

FORMIGUES DISPERSADORES DE LLAVORS DE *RHAMNUS ALATERNUS* (L.)

J. M. Bas & C. Gómez

ABSTRACT

Seed disperser ants of Rhamnus alaternus (L.). The dispersion of evergreen buckthorn (*Rhamnus alaternus*) seeds by ants has been studied in five areas of the north-eastern Iberian Peninsula (Province of Girona). *R. alaternus* seeds have an elaiosome which could be attractive to ants and stimulate transport to the nest. Diaspores (seeds with or without the elaiosome) were offered to foraging ants of every species detected in the areas. Workers of twenty-four ant species were observed and their behaviour towards the diaspores differed. Eleven species that transport items significantly were recorded, basically myrmicine ants: eight of them transport diaspore because of the presence of the elaiosome and three ant species are attracted by the seed itself and not by the elaiosome. Finally, thirteen ant species, the majority Formicidae, are not attracted by any of the items offered, whether or not they have an elaiosome.

Key words: ants, elaiosome, myrmecochory, *Rhamnus alaternus*, seeds, seed dispersal

Recepció: 31.05.2002; Acceptació: 10.07.2003; ISSN: 1134-7723

Josep M. Bas & Crisanto Gómez. Departament de Ciències Ambientals. Universitat de Girona. Campus de Montilivi. 17071 Girona.

RESUM

Es presenten els resultats sobre les espècies de formigues dispersadores de llavors de *Rhamnus alaternus* al nord-est de la península Ibèrica. Les llavors de l'aladern tenen la particularitat de presentar un eleosoma que pot ser atractiu per a algunes formigues i que pot fer desencadenar un transport cap al niu. S'han fet oferiments directes de diferents ítems o diàspores (llavors amb eleosoma o sense) a totes les espècies de formigues presents en diferents àrees amb presència d'aladern. Aquestes àrees són cinc localitats de la província de Girona. En aquestes àrees es detecten obreres de 24 espècies diferents, que presenten comportaments diferencials enfront les llavors oferides. En aquest sentit hem registrat 11 espècies en què es genera transport de manera significativa (la majoria de les quals són de la subfamília Myrmicinae), entre les quals 8 són atretes per la presència de l'eleosoma en les llavors mentre que les altres 3 dispersen les llavors atretes per la mateixa llavor, i no pas per l'eleosoma. Finalment, 13 espècies (la majoria de les quals són de la subfamília Formicidae) no són atretes per cap dels ítems presentats, ja siguin amb eleosoma o sense.

INTRODUCCIÓ

Les relacions entre plantes i animals poden generar mutualismes a partir d'efectes positius per a ambdós participants i que suposen un increment de l'eficàcia reproductiva (Howe & Westley, 1988; Bronstein, 1994). En concret, la dispersió de llavors o disseminació és el mecanisme dinàmic de desplaçar llavors viables d'un lloc a un altre. Això pot esdevenir per una zoocòria o dispersió per animals, atesa la presència en les llavors de parts atractives per als animals que les dispersen (Howe & Westley, 1988). Quan siguin les formigues el vector de dispersió parlarem de *mirmecocòria*. La mirmecocòria està determinada pel fet que les llavors de plantes anomenades *mirmecòcores* presenten carúncules o arils atractius per a les formigues. Aquestes estructures poden tenir funció d'eleosoma (Berg, 1966; 1972). S'ha demostrat que els diglicèrids presents en els eleosomes (més concretament, la 1,2-diolenina) són els que generen majoritàriament la resposta de transport (Marshall *et al.*, 1979; Skidmore & Heithaus, 1988; Brew *et al.*, 1989; Kusmenoglu *et al.*, 1989).

La mirmecocòria és un fenomen detectat en molts hàbitats d'arreu del món (Beattie, 1985). Des de la primera monografia feta per Sernander (1906) s'han anat descrivint i citant més plantes mirmecòcores arreu. A la conca mediterrània, els estudis inicials amb *Mercurialis annua* a Itàlia (Pacini, 1990; Lisci & Pacini, 1997), amb *Silybum marianum* a Israel (Danin & Yom-Tov, 1990; Gabay *et al.*, 1994) i amb espècies del gènere *Euphorbia* a la Península (Baiges, 1989; Baiges *et al.*, 1991) marquen l'inici dels estudis en zones escleròfil·les de l'hemisferi nord. Ja més recentment, els treballs de Gómez i Espadaler sobre els mecanismes de la interacció *Euphorbia*-formigues (Gómez, 1995; Espadaler & Gómez, 1996, 1997a, 1997b; Gómez & Espadaler, 1998) demostren la importància d'aquest procés en hàbitats mediterranis.

L'estudi se centra en *Rhamnus alaternus* (aladern o llampuga) (família Rhamnaceae Juss.). Els estudis de dispersió de llavors per animals en aquesta família són divergents amb dues alternatives contrastades. Per un costat, dispersió mirmecòcora a l'hemisferi sud (Austràlia: Berg, 1975; Rice & Westoby, 1981. Sud-àfrica: Slingsby & Bond, 1981; Bond & Slingsby, 1983. Amèrica del Sud: Medan & Aagesen, 1995). Per l'altre costat, i de manera més generalitzada, es dona una dispersió de llavors per endozocòria a l'hemisferi nord (Amèrica del Nord i Central: Smith, 1975; Wheelwright *et al.*, 1984; Willson, 1993. Sud-est asiàtic: Corlett, 1996; Nakanishi, 1996). *Rhamnus alaternus* és un arbust o arbret dioic freqüent als Països Catalans (Bolòs & Vigo, 1990). Presenta fruits de tipus drupa i llavors en nombre variable (Bas, 2001), les quals presenten un eleosoma amb lípids insaturats (Aronne & Wilcock, 1994), que representa el 4,05 % del pes total de la llavor (Bas, 2001). La dispersió de llavors en aquesta espècie ha estat associada majoritàriament a ocells frugívors (Herrera, 1984; Debussche & Isenmann, 1989; Sunyer, 1994). De tota manera, la descripció feta per Aronne i Wilcock (1994) sobre la remoció de llavors per *Messor minor* suposaria la primera citació de dispersió per formigues en *Rhamnus alaternus*. Atès que les diàspores són dispersades també per vertebrats, podem parlar d'un procés diplocòric amb la participació de dos agents (Bas, 2001). De fet, a la Península ja s'ha observat la participació de diferents espècies de formigues en la remoció de llavors de plantes amb fruits carnosos, encara que s'ha considerat negligible (Hulme, 1991, 1997; Traveset, 1994; Alcántara *et al.*, 2000).

Els objectius concrets del present treball són determinar: a) el grau de comportament recol·lector de les diferents espècies de formigues, b) el paper de les diferents espècies de formigues en la dispersió de les llavors de *Rhamnus alaternus* i c) l'estructura en les llavors atractiva per obreres i que justifica el transport.

MATERIAL I MÈTODES

Zones d'estudi

Es van seleccionar cinc localitats de la província de Girona (NE peninsular) on hi ha poblacions naturals de *Rhamnus alaternus*: Mas de la Figuera (41° 59' N i 02° 52' E, 295 m d'altitud), Aigua Blanca (41° 50' N i 03° 01' E, 185 m), Aixart d'en Pi (42° 05' N i 03° 11' E, 95 m), Caldes de Malavella (41° 50' N i 02° 49' E, 80 m) i Banyoles (42° 07' N i 02° 43', 195 m). Les dues primeres es troben al massís de les Gavarres, la tercera al massís del Montgrí, i la quarta i cinquena a la plana de la Selva i el Pla de l'Estany, respectivament. El clima en aquestes àrees és típicament mediterrani, amb una pluviositat mitjana a l'entorn de 625 mm anuals, temperatura mínima mitjana de 7,5° C al mes de gener, i una màxima de 24° C durant el mes de juliol o agost (Departament de Medi Ambient de la Generalitat de Catalunya, anys 1993-1998).

Obtenció dels ítems a oferir

Per determinar el comportament, envers les unitats presentades, de les diferents espècies de formigues, havíem de disposar primer d'aquests ítems: llavors senceres amb eleosoma i llavors sense eleosoma (fig. 1). Primer es va fer una recol·lecció de fruits madurs dels quals, al laboratori i manipulant els fruits amb pinces i agulles manegades, se separava la polpa del conjunt format per llavor i endocarp. Aquestes dues últimes estructures, que estan unides mentre no s'assequen, se separen aplicant llum artificial, de manera que les llavors s'alliberen (Bas & Gómez, 2001). Les llavors lliures eren també manipulades amb pinces i eren emmagatzemades en tubs de vidre una vegada seques.



Figura 1. Llavors amb eleosoma (les dues llavors inferiors) i sense eleosoma (les dues llavors superiors). L'eleosoma es disposa a l'interior d'un solc longitudinal que presenten totes les llavors de *R. alaternus*.

D'altra banda, i per a obtenir les llavors sense eleosoma, es va establir un protocol comparable al seguit per Slingsby & Bond (1984): extracció en primer lloc dels eleosomes, manualment; posteriorment, oferiment de les llavors a obreres, que acabarien de netejar els eleosomes. En el nostre cas, i per les característiques de les llavors, es donaren directament les llavors amb eleosoma a obreres d'*Aphaenogaster senilis*, *Aphaenogaster subterranea*, *Messor structor* i *Tetramorium ruginode*, que estaven instal·lades al laboratori, i que les deixarien sense eleosoma. Tot el procés de manipulació dels fruits i llavors per obtenir els ítems a oferir es feia amb pinces.

Comportament recol·lector

Es va avaluar el grau de recol·lecció de les espècies presents en les àrees estudiades sobre llavors que tenen eleosoma i sobre d'altres que no en tenen i, per tant, es va detectar quina estructura de la llavor és la que desencadena el transport. Els oferiments es feien durant els mesos de juny, juliol, agost i principis de setembre dels anys 1998 i 1999. En total, es van donar 2.925 llavors amb eleosoma i 2.825 llavors sense eleosoma, a 24 espècies diferents de formigues (taula 1). A les localitats de l'Aixart d'en Pi, Mas de la Figuera i Aigua Blanca es feien servir sempre llavors procedents de fruits recol·lectats a les mateixes localitats, i per a les altres dues es feien servir, en canvi, llavors que provenien del Mas de la Figuera. Els oferiments es van fer en qualsevol moment del dia i només amb l'única condició que les obreres tinguessin una activitat considerable.

Inicialment es localitzaven un mínim de dos nius diferents a cada localitat, als quals es feien com a màxim vint-i-cinc oferiments d'una llavor a les diferents obreres. La llavor, que solament s'utilitzava una vegada, era col·locada amb pinces just a la sortida del niu i a pocs centímetres de distància. S'efectuava un registre del comportament de la primera obrera que interaccionava amb l'ítem ofert prenent com a base la classificació comportamental descrita per Culver & Beattie (1978), els quals separen quatre classes de comportament: 1) sense resposta, 2) examina, 3) intent de transport i 4) transport al niu. A aquestes classes, hi afegirem una cinquena, que fou ja detectada i descrita per Gómez (1995): 5) transport fora del niu. Posteriorment, s'hi va afegir encara una sisena categoria comportamental, detectada en iniciar les nostres proves al camp: 6) manipulació de l'eleosoma *in situ*. En aquest últim cas, l'obrero examina la llavor amb les antenes i mandíbules, però

Taula 1. Nombre d'ofertaments directes fets els anys 1998 i 1999 a les diferents localitats d'estudi

Localitats	Comarca	Amb eleosoma		Sense eleosoma		Ofertaments Totals
		1998	1999	1998	1999	
Mas de la Figuera	Gironès	750	500	750	425	2.425
Aixart d'en Pi	Baix Empordà	500	275	500	275	1.550
Aigua Blanca	Baix Empordà	250	150	250	150	800
Banyoles	Pla de l'Estany	225	–	200	–	425
Caldes de Malavella	Selva	275	–	275	–	550
Total		2.000	925	1.975	850	5.750

posteriorment manipula l'eleosoma directament al punt de la donació o després d'haver rebut 1-2 cm la llavor.

Tots els registres del comportament específic envers les llavors amb eleosoma i sense, han estat tractats amb testos χ^2 i G de comparació de freqüències.

RESULTATS

Nivells d'atractivitat específica de les llavors amb eleosoma

Els oferiments de les llavors senceres, és a dir, amb eleosoma, denoten la presència de diferents nivells d'atractivitat de les llavors per a les obreres, lligats al transport. En aquest sentit hem agrupat els registres de la manera següent: una no-atractivitat envers les llavors senceres i, per tant, sense transport de les llavors (resposta 1); un transport cap al niu (resposta 2); un transport oposat a la situació del niu (resposta 3), i una manipulació de l'eleosoma directament sobre el sòl sense efectuar transport (resposta 4). Existeix un primer bloc d'espècies que podem considerar dispersadores o depredadores de llavors potencialment importants, ja que la resposta principal ha estat la de transport cap al niu. Aquestes espècies són: *Pheidole pallidula*, *Messor bouvieri*, *Messor barbarus*, *Messor capitatus*, *Myrmica sabuleti*, *Aphaenogaster gibbosa*, *Aphaenogaster subterranea*, *Aphaenogaster senilis*, *Cataglyphis piliscapus* i *Tapinoma nigerrimum*. A aquestes espècies, s'hi afegeixen també les espècies del gènere *Tetramorium* (*Tetramorium semilaeve* i *Tetramorium ruginode*), les quals, tot i no ser el transport la resposta majoritària, sí que presenten també nivells alts de transport (taula 2).

D'altra banda, un gruix d'espècies podem considerar-les com a no recol·lectores de llavors, sense que tinguin per tant, un paper ni com a dispersadores ni com a depredadores, i ignoren majoritàriament les llavors a partir d'una resposta nul·la o gairebé. Aquestes espècies són *Leptothorax niger*, *Crematogaster scutellaris*, *Crematogaster sordidula*, *Aphaenogaster gibbosa*, *Camponotus cruentatus*, *Camponotus sylvaticus*, *Camponotus piceus*, *Camponotus lateralis*, *Formica cunicularia*, *Formica gerardi*, *Lasius cinereus*, *Plagiolepis pygmaea* i *Linepithema humile* (taula 2).

A més, entre totes, cal tenir present que poden tenir un paper important en la recollida de l'eleosoma al mateix lloc de l'ofertament. Tot i que no transporten la llavor, sí que la manipulen per tal d'aprofitar-ne l'eleosoma. Aquestes espècies són sobretot *Leptothorax niger*, *Tetramorium semilaeve* i *Crematogaster scutellaris*.

Nivells d'atractivitat específica de les llavors sense eleosoma

En aquest cas existeix un primer bloc d'espècies que podem considerar dispersadores o depredadores de llavors, amb resposta majoritària de transport cap al niu: *Messor bouvieri*, *Messor barbarus*, *Aphaenogaster subterranea* i *Cataglyphis piliscapus* (taula 2). A més, hi ha un grup que pot transportar aquestes diàspores cap al niu, però amb proporcions minoritàries: *Pheidole pallidula*, *Messor capitatus*, *Myrmica sabuleti*, *Tetramorium semilaeve*, *Tetramorium ruginode*, *Aphaenogaster senilis* i *Tapinoma nigerrimum* (taula 2).

Taula 2. Probabilitats dels diferents blocs de resposta davant les llavors amb eleosoma i sense eleosoma (n = nombre de llavors donades per cada ítem)

espècies	Amb eleosoma				Sense eleosoma					
	sense transport	transp. al niu	transp. oposat	manip. in situ	n	sense transport	transp. al niu	transp. oposat	manip. in situ	n
Subfam. Myrmicinae										
<i>Pheidole pallidula</i>	0,10	0,89	0,01	0	325	0,76	0,21	0,03	0	325
<i>Leptothorax niger</i>	0,36	0,04	0	0,60	50	0,40	0,04	0	0,56	50
<i>Tetramorium semilaeve</i>	0,53	0,24	0,11	0,12	75	0,84	0,12	0,04	0	50
<i>Tetramorium ruginode</i>	0,78	0,22	0	0	50	0,94	0,06	0	0	50
<i>Crematogaster scutellaris</i>	0,84	0,01	0	0,15	250	0,96	0,01	0	0,03	250
<i>Crematogaster sordidula</i>	1,00	0	0	0	50	1,00	0	0	0	50
<i>Messor bouvieri</i>	0,09	0,90	0,01	0	300	0,36	0,41	0,23	0	275
<i>Messor barbarus</i>	0	1,00	0	0	250	0,04	0,96	0	0	250
<i>Messor capitatus</i>	0,18	0,82	0	0	50	0,80	0,20	0	0	50
<i>Myrmica sabuleti</i>	0,26	0,74	0	0	50	0,60	0,12	0,28	0	50
<i>Aphaenogaster gibbosa</i>	1,00	0,00	0	0	50	1,00	0	0	0	50
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	0,22	0,78	0	0	100	0,28	0,72	0	0	50
<i>Aphaenogaster senilis</i>	0,36	0,60	0,04	0	100	0,80	0,06	0,14	0	100
Subfam. Formicinae										
<i>Camponotus cruentatus</i>	0,52	0,02	0,46	0	250	0,58	0,01	0,41	0	250
<i>Camponotus sylvaticus</i>	1,00	0	0	0	50	1,00	0	0	0	50
<i>Camponotus piceus</i>	1,00	0	0	0	50	1,00	0	0	0	50
<i>Camponotus lateralis</i>	1,00	0	0	0	50	1,00	0	0	0	50
<i>Cataglyphis piliscapus</i>	0,12	0,84	0,04	0	200	0,11	0,69	0,21	0	200
<i>Formica cunicularia</i>	0,98	0,02	0	0	100	0,98	0	0,02	0	100
<i>Formica gerardi</i>	1,00	0	0	0	50	1,00	0	0	0	50
<i>Lasius cinereus</i>	1,00	0	0	0	50	1,00	0	0	0	50
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	1,00	0	0	0	100	1,00	0	0	0	100
Subfam. Dolichoderinae										
<i>Tapinoma nigerrimum</i>	0,33	0,61	0,03	0,03	175	0,39	0,25	0,35	0	175
<i>Linepithema humile</i>	0,97	0,02	0	0,01	150	1,00	0	0	0	150

Un segon grup que pot ser considerat no recol·lector de llavors sense eleosoma, i que ignora bona part de les llavors està formada per *Leptothorax niger*, *Crematogaster scutellaris*, *Crematogaster sordidula*, *Aphaenogaster gibbosa*, *Camponotus cruentatus*, *Camponotus sylvaticus*, *Camponotus piceus*, *Camponotus lateralis*, *Formica cunicularia*, *Formica gerardi*, *Lasius cinereus*, *Plagiolepis pygmaea* i *Linepithema humile*.

Atractivitat diferencial segons el tipus de diàspora

Si bé el comportament envers les llavors amb eleosoma no ens permet definir el destí de les llavors, sí que ho podem fer si establim una comparació entre el comportament d'aquestes respecte les que no en tenen. Podem agrupar les diferents espècies en dos grups:

Taula 3. Espècies atretes per l'eleosoma (proporcions). Comparació entre els dos ítems donats

Espècies	llavor amb eleosoma	llavor sense eleosoma	χ^2	G
<i>Pheidole pallidula</i>	0,89	0,21	303,32; $p < 0,01$	338,16; $p < 0,01$
<i>Messor bouvieri</i>	0,90	0,41	154,62; $p < 0,01$	167,99; $p < 0,01$
<i>Messor barbarus</i>	1,00	0,96	8,26; $p < 0,01$	14,07; $p < 0,01$
<i>Messor capitatus</i>	0,82	0,20	36,01; $p < 0,01$	41,41; $p < 0,01$
<i>Myrmica sabuleti</i>	0,74	0,12	36,72; $p < 0,01$	42,665; $p < 0,01$
<i>Aphaenogaster senilis</i>	0,60	0,06	63,523; $p < 0,01$	73,676; $p < 0,01$
<i>Cataglyphis piliscapus</i>	0,84	0,69	12,425; $p < 0,01$	13,46; $p < 0,01$
<i>Tapinoma nigerrimum</i>	0,61	0,25	44,774; $p < 0,01$	47,398; $p < 0,01$

Taula 4. Espècies en què no hi ha diferències entre els dos ítems (proporcions). Comparació entre els dos ítems donats

Espècies	llavor amb eleosoma	llavor sense eleosoma	χ^2	G
<i>Tetramorium semilaeve</i>	0,24	0,12	2,06; $p = 0,15$	2,923; $p = 0,087$
<i>Tetramorium ruginode</i>	0,22	0,06	4,07; $p = 0,044$	5,605; $p < 0,018$
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	0,78	0,72	0,37; $p = 0,543$	0,647; $p = 0,647$

- a) Espècies que presenten clares diferències de resposta per als dos tipus de diàspores. Les llavors amb eleosoma són molt més atractives que les que no en tenen i, per tant, és l'eleosoma el que desencadena el transport (taula 3).
- b) Espècies que no presenten respostes diferents entre les dues diàspores presentades. La presència de l'eleosoma no desencadena el transport, i ho fa la mateixa llavor (taula 4).

DISCUSSIÓ

En el moment de fructificació i maduració de fruits en *Rhammus alaternus* les formigues presenten uns nivells d'activitat considerables (Bas, 2001). Les interaccions entre els ítems i les obreres denoten diferents respostes que poden estar lligades a l'atractivitat dels ítems oferts. Entre les diferents respostes, el comportament que implica un transport cap al niu (categoria 4) està representat sobretot per la subfamília Myrmicinae amb nou espècies diferents. Aquestes estarien representades per *Pheidole pallidula*, *Messor bouvieri*, *Messor barbarus*, *Messor capitatus*, *Myrmica sabuleti*, *Aphaenogaster senilis*, *Aphaenogaster subterranea*, *Tetramorium semilaeve* i *Tetramorium ruginode*. També, però, *Tapinoma nigerrimum* (subfam. Dolichoderinae) i *Cataglyphis piliscapus* (subfam. Formicinae) tenen un bon comportament recol·lector cap al niu.

El transport cap al niu de llavors amb eleosoma (plantes mirmecòcores) d'alguna de les espècies trobades en el nostre estudi ja ha estat detectat en diferents treballs (Gómez, 1995; Wolff, 1995; Espadaler & Gómez, 1996, 1997a, 1997b; Gómez & Espadaler, 1998;

Wolff & Debussche, 1999). Aquests autors detecten diferents espècies que transporten llavors amb eleosoma cap al niu: *Aphaenogaster senilis*, *Messor barbarus*, *Messor bouvieri*, *Tetramorium semilaeve*, *Pheidole pallidula* i *Tapinoma nigerrimum*. Espècies com *Camponotus piceus*, *Crematogaster scutellaris* o *Lasius cinereus* han estat detectades transportant llavors de plantes mirmecòcores (Wolff, 1995; Wolff & Debussche, 1999) i, en canvi, les llavors de l'aladern en el nostre treball, no són en cap cas atractives per a elles. Les espècies del gènere *Formica*, *Leptothorax* o *Lasius* del nostre estudi mai no han estat atretes per les llavors, i en altres treballs sí (Gorb & Gorb, 1995, 1999; Wolff, 1995; Wolff & Debussche, 1999). La presència de l'eleosoma en la llavor és un factor important per a la remoció de llavors, fet que es veu clarament quan es contrasten els dos ítems oferts (llavor amb eleosoma i sense). La presència de l'eleosoma en la llavor té conseqüències positives en el transport cap al niu en la majoria de les espècies i només en *Tetramorium semilaeve*, *Tetramorium ruginode* i *Aphaenogaster subterranea* no es detecten diferències entre els dos ítems. A diferència dels anteriors treballs citats més amunt, les espècies del gènere *Messor* (*Messor barbarus*, *Messor bouvieri* i *Messor capitatus*) seleccionen més favorablement les llavors amb eleosoma que les que no en tenen, tot i que en *Messor barbarus* les llavors sense eleosoma també els són molt atractives. Altres espècies d'aquest gènere també transporten de manera similar els dos ítems al niu (Pacini, 1990), fet que fa pensar que la recol·lecció indiscriminada de llavors acabaria en una granivòria, atès que l'atractiu per a aquestes espècies no és l'eleosoma sinó la llavor. En el nostre cas, tot i que la tendència pot ser aquesta, la presència de l'eleosoma en la llavor suposa un atractiu per a la formiga.

La resta de comportaments detectats fan referència a l'absència de transport cap al niu, i cal destacar-ne el transport en sentit invers i la manipulació de l'eleosoma *in situ*. El primer dels registres s'ha trobat sobretot en *Camponotus cruentatus* i *Tetramorium semilaeve* quan les llavors presentaven eleosoma, i en percentatges inferiors quan les llavors no tenien eleosoma per a un grup d'espècies més gran. Aquest comportament invers ja s'ha descrit en *Formica lugubris* i *Aphaenogaster senilis* (Gómez, 1995; Gómez & Espadaler, 1998) i també en *Tapinoma nigerrimum* (Wolff, 1995). El segon comportament interessant és el que tenen algunes espècies (*Leptothorax niger*, *Tetramorium semilaeve* i *Crematogaster scutellaris*), les quals manipulen l'eleosoma directament sobre el punt de l'oferiment, sense que arribi a produir-se el transport cap al niu. Les espècies amb aquest comportament, citades com a *pilferers* (Gorb & Gorb, 1995), provocarien una disrupció del procés de dispersió (Bas, 2001), ja que no permeten el transport de les llavors d'altres espècies que justifiquen majoritàriament aquest transport cap al niu per la presència d'eleosoma. El de l'eleosoma *in situ* ha estat associat a espècies de mida petita que tenen dificultat per a remoure les diàspores tant en àrees de vegetació escleròfil·la (Hughes & Westoby, 1992) com mesòfila (Wolff & Debussche, 1999). Aquests últims, en estudis fets a Europa, detecten espècies de mida petita com *Leptothorax lichstensteini* i *Leptothorax unifasciatus* (3-4 mm) que es congreguen al voltant de les llavors, i roseguen els eleosomes allà mateix. En el nostre cas, la major part d'aquests comportaments, tant en les donacions directes com indirectes, corresponen a espècies de mida petita, encara que també espècies de mida més gran com *Crematogaster scutellaris* o *Tapinoma nigerrimum* poden fer-ho. Aquesta situació, juntament amb el fet que *Pheidole pallidula* tingui un paper important com a recol·lectora de llavors, tot i ser de mida més petita a les anteriors, fa pensar que probablement no sigui la mida de l'obra el factor limitant del transport, sinó l'amplada d'obertura de les mandíbules de cadascuna de les espècies participants.

AGRAÏMENTS

Volem agrair a Teresa Mach, Anna Menció i Nuri Vilà l'ajuda en part de les proves efectuades al camp, així com a Gemma Vila pels treballs en la tria de diàspores al laboratori. També a l'Ajuntament de Torroella de Montgrí per permetre treballar en una àrea de propietat municipal. Aquest estudi ha estat finançat parcialment a partir dels projectes DGES PB96-1164 i MICYT REN2000-0300-CO2-O2/GLO.

REFERÈNCIES

- ALCÁNTARA, J. M.; REY, P. J.; SANCHEZ-LAFUENTE, A. M. & VALERA, F., 2000. Early effects of rodent post-dispersal seed predation on the outcome of the plant-seed disperser interaction. *Oikos*, 88: 362-370.
- ARONNE, G. & WILCOCK, C. C., 1994. First evidence of myrmecochory in fleshy-fruited shrubs of the Mediterranean region. *New Phytologist*, 127: 781-788.
- BAIGES, J. C., 1989. *Estudi morfològic, anatómic i de la dispersió de les granes de les espècies ibero-baleàriques del gènere Euphorbia L.* Universitat de Barcelona. 250 p. [Tesi de Llicenciatura]
- BAIGES, J. C.; ESPADALER, X. & BLANCHÉ, C., 1991. Seed dispersal by ants in West Mediterranean *Euphorbia* species. *Bot. Chron.*, 10: 697-705.
- BAS, J. M., 2001. *Frugivoria, dispersió i depredació de llavors en l'aladern (Rhamnus alaternus L.): paper dels ocells, rosegadors i formigues.* Universitat de Girona. 385 p [Tesi de Llicenciatura]
- BAS, J. M. & GÓMEZ, C., 2001. Mecanisme d'obertura dels endocarps i alliberament de llavors en l'aladern (*Rhamnus alaternus* L.). *Scientia gerundensis*, 25: 19-26.
- BEATTIE, A. J., 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualism.* Cambridge University Press. U.K.
- BERG, R. Y., 1966. Seed dispersal of *Dendromecon*: its ecologic, evolutionary, and taxonomic significance. *American Journal of Botany*, 53: 61-73.
- BERG, R. Y., 1972. Dispersal ecology of *Vancouveria* (Berberidaceae). *American Journal of Botany*, 59: 109-122.
- BERG, R. Y., 1975. Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants. *Australian Journal of Botany*, 23: 509-547.
- BOLÒS, O. DE. & VIGO, J., 1990. *Flora dels Països Catalans*. Vol 2. Ed. Barcino.
- BOND, W. J. & SLINGSBY, P., 1983. Seed dispersal by ants in shrublands of the Cape province and its evolutionary implications. *South African Journal of Science*, 79: 231-233.
- BREW, C. R.; O'DOWD, D. J. & RAE, I. D. 1989. Seed dispersal by ants: behaviour-releasing compounds in elaiosomes. *Oecologia*, 80: 490-497.
- BRONSTEIN, J. L., 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Tree*, 9: 214-217.
- CORLETT, R. T., 1996. Characteristics of vertebrate-dispersed fruits in Hong Kong. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 819-833.
- CULVER, D. C. & BEATTIE, A. J., 1978. Myrmecochory in *Viola*: dynamics of seed-ant interactions in some west Virginia species. *Journal of Ecology*, 66: 53-72.
- DANIN, A. & YOM-TOV, Y., 1990. Ant nests as primary habitats of *Silybum marianum* (Compositae). *Plant Systematics and Evolution*, 169: 209-217.
- DEBUSSCHE, M. & ISENMANN, P., 1989. Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos*, 56: 327-338.
- ESPADALER, X. & GÓMEZ, C., 1996. Seed production, predation and dispersal in the Mediterranean myrmecochore *Euphorbia characias* (Euphorbiaceae). *Ecography*, 19: 7-15.
- ESPADALER, X. & GÓMEZ, C., 1997a. Soil surface searching and transport of *Euphorbia characias* seeds by ants. *Acta Oecologica*, 18: 39-46.
- ESPADALER, X. & GÓMEZ, C., 1997b. Falling or movement of seeds and the presence of an elaiosome: in effect on ant reaction (Hymenoptera: Formicidae) in a myrmecochorous species, *Euphorbia characias* (Euphorbiaceae). *Sociobiology*, 30: 175-183.
- GABAY, R.; PLITMANN, U. & DANIN, A., 1994. Factors affecting the dominance of *Silybum marianum* L. (Asteraceae) in its specific habitats. *Flora*, 189: 201-206.

- GÓMEZ, C., 1995. *Influencia de las hormigas en el proceso de dispersión de semillas (mirmecocoria) del género Euphorbia L. en áreas de vegetación esclerófila del Mediterráneo Occidental.* Universitat Autònoma de Barcelona. 251 p. [Tesis de Llicenciatura]
- GÓMEZ, C. & ESPADALER, X., 1998. *Aphaenogaster senilis* Mayr (Hymenoptera, Formicidae): a possible parasite in the myrmecochory of *Euphorbia characias* (Euphorbiaceae). *Sociobiology*, 32: 441-450.
- GORB, S. N. & GORB, E. V., 1995. Removal rates of seeds of five myrmecochorous plants by the ant *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae). *Oikos*, 73: 367-374.
- GORB, S. N. & GORB, E. V., 1999. Effects of ant species composition on seed removal in deciduous forest in eastern Europe. *Oikos*, 84: 110-118.
- HERRERA, C. M., 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs*, 54: 1-23.
- HOWE, H. F. & WESTLEY, L. C., 1988. *Ecological relationships of plants and animals.* Oxford University Press. Nova York.
- HUGHES, L. & WESTOBY, M., 1992. Fate of seeds adapted for dispersal by ants in Australian sclerophyll vegetation. *Ecology*, 73: 1285-1299.
- HULME, P. E., 1991. The ecology of a temperate plant in a mediterranean environment: post-dispersal seed predation of *Daphne laureola*. In *Plant-animal interactions in mediterranean type ecosystems*. *Medecos*, VI: 281-286.
- HULME, P. E., 1997. Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia*, 111: 91-98.
- KUSMENOGLU, S.; ROCKWOOD, L. L. & GRETZ, M. R., 1989. Fatty acids and diacylglycerols from elaiosomes of some ant-disperse seeds. *Phytochemistry*, 28: 2601-2602.
- LISCI, M. & PACINI, E., 1997. Fruit and seed structural characteristics and seed dispersal in *Mercurialis annua* (Euphorbiaceae). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 66: 379-386.
- MARSHALL, D. L.; BEATTIE, A. J. & BOLLENBACHER, W. E., 1979. Evidence for diglycerides as attractants in an ant-seed interaction. *Journal of Chemical Ecology*, 5: 335-344.
- MEDAN, D. & AAGESEN, L., 1995. Comparative flower and fruit structure in the Colletieae (Rhamnaceae). *Bot. Jahrb. Syst.*, 117: 531-564.
- NAKANISHI, H., 1996. Fruit color and fruit size of a bird-disseminated plants in Japan. *Vegetatio*, 123: 207-218.
- PACINI, E., 1990. *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae) seed interactions with the ant *Messor structor*. *Acta Botanica Neerl.*, 39: 253-262.
- RICE, B. & WESTOBY, M., 1981. Myrmecochory in sclerophyll vegetation of the West Head, New South Wales. *Australian Journal of Ecology*, 6: 291-298.
- SERNANDER, R., 1906. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmeckochoren. *Kungliga Svenska Vetenskapsakad. Handlingar*, 41: 1-410.
- SKIDMORE, B. A. & HEITHAUS, E. R., 1988. Lipid cues for seed-carrying by ants in *Hepatica americana*. *Journal of Chemical Ecology*, 14: 2185-2196.
- SLINGSBY, P. & BOND, W. J., 1984. The influence of ants on the dispersal distance and seedling recruitment of *Leucospermum conocarpodendron* (Proteaceae). *South African Journal of Botany*, 51: 30-34.
- SLINGSBY, P. & BOND, W., 1981. Ants-friends of the fynbos. *Veld and Flora*, 67: 39-45.
- SMITH, A. J., 1975. Invasion and ecesis of bir-disseminated woody plants in a temperate forest tree. *Ecology* 56: 19-34.
- SUNYER, J. R., 1994. Observacions de la dispersió ornitòcora del llampúdol (*Rhamnus alaternus*). *Anuari Ornitològic Balear*, 9: 47-50.
- TRAVESET, A., 1994. Cumulative effects on the reproductive output of *Pistacia terebinthus* (Anacardiaceae). *Oikos*, 71: 152-162.
- WHEELWRIGHT, N. T.; HABER, W. A.; MURRAY, K. G. & GUINDON, C., 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rican Lower Montane Forest. *Biotropica*, 16: 173-192.
- WILLSON, M. F., 1993. Mammals as seed-dispersal mutualists in North America. *Oikos*, 67: 159-176.
- WOLFF, A., 1995. *Dissémination des graines par les fourmis et dynamique de la végétation dans un ensemble contrasté de communautés végétales du Midi de la France.* Diplôme d'études approfondies. Université Montpellier II Sciences et Technologiques du Languedoc. Institut National Agronomique de Paris-Grignon. França. 37 p.
- WOLFF, A. & DEBUSSCHE, M., 1999. Ants as seed dispersers in a Mediterranean old-field succession. *Oikos*, 84: 443-452.