de la especie nativa *Blepharocalyx tweediei* (Montaldo, datos no publicados). La mayoría de las aves migratorias llegan cuando la oferta de frutos de *Ligustrum* ha decaído. El bajo consumo podría atribuirse a que en ese momento existe gran disponibilidad de insectos, que también forman parte de la ingesta de estas aves (Sick 1986, Foster 1987) cuya dieta, además, puede variar estacionalmente (e.g. Foster 1987, Wheelwright 1988). Por otra parte, muchos frutos de *Ligustrum* se deshidratan, cayendo en grandes cantidades a fines de octubre y principios de noviembre.

Las aves y la germinación

Los experimentos realizados demuestran que en el área de estudio las aves dispersoras, fundamentalmente *Turdus* spp., no afectan la germinación de *Ligustrum*. *Turdus rufiventris* elimina las semillas entre 10 y 30 min después de la ingestión (Montaldo, inédito), tiempo semejante a los señalados para otras especies diseminadoras (e.g. Van der Pijl 1969, Herrera 1984a, Sorensen 1984, Levey 1987). Se ha sugerido que las aves, en particular *Turdus* spp., sólo actúan sobre semillas que tienen mecanismos que demoran la germinación y su efecto puede manifestarse aun con tiempos de pasaje menores al observado (Barnea *et al.* 1990). Por consiguiente, la falta de diferencias de germinación entre semillas dispersadas y cosechadas (Tabla 5) se explicaría de distinta forma para *L. sinense* que para *L. lucidum*. El pasaje por el tracto digestivo de los diseminadores deteriora o destruye el tenue endocarpo de *L. sinense*, pero éste de por sí no significa una barrera para el intercambio gaseoso y la

imbibición de la semilla. En cambio dicho proceso no daña en forma importante al endocarpo leñoso de *L. lucidum*. En las aves frugívoras la velocidad de pasaje es rápida en comparación con las granívoras, lo que reduce el shock térmico, químico y mecánico que ocurre durante el mismo (Ziswiler & Farner 1972). Nótese que únicamente la escarificación manual (se quitó el endocarpo) aceleró la germinación de *L. lucidum*, tanto en las semillas cosechadas y en las que habían sido ingeridas (Tabla 5). Estos resultados coinciden en gran medida con los de Debussche (1985) que estudió la germinación de tres especies omitócoras, encontrando una mayor velocidad de germinación en una sola especie con respecto al control, pero sin diferencias en el poder germinativo.

Asimetría del sistema

La dependencia desigual entre las plantas omitócoras y las aves que consumen sus frutos se conoce como asimetría (cf. Jordano 1987, Wheelwright 1988). En la reserva de Punta Lara *L. lucidum* y *L. sinense* están naturalizadas y sus semillas tienen muy alta germinación (Fig. 3 y Tabla 5). Como en las cercanías *L. lucidum* se utiliza en el arbolado de calles y *L. sinense* para formar setos de jardines, es presumible que las aves frugívoras las hayan introducido en la reserva. Debido al alto grado de invasión alcanzado y a los desbordes periódicos del arroyo que atraviesa la selva (el agua transporta los frutos), en la actualidad las aves residentes sólo contribuyen parcialmente para que estas especies colonicen nuevos hábitat, pero en modo alguno parecen necesarias para su perpetuación. Sin embargo, en la segunda mitad del invierno, la población de frugívoros dependería de estos frutos puesto que casi no existe otra oferta alimenticia para las aves. La frecuencia de algunas especies en la reserva aumenta (e.g. Fig. 4, a). En consecuencia, en el sitio del estudio la interacción aves-*Ligustrum* puede ser considerada como fuertemente asimétrica, estimándose probable que antes de la llegada de estas plantas exóticas ocurriesen desplazamientos estacionales de la avifauna frugívora hacia latitudes más septentrionales, donde la selva ribereña tiene mayor diversidad específica (Cabrera 1976).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco especialmente a J.J. Valla, quien durante el curso del trabajo aportó valiosas opiniones y abundante información sobre el tema. D. Medan y R. Fraga revisaron borradores del manuscrito y sus comentarios contribuyeron a mejorarlo. P. Feinsinger y un revisor anónimo proporcionaron útiles sugerencias. A. Chiappe y G. Roitman me dieron una invalorable ayuda en las tareas de campo y el guardaparque O. Gorosito facilitó las mismas. Con J. Cámara Hernández, P. Melchiorre, A. Di Benedetto y M. Gróttola discutí aspectos puntuales del trabajo. Durante su realización conté con una beca para graduados de la Universidad de Buenos Aires y parte del estudio fue financiado con un subsidio de esta Universidad.

LITERATURA CITADA

- ARMESTO JJ, R ROZZI, P MIRANDA & C SABAG (1987) Plant/frugivore interactions in South American temperate forests. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 321-336.
- BARRETT, SC & CG ECKERT (1990) Current issues in plant reproductive ecology. *Israel Journal of Botany* 39: 5-12.
- BARNEA A, Y YOM-TOV & J FRIEDMAN (1990) Differential germination of two closely related species of *Solanum* in response to bird ingestion. *Oikos* 57: 222-228.
- CABRERA AL (1965) Flora de la provincia de Buenos Aires. Colección Científica del INTA. Tomo 4, Parte 5. Ericáceas a Caliceráceas. INTA, Buenos Aires.
- CABRERA AL (1976) Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Segunda edición. Tomo 2, Fascículo 1. Editorial Acme, Buenos Aires.
- CABRERA AL & G DAWSON (1944) La selva marginal de Punta Lara. En la ribera argentina del Río de la Plata. *Revista del Museo de La Plata* 5: 267-382.
- COME D (1970) Les obstacles à la germination. Monographie de physiologie végétale 6. Masson et Cie Editeurs, París.
- DARRIEU CA, G SOAVE & E SOAVE (1988) Nidificación de passeriformes en la Reserva Integral de Punta Lara y sus alrededores, Buenos Aires, Argentina. *Hornero* 13: 53-58.
- DEBUSSCHE M (1985) Rôle des oiseaux disséminateurs dans la germination des graines de plantes à fruits charnus en région méditerranéenne. *Oecologia Plantarum* 20: 365-374.
- FOSTER MS (1977) Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous bird and its fruit source. *Ecology* 58: 73-85.
- FOSTER MS (1987) Feeding methods and efficiencies of selected frugivorous birds. *Condor* 89: 566-580.
- HERRERA CM (1982) Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63: 773-785.

- HERRERA CM (1984a) A study of avian frugivores, bird-dispersed plants and their interactions in mediterranean scrublands. *Ecological Monographs* 54: 1-23.
- HERRERA CM (1984b) Adaptation to frugivory of mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* 65: 609-617.
- HERRERA CM (1985) Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44: 132-141.
- HITCHCOCK CL, A CRONQUIST, M OWNBEY & JW THOMPSON (1959) Vascular plants of the Pacific Northwest. University of Washington Publications in Biology. Vol. 17, Part 4. Ericaceae through Campanulaceae. University of Washington Press, Washington.
- HOWE HF (1986) SEED DISPERSAL BY FRUIT-EATING BIRDS AND MAMMALS. En: Murray DR (ed) Seed dispersal: 123-189. Academic Press Australia, Sydney.
- JANSEN DH (1980) When it is coevolution? *Evolution* 34: 611-612.
- JORDANO P (1982) Migrant birds are the main seed dispersers of blackberries in southern Spain. *Oikos* 38: 183-193.
- JORDANO P (1987) Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 659-677.
- KLIMAITIS JF & F MOSCHIONE (1987) Aves de la Reserva Integral de Selva Marginal de Punta Lara y sus alrededores. Ministerio de Asuntos Agrarios de la Provincia de Buenos Aires, Buenos Aires.
- LEDESMA NR (1953) Registro fitofenológico integral. *Me-teoros* 3: 81-96.
- LEVEY DJ (1987) Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *American Naturalist* 129: 471-485.
- MILANO V (1949) Las especies del género *Ligustrum* cultivadas en la Argentina. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 3: 353-380.
- MOERMOND TC & JS DENSLOW (1985) Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology and nutrition, with consequences for fruit selection. En: Buckley PA, MS Foster, ES Morton, RS Ridgely & FG Buckley (eds) *Neotropical Ornithology*: 865-897. *Ornithological Monographs* 36. American Ornithologists' Union, Washington.
- MURRAY KG (1987) Selection for optimal fruit-crop size in bird-dispersed plants. *American Naturalist* 129: 18-31.
- NAROSKY T & D YZURIETA (1987) Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay. Asociación Ornitológica del Plata. Buenos Aires.
- RIDLEY HN (1930) The dispersal of plants throughout the world. L Reeve, Ashford, Kent.
- SICK H (1986) Ornitología brasileira, uma introdução. Segunda edição. Vol. 2. Editora Universidade de Brasília, Brasília.
- SIEGEL S (1975) Estadística no paramétrica. Editorial Trillas, México.
- SNOW DW (1971) Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113: 194-202.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1969) *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. WH Freeman & Co., San Francisco.
- SORENSEN AE (1984) Nutrition, energy and passage time: experiments with fruit preference in European Blackbirds (*Turdus merula*). *Journal of Animal Ecology* 53: 545-557.
- THOMPSON JN & MF WILLSON (1979) Evolution of temperate fruit/bird interactions: phenological strategies. *Evolution* 33: 973-982.
- VAN DEL PIJL L (1969) Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin.
- WHEELWRIGHT NT (1985) Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66: 808-818.
- WHEELWRIGHT NT (1988) Fruit-eating birds and bird-dispersed plants in the tropics and temperate zone. *Trends in Ecology & Evolution* 3: 270-274.
- WHEELWRIGHT NT & CH JANSON (1985) Colors of fruit displays of bird-dispersed plants in two tropical forests. *American Naturalist* 126: 777-799.
- WILSON KA & CE WOOD Jr (1959) The genera of Oleaceae in the Southeastern United States. *Journal Arnold Arboretum* 40: 369-382.
- ZISWILER V & DS FARNER (1972) Digestion and the digestive system. En: Farner DS & JR King (eds) *Avian Biology*. Vol. 2: 343-430. Academic Press, New York.