

## PRODUCCIÓN DE FRUTOS Y SEMILLAS EN *ILEX AQUIFOLIUM* L. (*AQUIFOLIACEAE*)

por  
JOSÉ RAMÓN OBESO\*

### Resumen

OBESO, J.R. (1996). Producción de frutos y semillas en *Ilex aquifolium* L. (*Aquifoliaceae*). *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 533-539.

Se describen la fenología, la intensidad de la floración y la producción de frutos y semillas en un árbol dioico, *Ilex aquifolium*, en dos localidades de la Cordillera Cantábrica (norte de España). Los machos presentaron un período fenológico más extendido que las hembras, una mayor proporción de ramas con flores y mayor peso seco de flores por rama. Sin embargo, la inversión energética de las hembras en la fructificación superó a la floral realizada por los machos. La producción de flores y frutos se estudió en ramas sin manipular, en ramas embolsadas y en ramas en las que se polinizaron flores manualmente. La proporción de flores que iniciaron la formación de los frutos, la proporción de flores que produjo frutos maduros y el peso de los frutos producidos por rama no variaron entre tratamientos. En las ramas embolsadas se desarrollaron frutos en ausencia de polinización, que fueron más pequeños que los desarrollados en las ramas no manipuladas. La mayoría de estos frutos tenían pirenos desarrollados y vacíos (frutos partenocápicos), pero algunos contenían semillas apomíticas.

Palabras clave: *Spermatophyta*, *Aquifoliaceae*, *Ilex*, fenología de floración, fructificación, polinización, producción de semillas, partenocarpia, España.

### Abstract

OBESO, J.R. (1996). Fruit and seed production in European holly, *Ilex aquifolium* L. (*Aquifoliaceae*). *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 533-539 (in Spanish).

Flowering phenology, and flower, fruit and seed production were studied in a dioecious tree, *Ilex aquifolium*, in two localities of northern Spain. Flowering period and flowering intensity were greater in males than in females. However, female reproductive allocation at fruiting exceeded that of the males at flowering. The fruiting patterns were studied in five female trees using control branches, bagged branches (to avoid pollination) and branches with hand-pollinated flowers. Fruit initiation at branch level was high (> 85%) and did not change significantly after bagging or pollen supply. Both fruit/flower and seed/ovule ratios were also high relative to other woody plants. The weight of fruits produced per branch showed no differences between treatments. Bagged branches developed smaller fruits, most of them bearing empty pyrenes (parthenocarp), but some developed seeds without pollination (apomixis).

Key words: *Spermatophyta*, *Aquifoliaceae*, *Ilex*, flowering phenology, fruiting, pollination, seed production, parthenocarp, Spain.

---

\* Departamento de Biología, Organismos y Sistemas, Unidad de Ecología, Universidad de Oviedo. E-33071 Oviedo (Asturias).

## INTRODUCCIÓN

La mayoría de las plantas con flores exógamas tienen una fertilidad femenina reducida provocada tanto por el aborto de frutos como por la reducción del número de semillas por fruto (CHARLESWORTH, 1989). Ambos fenómenos son especialmente acusados en las plantas leñosas (SUTHERLAND, 1986). La producción de pocos frutos con relación a las flores con gineceo producidas (razón frutos/flores), así como la baja proporción de primordios seminales que llegan a producir semillas dentro de un fruto, han dado pie a diversas hipótesis (v. gr., STEPHENSON, 1981; LEE, 1988). Sin embargo, en las plantas dioicas, la proporción de flores que llegan a madurar frutos es especialmente elevada, debido a la especialización sexual (SUTHERLAND & DELPH, 1984; PRIMACK, 1987). Del mismo modo, la proporción de primordios seminales que producen semillas es relativamente elevada en las plantas leñosas de fecundación cruzada (WIENS, 1984).

En los árboles dioicos se espera, por tanto, que las razones frutos/flores y semillas/primordios seminales sean elevadas, a pesar de los elevados costes energéticos de la reproducción en los que pueden incidir las hembras respecto a los machos, que normalmente invierten menos en la reproducción (LLOYD & WEBB, 1977). Sin embargo, algunas dioicas, como *Ilex opaca* Ait., presentan bajos porcentajes de frutos madurados. Este estudio pretende, por una parte, documentar las diferencias entre sexos en la fenología de floración y en la inversión reproductora en *Ilex aquifolium* L. como indicativos de diferentes costes atribuibles a la reproducción. Por otra parte, se analiza la producción de frutos y semillas y la influencia de la polinización en este proceso. Según RICHARDS (1988), la razón frutos/flores sería elevada en esta especie (0,95) y dependería de la distancia al macho más próximo.

*Ilex aquifolium* es un árbol dioico muy común, tanto en el sotobosque como formando prebosques, en el norte de la Península Ibérica. Aunque su ecología es bastante conocida (PETERKEN & LLOYD, 1967), numerosos as-

pectos de su biología reproductora son desconocidos. Las flores, unisexuales, son tetrámeras y tienen vestigios del otro sexo. El ovario es sincárpico, está constituido por cuatro lóbulos y contiene cuatro primordios seminales. El fruto es una drupa, que puede contener hasta cuatro pirenos que encierran las semillas. La polinización es entomófila y la dispersión de las semillas endozoocora (PETERKEN & LLOYD, 1967).

## ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en dos localidades asturianas situadas sobre suelos calcáreos: Grandiella (Riosa), en la Sierra del Aramo, y el bosque de Pome, en el Parque Nacional de los Picos de Europa (Cangas de Onís). El área de estudio en Grandiella la constituye un acebal abierto, con *Crataegus monogyna* y *Sorbus* spp., situado a 1050 m. El bosque de Pome es un hayedo situado a 950 m, está bastante aclarado y los acebos son muy abundantes en el sotobosque y en los claros.

La fenología de floración y fructificación se analizó determinando, al menos una vez al mes desde octubre de 1994 a noviembre de 1995, el porcentaje de árboles ( $N > 30$  para cada sexo) que tenían flores en el bosque de Pome. Durante el período de floración más intensa el seguimiento se realizó semanalmente.

La intensidad de la floración se estudió en Grandiella a finales de mayo de 1995, calculando la proporción de ramas que tenían flores en 15 árboles de cada sexo. Además se tomaron tres ramas de 10 árboles de cada sexo para calcular qué proporción en peso en seco de la rama es debida a las flores y se determinó el peso seco de 20 flores de cada sexo. La inversión reproductora en la fructificación se determinó como el porcentaje del peso de la rama que suponen los frutos maduros, tomando 30 ramas de 10 plantas por localidad, de la cosecha de 1994.

Algunos aspectos de biología de la polinización y la producción de frutos y semillas fueron estudiados de forma experimental en el bosque de Pome. Se seleccionaron cinco hembras en marzo de 1995 y en cada una de

ellas se marcaron de 10 a 12 ramas antes de iniciarse la producción de brotes florales. En 11 ramas seleccionadas al azar (dos por planta) se depositó polen con un pincel cada tres días en los estigmas de todas las flores abiertas y en estado receptivo. El polen utilizado fue una mezcla procedente al menos de tres machos diferentes. Otras 10 ramas seleccionadas aleatoriamente –2 por planta– fueron embolsadas, con bolsas de tela, antes de la antesis –19 de mayo– para evitar la polinización natural, tanto por insectos como por el viento. Aunque la luz de malla de la bolsa fue de unos 180  $\mu\text{m}$ , en su interior aparecen siempre tramas más finas que dejan huecos menores de 20  $\mu\text{m}$  y el polen de *Ilex aquifolium* mide entre 30 y 40  $\mu\text{m}$  (COPELAND, 1963). Las bolsas se sujetaron a la rama mediante cinta aislante que impidió por completo el paso de insectos por la rama. En ningún caso se observó ningún tipo de insectos en las ramas embolsadas. Las bolsas fueron retiradas tras finalizar la floración –6 de junio–. Las ramas control ( $N = 31$ ) sumaron 629 flores; las embolsadas ( $N = 10$ ), 182; y las ramas polinizadas ( $N = 11$ ), 313. Se utilizaron otras 13 hembras con 12 ramas en cada una como controles adicionales, para comprobar que no existieron diferencias con las ramas control de los árboles experimentales (resultados no mostrados). Se midió la distancia de cada hembra al macho más próximo para comprobar si ésta guardaba relación con la proporción de flores que produjo frutos.

El número de flores y brotes florales de cada rama marcada se contó a mediados de mayo y el número de frutos que iniciaron el desarrollo se contó el 28 de mayo. El 27 de septiembre se recolectaron los frutos de las ramas marcadas y se estudiaron sus características. Se determinó el peso en seco –con una aproximación de 0,1 mg– de los frutos producidos por rama y de cada uno de los frutos. Se contó el número de pirenos por fruto y el número de pirenos que tenían semilla en su interior.

El análisis estadístico se realizó mediante análisis de variancia de una vía de tipo III (para muestras no balanceadas) seguidos del test S-N-K, después de realizar las transformaciones más adecuadas para conseguir nor-

malidad y homocedasticidad. Las proporciones y porcentajes se transformaron angularmente y el peso de los frutos por rama se transformó logarítmicamente. En el texto se indican los valores medios  $\pm 1$  d.t. y el tamaño de muestra entre paréntesis.

## RESULTADOS

En el bosque de Pome, donde todos los árboles son adultos, produjeron flores casi todos los ejemplares observados (95,8 %,  $N = 215$ ). Todos los árboles no reproductores estaban casi secos, ya que tenían hojas solo en algunas ramas. La razón intersexual fue 1,4 : 1 ( $N = 206$ ), a favor de los machos ( $\text{Chi}^2 = 5,612$ ;  $P = 0,018$ ).

En ambas áreas de estudio la floración se produjo, en términos generales, desde finales de abril a mediados de junio. Pero este período fue reducido en las hembras y mucho más amplio en los machos (fig. 1). Además, éstos tuvieron otro período de floración a finales de otoño y principio del invierno, aunque el número de flores que entraron en antesis fue muy reducido respecto al de la floración de primavera. Por otra parte, los brotes florales masculinos estuvieron casi completamente desarrollados durante el invierno, mientras que las hembras no los desarrollaron hasta abril.

Las flores femeninas tuvieron mayor peso en seco que las masculinas (tabla 1), pero la intensidad de la floración fue mayor en los machos, tanto si se considera la proporción de ramas que tienen flores como la producción de flores por rama o el peso relativo de la rama que suponen las flores (tabla 1). Los machos invirtieron el doble que las hembras en cuanto al peso en seco de las flores por rama y tenían flores en más del 80% de las ramas, mientras que las hembras solo tuvieron flores en el 60% de las ramas. Sin embargo, la inversión reproductora total fue muy superior en las hembras, ya que en las ramas con frutos invierten ocho veces más en peso en seco que los machos en la floración, y la proporción de ramas que tenían frutos maduros fue muy elevada (tabla 1).

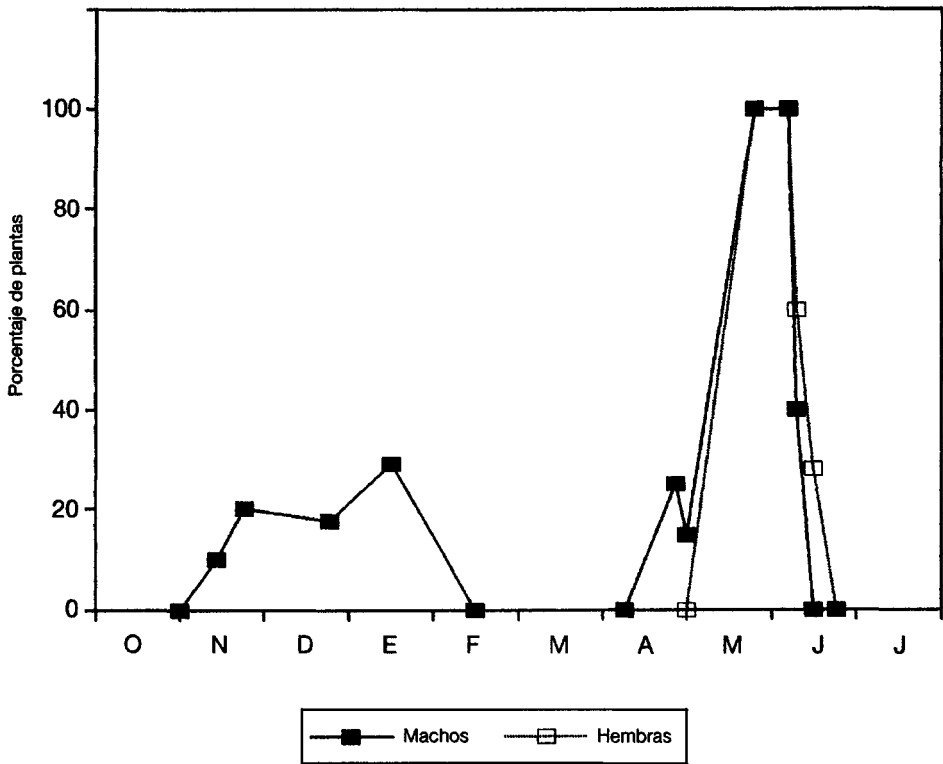


Fig. 1.—Ciclo anual de *Ilex aquifolium* en el bosque de Pome, donde se indican por sexos los porcentajes de individuos en flor desde octubre de 1994 a julio de 1995.

Tanto la proporción de flores que iniciaron el desarrollo de frutos ( $0,93 \pm 0,15$ , rango:  $0,60-1,00$ ,  $N = 152$  ramas de 18 hembras)

como la proporción de flores que llegó a producir frutos maduros ( $0,86 \pm 0,28$ , rango:  $0,42-1,00$ ,  $N = 148$  ramas de 18 hembras) fueron muy elevadas. No se encontró relación alguna entre la distancia de cada hembra el ma-

TABLA 1

COMPARACIÓN INTERSEXUAL PARA ALGUNAS VARIABLES RELACIONADAS CON LA INTENSIDAD DE LA FLORACIÓN DEL ACEBO

[Los pesos secos se indican en mg. Se indican valores medios  $\pm 1$  d.t. ( $N$ ) y el valor del análisis de la variancia ( $F$ )]

	Machos	Hembras	$F$	g.l.	$P$
Peso de cada flor	$3,7 \pm 0,6$ (20)	$6,0 \pm 1,0$ (20)	80,994	1,39	< 0,0001
Peso de flores de cada rama	$304,7 \pm 185,5$ (30)	$151,8 \pm 77,8$ (30)	17,329	1,59	= 0,001
Inversión reproductora (%)					
En la floración	$7,0 \pm 2,8$ (30)	$3,3 \pm 1,9$ (30)	36,353	1,59	< 0,0001
En la fructificación		$56,5 \pm 87,3$ (60)			
Ramas con flores (%)	$81,1 \pm 15,4$ (15)	$60,7 \pm 28,2$ (15)	6,559	1,29	= 0,0161
Ramas con frutos (%)		$58,9 \pm 26,2$ (20)			

cho más próximo y la proporción de frutos iniciados o que llegaron a la madurez ( $N = 14$ ,  $P > 0,25$ , en ambos casos). Además, estas variables no variaron significativamente con el embolsado o con la polinización manual (tabla 2). El peso de los frutos producidos por rama tampoco varió significativamente con el embolsado o la polinización manual (tabla 2).

Sin embargo, el peso medio de los frutos, cada uno de por sí, disminuyó significativamente en los frutos procedentes de flores embolsadas (tabla 2). El número medio de pirenos producidos por fruto no varió significativamente entre tratamientos, pero muchos de ellos aparecieron vacíos o con abortos, de forma que las flores embolsadas produjeron menos semillas por fruto que las no manipuladas o las polinizadas manualmente (tabla 2).

La razón semillas/primordios seminales fue  $0,70 \pm 0,27$  (283) para las flores polinizadas de forma natural.

gunos frutos en primavera y no producen brotes florales hasta abril. El retraso de las hembras respecto a los machos en la floración es habitual en especies leñosas dioicas (LOYD & WEBB, 1977), pero no puede considerarse una pauta general (JORDANO, 1988). Este fenómeno también se observa en ramas productoras de frutos en especies no dioicas (NEWELL, 1991), y suele atribuirse al coste de la reproducción, que suele ser mayor en las ramas productoras de frutos de las especies no dioicas, y en las hembras en las especies dioicas (LOVETT-DOUST & LOVETT-DOUST, 1988). Tal parece ser el caso del acebo, en el que la inversión en peso en seco de los frutos supera con creces la realizada por los machos. La floración otoñal de algunos machos podría explicarse si existe competencia entre machos y si la producción temprana de brotes supone alguna ventaja, como la apertura masiva de flores en coincidencia con la floración de las

TABLA 2

PRODUCCIÓN DE FRUTOS Y SUS CARACTERÍSTICAS EN LOS DIFERENTES TRATAMIENTOS EXPERIMENTALES

[Las medias  $\pm$  d.t. (N) seguidas de letras distintas son significativamente diferentes ( $P < 0,05$ ) después de un test S-N-K. La proporción de flores que inician frutos, la razón frutos/flores y el peso de los frutos (mg) son medias de valores por rama. Se indican los resultados del análisis de la variancia]

	Control	Embolsado	Polinización manual	F	g.l.	P
Proporción de flores que inician frutos	$0,85 \pm 0,27$ (31)a	$0,95 \pm 0,05$ (10)a	$0,97 \pm 0,05$ (11)a	0,53	2; 54	0,589
Frutos/Flores	$0,78 \pm 0,35$ (31)a	$0,71 \pm 0,19$ (10)a	$0,95 \pm 0,21$ (11)a	2,45	2; 54	0,096
Peso de los frutos	$2202 \pm 1620$ (16)a	$1674 \pm 1260$ (10)a	$3773 \pm 2224$ (10)a	2,56	2; 35	0,093
Peso por fruto (mg)	$143,0 \pm 30,6$ (16)a	$87,1 \pm 17,7$ (10)b	$163,6 \pm 15,6$ (10)a	17,61	2; 35	<0,001
Pirenos/fruto	$3,62 \pm 0,57$ (440)a	$3,61 \pm 0,59$ (160)a	$3,63 \pm 0,50$ (201)a	0,08	2; 800	0,928
Semillas/fruto	$2,81 \pm 1,08$ (283)a	$0,72 \pm 0,95$ (67)b	$2,93 \pm 0,87$ (137)a	162,07	2; 486	<0,0001

## DISCUSIÓN

Los machos de *Ilex aquifolium* tienen una floración más intensa y prolongada que las hembras. Los brotes florales de los machos comienzan a formarse el otoño anterior en las axilas de las hojas, cuando las hembras aún tienen frutos. Éstas retienen los frutos hasta enero, aunque algunas todavía conservan al-

hembras, que producen menos flores. Algunos brotes desarrollados se abren en otoño, pero su proporción es baja y, probablemente, no afecta a la intensidad de la floración primaveral. En cambio, los machos más retrasados fenológicamente no llegarían a abrir todos sus brotes mientras florecen las hembras y prolongan la floración algunos días más que éstas.

La inversión media por flor, como en el

caso del acebo, suele ser mayor en las hembras que en los machos (ALLEN & ANTOS, 1988), de forma que las hembras producen menos flores por episodio reproductor que los machos (ALLEN & ANTOS, 1988; CARR, 1991). En la población estudiada, prácticamente todas las hembras resultaron reproductoras durante 1995. En muchas leñosas dioicas los machos suelen florecer más frecuentemente que las hembras (CIPOLLINI & STILES, 1991). En la población estudiada, si tomamos la proporción de individuos en flor como un índice de la frecuencia de floración, las hembras no florecerían menos frecuentemente que los machos.

La proporción de flores que iniciaron la formación de frutos, al igual que la proporción de flores que llegaron a producir fruto maduro, fue elevada, lo cual confirma resultados previos (RICHARDS, 1988) y concuerda con los modelos habituales en especies leñosas dioicas (razón media de frutos/flores  $0,71 \pm 0,18$ ,  $N=49$ : cf. SUTHERLAND & DELPH, 1984). El embolsado de las flores no afectó a la producción de frutos, pero sí al tamaño de éstos, en tal caso en su mayoría partenocárpicos. RICHARDS (1988) encontró que en las hembras en las que la distancia al macho más cercano fue mayor de 40 m disminuía mucho la proporción de flores que producen frutos, pero su tamaño de muestra fue muy bajo. Sin embargo, en la población estudiada no se encontró relación entre la distancia al macho más próximo y la proporción de flores que iniciaron el desarrollo de frutos o los maduraron, bien porque las distancias fueron cortas ( $< 14$  m) o bien por efecto de la partenocarpia.

La relación semillas/primordios seminales encontrada (0,7) es muy elevada respecto a los valores medios conocidos para leñosas de fecundación cruzada ( $0,32 \pm 0,16$ ,  $N = 33$ ; WIENS, 1984), aunque estos valores medios pueden verse notablemente incrementados en las plantas agamospérmicas (WIENS, 1984), como podría ser el caso del acebo. En la mayoría de los frutos producidos se formaron los cuatro pirenos posibles, aunque muchos no tienen embrión ni endospermo en su interior: incluso los frutos partenocárpicos producidos tienen igual número medio de pirenos por fru-

to que los frutos con semillas. Además, las ramas embolsadas también produjeron algunos frutos con semillas que serían apomícticas (probablemente desarrolladas por aposporia). Aunque la partenocarpia puede ser relativamente común en el género *Ilex* (ROBERTS & BOLLER, 1948; COPELAND, 1963), no conozco referencias sobre la apomixis. Según PETERKEN & LLOYD (1967) no se producirían flores cleistocárpicas ni viviparismo.

Es difícil explicar las bases ecológicas, si es que existen, que propician el desarrollo de frutos partenocárpicos o bien de pirenos vacíos en frutos que tienen alguna semilla. La producción de frutos partenocárpicos puede atraer dispersantes de los otros frutos con semillas, en un ambiente competitivo en el que todas las hembras se reproducen habitualmente y producen cosechas elevadas (observ. pers.). Por otra parte, la producción de pirenos vacíos podría disminuir la predación (v.gr., O'DOWD & GILL, 1984; TRAVESET, 1994) que ejercen sobre las semillas los roedores que abren estos pirenos (observ. pers.) o bien puede deberse simplemente al desarrollo de las cubiertas de la semilla, que son de origen materno, independientemente de la embriogénesis (WESTOBY, 1981). La producción de pirenos vacíos podría mantenerse gracias a su bajo coste energético comparado con el de otras partes del fruto (LEE & al., 1991). Por otra parte, suele existir una relación entre la razón frutos/flores alta y la producción de frutos de bajo coste energético (PRIMACK, 1987).

A partir de los datos presentados, puede concluirse que *Ilex aquifolium* tiene una producción de frutos relativamente elevada, en parte debido a su especialización sexual y en parte a la partenocarpia.

#### AGRADECIMIENTOS

La dirección del Parque Nacional de los Picos de Europa ha hecho posible mi trabajo en el bosque de Pome. Muchas personas colaboraron en el trabajo de campo: Esteban Cabal, Ignacio Fernández, Manuel Álvarez-Santullano y Alfredo Menéndez. Además Esteban Cabal pesó pacientemente la mayor parte de los frutos y semillas. Marcos Méndez y Regino Zamora criticaron el original e hicieron

sugerencias. Este trabajo está dedicado a Manuel Laínz, que guió mis primeros pasos en el conocimiento de las plantas y puso su mejor empeño en la corrección de una redacción bastante farragosa.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEN, G.A. & J.A. ANTOS (1988). Relative reproductive effort in males and females of the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis*. *Oecologia* 76: 111-118.
- CARR, D.E. (1991). Sexual dimorphism and fruit production in a dioecious understory tree, *Ilex opaca* Ait. *Oecologia* 85: 381-388.
- CHARLESWORTH, D. (1989). Why do plants produce so many more ovules than seeds? *Nature* 338: 21-22.
- CIPOLLINI, M.L. & E.W. STILES (1991). Cost of reproduction in *Nyssa sylvatica*: a sexual dimorphism in reproductive frequency and nutrient flux. *Oecologia* 86: 585-593.
- COPELAND, H.F. (1963). Structural notes on hollies (*Ilex aquifolium* and *I. cornuta*, family Aquifoliaceae). *Phytomorphology* 13: 455-464.
- JORDANO, P. (1988). Polinización y variabilidad de la producción de frutos y semillas en *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 45: 213-231.
- LEE, T.D. (1988). Patterns of fruit and seed production. In: J. Lovett-Doust & L. Lovett-Doust (eds.), *Plant reproductive ecology*: 179-202. New York.
- LEE, W.G., P.J. GRUBB & J.B. WILSON (1991). Patterns of resource allocation in fleshy fruits of nine European tall-shrub species. *Oikos* 61: 307-315.
- LLOYD, D.G. & C.J. WEBB (1977). Secondary sex characters in plants. *Bot. Rev.* 43: 177-216.
- LOVETT-DOUST, J. & L. LOVETT-DOUST (1988). Modules of production and reproduction in a dioecious clonal shrub, *Rhus typhina*. *Ecology* 69: 741-750.
- NEWELL, E.A. (1991). Direct and delayed costs of reproduction in *Aesculus californica*. *J. Ecol.* 79: 365-378.
- O'DOWD, D.J. & A.M. GILL (1984). Predator satiation and site alteration: mass reproduction of alpine ash (*Eucalyptus delegatensis*) in southeastern Australia. *Ecology* 65: 1052-1066.
- PETERKEN, G.F. & P.S. LLOYD (1967). Biological flora of the British Isles: *Ilex aquifolium*. *J. Ecol.* 55: 841-858.
- PRIMACK, R.B. (1987). Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 18: 409-430.
- RICHARDS, A.J. (1988). Male predominant sex ratios in Holly (*Ilex aquifolium* L., Aquifoliaceae) and Rose-root (*Rhodiola rosea* L., Crassulaceae). *Watsonia* 17: 53-57.
- ROBERTS, A.N. & C.A. BOLLER (1948). Pollination requirements of English holly, *Ilex aquifolium*. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 52: 501-509.
- STEPHENSON, A.G. (1981). Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- SUTHERLAND, S. (1986). Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants? *Evolution* 40: 117-128.
- SUTHERLAND, S. & L.F. DELPH (1984). On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit set. *Ecology* 65: 1093-1104.
- TRAVESET, A. (1994). The effect of *Agonoscena targionii* (Licht.) (Hoptera: Psylloidea) on seed production by *Pistacia terebinthus* L. *Oecologia* 98: 72-75.
- WESTOBY, M. (1981). How diversified seed germination behavior is selected. *Amer. Naturalist* 118: 882-885.
- WIENS, D. (1984). Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. *Oecologia* 64: 47-53.