

# NIVELES DE FRUCTIFICACIÓN EN *CRATAEGUS MONOGYNA* JACQ., *PRUNUS MAHALEB* L. Y *PRUNUS SPINOSA* L. (ROSACEAE)\*

por

JAVIER GUITIÁN, JOSÉ MARÍA SÁNCHEZ & PABLO GUITIÁN\*\*

## Resumen

GUITIÁN, J., J. M. SÁNCHEZ & P. GUITIÁN (1992). Niveles de fructificación en *Crataegus monogyna* Jacq., *Prunus mahaleb* L. y *Prunus spinosa* L. *Anales Jard. Bot. Madrid* 50(2): 239-245.

Se estudia el nivel de fructificación en *Crataegus monogyna*, *Prunus mahaleb* y *Prunus spinosa* (Rosaceae) en el noroeste de la Península Ibérica. Las tres especies muestran bajos niveles de fructificación (<30%) debido a reducciones por causas intrínsecas y extrínsecas. Estas reducciones varían entre individuos y entre especies, y son independientes de la duración de los períodos fenológicos considerados. En *Crataegus monogyna* y *Prunus spinosa*, las mayores reducciones se producen al comienzo del período de desarrollo de los frutos. En *Prunus mahaleb*, éstas tienen lugar en el período de floración. Los mecanismos intrínsecos que regulan el nivel de fructificación en las tres especies actúan, con diferente intensidad, en las distintas fases del ciclo reproductivo.

Palabras clave: *Prunus spinosa*, *Prunus mahaleb*, *Crataegus monogyna*, Rosaceae, niveles de fructificación.

## Abstract

GUITIÁN, J., J. M. SÁNCHEZ & P. GUITIÁN (1992). Fruit/flower ratio in *Crataegus monogyna* Jacq., *Prunus mahaleb* L. and *Prunus spinosa* L. *Anales Jard. Bot. Madrid* 50(2): 239-245 (in Spanish).

We determined fruit/flower ratio in populations of *Crataegus monogyna*, *Prunus mahaleb* and *Prunus spinosa* (Rosaceae) in the northwest Iberian Peninsula. All three species showed low ratios (<0.3) as a result of fecundity reductions which were both intrinsic and extrinsic in origin. Levels of flower and fruit loss varied between individuals and between species, and were independent of the length of the phenological periods. In *Crataegus monogyna* and *Prunus spinosa* the most important reductions occurred at the beginning of fruit development, whilst in *Prunus mahaleb* they were recorded during the flowering period. In all three species, the intrinsic mechanism which regulate fruit/flower ratio act at all stages of the reproductive cycle, although with different intensity.

Key words: *Prunus spinosa*, *Prunus mahaleb*, *Crataegus monogyna*, Rosaceae, fruit/flower ratio.

## INTRODUCCIÓN

El potencial reproductivo de las plantas puede verse afectado durante el período de predispersión por dos tipos de factores,

extrínsecos e intrínsecos (STEPHENSON, 1981).

La incidencia de los factores extrínsecos (limitaciones en la polinización, herbivoría de yemas y frutos, depredación de frutos

\* Trabajo financiado por la CICYT (PB90-0762) y por el gobierno gallego (8030789).

\*\* Laboratorio de Botánica, Departamento de Biología Vegetal, Universidad de Santiago. 15706 Santiago de Compostela (La Coruña).

y semillas) puede variar en función de los ritmos fenológicos de las plantas (duración de floración, duración de la fructificación, grado de sincronía en la floración y fructificación). Así, en algunos casos se ha argumentado que períodos de floración y fructificación cortos pueden ser ventajosos a la hora de saciar herbívoros y predadores (JANZEN, 1971; BAWA, 1983) o atraer polinizadores (RATHCKE & LACEY, 1985), mientras que períodos de floración y fructificación largos pueden reducir pérdidas por ataques de insectos o condiciones ambientales adversas (HERRERA, 1982; BAWA, 1983).

Los factores intrínsecos han recibido considerable atención en los últimos años, en un intento de explicar los bajos niveles de fructificación encontrados en plantas hermafroditas (SUTHERLAND & DELPH, 1984; SUTHERLAND, 1986a, 1987; LEE, 1987; WIENS & *al.*, 1987). Estos bajos niveles, que varían ampliamente dependiendo del grupo taxonómico y de la ecología de las plantas consideradas (SUTHERLAND & DELPH, 1984), se han asociado recientemente con el coste en la producción de los frutos (cf. ERHLEN, 1991).

Este estudio describe las características básicas de la floración y fructificación de tres especies de rosáceas leñosas en el noroeste de la Península Ibérica, y analiza: 1) La relación frutos/flores, las reducciones durante el período de predispersión y su relación con la fenología. 2) Las variaciones entre especies y la importancia relativa de cada período en la pérdida de potencial reproductivo. 3) La influencia de los factores intrínsecos y extrínsecos en la relación frutos/flores.

### Las plantas

*Crataegus monogyna* Jacq., *Prunus mahaleb* L. y *Prunus spinosa* L. son tres especies de rosáceas leñosas comunes en las comunidades de espinal de la Península Ibérica.

*C. monogyna* comienza su floración en el área de estudio mediado el mes de abril, con posterioridad a las dos especies de *Prunus*,

que florecen simultáneamente durante el mes de marzo. El período de disponibilidad de fruto maduro es otoñal en *C. monogyna* y *P. spinosa*, y estival en *P. mahaleb* (GUITIÁN & GUITIÁN, 1990; FUENTES, 1991). Las tres especies tienen flores pentámeras de color blanco—o blanco-rosáceo en el caso de *C. monogyna*— provistas de numerosos estambres. El sistema de reproducción difiere en las tres especies: *C. monogyna* es hermafrodita autocompatible (GYAN & WOODSELL, 1987; GUITIÁN & FUENTES, 1992), *P. spinosa* hermafrodita autoincompatible (GYAN & WOODSELL, 1987), y *P. mahaleb* es hermafrodita parcialmente autocompatible, aunque algunas poblaciones son morfológicamente hermafroditas pero funcionalmente diclinas (JORDANO, comm. pers.).

En el área del estudio el principal polinizador de las tres especies es *Apis mellifera* (*Apidae*), junto a especies de los géneros *Bombus* (*Apidae*), *Syrphus* (*Syrphidae*) y *Calliphora* (*Calliphoridae*) (GUITIÁN & FUENTES, 1992; GUITIÁN & *al.* 1992). Las flores y yemas de las tres especies sufren frecuentemente ataques por orugas de lepidópteros (*Pieridae*, *Yponomeutidae*), y sus frutos, por predadores de pulpa (HERRERA & JORDANO, 1981; GUITIÁN & FUENTES, 1992).

### ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

#### Área de estudio

Los datos se tomaron en dos espinales distantes 3 km entre sí, próximos a las localidades de Portela y La Barosa, situados en la comarca de El Bierzo (León). Ambos están situados a similar altitud (550-600 m) y forman parte de un mosaico de vegetación natural dominado por bosques de *Quercus rotundifolia*, típicos de la transición mediterránea-eurosiberiana en el noroeste de la Península Ibérica. El clima es de tipo mediterráneo, con una temperatura media anual de 12,3 °C y una precipitación total de 901 mm. Desde el punto de vista bioclimático, el área se sitúa en el piso mesomediterráneo de ombroclima subhúmedo.

### Métodos

A lo largo del año 1990 controlamos la fenología de la floración cada tres días en ramas de quince individuos adultos de cada una de las especies estudiadas. Los individuos se eligieron a lo largo de un transecto y fueron marcados antes de la aparición de las yemas florales. La fenología de la fructificación se controló cada dos semanas en *P. mahaleb*, y cada tres semanas, en las otras dos especies. La frecuencia de los conteos se basó en nuestras observaciones de años anteriores y refleja, de forma suficiente, los cambios que se suceden a lo largo del período reproductivo de las plantas.

En cada conteo se anotó el estado fenológico, yemas florales, flores, frutos iniciados, frutos verdes y frutos maduros, calculándose con estos datos los siguientes variables para cada individuo: 1) *Período de yemas*, número de días transcurridos entre la aparición de la primera yema y la desaparición de la última. 2) *Período de floración*, número de días transcurridos entre la aparición de la primera flor y la desaparición de la última. 3) *Período de desarrollo del fruto*, número de días transcurridos entre el comienzo del desarrollo del primer fruto y la aparición del primer fruto maduro. 4) *Nivel de fructificación*, número de frutos que maduran expresado como porcentaje del número inicial de yemas florales. En conjunto se controlaron 6.488 yemas: 3.092 de *C. monogyna*, 1.483 de *P. mahaleb* y 1.913 de *P. spinosa*.

En cada visita se anotó además el número de yemas, flores y frutos dañados, así como si el daño era debido a herbivoría por insectos, depredación de frutos o enfermedad criptogámica, excluyéndose aquellos casos en que podía deberse a la manipulación de flores y frutos. El número de yemas, flores y frutos dañados se expresa como porcentaje del número inicial de yemas, y se denomina: *reducción 1* (reducción en la fase de yemas desarrolladas), *reducción 2* (reducción en el período de floración) y *reducción 3* (reducción en la fase de desarrollo de los frutos). La suma de estas tres variables y el nivel de fructificación es el 100% (número de yemas de cada planta).

### Análisis de los datos

Para el estudio de las diferencias entre especies se utilizó el análisis de varianza no paramétrico de Kruskal Wallis. La incidencia de cada período en las pérdidas totales se midió con un análisis del factor clave, utilizando la pendiente de la regresión entre las pérdidas en cada uno de los estados y las pérdidas totales como indicador de la contribución de cada período (cf. PODOLER & ROGERS, 1975). Antes del análisis se realizó una transformación logarítmica de los datos. Para analizar el grado de consistencia entre individuos en las pérdidas en cada uno de los estados utilizamos el coeficiente de concordancia de Kendall (cf. GIBBONS, 1976). Para las pruebas de asociación entre variables utilizamos el coeficiente de correlación de Spearman. El nivel de significación aceptado es  $p < 0,05$ .

## RESULTADOS

### *Características fenológicas, niveles de fructificación y reducciones de yemas, flores y frutos en el período de predisposición. Relación con la fenología*

*C. monogyna* presenta los períodos de yema y flor más prolongados, y *P. spinosa* el período de maduración de fruto más largo (tabla 1). La secuencia de floración, *P. mahaleb*-*P. spinosa*-*C. monogyna* se mantiene en la aparición de frutos maduros. La duración del período de predisposición es de  $178 \pm 11$  días en *C. monogyna*, de  $82 \pm 18$  en *P. mahaleb* y de  $149 \pm 7$  en *P. spinosa*.

El nivel de fructificación en las ramas marcadas fue de  $19,6 \pm 9,8\%$  en *C. monogyna*,  $11,87 \pm 10\%$  en *P. mahaleb*, y  $27,12 \pm 14,2\%$  en *P. spinosa* (tabla 1). Las reducciones en el conjunto del período de predisposición son del  $80,9 \pm 9,4\%$  en *C. monogyna*,  $88,7 \pm 11\%$  en *P. mahaleb* y  $72,7 \pm 14,3\%$  en *P. spinosa*.

Dentro de cada especie no existe relación entre la duración de cada período fenológico y el número de yemas, flores o frutos perdidos en ese período (tabla 2).

TABLA 1

DÍAS DE DURACIÓN DE LOS PERÍODOS FENOLÓGICOS CONSIDERADOS  
Y PORCENTAJE DE REDUCCIONES EN CADA UNO DE ELLOS

	<i>Crataegus monogyna</i> $\bar{x} \pm d.t.$	<i>Prunus mahaleb</i> $\bar{x} \pm d.t.$	<i>Prunus spinosa</i> $\bar{x} \pm d.t.$
Duración de yemas	39,5 ± 2,1	17,4 ± 4	18 ± 4,4
Duración de flores	21,3 ± 5,3	9,1 ± 4,7	9,6 ± 3,3
Duración de frutos	117 ± 9,1	59 ± 7,7	121
Reducción de yemas	14,8 ± 8	21,7 ± 17	17,1 ± 13,3
Reducción de flores	11,4 ± 8,3	43 ± 14,9	16,3 ± 9,9
Reducción de frutos	54,7 ± 9	25,5 ± 18,1	39,3 ± 10,1
Porcentaje de fructificación	19,6 ± 9,8	11,9 ± 10,1	27,1 ± 14,2

TABLA 2

VALORES DEL COEFICIENTE DE CORRELACIÓN DE SPEARMAN ENTRE  
LA DURACIÓN DE CADA PERÍODO FENOLÓGICO Y LAS REDUCCIONES EN CADA UNO DE ELLOS  
(1, yemas; 2, flores; 3, frutos)

	<i>Crataegus monogyna</i> rd	<i>Prunus mahaleb</i> rd	<i>Prunus spinosa</i> rd
Pérdidas 1/reducción 1	0,34 *	0,45 *	0,61 *
Pérdidas 2/reducción 2	0,45 *	0,12 *	-0,09 *
Pérdidas 3/reducción 3	0,13 *	0,22 *	0,45 *

#### Variaciones entre especies y entre individuos. Análisis del factor clave

Las tres especies estudiadas muestran diferencias significativas en la duración de los tres periodos considerados ( $H = 28,7$ ,  $p < 0,05$  para el período de yemas;  $H = 23,5$ ,  $p < 0,05$  para el período de flores;  $H = 31$ ,  $p < 0,05$  para el período de desarrollo de los frutos), en el nivel de fructificación ( $H = 8,4$ ,  $p < 0,05$ ), y en las reducciones en los periodos de floración y desarrollo de los frutos ( $H = 21,2$ ,  $p < 0,05$  y  $H = 22,6$ ,  $p < 0,05$ , respectivamente), pero son similares en la reducción en la fase de yemas ( $H = 0,04$ , no significativo).

Dentro de cada especie, existe variación entre individuos en el nivel de fructificación expresado sobre el número inicial de yemas florales:  $x^2 = 135$ ,  $gl = 14$ ,  $p < 0,05$  para *C. monogyna*;  $x^2 = 163,5$ ,  $gl = 14$ ,  $p < 0,05$  para *P. mahaleb*;  $x^2 = 103,7$ ,  $gl = 11$ ,  $p < 0,05$  para *P. spinosa*.

La contribución relativa de cada una de las fases respecto al total de pérdidas en el período de predisposición se resume en la tabla 3. Como indica el valor de la pendiente correspondiente a cada período, la mayor contribución al total de las pérdidas se presenta en la fase de desarrollo de los frutos en *C. monogyna* y *P. spinosa*, y en la fase de floración en *P. mahaleb*. Esta ordenación de las pérdidas es consistente entre individuos dentro de cada especie (coeficiente de concordancia de Kendall  $W = 0,76$ ,  $p < 0,05$  para *C. monogyna*,  $W = 0,38$ ,  $p < 0,05$  para *P. mahaleb*,  $W = 0,42$ ,  $p < 0,05$  para *P. spinosa*).

#### Relaciones entre factores extrínsecos y factores intrínsecos

La proporción de reducciones en el conjunto del período de predisposición es independiente del número inicial de yemas ( $rs = 0,28$ , n.s., para *C. monogyna*;

TABLA 3

CONTRIBUCIÓN RELATIVA DE LAS REDUCCIONES EN CADA UNA DE LAS FASES AL TOTAL DE LAS REDUCCIONES EN EL CONJUNTO DEL PERÍODO DE DISPERSIÓN  
(*rd* = coeficiente de correlación de Spearman; \*\* =  $p < 0,05$ )

	$\bar{x} \pm d.t.$	Pendiente	<i>rd</i>
<i>Crataegus monogyna</i>			
Reducción de yemas	0,16 ± 0,07	0,60	0,85**
Reducción de flores	0,10 ± 0,05	0,49	0,62**
Reducción de frutos	0,55 ± 0,11	0,94	0,97**
<i>Prunus mahaleb</i>			
Reducción de yemas	0,20 ± 0,18	0,47	0,82**
Reducción de flores	0,43 ± 0,15	0,88	0,81**
Reducción de frutos	0,25 ± 0,19	0,69	0,81**
<i>Prunus spinosa</i>			
Reducción de yemas	0,17 ± 0,14	0,75	0,86**
Reducción de flores	0,18 ± 0,12	0,61	0,79**
Reducción de frutos	0,39 ± 0,10	1,01	0,95**

TABLA 4

PORCENTAJE DE REDUCCIONES DEBIDO A LA ACCIÓN DE LOS HERBÍVOROS Y A CAUSAS INTRÍNSECAS EN LAS TRES ESPECIES ESTUDIADAS

	Herbivoría	Intrínsecos
<i>Crataegus monogyna</i>	19,7 ± 8,3	61,3 ± 14,8
<i>Prunus mahaleb</i>	6,5 ± 11,1	80 ± 15
<i>Prunus spinosa</i>	12,7 ± 11,8	59,1 ± 19

$r_s = 0,46$ , n.s., para *P. mahaleb*;  $r_s = -0,28$ , n.s., para *P. spinosa*.

En la tabla 4 se muestran los porcentajes sobre el número inicial de yemas de reducciones debidas a herbivoría y a causas intrínsecas en el conjunto del período de predisposición. En ella se observa que la incidencia de la herbivoría fue mayor en *C. monogyna*, la especie que inicia su ciclo reproductivo más tarde. Las mayores reducciones por causas intrínsecas se produjeron en *P. mahaleb*.

#### DISCUSIÓN

Nuestros resultados deben valorarse críticamente, en la medida en que reflejan únicamente lo ocurrido durante un período reproductivo, y por tanto no evalúan las

posibles variaciones interanuales en la incidencia de los diferentes factores que afectan al potencial reproductivo de las plantas. Durante el año que se realizó el estudio, las tres especies estudiadas presentan bajos niveles de fructificación, lo que supuso un elevado porcentaje de reducciones a lo largo del período de predisposición. Estos niveles de reducción son comunes en plantas hermafroditas y han sido observados en otras especies de rosáceas (SUTHERLAND, 1986b).

Las reducciones se deben tanto a factores intrínsecos como extrínsecos, fundamentalmente herbivoría, y se producen en yemas, flores y frutos, pero el porcentaje de reducción es independiente de la duración de cada uno de estos períodos. Si consideramos conjuntamente el período de predis-

persión de las tres especies, las pérdidas debidas a herbivoría se incrementan al aumentar la duración de este período según la secuencia *C. monogyna* > *P. spinosa* > *P. mahaleb*.

En *C. monogyna* y *P. spinosa*, el mayor nivel de reducción se produjo al comienzo del período de fructificación, antes de la fase de crecimiento de los frutos. Esta pauta es común, ya que en la mayoría de las especies tiene lugar un alto porcentaje de abortos de frutos en el primer tercio del período de fructificación. De esta forma, si la reducción es consecuencia de una limitación de recursos disponibles, el que se produzca al inicio de este período reduce el coste de la misma (STEPHENSON, 1980, 1981). En *P. mahaleb*, el mayor nivel de reducción se produjo en la fase de floración, de tal forma que la proporción de frutos iniciados que alcanzaron la maduración fue mayor que en las otras dos especies. Un alto porcentaje de esta reducción en las flores se produjo sin ninguna señal externa de daño. Una situación similar se ha documentado en *Rubus chamaemorus*, argumentándose que si flores y óvulos son abortados selectivamente en respuesta a la constitución genética del polen o el cigoto, esto implicaría que la calidad genética es evaluada antes o inmediatamente después de la fertilización (AGREN, 1988).

Nuestros resultados muestran que para producir un fruto fueron necesarias 5,1 yemas en el caso de *C. monogyna*, 8,4 yemas en *P. mahaleb* y 3,7 en *P. spinosa*. Este hecho no se debe a insuficiencias en la polinización, ya que la adición de polen suplementario no mejora los niveles de fructificación (GUITIÁN & *al.*, 1992), ni a la acción de los herbívoros, dado que en las tres especies menos del 20% de las estructuras reproductivas se pierden por esta causa; por lo que las reducciones se deben a factores intrínsecos. Si el número de flores polinizadas excede las posibilidades de fructificación debido a insuficiencia de recursos, éstas deben ser abortadas por la planta (STEPHENSON, 1992). Con nuestros datos resulta imposible evaluar si los abortos en la fase de desarrollo de los frutos se deben a insuficientes recursos o a algún tipo de regu-

lación en función de la calidad de la proge- nie (cf. STEPHENSON & WINDSOR, 1986).

Recientemente, EHRLÉN (1991) ha relacionado los bajos niveles de fructificación y el alto coste en la producción de los frutos, expresado como la relación peso seco de la flor/peso seco del fruto. El valor de esta relación, <0,1 en las tres especies estudiadas (J. GUITIÁN, inéd.), estaría de acuerdo con esta predicción y con la tendencia observada en otras especies de rosáceas productoras de frutos carnosos (EHRLÉN, 1991).

Las distintas hipótesis propuestas para explicar los bajos niveles de fructificación en plantas hermafroditas, y por tanto la existencia de las denominadas "flores en exceso", deben ser evaluadas experimentalmente. Nuestros resultados muestran que en *Crataegus monogyna*, *Prunus mahaleb* y *Prunus spinosa* los niveles de fructificación son bajos y que éstos no son debidos a fuertes reducciones por acción de los herbívoros. Una conclusión fundamental se desprende de nuestro trabajo: los mecanismos que regulan los niveles de fructificación en las tres especies actúan, aunque con diferente intensidad, en las distintas fases de su ciclo reproductivo.

#### AGRADECIMIENTOS

Jose Guitián y Luis Navarro discutieron con nosotros muchos aspectos del trabajo, y Manuel Rodríguez nos ayudó en la toma de datos de campo. Pedro Jordano mejoró con sus comentarios la primera versión del manuscrito. La Universidad de Santiago facilitó el trabajo de J. Guitián en el campo mediante una licencia de investigación.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGREN, J. (1988). Between-year variation in flowering and fruit set in frost-prone and frost-sheltered populations of dioecious *Rubus chamaemorus*. *Oecol.*, Berlin 76: 175-183.
- BAWA, K. S. (1983). Patterns of flowering in tropical plants. In: C. E. Jones & R. J. Little (eds.), *Handbook of experimental pollination biology*: 394-410. New York
- EHRLÉN, J. (1991). Why do plants produce surplus flowers? A reserve-ovary model. *Amer. Naturalist* 138: 918-933
- FUENTES, M. (1991). La producción de frutos carnosos

- en dos espinales del noroeste de España. *Anales Jard. Bot. Madrid* 49(1): 83-94.
- GIBBONS, J. D. (1976). *Nonparametric methods for quantitative analysis*. New York.
- GUITIÁN, J. & M. FUENTES (1992). Reproductive biology of *Crataegus monogyna* in northwestern Spain. *Acta Oecol.* 13: 1-9.
- GUITIÁN, J. & P. GUITIÁN (1990). Fenología de la floración y fructificación en plantas de un espinal de El Bierzo (León, noroeste de España). *Anales Jard. Bot. Madrid* 48(1): 53-61.
- GUITIÁN, J., P. GUITIÁN & J. M. SANCHEZ (1992). Reproductive biology of two *Prunus* species in the northwest Iberian Peninsula. *Plant Syst. Evol.*, en prensa.
- GYAN, Y. K. & S. R. J. WOODILL (1987). Flowering phenology, flower colour and mode of reproduction of *Prunus spinosa* L. (Blackthorn); *Crataegus monogyna* Jacq. (Hawthorn); *Rosa canina* L. (Dog Rose); and *Rubus fruticosus* (Bramble) in Oxfordshire, England. *Funct. Ecol.* 1: 261-268.
- HERRERA, C. M. (1982). Defense of ripe fruit from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. *Amer. Naturalist* 120: 218-241.
- HERRERA, C. M. & P. JORDANO (1981). *Prunus mahaleb* and birds: The high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruit tree. *Ecol. monogr.* 51: 203-218.
- JANZEN, D. H. (1971). Seed predation by animals. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- LEE, D. T. (1987). Patterns of fruit and seed predation. In: J. Lovett Doust & L. Lovett Doust (eds.), *Plant reproductive Ecology. Patterns and strategies*: 179-202. Oxford.
- PODOLER, H. & D. ROGERS (1975). A new method for the identification of key factors from life-table date. *J. Anim. Ecol.* 44: 85-114.
- RATHKE, B. & E. P. LACFY (1985). Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- STEPHENSON, A. G. (1980). Fruit-set, herbivory, fruit reduction and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Ecology* 61: 57-64.
- STEPHENSON, A. G. & J. A. WINSOR (1986). *Lotus corniculatus* regulates offspring quality through selective fruit abortion. *Evolution* 40: 453-458.
- STEPHENSON, A. G. (1981). Flower and fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- STEPHENSON, A. G. (1992). The regulation of maternal investment in plants. In: C. Marshall & J. Grace (eds.), *Fruit and seed production*. Cambridge: 151-171.
- SUTHERLAND, S. (1986a). Patterns of fruit-set: What controls fruit-flower ratios in plants? *Evolution* 40: 117-128.
- SUTHERLAND, S. (1986b). Floral sex ratios, fruit set, and resource allocation in plants. *Ecology* 67: 991-1001.
- SUTHERLAND, S. (1987). Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental tests with *Agave mckelveyana*. *Evolution* 41: 740-759.
- SUTHERLAND, S. & L. F. DELPH (1984). On the importance of male fitness in plants: Patterns of fruit-set. *Ecology* 65: 1093-1104.
- 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. *Oecol.*, Berlin 71: 501-509.

*Aceptado para publicación: 3-IX-1992*