

# INFLUENCIA DEL OSMÓFORO EN LA PRODUCCIÓN DE INFRUTESCENCIAS EN *ARUM ITALICUM* MILLER (ARACEAE)

por

M. MÉNDEZ & J. R. OBESO\*

## Resumen

MÉNDEZ, M. & J. R. OBESO (1992). Influencia del osmóforo en la producción de infrutescencias en *Arum italicum* Miller (Araceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 50(2): 229-237.

Se analizó la influencia de la parte estéril del espádice (osmóforo) en la producción de infrutescencias de *Arum italicum* mediante experimentos de adición de nutrientes, de deshojado y de eliminación de osmóforos, aprovechando el herbivorismo natural que sufren estas estructuras. Se consideraron también los efectos de otros factores, como la fenología y el número de inflorescencias. El número de dípteros atrapados en las inflorescencias aumentó con el tamaño del osmóforo. La fenología de floración tiene una influencia acusada sobre la producción de infrutescencias. Aunque la predación del osmóforo reduce la producción de infrutescencias en un 30 %, su presencia no es imprescindible, ya que el 40 % de las inflorescencias predadas que llegaron a abrirse se transformaron en infrutescencias. Las plantas con más de una inflorescencia tienen más éxito en la producción de infrutescencias porque incrementan la probabilidad de escapar de la predación. Los tratamientos de abonado y deshojado no tuvieron efecto sobre la producción de infrutescencias, pero coincidieron con una mayor predación.

Palabras clave: *Araceae*, *Arum italicum*, osmóforo, polinizadores, producción de infrutescencias.

## Abstract

MÉNDEZ, M. & J. R. OBESO (1992). Influence of the appendix of the spadix on the infructescence set in *Arum italicum* Miller (Araceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 50(2): 229-237 (in Spanish).

The influence of the appendix of the spadix, of phenology and of inflorescence number on the infructescence set in a Northern Spanish population of *Arum italicum* was studied. The experimental design included leaf removal, nutrient supply and appendix removal by herbivorous rodents. The number of flies trapped in the inflorescences was related to appendix size. Late anthesis resulted in infructescence set more frequently than early anthesis. The predation on the appendix decreased the probability of infructescence set by 30 %. The percentage of open inflorescences that began fruit maturation was 40 %, combining all plants preyed upon. Otherwise, plants having two or three inflorescences exhibited higher probability of fruit set. Nutrient supply and leaf removal did not increase infructescence set, but increased the incidence of the predation.

Key words: *Araceae*, *Arum italicum*, spadix, pollinators, infructescence set.

## INTRODUCCIÓN

En las angiospermas polinizadas por animales se supone que los caracteres florales o de las inflorescencias tienen algún signifi-

cado adaptativo relacionado con la actividad de los polinizadores (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979; WASER, 1983; HERRERA, 1990; JOHNSTON, 1991). Incluso se han desarrollado estructuras cuya única función

\* Departamento B.O.S. (Unidad de Ecología), Universidad de Oviedo. E-33005 Oviedo.

aparente es la atracción de polinizadores. Este es el caso del osmóforo, la parte superior estéril de la inflorescencia espadiforme de algunas aráceas (GRAYUM, 1990). Durante la breve fase femenina, la producción de calor en la mencionada estructura provoca la volatilización de compuestos nitrogenados; los polinizadores son atraídos, se ignora si por el calor o por las aminas volatilizadas (MEEUSE, 1975; MOODIE, 1976), y quedan retenidos en una "inflorescencia trampa". Sin recibir recompensa, son liberados con cargas de polen cuando la inflorescencia pasa a la fase masculina (PROCTOR & YEO, 1973; FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979). En este momento tiene lugar una segunda producción de calor, centrada en las flores masculinas, mucho más débil y considerada vestigial (MEEUSE, 1978; GRAYUM, 1990). La producción de calor en aráceas consume almidón (KNUTSON, 1974) o lípidos (SEYMOUR & *al.*, 1984).

El objetivo del presente estudio es examinar la importancia del osmóforo en la producción de infrutescencias en *Arum italicum* Miller. Se intentó comprobar la influencia de la producción de calor en la atracción de insectos, partiendo de la hipótesis de que los osmóforos mayores serían capaces de producir más calor y volatilizar más sustancias nitrogenadas, atrayendo a mayor número de insectos.

Tanto la producción de calor como la liberación de sustancias volátiles nitrogenadas supone un gasto de nutrientes que, en caso de ser limitantes, pueden influir en la probabilidad de éxito en la producción de frutos. Para comprobar esta hipótesis se efectuaron experimentos de abonado y de deshojado.

Al igual que en *A. maculatum* (HANSSON, 1985; SNOW & SNOW, 1987), en algunas inflorescencias inmaduras los roedores consumen el osmóforo y ocasionalmente algunas flores. La pérdida de osmóforos por herbivorismo se aprovechó como experimento natural para comprobar la importancia de esta estructura en la polinización.

Aunque la predación se efectúa sobre inflorescencias, el éxito reproductivo es un carácter de los individuos y puede depender

de la cantidad de inflorescencias que éstos produzcan. Para analizar las consecuencias de este hecho se consideró el herbivorismo de estructuras florales también desde el punto de vista de los individuos (cf. DAVIS, 1981).

Como paso previo se estudiaron algunos aspectos básicos de la biología floral de *A. italicum*: se identificaron sus polinizadores potenciales y se examinó la fenología floral y la proporción de sexos en la población.

## MATERIAL Y MÉTODOS

El área de estudio se localiza en Arlós (Llanera, provincia de Asturias), en un bosque de ribera sobre sustrato arcilloso, que facilita el encharcamiento.

El 24 de enero se inició el experimento de abonado en 70 individuos marcados; cada dos semanas, hasta el final de la floración, se suministraron a cada uno 62,5 ml de una disolución al 8‰ del fertilizante comercial Novelty Vita (N nítrico, 4%; N amónico, 3,25%; P soluble, 3%; K soluble, 6,5%).

También el 24 de enero se eliminó el 50% de la superficie foliar a otros 30 individuos, como experimento de limitación de nutrientes.

Al comenzar la floración se tomaron como control 57 individuos florecidos, que se marcaron progresivamente entre el 27 de marzo y el 5 de mayo, para tener en cuenta los posibles efectos de la fenología sobre el éxito en la producción de infrutescencias.

El diseño inicial del estudio incluía quitar osmóforos de algunas inflorescencias para comprobar su efecto, pero se aprovechó el herbivorismo natural que sobre ellos ejercen los roedores.

Durante la floración se observaron, cada dos días, los individuos abonados, deshojados y control. Se registró la pérdida de osmóforos en las inflorescencias y una vez abiertas se anotó la fase, femenina o masculina. La fase femenina se reconocía por el color brillante de los estigmas y la presencia de insectos; la masculina, por la deposición

de polen en el fondo de la inflorescencia. Aunque el final físico de la fase masculina puede fijarse en el momento en que se marchitan las flores masculinas, su sistema de polinización hace muy probable que el único momento de dispersión efectiva de polen se produzca inmediatamente tras el paso a la fase masculina. Posteriormente no se produce atracción de polinizadores y rara vez se encontraron insectos vivos en las inflorescencias, avanzada la antesis. Así pues, se ha tomado únicamente el día en que se produjo el cambio de fase, y, por tanto, la liberación de insectos, como período funcionalmente masculino.

Se distinguieron tres destinos para las inflorescencias: 1) Se marchitaban antes de la antesis. 2) Pasaban la antesis, pero no iniciaban el desarrollo de los frutos. 3) Pasaban la antesis e iniciaban el desarrollo de los frutos, lo completasen o no, con independencia del número de frutos que iniciaran su maduración. Según la fecha de antesis se asignó cada inflorescencia de los dos últimos grupos a una fase fenológica: temprana (9-29 de abril), media (1-19 de mayo) y tardía (21 de mayo-12 de junio).

En 25 inflorescencias en fase femenina se midió la longitud del osmóforo y los visitantes florales fueron contados e identificados hasta nivel de familia. En 10 de ellas, de tamaño diferente y pertenecientes a individuos distintos, se registró previamente la temperatura del osmóforo. Las medidas se tomaron los días 25 y 26 de mayo con un termómetro digital fijo al osmóforo, comenzando tras unos 30 minutos para su estabili-

zación y a intervalos de una hora, de 9,30 a 16,30 (GMT). Después de cada medición se retiraba durante 5 minutos el sensor del termómetro y la lectura obtenida se utilizaba como medida de la temperatura ambiental. Se disponía así de un par de temperaturas, cuya diferencia se empleó como estima de la producción de calor.

El cálculo estadístico de las regresiones se realizó mediante el programa SPSS (NORRIS, 1985). Las tablas de contingencia se realizaron utilizando el estadístico G (SOKAL & ROHLF, 1981), con el empleo de la corrección para continuidad, cuando solo existía un grado de libertad.

## RESULTADOS

### *Fenología floral y proporción de sexos*

En el área de estudio la floración se extendió del 9 de abril al 12 de junio, con el máximo en la segunda mitad de dicho período (19 de mayo, 17 inflorescencias; fig. 1). Se produjeron oscilaciones de la frecuencia poblacional de cada sexo a lo largo del período de floración. Los máximos masculinos siguieron a los femeninos con cierto desfase (fig. 1), como corresponde a una inflorescencia protógina.

La cantidad de inflorescencias producidas en cada tratamiento se resume en la tabla 1. La producción de inflorescencias por el mismo individuo fue secuencial en el tiempo, con un período de uno a varios días entre antesis sucesivas. Con una sola excepción (29 de abril), no hubo producción de

TABLA 1

NÚMERO DE INDIVIDUOS Y PRODUCCIÓN DE INFLORESCENCIAS EN LOS TRATAMIENTOS DE ABONADO, DESHOJADO Y CONTROL

	Total individuos	Accidentes*	N.º inflorescencias				Total infl.
			0*	1	2	3	
Abonado	70	1	11	29	25	4	91
Deshojado	30	8	4	11	7	0	25
Control	57	1	0	39	14	3	76

\* Individuos excluidos de los análisis.

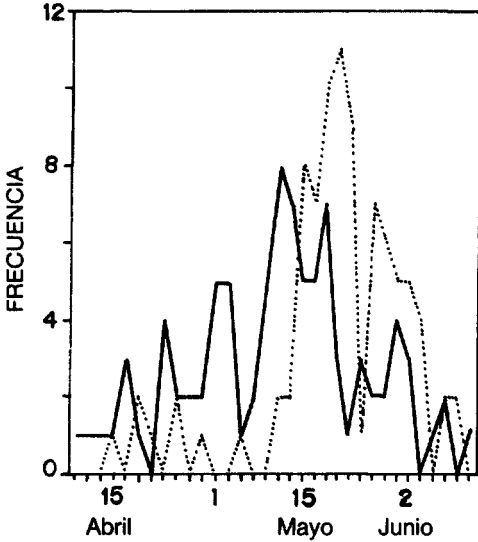


Fig. 1.—Frecuencia de inflorescencias en fase femenina y en fase masculina en el área de estudio a lo largo del período de floración: — fase femenina; ..... fase masculina.

infrutescencias antes del 11 de mayo, y la misma se incrementó con la fenología en todos los tratamientos (fig. 2).

*Polinizadores y producción de calor*

El 97,9% de los visitantes florales en las inflorescencias recogidas fueron dípteros, de los que la familia *Psychodidae* representó el 87,2% (tabla 2).

Las diferencias de temperatura registradas entre el osmóforo y el ambiente se resumen en la tabla 3. No se encontró regresión significativa entre la cantidad de dípteros en

una inflorescencia y la diferencia máxima de temperatura entre su osmóforo y el ambiente ( $R^2=0,021$ ;  $F=0,176$ ;  $p=0,686$ ;  $n=10$ ). La regresión de dicha diferencia de temperatura frente a la longitud del osmóforo fue negativa y casi significativa ( $R^2=0,367$ ;  $F=4,633$ ;  $p=0,064$ ;  $n=10$ ). El número de dípteros en las inflorescencias aumentó significativamente con la longi-

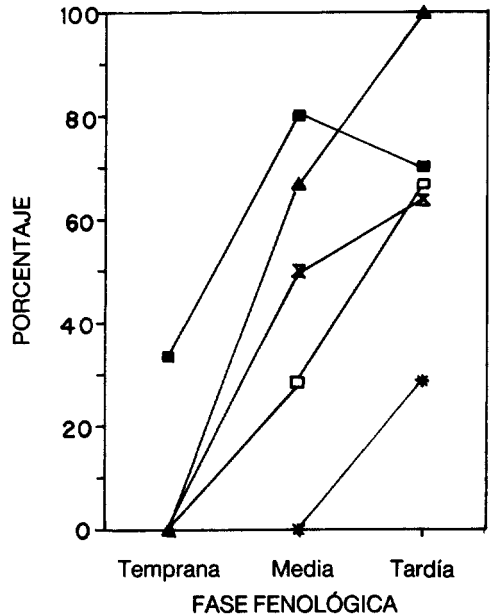


Fig. 2.—Infrutescencias producidas en cada fase fenológica por los distintos tratamientos, expresadas en porcentaje respecto a las inflorescencias que pasaron la antesis: ■ control intactas, □ control predadas, ▲ abonadas intactas, ⊗ abonadas predadas, \* deshojadas predadas.

TABLA 2

RESUMEN DEL CONTENIDO DE LAS 25 INFLORESCENCIAS ANALIZADAS

DIPTERA	
No identificados	6
NEMATOCERA	
<i>Psychodidae</i>	449
<i>Ceratopogonidae</i>	29
<i>Chironomidae</i>	10
<i>Sciaridae</i>	5

BRACHYCERA	
<i>Heleomyzidae</i>	15
<i>Phoridae</i>	1
OTROS	
<i>Aphidinea</i>	8
<i>Arachnida</i>	2
<i>Mollusca</i>	2

TABLA 3

DIFERENCIAS DE TEMPERATURA (°C) ENTRE EL OSMÓFORO Y EL AMBIENTE  
( $n = 8$  en todas las inflorescencias)

Inflorescencia	Diferencia			Desviación típica
	Mínima	Máxima	Media	
1	-0,2	4,6	1,09	1,51
2	-0,4	1,1	0,42	0,39
3	-0,6	0,0	-0,20	0,20
4	-0,8	1,6	0,39	0,67
5	-3,1	0,0	-0,74	0,94
6	0,4	3,9	1,61	1,04
7	0,1	1,4	0,62	0,57
8	-0,1	0,7	0,41	0,23
9	-3,1	0,6	-0,79	1,03
10	-0,4	4,3	0,98	1,39

tud del osmóforo ( $R^2 = 0,409$ ;  $F = 15,921$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 25$ ; fig. 3).

#### Efecto de los tratamientos

El destino de las inflorescencias intactas de los individuos abonados y control no difería significativamente ( $G = 2,22$ ; g.l. = 2;

$p > 0,1$ ;  $n = 67$ ). No se incluyó en la comparación, por falta de datos, a los individuos deshojados. No se detectaron diferencias significativas en el destino de las inflorescencias predadas bajo los tratamientos de abonado, deshojado y control ( $G = 5,50$ ; g.l. = 4;  $p > 0,1$ ;  $n = 123$ ).

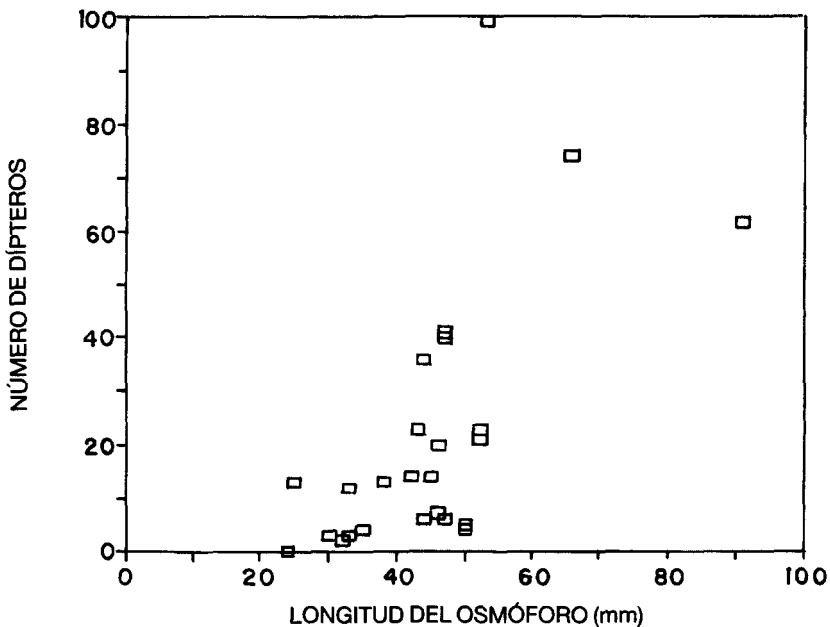


Fig. 3.—Relación entre el número de insectos contenido en las inflorescencias y la longitud del osmóforo.

### Efecto de la predación del osmóforo

La predación afectó al 75 % de los individuos y al 64,1% de los osmóforos (tabla 4a). La incidencia fue mayor en los tratamientos de deshojado y de abonado que en el control ( $G = 10,29$ ; g.l. = 2;  $p < 0,01$ ;  $n = 132$  para los individuos y  $G = 15,66$ ; g.l. = 2;  $p < 0,001$ ;  $n = 192$  para las inflorescencias).

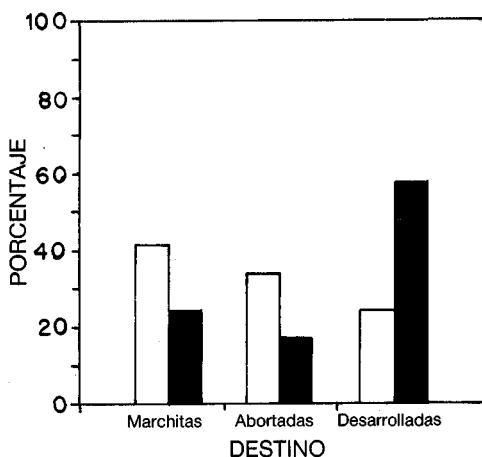


Fig. 4.—Porcentaje de inflorescencias marchitas, abortadas y desarrolladas en función del herbivorismo por roedores: □ predadas, ■ intactas.

Las inflorescencias sometidas a herbivorismo se marchitaron antes de la antesis en mayor proporción que las intactas ( $G = 21,48$ ; g.l. = 2;  $p < 0,001$ ;  $n = 192$ ; fig. 4). En un 66,7% de las ocasiones, la causa fue la predación de flores junto con el osmóforo o una segunda predación sobre aquella porción del espádice.

### Éxito individual y número de inflorescencias

El grado de herbivorismo fue independiente del número de inflorescencias por individuo (una o más de una) en el tratamiento de abonado ( $G = 0,45$ , g.l. = 1,  $p > 0,5$ ,  $n = 58$  para los individuos;  $G = 0,75$ , g.l. = 1,  $p > 0,1$ ,  $n = 91$  para las inflorescencias). En el control, este resultado se mantuvo para los individuos ( $G = 0,03$ ; g.l. = 1;  $p > 0,5$ ;  $n = 56$ ) y el herbivorismo en las inflorescencias descendió al aumentar el número de éstas por individuo ( $G = 4,48$ ; g.l. = 1;  $p < 0,05$ ;  $n = 79$ ).

En los individuos con dos inflorescencias la predación de cada inflorescencia fue un suceso independiente (tabla 4b).

En ambos tratamientos, los individuos con dos inflorescencias tuvieron más éxito en la producción de infrutescencias ( $G = 10,77$ , g.l. = 2,  $p < 0,01$ ,  $n = 58$  para el abonado;  $G = 12,24$ , g.l. = 2,  $p < 0,01$ ,  $n = 56$  para el

TABLA 4

INCIDENCIA DEL HERBIVORISMO: a) EN LOS TRATAMIENTOS DE ABONADO, DESHOJADO Y CONTROL; Y b) EN LOS INDIVIDUOS CON DOS INFLORESCENCIAS

a)	Control Abonado Deshojado	Individuos			Inflorescencias		
			62,5 %	81,0 %	94,4 %	50,0 %	67,4 %
b)	Control Abonado Deshojado	N.º inflorescencias predadas			*		
		0	1	2	G	g.l.	Signif.
		3	8	3	0,29	2	n.s.
		4	8	13	1,73	2	n.s.
		0	1	6	0,10	1	n.s.

\* Comparación de los valores observados frente a los esperados según una distribución binomial con un valor de  $p$  igual al porcentaje global de predación de inflorescencias en cada tratamiento.

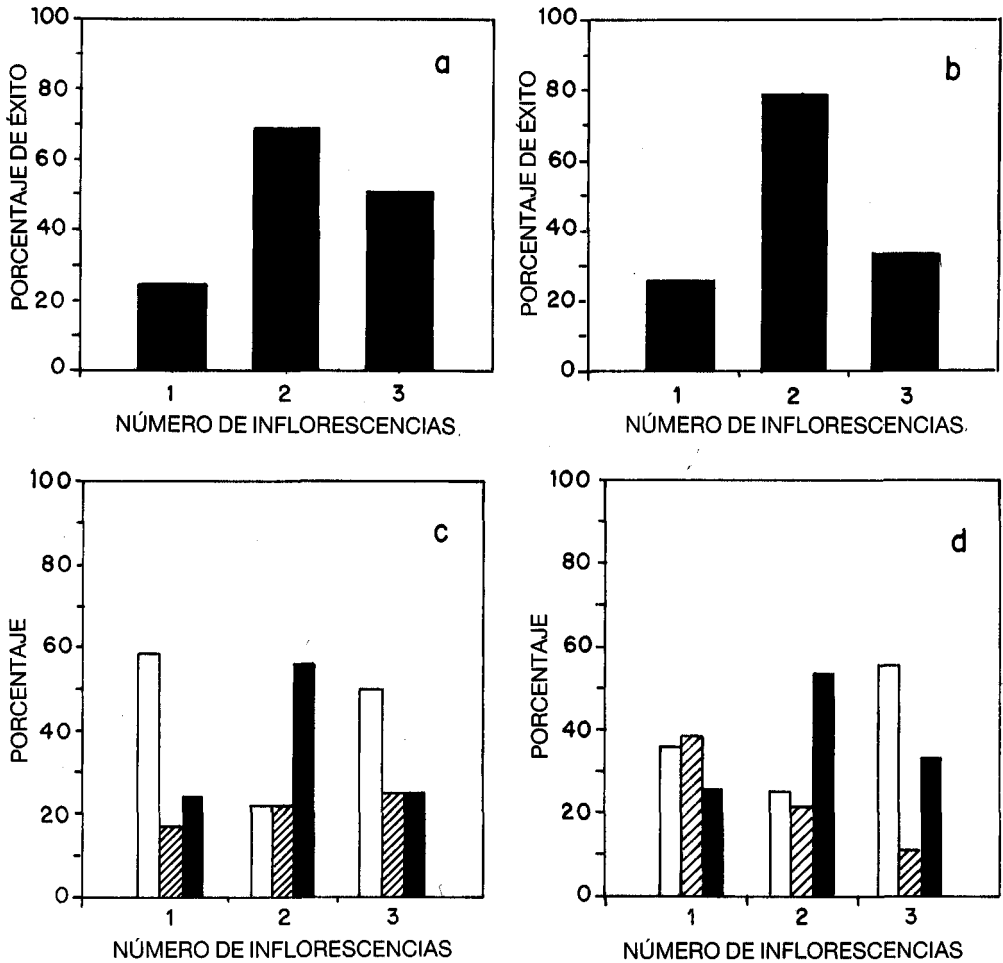


Fig. 5.—Éxito global en la producción de infrutescencias en los individuos con una, dos y tres inflorescencias: a, para los individuos abonados; b, para los individuos control; c, para las inflorescencias abonadas (□ marchitas, ▨ abortadas, ■ desarrolladas); d, para las inflorescencias control (□ marchitas, ▨ abortadas, ■ desarrolladas).

control; fig. 5a,b). Para las inflorescencias, la tendencia se mantuvo en el tratamiento de abonado ( $G = 13,17$ ; g.l. = 4;  $p < 0,05$ ;  $n = 91$ ; fig. 5c) y no hubo diferencias significativas en el control ( $G = 8,19$ ; g.l. = 4;  $p > 0,05$ ;  $n = 76$ ; fig. 5d).

El elevado índice de predación impidió el análisis en los individuos deshojados.

#### DISCUSIÓN

El efecto de la fenología sobre la producción de infrutescencias estuvo relacionado con la disponibilidad de polen. La produc-

ción de infrutescencias se generalizó tras el 11 de mayo, momento en que se inició un aumento en la cantidad de inflorescencias en fase masculina en la población (fig. 1). El flujo de polen entre inflorescencias puede verse afectado por la variación fenológica de las distancias entre individuos (ZIMMERMAN, 1988). En especies sapromiófilas, como *A. italicum*, los polinizadores realizan vuelos a corta distancia (DAFNI, 1984), de modo que una mayor separación entre inflorescencias al comienzo de la floración, junto a la escasez de inflorescencias en fase masculina, puede haber imposibilitado la

transmisión efectiva de polen. Del mismo modo, las variaciones temporales en la actividad o la abundancia de los polinizadores (JOHNSTON, 1991) ocasionan diferencias fenológicas en la producción de infrutescencias.

Aunque los osmóforos mayores atrajeron más insectos, se observó gran variación en la cantidad de visitantes florales retenidos, especialmente en los osmóforos de 30 a 50 mm, que fueron los más frecuentes ( $\bar{x}$  = 44,6 mm;  $CV$  = 30,6%;  $n$  = 25). Esta circunstancia limita la ventaja que supone la posesión de osmóforos de mayor tamaño. La ausencia de relaciones entre la diferencia máxima de temperatura osmóforo-ambiente y las otras dos variables puede achacarse tanto a las dificultades de medición de la temperatura en el campo como al reducido tamaño de muestra.

Se considera que los órganos florales de atracción desempeñan una función genérica masculina (STANTON & *al.*, 1986; BERTIN, 1988) y que la reducción en la cantidad de visitantes afecta principalmente a la dispersión de polen (LOVETT-DOUST & LOVETT-DOUST, 1988; ANDERSSON, 1991). La pérdida del osmóforo disminuyó la capacidad de atracción, ya que el número de polinizadores en las inflorescencias predadas fue muy bajo (obser. pers.). Pero, junto a los posibles efectos sobre el éxito reproductivo masculino, el descenso de un 30% en la producción de infrutescencias revela además una función genérica femenina del osmóforo (recepción de polen). La limitación de polen ha sido confirmada en otra aráceas (BIERZYCHUDEK, 1981).

Por otra parte, la cantidad y procedencia del polen y la variabilidad de esta procedencia (e.g., CRAIG, 1989; WIDÉN & WIDÉN, 1990; MARSHALL, 1991; WASER & PRICE, 1991), así como las diferencias en el número de semillas por fruto derivadas de aquéllas (e.g., WINSOR & *al.*, 1987), pueden determinar la probabilidad de aborto de las infrutescencias (LEE, 1984, 1988). En *A. italicum*, el desarrollo de unos pocos frutos (2 a 4) basta para que no se marchite la infrutescencia (obser. pers.), pero se desconoce el número de insectos necesario para polinizar todas las flores femeninas.

El osmóforo no resulta imprescindible para la polinización, ya que el 40% de las inflorescencias predadas que alcanzaron la antesis se transformaron en infrutescencias. En las plantas sapromiófilas también intervienen señales visuales en la atracción de polinizadores (DAFNI, 1984). La bráctea que rodea a la inflorescencia en *A. italicum*, perforada por los roedores para llegar hasta el osmóforo, no siempre era eliminada totalmente y pudo participar en la atracción, aunque en especies próximas se ha descartado tal función (PROCTOR & YEO, 1973). La autofecundación o la apomixis en las inflorescencias predadas es poco probable si se tiene en cuenta que durante la primera fase fenológica no se produjeron infrutescencias.

Si los osmóforos mayores contienen más nitrógeno, podrían ser preferidos por los roedores y producirse un conflicto entre el escape a la predación y la atracción de polinizadores. El mayor grado de herbivorismo correspondió a los individuos deshojados, y no a los abonados. Eso indica que la predación debió depender más de la ubicación de los individuos en zonas donde los herbívoros eran más abundantes o más activos que del valor nutritivo.

El mayor éxito en la producción de infrutescencias de los individuos con dos inflorescencias se debe a una amortiguación en los mismos de los efectos negativos del herbivorismo (DAVIS, 1981), al menos a intensidades moderadas.

Resulta interesante la falta de efecto de los experimentos de abonado y deshojado sobre la producción de infrutescencias. En las herbáceas perennes con órganos de reserva subterráneos, la reproducción podría depender de los recursos almacenados, por lo que la manipulación experimental del nivel de nutrientes en una temporada se dejaría sentir en la siguiente. Efectos retardados de este tipo se han documentado para diversas herbáceas perennes en el herbivorismo real o simulado (e.g., PRIMACK & HALL, 1990).

Por otro lado, el efecto de los tratamientos sobre la atracción de polinizadores probablemente tuvo más incidencia sobre la exportación de polen (ANDERSSON, 1991).



Podría entonces haber pasado inadvertida su repercusión en la producción de infrutescencias, que depende de la cantidad de polen recibida.

#### AGRADECIMIENTOS

Rosa Menéndez y David Gutiérrez nos ayudaron en el recuento de insectos. Agradecemos los comentarios de G. Nieto Feliner, C. M. Herrera y un revisor anónimo a una versión inicial del manuscrito.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSSON, S. (1991). Floral display and pollination success in *Achillea ptarmica* (Asteraceae). *Holar. Ecol.* 14: 186-191.
- BERTIN, R. I. (1988). Paternity in plants. In: J. Lovett-Doust & L. Lovett-Doust (eds.), *Plant reproductive ecology*: 30-59. Oxford.
- BIERZYCHUDEK, P. (1981). Pollinator limitation of plant reproductive effort. *Am. Nat.* 117: 838-840.
- CRAIG, J. L. (1989). Seed set in *Phornium*: interactive effects of pollinator behaviour, pollen carryover and pollen resource. *Oecologia* 81: 1-5.
- DAFNI, A. (1984). Mimicry and deception in pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 259-278.
- DAVIS, M. A. (1981). The effect of pollinators, predators and energy constraints on the floral ecology and evolution of *Trillium erectum*. *Oecologia* 48: 400-406.
- FAEGRI, K. & L. VANDER PIJL (1979). *The principles of pollination ecology*. Ed. 3. Oxford.
- GRAYUM, M. H. (1990). Evolution and phylogeny of the Araceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 628-697.
- HANSSON, L. (1985). The food of the bank voles, wood mice and yellow-necked mice. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 55: 141-168.
- HERRERA, C. M. (1990). The adaptedness of the floral phenotype in a relictic endemic, hawkmoth-pollinated violet. 1. Reproductive correlates of floral variation. *Biol. J. Linn. Soc.* 40: 263-274.
- JOHNSTON, M. O. (1991). Natural selection on floral traits in two species of *Lobelia* with different pollinators. *Evolution* 45: 1468-1479.
- KNUTSON, R. M. (1974). Heat production and temperature regulation in eastern skunk cabbage. *Science* 186: 746-747.
- LEE, T. D. (1984). Patterns of fruit maturation: a gametophyte competition hypothesis. *Am. Nat.* 123: 427-432.
- LEE, T. D. (1988). Patterns of fruit and seed production. In: J. Lovett-Doust & L. Lovett-Doust (eds.), *Plant reproductive ecology*: 179-202. Oxford.
- LOVETT-DOUST, J. & L. LOVETT-DOUST (1988). Sociobiology of plants: and emerging synthesis. In: J. Lovett-Doust & L. Lovett-Doust (eds.), *Plant reproductive ecology*: 5-29. Oxford.
- MARSHALL, D. L. (1991). Nonrandom mating in wild radish: variation in pollen donor success and effects of multiple paternity among one- to six-donor pollinations. *Amer. J. Bot.* 78: 1404-1418.
- MEEUSE, B. J. D. (1975). Thermogenic respiration in aroids. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26: 117-126.
- MEEUSE, B. J. D. (1978). The physiology of some sapromyophilous flowers. In: A. J. Richards (ed.), *The pollination of flowers by insects*: 97-104. London.
- MOODIE, G. E. E. (1976). Heat production and pollination in Araceae. *Can. J. Bot.* 54: 545-546.
- NORUSIS, M. J. (1985). *Advanced statistics guide. SPSS-X*. New York.
- PRIMACK, R. B. & P. HALL (1990). Costs of reproduction in the pink lady's slipper orchid: a four-year experimental study. *Am. Nat.* 136: 638-656.
- PROCTOR, M. & D. YEO (1973). *The pollination of flowers*. London.
- SEYMOUR, R. S., M. C. BARNHART & G. A. BARTHOLOMEW (1984). Respiratory gas exchange during thermogenesis in *Philodendron selloum* C. Koch. *Planta* 161: 229-232.
- SNOW, B. & D. SNOW (1987). *Birds and berries*. London.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF (1981). *Biometry*. New York.
- STANTON, M. L., A. SNOW & S. N. HANDEL (1986). Floral evolution: Attractiveness to pollinators increases male fitness. *Science* 232: 1625-1627.
- WASER, N. M. (1983). The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. In: L. Real (ed.), *Pollination biology*: 241-285. Orlando.
- WASER, N. M. & M. V. PRICE (1991). Outcrossing distance effects in *Delphinium nelsonii*: pollen loads, pollen tubes, and seed set. *Ecology* 72: 171-179.
- WIDÉN, B. & M. WIDÉN (1990). Pollen limitation and distance-dependent fecundity in females of the clonal gynodioecious herb *Glechoma hederacea* (Lamiaceae). *Oecologia* 83: 191-196.
- WINSOR, J. A., L. E. DAVIS & A. G. STEPHENSON (1987). The relationship between pollen load and fruit maturation and the effect of pollen load on off-spring vigor in *Cucurbita pepo*. *Am. Nat.* 129: 643-656.
- ZIMMERMAN, M. (1988). Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. In: J. Lovett-Doust & L. Lovett-Doust (eds.), *Plant reproductive ecology*: 157-178. Oxford.

Accepted para publicación: 1-IX-1992