

POLINIZACIÓN Y VARIABILIDAD DE LA PRODUCCIÓN DE SEMILLAS EN *PISTACIA LENTISCUS* L. (ANACARDIACEAE)

por
PEDRO JORDANO*

Resumen

JORDANO, P. (1988). Polinización y variabilidad de la producción de semillas en *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 45(1): 213-231.

Se examina la importancia del aborto de semillas y de la producción de frutos partenocárpicos en una población de *Pistacia lentiscus* en el área de Doñana (Huelva, España). Cuando no hay polinización pueden desarrollarse frutos partenocárpicos, sin semillas viables; aparecen también frutos con semillas vacías, si aborta el embrión, y en ambos casos el fruto no suele llegar a madurar, aunque queda retenido en la planta. Los porcentajes medios de semillas viables fueron: para 1981, $19,89 \pm 15,82\%$, $N=29$ plantas; y para 1982, $43,38 \pm 11,90\%$, $N=32$ plantas. En 1981, año de fuerte sequía, la mayor parte de las semillas vacías procedieron de abortos, sin que la polinización apareciese como factor limitante; en 1982, las condiciones desfavorables —mayor precipitación— durante la floración aumentaron probablemente la partenocarpia como factor de inviabilidad de las semillas. La abscisión de frutos se dio, en la mayoría de las plantas, tras el cuajado y antes de haber alcanzado el tamaño definitivo. Manteniendo constante el número de frutos producidos, plantas de mayor tamaño cuajaron un mayor número de semillas viables, pero la producción de semillas y frutos partenocárpicos fue independiente del tamaño de la planta y solo estuvo asociada a las variaciones de la magnitud de la cosecha. El desfase fenológico, respecto a la floración de los pies masculinos, y la presencia de pies masculinos próximos, también influyeron en el porcentaje de semillas viables. Se estudia el papel de la partenocarpia y de la abscisión de semillas como reguladores de la producción de frutos con semilla viable, y se consideran también sus repercusiones en el proceso de dispersión endozoócora de las semillas.

Palabras clave: *Anacardiaceae*, *Pistacia*, biología reproductiva, floración, fructificación, anemofilia, partenocarpia, aborto de semillas, Doñana, España.

Abstract

JORDANO, P. (1988). Pollination and variability of seed production in *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 45(1): 213-231 (in Spanish).

The incidence of parthenocarp and seed abortion as causes of blank seed production in the dioecious, wind-pollinated shrub *Pistacia lentiscus* were examined in a natural population in the Doñana area, Huelva province, Spain. Fruits with empty seeds resulted either from parthenocarp, in absence of pollination, or from embryo abortion, and in both cases the fruit with empty seed rarely matured but was retained on the plant. Average % of viable seeds were $19,89 \pm 15,82\%$ ($N=29$ plants), and $43,38 \pm 11,90\%$ ($N=32$ plants) for 1981 and 1982, respectively. During 1981, with a severe drought, most fruit abscission was caused by embryo abortion, with a small incidence of parthenocarp. Increased rainfall during the flowering

* Estación Biológica de Doñana, C.S.I.C. 41013 Sevilla.

period of 1982 most likely impaired the conditions for wind transport of the pollen, and parthenocarpy was the main cause of fruit abscission. The highest rates of fruit shedding were recorded for most plants just after fruit set, well before the fruits had attained their full size. After adjusting for the effects of crop size variation, the number of viable seeds produced was positively correlated with plant size. The number of aborted seeds and parthenocarpic fruits was independent of plant size, being correlated only with crop size. The phenological uncoupling with the flowering of males and increased distance to males, caused by the neighborhood of other females, also contributed to reduced seed set. The role of parthenocarpy and seed abortion as regulators of fruit number is discussed in connection with the constraints derived by the wind-pollination syndrome; their implications for the endozoochorous dispersal of seeds by birds are also considered.

Key words: *Anacardiaceae*, *Pistacia*, reproductive biology, flowering, fruiting, wind-pollination, parthenocarpy, seed abortion, Doñana, Spain.

INTRODUCCIÓN

La anemofilia—polinización por transporte del polen en el aire—se considera una adaptación “derivada” en las angiospermas (VAN DER PIJL, 1960; WHITEHEAD, 1969), entre las que predomina una gran diversidad de síndromes de polinización que implican a organismos animales (FAEGRI & VANDER PIJL, 1979). Una consecuencia de la dependencia del viento para la dispersión del polen es la existencia de una componente importante de aleatoriedad en el proceso de fertilización (MULCAHY, 1979). En tal situación, la probabilidad de fertilización para una especie diclina depende básicamente de la densidad de polen en la proximidad de la flor hembra, que es a su vez función del nivel de producción de polen, de la distancia a la fuente emisora y de la velocidad del viento (WHITEHEAD, 1969; PLAYER, 1979).

Independientemente de estos factores, característicos de la polinización mediante el viento, otros determinan la probabilidad de cuajado, desarrollo y maduración de la semilla, y es frecuente, tanto entre gimnospermas como entre angiospermas, que el fruto cuaje sólo en una pequeña proporción de las flores—con gineceo—producidas (STEPHENSON, 1981; SUTHERLAND, 1986). La abscisión o aborto de óvulos, flores, semillas o frutos ajusta la progenie de la planta, a los niveles de recurso disponibles en cada ciclo reproductivo (STEPHENSON, 1980; AKER, 1982). Además es un mecanismo fisiológico de respuesta a los factores ambientales, como la precipitación, cuyas variaciones tienen un efecto directo en el estado de la planta (p. ej., EVENARI, 1984). Por último, se presenta como una forma de eliminación selectiva de semillas inviables, dañadas por organismos predadores o patógenos (JANZEN, 1971), o genéticamente inferiores (JANZEN, 1977; SORENSEN, 1982; STEPHENSON & BERTIN, 1983; WIENS & *al.*, 1987). El aborto de órganos reproductores en cualquier fase del proceso afecta directamente a la producción final de semillas y, por tanto, tiene consecuencias importantes para la variabilidad en eficacia biológica entre los individuos de una población. Este trabajo estudia la variación en viabilidad de semillas de *Pistacia lentiscus* L. y analiza qué factores determinan la variabilidad entre individuos en la producción de frutos.

P. lentiscus es una especie común en formaciones de matorral mediterráneo, de zonas de baja y media altitud, en la Península Ibérica; y varias especies del género *Pistacia* son también dominantes en matorrales esclerófilos de la cuenca mediterránea (ZOHARY, 1952). En el área de estudio y zonas similares del bajo

valle del Guadalquivir, su cobertura puede alcanzar el 33% (HERRERA, 1984; JORDANO, 1984); y en otras localidades, como Punta del Sabinal (Almería), llega al 21%.

Al igual que sus congéneres, *P. lentiscus* es una especie anemófila que puede desarrollar frutos con semillas no viables, resultantes de partenocarpia (en ausencia de polinización) o de aborto de embriones en flores ya polinizadas (SAVASTANO, 1926; GRUNDWAG, 1975, 1976). El desarrollo del pericarpio y del endocarpio se completa antes del desarrollo total del embrión e independientemente de que éste prospere o no (WHITEHOUSE & STONE, 1941; GRUNDWAG & FAHN, 1969). Se conocen casos similares de infecundidad de las semillas en otras anacardiáceas (*Rhus*, *Anacardium*, *Spondias*), debidos al aborto de embriones, partenocarpia, o predación de las semillas por invertebrados (PEEBLES & HOPE, 1937; PURSEGLOVE, 1968; YOUNG, 1972; CRANE, 1975; JANZEN, 1985; CHUNG & WALLER, 1986; VON TEICHMAN & ROBERTSE, 1986). Este trabajo analiza los factores asociados a la variación de la producción de semillas en una población natural de *P. lentiscus*, con el propósito añadido de completar la escasa información existente sobre biología reproductora de la especie (GRUNDWAG, 1976; J. HERRERA, 1985). Dado que la dispersión de las semillas es endozoócora —por medio de las aves (HERRERA, 1984; JORDANO, 1984)—, el estudio de estos aspectos de la polinización y desarrollo de los frutos tiene, por sus implicaciones, un interés adicional para examinar la evolución del sistema mutualista en que se basa la dispersión de la planta.

ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo, durante 1981 y 1982, en Hato Ratón, localidad situada al noreste del Parque Nacional de Doñana, cerca de Villamanrique de la Condesa, Sevilla. La vegetación del área de estudio puede describirse como un matorral denso, de unos 2 a 5 m de altura, cuya cobertura alcanza hasta el 75%. Su aspecto es el de un lentiscar-acebuchar, dominado por *P. lentiscus*, *Olea europaea* var. *sylvestris* Brot. y *Phillyrea angustifolia* L., que se desarrolla en el área sobre suelos con cierta proporción de limos y arcillas. Para una descripción detallada del medio remitimos a los trabajos de JORDANO (1984); y RIVAS MARTÍNEZ & al. (1980).

Los datos sobre la fenología de la floración proceden de las observaciones realizadas cada 4-7 días, en un total de 15 pies masculinos y 20 femeninos marcados individualmente. De acuerdo con esta información se caracterizó la floración de cada individuo, en cada año, por la duración total del período con flores abiertas, la duración del período en que están abiertas más del 50% de las flores y la fecha en que se presenta el máximo número de flores abiertas.

La sincronía de la floración de cada sexo y entre sexos, para los dos años de estudio, se estimó calculando para cada individuo el solapamiento de su período de floración con los del resto de individuos, tanto del mismo sexo como del sexo contrario. Se utilizó el método de AUGSPURGER (1983; véase también PRIMACK, 1980):

$$x_i = [1/(n-1)] (1/f_i) \sum_{j=1}^n e_{j+i}$$

donde n es el número de individuos en la población; $e_{i \neq j}$ es el número de días en que los individuos i y j florecen conjuntamente; f_i es el número de días en que florece el individuo i ; y x_i es el índice de sincronía, variable entre $x_i = 0$, si el desfase entre la floración del individuo i y la del resto de la población es completo, y $x_i = 1$, si se presenta una total sincronía entre ellos. El valor medio de x_i , para la población, es un índice de sincronía poblacional. Para estos cálculos se utilizó únicamente la duración del período de máxima floración (AUGSPURGER, 1983).

Para cada pie de planta femenino se contabilizó la cosecha de frutos a comienzos de septiembre.

Durante la floración de 1982 se realizaron polinizaciones experimentales en 8 plantas femeninas. En total se polinizaron a mano las flores de 202 inflorescencias (2.576 flores) y se embolsaron, con bolsas de papel, 189 inflorescencias (2.391 flores) antes de la antesis, para evitar la polinización natural. Un total de 100 inflorescencias (1.493 flores) sirvió como "control", sin recibir tratamiento alguno. Aproximadamente dos semanas después de la floración se contaron los frutos cuajados en cada infrutescencia.

Después de la fructificación se determinó la presencia o ausencia de semilla viable en cada fruto. Para ello se colectaron 1.500 frutos de 29 plantas, en 1981, y 4.470 frutos de 32 plantas, en 1982. Tras partir la semilla se anotaron: la presencia de embrión y cotiledones, embrión abortado, ausencia de embrión, o señales de daño por invertebrados (véase p. ej., CRANE, 1975).

RESULTADOS

Generalidades sobre historia natural de la planta

P. lentiscus es una especie dioica, pero la razón intersexual no difiere significativamente de 1:1, tanto en el área de estudio (pie de planta masculino, 50,9%; pie de planta femenino, 49,1%; $N = 169$ plantas, $\chi^2 = 0,05$, $P = 0,823$) como en otra zona similar estudiada por HERRERA (1984 y com. pers.) (pie de planta masculino, 51,7%; pie de planta femenino, 48,3%; $N = 145$ plantas, $\chi^2 = 0,17$, $P = 0,680$).

Las flores masculinas tienen entre 8 y 10 estambres, se agrupan en inflorescencias de 10-14 flores y producen entre 47.000 y 66.000 granos de polen/flor. La flor femenina es de pequeño tamaño y contiene un solo primordio seminal (J. HERRERA, 1985).

La floración se produce entre mediados de marzo y finales de abril, justo antes del desarrollo vegetativo (fig. 1). El intervalo entre el máximo de flores abiertas y el máximo de frutos maduros oscila entre 147 y 231 días, en las plantas estudiadas. No se observa una variación aparente del tamaño del fruto —de aproximadamente 3 mm de diámetro— durante unas 10-11 semanas (fig. 1); luego aumenta hasta el tamaño definitivo, en unos 50 días, sin que necesariamente contenga una semilla viable (JORDANO, 1984). Este patrón de crecimiento del fruto está asociado con el largo período de latencia del cigoto, que en especies del género *Pistacia* oscila entre 4-18 semanas, y se debe a un retraso en la singamia (GRUNDWAG, 1976).

En los frutos con semilla viable, el embrión y cotiledones ocupan por completo el lóculo seminal. En los frutos con semilla "vacía", como resultado de un aborto, se observa un funículo basifijo, y la cálaza ráfica con los restos del embrión abortado, identificables por su coloración verdosa o pardusca y por el ligero engrosamiento que producen en la porción distal del funículo. Hay un amplio espacio vacío en el lóculo seminal. En frutos con semilla "vacía" procedente de flores no polinizadas sólo se observan los vestigios del funículo, como una estructura esponjosa de coloración blanquecina, sin ningún engrosamiento distal, que sugiera la existencia de un embrión abortado. GRUNDWAG & FAHN (1969), GRUNDWAG (1975, 1976) y CRANE (1975) comentaron ampliamente las causas de este tipo de degeneraciones y describieron detalladamente la morfología degenerativa asociada.

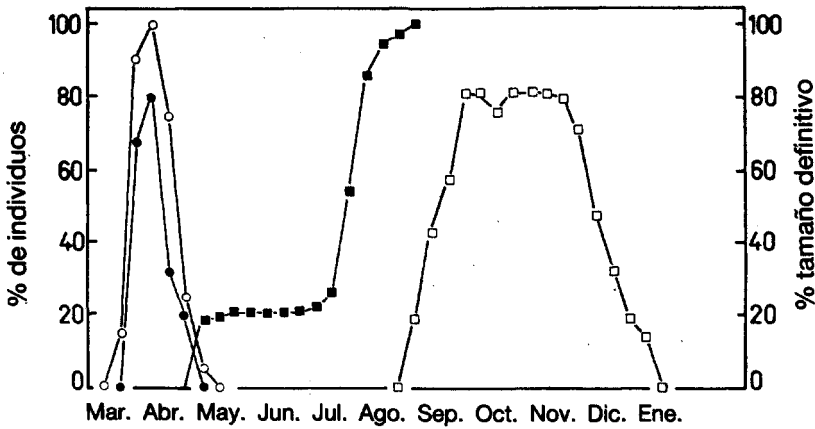


Figura 1.—Ciclo anual de *Pistacia lentiscus*, indicando porcentajes de individuos en flor (círculos negros, individuos masculinos; círculos blancos, individuos femeninos), porcentajes de individuos con fruto maduro (cuadrados blancos) y curva de desarrollo de los frutos, expresado como porcentaje del tamaño definitivo del fruto (cuadrados negros). Sólo se han representado los datos correspondientes a 1981.

El período de maduración de los frutos y dispersión de semillas tiene lugar entre la primera semana de septiembre y la segunda de marzo. Su duración varía en función de la cosecha producida (fig. 1). Los frutos inmaduros son de color rojo, que pasa a negro tras la maduración. A lo largo del trabajo se distinguirá por tanto la maduración del fruto —adquisición del color negro— de la maduración de la semilla —presencia de embrión viable—, ya que algunos de los frutos maduros pueden contener semillas no viables (ver más adelante). Los principales agentes dispersantes son aves de pequeño y mediano tamaño, principalmente de los géneros *Sylvia*, *Turdus* y *Erithacus* (HERRERA, 1984; JORDANO, 1984). Los frutos de tamaño definitivo que no contienen semilla viable permanecen en la planta, no produciéndose una abscisión inmediata, y al igual que los frutos maduros, son consumidos por los pájaros frugívoros que dispersan las semillas.

Fenología de la floración

El desarrollo de la floración en la población fue muy similar en los dos años de estudio. El máximo de individuos en flor se produjo alrededor del 30 de marzo (tabla 1, fig. 2). En ambos años, la floración de los pies de planta masculinos se "incluyó" en el período de floración de los femeninos y fue unos 10 días más corta. La duración de la floración para los pies de plantas femeninos alcanzó, en promedio, 20 ± 4 días (1981) y 21 ± 3 días (1982) (tabla 1); en los masculinos, 16 ± 5 días y 15 ± 5 días, respectivamente. A pesar de esta similitud en los promedios, se observa en la figura 2 una tendencia a una floración más corta entre los pies de planta masculinos en 1982, considerándolos individualmente ($T = 31,5$, $P = 0,05$, prueba de Wilcoxon para pares igualados), que no es apreciable entre los femeninos ($T = 74,5$, $P = 0,127$). Esta diferencia se aprecia de nuevo en la estadística poblacional (tabla 1), ya que la duración de la floración de los pies de planta masculinos en 1982 fue, en promedio, 10 días más corta que en 1981. Para los femeninos no se observó tal diferencia (tabla 1).

TABLA 1

FENOLOGÍA DE LA FLORACIÓN DE *PISTACIA LENTISCUS*

		1981	1982
A. Nivel individual			
1. Fenología			
Duración de la floración (días) ($n = 19$) ...	♂	16±5	15±5
	♀	20±4	21±3
Duración del período de máxima floración (días) ($n = 19$)	♂	8±3	7±1
	♀	11±4	12±3
Sincronía de ♀ con ♂		0,397±0,025	0,416±0,039
2. Floración y fructificación			
% de flores que cuajan fruto ($n = 88$)		*	26,8±2,1
Número de frutos		11.216±1.604	12.425±1.670
Número de semillas viables		2.736±661	15.708±822
B. Nivel poblacional			
1. Fenología			
Duración de la floración (días)		47	45
	♂	33 (18-III a 21-IV)	23 (18-III a 11-IV)
	♀	47 (14-III a 30-IV)	45 (10-III a 22-IV)
Sincronía del período de máxima floración.	♂	0,42	0,71
	♀	0,54	0,49

Las cifras son valores medios ± 1 error estándar.

* Datos no disponibles para 1981.

La medida de sincronía de los períodos de floración varía entre 0 (desincronización completa de los períodos de floración) y 1 (perfecta sincronía) (véase "Material y métodos").

Para los promedios de fructificación, $n = 29$ y $n = 32$ plantas en 1981 y 1982, respectivamente.

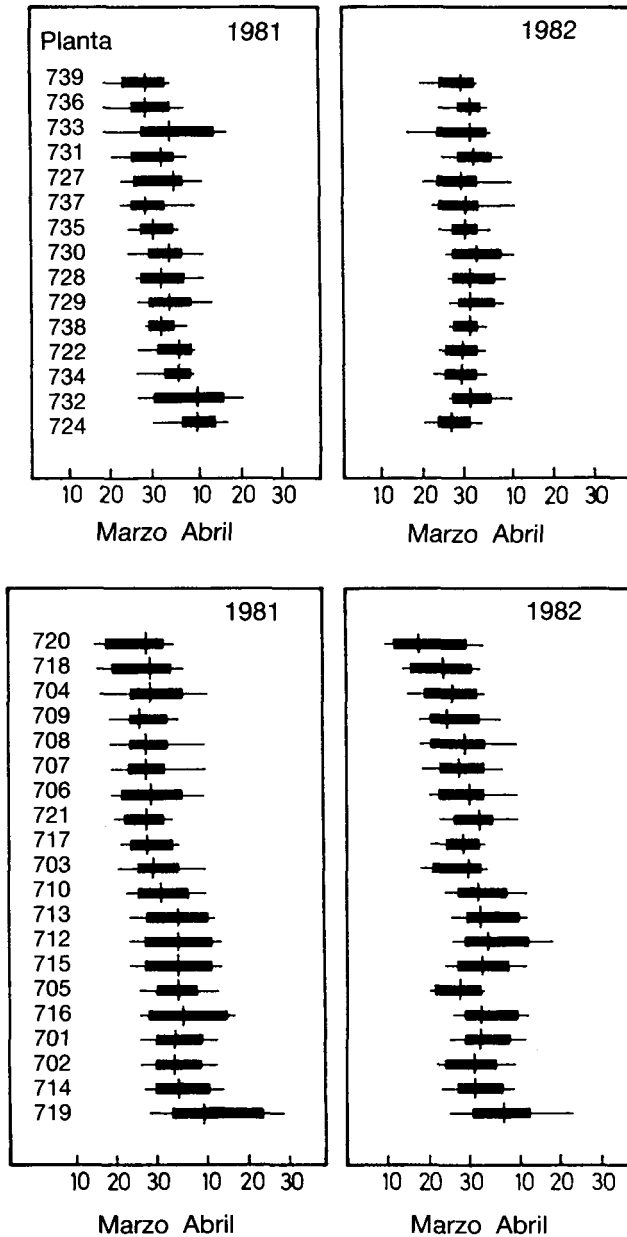


Figura 2.—Fenología de la floración de plantas de *Pistacia lentiscus* (se indica el número de cada planta) en los dos años de estudio. Parte superior, individuos masculinos; parte inferior, individuos femeninos. Para cada planta se representa el máximo de floración (línea vertical), el período de máxima floración (trazo grueso; período en que abren más del 50% de las flores) y el período total de floración (línea fina).

El orden de la floración de los individuos femeninos fue significativamente similar en los dos años de estudio ($r_s = 0,695$, $P < 0,001$), pero sólo marginalmente en los masculinos ($r_s = 0,411$, $P = 0,06$). Estos últimos mostraron una mayor sincronía de floración en 1982, mientras que la sincronía de los femeninos fue similar en los dos años (tabla 1). En cualquier caso, las variaciones individuales en la fenología de floración, especialmente en los masculinos, no tuvieron como consecuencia grandes variaciones en la fenología de floración poblacional y, por ejemplo, los individuos femeninos mostraron en los dos años un grado similar de sincronía con la floración de los masculinos (tabla 1).

Polinización y tipos de frutos resultantes

La fracción de la cosecha anual de frutos que llega a madurar es muy variable y depende de cuál haya sido la tasa de desarrollo de embriones en las semillas. Muchos frutos se desarrollan hasta su tamaño definitivo con las semillas "vacías", bien por partenocarpia, bien por aborto de embriones en flores ya polinizadas, y en ambos casos las semillas no son viables.

La proporción de semillas viables por planta aumentó, en término medio, de 19,9% en 1981 a 44,5% en 1982 (tabla 2). La baja frecuencia de abortos de semillas en 1982 contrasta con el 35,7% registrado en 1981; es decir, prácticamente todas las flores que recibieron polen en 1982 llegaron a desarrollar semillas viables. En cambio, la incidencia de la partenocarpia fue significativamente mayor en 1982 y aparece como la principal causa de inviabilidad de semillas en ese año.

En la tabla 3 se resumen los resultados de las polinizaciones experimentales y en todos los casos aparece un efecto altamente significativo del tratamiento. Sólo una pequeña fracción de las flores embolsadas llegó a desarrollar los frutos con el tamaño definitivo, pero en ningún caso se observó presencia de semillas viables o de restos de embrión. En efecto, un 67,7% de las inflorescencias embolsadas llegaron a desarrollarse como infrutescencias presentando frutos cuajados, pero hubo una abscisión importante de estas infrutescencias antes de que los frutos alcanzaran el tamaño definitivo. Sólo el 4,5% de sus flores llegó a cuajar en un

TABLA 2

VALORES MEDIOS DE VIABILIDAD DE SEMILLAS, INCIDENCIA DE PARTENOCARPIA Y ABORTO DE SEMILLAS EN FRUTOS DE *PISTACIA LENTISCUS*

	1981 (n = 29)	1982 (n = 32)	t ¹
% de semillas viables	19,9±2,9 [2,0-56,1]	44,5±2,2 [16,7-69,8]	6,74 ***
% de semillas abortadas	35,7±5,0 [2,0-97,9]	2,2±0,8 [0,0-16,8]	6,60 ***
% de frutos partenocárpicos . .	35,8±4,6 [0,0-86,0]	47,9±2,3 [30,2-81,9]	2,35 *

¹ = t de Student.

*** = P < 0,01.

* = P < 0,05.

fruto con un tamaño definitivo. Por tanto, la mayor tasa de abscisión de infrutescencias y frutos provenientes de las inflorescencias y flores embolsadas se dio tras el cuajado y antes de producirse el desarrollo del fruto, y la tasa de abscisión observada en este tratamiento fue mucho mayor que en las flores polinizadas. Los resultados obtenidos en las inflorescencias utilizadas como "control" también indican que la mayor pérdida de frutos tuvo lugar tras el cuajado (fig. 3) y en la fase, previa a su crecimiento, en que tienen un tamaño entre 2 y 3 mm de diámetro (fig. 1). En las plantas experimentales abortaron, por término medio, un 34,9% de los frutos en esta fase, frente a un 21,7% en la fase de cuajado y un 19,0% en la fase de maduración de la semilla, tras alcanzar el fruto el tamaño definitivo. Las plantas experimentales mostraron una consistencia significativa en esta tendencia a abortar mayor porcentaje de frutos tras el cuajado (coeficiente de concordancia de Kendall, $W = 1,01$, $\chi^2 = 14,17$, $P = 0,048$) (fig. 3).

En la mayoría de las plantas experimentales, la polinización manual no incrementó el porcentaje de semillas viables/infrutescencia, sugiriendo que existen limitaciones adicionales (p. ej., fisiológicas o genéticas) para el cuajado de semillas. La alta significación alcanzada por la interacción tratamiento \times planta (tabla 3) para los porcentajes de frutos cuajados —frutos de tamaño definitivo y semillas viables— indica que diferentes plantas responden de forma diferente a los tratamientos. Ello sugiere la existencia de variación individual en los mecanismos que determinan el cuajado de frutos y la viabilidad de las semillas (fig. 3).

Aunque en los casos de ausencia de polinización y aborto de semilla se desarrollaron frutos de tamaño definitivo, éstos raramente llegaron a madurar. Solo el 5,8% de los 1.867 frutos maduros examinados contenía semillas vacías, mientras que el 6,6% de los 2.603 frutos inmaduros contenía semillas rellenas ($\chi^2 = 3.620,0$, $P << 0,0001$); esto es, la maduración es selectiva y está estrechamente relacionada con la existencia de una semilla viable, aunque esta asociación no es completa.

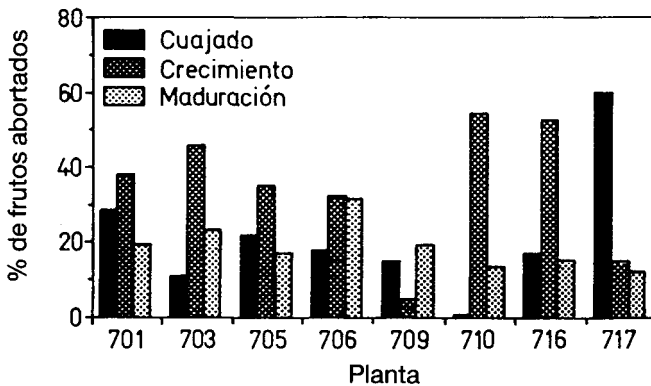


Figura 3.—Proporción de frutos abortados en diferentes fases del período reproductivo de *Pistacia lentiscus*, determinada para ocho plantas experimentales en las que se realizaron polinizaciones controladas (véase texto). Cuajado: tras la floración y antes del crecimiento. Crecimiento: antes del desarrollo del fruto al tamaño definitivo. Maduración: antes del desarrollo completo de la semilla viable.

TABLA 3

RESUMEN DE LOS RESULTADOS DE LOS ENSAYOS DE POLINIZACIÓN EN *PISTACIA LENTISCUS*

	Tratamiento ¹		Análisis de varianza					
	Control	Polinización manual	En bolsa	Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	F	P
% de infrutescencias cuajadas	91,3±6,1	93,7±2,0	67,7±7,3	Tratamientos	2	1,160	7,17	***
				Plantas	7	0,886	1,57	n.s.
				Interacción	14	1,131	1,00	n.s.
				Error	48	3,881		
% de infrutescencias con fruto a tamaño definitivo	91,3±6,1	81,8±4,7	12,4±5,1	Tratamientos	2	9,099	64,34	***
				Plantas	7	0,544	1,09	n.s.
				Interacción	14	1,061	1,07	n.s.
				Error	48	3,394		
% de frutos cuajados	74,8±6,8	49,4±4,2	36,2±5,6	Tratamientos	2	6,070	77,90	***
				Plantas	7	1,162	4,26	n.s.
				Interacción	14	1,717	3,15	***
				Error	121	4,714		
% de frutos a tamaño definitivo	46,2±5,7	24,7±2,7	4,5±2,1	Tratamientos	2	5,443	113,31	***
				Plantas	7	1,101	6,54	n.s.
				Interacción	14	1,123	3,34	***
				Error	121	2,906		
% de semillas viables	26,4±5,5	11,7±1,5	0,00	Tratamientos	2	2,130	102,92	***
				Plantas	7	1,049	14,48	n.s.
				Interacción	14	1,019	7,03	***
				Error	121	1,252		

¹ = Media ± 1 error estándar de los % de infrutescencias que llegan a cuajar como infrutescencias con fruto a tamaño definitivo y de los % de flores que cuajan fruto, fruto a tamaño definitivo y semillas viables. Se aplicó la transformación angular a las proporciones, previa al análisis de varianza.

*** = $P < 0,0001$.

n.s. = no significativo.

Variabilidad en la producción de semillas

Los resultados ya expuestos (tabla 2) indican una importante componente de variabilidad entre plantas en la producción de semillas viables. El aumento en 1982 de la producción de semillas viables no solo se debió a la mayor proporción que llegaron a cuajar (tabla 2), sino también a que se incrementó significativamente el tamaño promedio de la cosecha (tabla 1). Un análisis de covarianza entre el área basal y la producción de semillas viables muestra que, manteniendo constante el tamaño de la planta (covariante), las plantas incrementaron esta producción en un 22,3% durante 1982 respecto a 1981 ($F = 652,23$, $P < 0,0001$, g.l. = 1,54). Por tanto, la tendencia a aumentar la producción de semillas viables en 1982 fue generalizada en la población, independientemente del tamaño de la planta.

La tabla 4 resume los resultados de los análisis de regresión múltiple realizados para estudiar el efecto del tamaño de la planta (área basal), del tamaño de la cosecha (número total de frutos producidos) y de la proximidad a la fuente de polen (solapamiento con la floración de los individuos masculinos y distancia al pie de planta masculino más cercano) sobre la producción de semillas viables, semillas abortadas y frutos partenocárpicos. Tanto el tamaño de la planta como el número de frutos tuvo un efecto significativo sobre la producción de semillas viables en los dos años de estudio y explicaron conjuntamente entre el 86,2 y el 90,9% de la variabilidad interindividual. Incluso para un mismo número de frutos, plantas de mayor tamaño tendieron a cuajar mayor número de semillas viables que plantas más pequeñas, como indica la alta significación de los coeficientes de regresión parcial (tabla 4). En cambio, solo el tamaño de la cosecha estuvo significativamente correlacionado con el número de semillas abortadas ($t = 4,64$, $P = 0,001$, para 1981) y con el número de frutos partenocárpicos ($t = 8,34$, $P < 0,0001$, para 1982); es decir, la producción de semillas "vacías", por una u otra causa, fue independiente del tamaño de la planta y solo varió significativamente en función del tamaño de cosecha (fig. 4).

Considerando conjuntamente la partenocarpia y el aborto de semillas como causas de inviabilidad, también el número de semillas inviables aumentó en función del número total de frutos producidos (fig. 4). El porcentaje de frutos con semilla inviable varió significativamente con el número total de frutos producidos en 1981 ($r = 0,383$, $F = 4,64$, g.l. = 1,27, $P = 0,040$), pero no en 1982 ($r = 0,190$, $F = 0,90$, g.l. = 1,27, $P = 0,648$). Si la abscisión de frutos regulase la producción de semillas viables, cabría esperar que ésta fuese totalmente independiente del tamaño de la cosecha, ya que las plantas con mayor cosecha producirían proporcionalmente más semillas inviables, cosa que evidentemente no ocurre (fig. 4). Por tanto, la tendencia a que plantas con mayor cosecha produjesen más frutos con semillas inviables no llegó a compensar las diferencias de producción asociadas al tamaño de la planta y a su cosecha, resultando en diferencias apreciables en fecundidad.

Otro factor que incide en la inviabilidad de las semillas se deriva de la dioecia de *P. lentiscus*; la variabilidad entre plantas femeninas en viabilidad de semillas resulta, al menos en parte, dependiente de la distancia, espacial y "temporal", a la fuente de polen. El efecto de la fuente de polen solo fue significativo en 1981

(tabla 4). Al aumentar la distancia al individuo masculino más cercano disminuyó el número de semillas viables y aumentó la producción de semillas abortadas. A mayor sincronización con la floración de los individuos masculinos, disminuyó la producción de éstas. Ambos efectos fueron significativos aun manteniendo constante la variación en tamaño de la planta y la producción de frutos. Pero el incremento en R^2 tras la inclusión de ambas variables no alcanzó significación para ninguna de las variables dependientes en ninguno de los dos años (en todos los casos,

TABLA 4

RESULTADOS DE ANÁLISIS DE REGRESIÓN MÚLTIPLE ENTRE VIABILIDAD DE SEMILLAS DE *PISTACIA LENTISCUS* Y CARACTERÍSTICAS DE LAS PLANTAS

Variable dependiente	Variables independientes	Coefficiente de regresión	R ²
1981			
N.º de semillas viables	Área basal	123,658 *	0,895 *
	Número de frutos	0,283 **	
	Solapamiento con individuos masculinos	2.901,832 n.s.	
	Dist. al individuo masculino más próximo	-1.226,095 *	
N.º de semillas abortadas	Área basal	-63,692 n.s.	0,807 **
	Número de frutos	0,565 ***	
	Solapamiento con individuos masculinos	-22.345,790 **	
	Dist. al individuo masculino más próximo	2.540,872 **	
N.º de frutos partenocárpicos . . .	Área basal	-48,225 n.s.	0,549 n.s.
	Número de frutos	0,252 n.s.	
	Solapamiento con individuos masculinos	10.417,745 n.s.	
	Dist. al individuo masculino más próximo	-1.102,000 n.s.	
1982			
N.º de semillas viables	Área basal	80,268 *	0,943 ***
	Número de frutos	0,413 ***	
	Solapamiento con individuos masculinos	-965,735 n.s.	
	Dist. al individuo masculino más próximo	-110,372 n.s.	
N.º de semillas abortadas	Área basal	-0,952 n.s.	0,282 n.s.
	Número de frutos	0,023 n.s.	
	Solapamiento con individuos masculinos	-697,026 n.s.	
	Dist. al individuo masculino más próximo	38,538 n.s.	
N.º de frutos partenocárpicos . . .	Área basal	-77,487 n.s.	0,920 ***
	Número de frutos	0,541 ***	
	Solapamiento con individuos masculinos	1.202,963 n.s.	
	Dist. al individuo masculino más próximo	305,990 n.s.	

Área basal, en m².

Número de frutos: tamaño de la cosecha producida.

Solapamiento con los individuos masculinos: medida de la sincronía con la floración de los individuos masculinos (véase "Material y métodos").

Dist. al individuo masculino más próximo: distancia, en m, al individuo masculino más cercano.

*** = $P < 0,001$.

** = $P < 0,01$.

* = $P < 0,05$.

n.s. = no significativo.

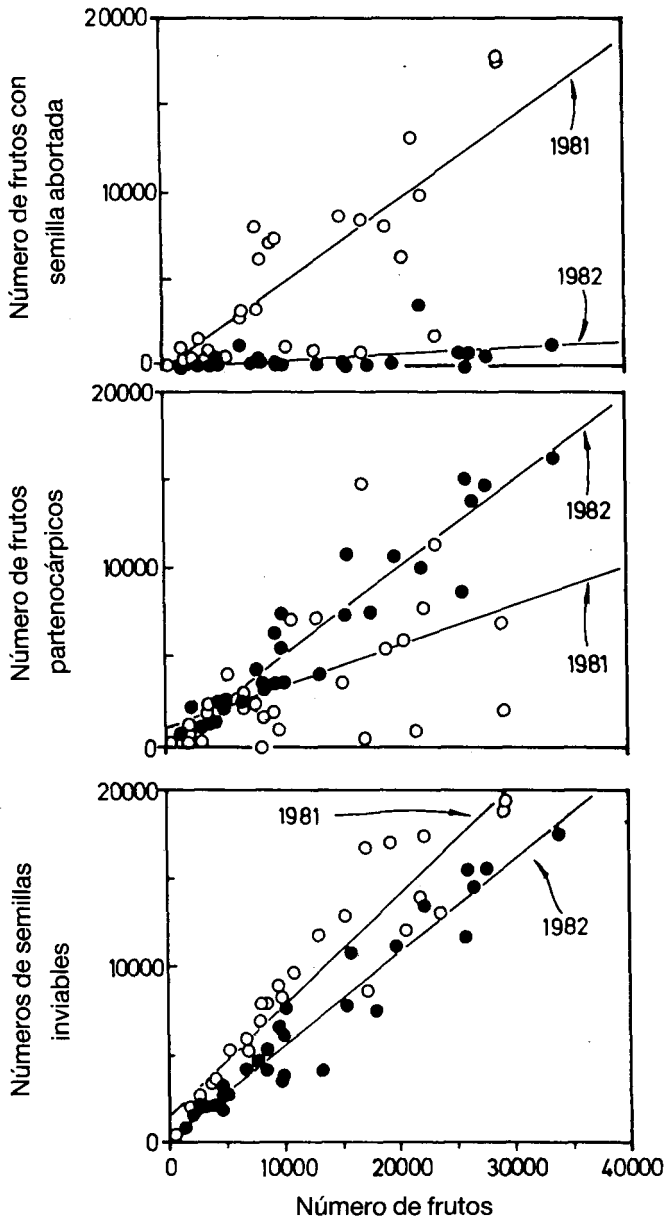


Figura 4.—Relaciones entre el tamaño de la cosecha (número total de frutos producidos) de plantas de *Pistacia lentiscus* y la producción de frutos con semilla abortada, frutos partenocárpicos y frutos con semilla inviable (los anteriores, más aquéllos con semilla dañada por invertebrados). En blanco, 1981; en negro, 1982.

$R^2 < 0,030$, $F < 0,500$, $P > 0,510$). Por otro lado, estas dos variables tampoco explicaron un porcentaje significativo de la varianza en el porcentaje de semillas viables ($R^2 = 0,185$, $F = 1,247$, $P = 0,325$, para 1981; $R^2 = 0,027$, $F = 0,153$, $P = 0,860$, para 1982).

A pesar de la ausencia de significación de estas variables, hay un "efecto de vecindario" que se manifestó en que pies de plantas femeninos cuyos dos vecinos más próximos son masculinos cuajaron una mayor proporción de semillas viables que aquellas más distanciadas de ellos (con individuos femeninos como vecinos más cercanos, tabla 5). Aunque solo en 1981 se observó significación de este efecto, en 1982 las plantas próximas a individuos masculinos cuajaron, por término medio, en un 51,5% de semillas viables, frente al 39,2% de las situadas en las proximidades de otros individuos femeninos, manteniéndose, por tanto, la tendencia observada en 1981.

TABLA 5

VIABILIDAD DE LAS SEMILLAS DE PLANTAS DE *PISTACIA LENTISCUS*
CON DIFERENTE PROXIMIDAD A INDIVIDUOS MASCULINOS

Año	Primer y segundo vecino más próximo			
	δ/δ $n=3$	δ/φ $n=9$	φ/δ $n=8$	φ/φ $n=9$
1981	39,4 ^a	18,1 ^b	15,6 ^c	19,3 ^d
1982	51,5 ^c	41,5 ^c	47,1 ^c	39,2 ^a

Las cifras indican los valores promedio de % de semillas viables en plantas (n) con diferente vecindario. Los promedios con diferente índice difieren significativamente, prueba de Mann-Whitney, $P < 0,05$.

Respecto a la coincidencia temporal con la fuente de polen, los individuos femeninos "sincronizados" con la floración de los masculinos (fig. 2) (pies de planta femeninos cuyo período de máxima floración se encuentra incluido en el período de máxima floración de la población masculina) tendieron a cuajar, en promedio, más semillas viables que las que mostraron un mayor desfase ($36,7 \pm 18,7\%$, $N = 21$, y $27,5 \pm 16,9\%$, $N = 15$, respectivamente, ambos años considerados conjuntamente; $U = 112,5$, $P = 0,074$, prueba de Mann-Whitney). Por tanto, la proximidad a la fuente de polen tuvo un efecto pequeño aunque observable, y significativo en 1981, sobre la viabilidad de las semillas, en comparación con factores "intrínsecos", como el tamaño de la planta o la producción de frutos.

DISCUSIÓN

La diferencia entre el número de óvulos producidos inicialmente y el número de semillas viables dispersadas, al final de cada ciclo reproductivo, se produce por reducciones escalonadas en tres fases diferentes: diferenciación de las flores,

desarrollo de los ovarios, y maduración del fruto (LLOYD, 1980). Las hipótesis propuestas sobre la regulación de la inversión maternal intentan explicar el hecho generalizado, tanto entre angiospermas como gimnospermas, de que solo una pequeña proporción de las flores producidas llega normalmente a madurar los frutos (STEPHENSON, 1981; WIENS & *al.*, 1987).

La ubicación temporal de los períodos de abscisión de las estructuras reproductoras en *P. lentiscus* coincide con las predicciones avanzadas por LLOYD (1980) y STEPHENSON (1981). El ajuste de la inversión maternal se centró, en las plantas estudiadas, mayoritariamente en las fases en que estas pérdidas representan menor coste, al estar los frutos aún poco desarrollados. Justo tras la floración se produjo una importante abscisión de flores y, en el caso de los frutos abortados, antes de producirse el rápido crecimiento característico de la especie. Como pone de manifiesto este trabajo, y ya es conocido de otras especies congéneres (GRUNDWAG, 1976), la abscisión de la semilla no resulta automáticamente en la abscisión del fruto, ya que hay un desajuste temporal entre el desarrollo de pericarpio y endocarpio y el de la semilla. El resultado es que una proporción muy alta de los frutos de *P. lentiscus*, que alcanzan la fase de dispersión, contiene semillas inviables, bien por partenocarpia, en ausencia de polinización (GRUNDWAG, 1975, presente estudio), bien por aborto del embrión (SAVASTANO, 1926; GRUNDWAG, 1975, 1976).

P. lentiscus muestra una elevada abscisión de flores justo tras la floración y antes de que se produzca la reducción por aborto de semillas. Como indican los resultados de las polinizaciones experimentales, un 73,2% de las flores no llegó siquiera a cuajar en fruto, probablemente por ausencia de polinización. Si la flor no recibe polen, es muy baja la probabilidad de que llegue a desarrollar un fruto partenocárpico, como sugiere la alta tasa de abscisión observada en las inflorescencias embolsadas. Solo con que una pequeña proporción de las flores no polinizadas, que pueden constituir un número muy elevado, desarrolle frutos partenocárpicos, se puede explicar el hecho de que en el período de dispersión de semillas se observen porcentajes tan altos de frutos partenocárpicos como el 35,8% registrado en 1981 o el 47,9% de 1982.

La situación es similar a la de otras especies anemófilas —como coníferas, fagáceas, etc.— que regularmente producen muchas más flores de las que llegan a cuajar en fruto. FERET & *al.* (1982) señalaron que aproximadamente un 70% de las flores de *Quercus alba* L. no llega a formar frutos maduros. SUTHERLAND (1986) obtuvo un valor promedio de cuajado de frutos del 41,0% para especies anemófilas. La cifra es muy superior al cociente —frutos (tamaño definitivo)/flores— del 26,8% hallado para *P. lentiscus*. La diferencia es que en el caso de *P. lentiscus*, como en otras anacardiáceas, la abscisión de flores no polinizadas no es completa, debido al fenómeno de la partenocarpia. Si se recalcula el cociente frutos/flores para los frutos con semilla viable, el valor desciende al 11,5%.

La partenocarpia es por tanto un proceso clave en la fructificación de *P. lentiscus*. Su efecto, la producción de frutos con semillas inviables, es análogo al que produce el aborto de embriones en flores polinizadas. Pero la importancia relativa de cada uno de estos factores de inviabilidad es variable tanto de unos años a otros como de unas a otras plantas. Ya en la fase de cuajado y desarrollo del fruto, se observaron en *P. lentiscus* variaciones significativas, según los años, de la partenocarpia y

el aborto de semillas como causas de inviabilidad; pero la principal causa de la diferencia en el porcentaje de semillas viables producidas, fue la variación en la tasa de abortos. En 1981, un 55,6 % de los frutos contenían un embrión potencialmente viable, frente a un 46,7 % en 1982; pero, en comparación con 1982, las plantas produjeron, por término medio, 33,5 % más de abortos, lo que dio lugar finalmente a la menor viabilidad de las semillas observada en 1981. En 1982, la partenocarpia fue la causa principal de la inviabilidad de las semillas, con un aumento considerable, y generalizado, en los porcentajes de cuajado debido a los menores porcentajes de abortos.

Aparentemente, las condiciones de extrema sequía en 1981 motivaron la alta frecuencia de abortos registrada ese año (véase también HERRERA, 1985). La precipitación, en 1981, fue 331,0 mm—el menor registro en los últimos 33 años, para “La Juncosilla”, localidad adyacente a “Hato Ratón”—, frente a los 408,5 mm de 1982. Además, la precipitación habida durante los períodos de floración (véanse las fechas concretas en la tabla 1) fue mayor en 1982—106,6 mm, frente a 52,2 mm en 1981, con 18 y 12 días de lluvia, respectivamente—. Aunque climatológicamente las condiciones de 1981 fueron más favorables para el transporte de polen mediante el viento, es evidente que la sequía repercutió en una merma de recursos hídricos para las plantas, que iniciaron más frutos que los que luego desarrollaron. La mayoría de los casos de aborto de frutos no dañados se ha identificado como una respuesta de las plantas a la limitación en la disponibilidad de recursos (STEPHENSON, 1981; véase, no obstante, WIENS & *al.*, 1987) y también se han descrito casos de abscisión selectiva dependiente de la paternidad (BOOKMAN, 1984, entre otros). LEE & BAZZAZ (1986), por ejemplo, encontraron que en condiciones de sequía se reduce significativamente la viabilidad de semillas de *Cassia fasciculata* Michx. La mayor precipitación registrada durante el período de floración en 1982 motivó unas condiciones menos favorables para la polinización anemófila (WHITEHEAD, 1969), apareciendo ésta como el factor limitante de la viabilidad en ese año. Nótese que, en 1982, el porcentaje de frutos con embrión potencialmente viable fue un 8,9 % menor que en 1981. El hecho de que la mayoría de las flores que desarrollaron un embrión llegaron a dar un fruto con semilla viable—debido al bajo porcentaje de abortos en 1982—, sugiere la escasa importancia de la disponibilidad de recursos como un factor limitante de la viabilidad, lo que explica la gran variación que de un año a otro hubo en el porcentaje de semillas viables.

El tamaño de la planta y el número total de frutos producidos explican una proporción significativa de la varianza observada entre individuos, en 1981 y 1982, en la producción de semillas viables. Ello revela un papel importante de las características de la planta en determinar los niveles de cuajado de semillas. Plantas de diferente tamaño solo mostraron leves diferencias en el porcentaje de semillas viables y el diferencial de fecundidad observado se debió por tanto a las variaciones de la producción total de frutos. Ligeros desfases fenológicos respecto a la floración de los individuos masculinos o desvíos de la razón sexual 1 : 1 en el vecindario inmediato de las plantas tuvieron efectos medibles en la probabilidad de cuajado de semillas, pero no añadieron un porcentaje significativo a la varianza explicada por el tamaño de la planta y la cosecha producida. Cabría esperar aumentos de la importancia de estos efectos, de proximidad a los individuos masculinos, a medida que las condiciones para el transporte de polen, mediante el

viento, se tornen desfavorables (WHITEHEAD, 1969; PLAYER, 1979). CRANE (1983) encontró también una variación según los años en la viabilidad de semillas de *P. vera*, dependiendo de las características de las plantas individuales, sin tener importancia la proximidad de árboles estaminados. Tampoco pueden descartarse para *P. lentiscus* los procesos de abscisión selectiva de embriones debidos a las diferencias en la componente paternal, como se ha señalado para diversas especies (véase, p. ej., JANZEN, 1977; STEPHENSON & BERTIN, 1983), o a deficiencias genéticas (WIENS & al., 1987) que provocan diversos tipos de degeneración embrionaria.

Es un hecho común entre las angiospermas que el esfuerzo reproductivo vaya asociado al tamaño de la planta (SAMSON & WERK, 1986), entre otras razones por la mayor facilidad de acceso a recursos que confiere un mayor tamaño. En la medida en que esta variabilidad de tamaños sea independiente de la edad y esté asociada a otros factores (p. ej., condiciones ambientales de la ubicación particular de la planta), ello tiene interesantes consecuencias demográficas, ya que, si se mantienen las diferencias de fecundidad asociadas al tamaño, solo unos pocos individuos de la población contribuyen, de forma regular, con un alto porcentaje a la producción de semillas en cada ciclo reproductivo. La abscisión de las estructuras reproductoras no aparece como un regulador de la producción de frutos en *P. lentiscus*, ya que no anula, ni reduce visiblemente, estos efectos de tamaño (UDOVIC & AKER, 1981); más bien se presenta como un mecanismo de ajuste a las condiciones externas—recursos, condiciones de la polinización, etc.—. Como sugieren BAWA & WEBB (1984), el valor adaptativo de una sobre-producción de flores, como la observada en *P. lentiscus*, residiría en que, con un bajo coste de producción, se haría frente a la impredecibilidad intrínseca a la polinización anemófila y a las variaciones de la cantidad de recursos disponibles para el cuajado de los frutos. El estudio de *P. lentiscus* indica que la importancia relativa de cada factor limitante de la producción puede variar de un año a otro, pero, en cualquier caso, el tamaño de la planta, por su papel determinante de la fecundidad, aparece como el principal regulador de la respuesta de los individuos a estas condiciones y como la principal causa de las diferencias individuales en la producción de semillas viables.

AGRADECIMIENTOS

Los propietarios de Hato Ratón hicieron posible este trabajo, brindándome muchas facilidades para poderlo llevar a cabo. Durante su realización fui becario del I.N.A.P.E. y conté para la preparación del manuscrito con el apoyo de un proyecto de la CAICYT y de los recursos disponibles en la Estación Biológica de Doñana, C.S.I.C. Mi sincero agradecimiento a Myriam por su inestimable ayuda en el campo y durante el análisis de los datos. Carlos M. Herrera aportó interesantes discusiones durante el desarrollo del estudio y muy valiosas sugerencias a versiones iniciales de este trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AKER, C. L. (1982). Regulation of flower, fruit and seed production by a monocarpic perennial, *Yucca whipplei*. *J. Ecol.* 70: 357-372.

- AUGSPURGER, C. K. (1983). Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15: 257-267.
- BAWA, K. S. & C. J. WEBB (1984). Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *Amer. J. Bot.* 71: 736-751.
- BOOKMAN, S. S. (1984). Evidence for selective fruit production in *Asclepias*. *Evolution* 38: 72-86.
- CRANE, J. C. (1973). Parthenocarpy- a factor contributing to the production of blank pistachos. *Hortscience* 8: 388-390.
- CRANE, J. C. (1975). The role of seed abortion and parthenocarpy in the production of blank pistachio nuts as affected by rootstock. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 100: 267-270.
- CHUNG, J. C. & D. M. WALLER (1986). Patterns of insect predation on seeds of smooth sumac (*Rhus glabra* L.). *Amer. Midl. Naturalist*, 116: 315-322.
- EVENARI, M. (1984). Seed physiology: from ovule to maturing seed. *Bot. Rev. (Lancaster)* 50: 143-170.
- FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL (1979). *The principles of pollination ecology*. 3.ª ed. Pergamon Press. Londres.
- FERET, P. P., R. E. KREH, S. A. MERKLE & R. G. ODERWALD (1982). Flower abundance, premature acorn abscission, and acorn production in *Quercus alba* L. *Bot. Gaz.* 143: 216-218.
- GRUNDWAG, M. (1975). Seed set in some *Pistacia* L. (Anacardiaceae) species after inter- and intraspecific pollination. *Israel J. Bot.* 24: 205-211.
- GRUNDWAG, M. (1976). Embryology and fruit development in four species of *Pistacia* L. (Anacardiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 73: 355-370.
- GRUNDWAG, M. & A. FAHN (1969). The relation of embryology to the low seed set in *Pistacia vera* (Anacardiaceae). *Phytomorphology* 19: 225-235.
- HERRERA, C. M. (1984). A study of avian frugivores, bird dispersed plants and their interaction in Mediterranean shrublands. *Ecol. Monogr.* 54: 1-23.
- HERRERA, C. M. (1985). Predispersal reproductive biology of female *Osyris quadripartita* (Santalaceae), a hemiparasitic dioecious shrub of Mediterranean scrublands. *Bot. J. Linn. Soc.* 90: 113-127.
- HERRERA, J. (1985). *Biología reproductiva del matorral de Doñana*. Tesis doctoral. Universidad de Sevilla.
- JANZEN, D. H. (1971). Seed predation by animals. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- JANZEN, D. H. (1977). A note on optimal mate selection in plants. *Amer. Naturalist* 111: 365-371.
- JANZEN, D. H. (1985). *Spondias mombin* is culturally deprived in megafauna-free forest. *J. Trop. Ecol.* 1: 131-155.
- JORDANO, P. (1984). *Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del área de Doñana*. Tesis doctoral. Universidad de Sevilla.
- LEE, T. D. & F. A. BAZZAZ (1986). Maternal regulation of fecundity: non-random ovule abortion in *Cassia fasciculata* Michx. *Oecologia (Berl.)* 68: 459-465.
- LLOYD, D. G. (1980). Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytol.* 86: 69-79.
- MULCAHY, D. L. (1979). The rise of angiosperms: a genecological factor. *Science* 206: 20-23.
- PEEBLES, R. H. & C. HOPE (1937). The influence of different pollens on the development of the pistache nut. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 34: 29-32.
- PLAYER, G. (1979). Pollination and wind dispersal of pollen in *Arceuthobium*. *Ecol. Monogr.* 49: 73-87.
- PRIMACK, R. B. (1980). Phenological variation within natural populations: flowering in New Zealand montane shrubs. *J. Ecol.* 68: 849-862.
- PURSEGLOVE, J. W. (1968). *Tropical crops, Dicotyledons*. 2 vols. Wiley, Nueva York.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., M. COSTA, S. CASTROVIEJO & E. VALDÉS (1980). Vegetación de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa* 2: 5-189.
- SAMSON, D. A. & K. S. WERK (1986). Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants. *Amer. Naturalist* 127: 667-680.
- SAVASTANO, G. (1926). Preliminary investigations in self- and inter-fertility in *Pistacia*. *Proc. Int. Cong. Plant Sci.* 1: 815-820.
- SORENSEN, F. C. (1982). The roles of polyembryony and embryo viability in the genetic system of conifers. *Evolution* 36: 725-733.
- STEPHENSON, A. G. (1980). Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Ecology* 61: 57-64.
- STEPHENSON, A. G. (1981). Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- STEPHENSON, A. G. & R. I. BERTIN (1983). Male competition, female choice, and sexual selection in plants. In: L. Real (Ed.). *Pollination biology*: 109-149. Academic Press. Nueva York.

- SUTHERLAND, S. (1986). Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants? *Evolution* 40: 117-128.
- UDOVIC, D. & C. L. AKER (1981). Fruit abortion and the regulation of fruit number in *Yucca whipplei*. *Oecologia (Berl.)* 49: 245-248.
- VAN DER PIJL, L. (1960). Ecological aspects of flower evolution. I. Phyletic evolution. *Evolution* 14: 403-416.
- VON TEICHMAN, I. & P. J. ROBERTSE (1986). Development and structure of the pericarp and seed of *Rhus lancea* L. fil. (Anacardiaceae), with taxonomic notes. *Bot. J. Linn. Soc.* 93: 291-306.
- WHITEHEAD, D. R. (1969). Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution* 23: 28-35.
- WHITEHOUSE, W. E. & C. L. STONE (1941). Some aspects of dichogamy and pollination in pistache. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 39: 95-100.
- WIENS, D., C. L. CALVIN, C. A. WILSON, C. I. DAVERN, D. FRANK & S. R. SEAVEY (1987). Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia (Berl.)* 71: 501-509.
- WILLSON, M. F. (1979). Sexual selection in plants. *Amer. Naturalist* 113: 777-790.
- YOUNG, D. A. (1972). The reproductive biology of *Rhus integrifolia* and *Rhus ovata* (Anacardiaceae). *Evolution* 26: 406-414.
- ZOHARY, M. (1952). A monographical study of the genus *Pistacia*. *Palestine J. Bot., Jerusalem Ser.* 5: 187-238.

Aceptado para publicación: 19-X-1987