

**PRODUCCION Y COSTO DE FRUTOS Y SEMILLAS RELACIONADOS
A LOS TIPOS MORFOLOGICOS DE FRUTOS, UNIDAD DE DISPERSION
Y SINDROMES DE DISPERSION**

**PRODUCTION AND COST OF FRUITS AND SEED RELATED
TO THE MORPHOLOGICAL FRUIT TYPE, DISPERSAL UNITS AND
DISPERSAL SYNDROMES**

Nelson Ramirez* y Paul Berry**

**Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Dpto. de Botánica,
Apartado 20513. Caracas, Venezuela.*

***Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, MO 63166-0299. U.S.A.*

RESUMEN

El objetivo del presente trabajo fue determinar si los niveles de semillas abortadas, óvulos abortados, flores-frutos abortados y semillas producidas diferían entre tipos morfológicos de fruto, tipos de unidades de dispersión, síndromes de dispersión y a la combinación de estas variables. También se determinó si el número de flores, semillas y frutos y la asignación de biomasa a cada una de éstos, están asociadas con los niveles de aborto y producción de semillas. Todas estas variables, fueron evaluadas en 232 especies de plantas. Los porcentajes de óvulos abortados, flores-frutos abortados y porcentaje de semillas formadas variaron significativamente de acuerdo a los tipos morfológicos de frutos. Los frutos secos monospermos mostraron los menores niveles de aborto y la mayor proporción de semillas producidas. Se demostró que los frutos secos monospermos tenían valores significativamente más altos en la relación pericarpo/semilla. Las legumbres presentaron los mayores niveles de óvulos abortados, flores-frutos abortados y los menores niveles de semillas producidas. El porcentaje de óvulos abortados fue el único nivel de aborto que difiere entre unidades de dispersión. Los mericarpos presentaron el menor porcentaje de óvulos abortados, asociado a menores promedios de óvulos por flor y semillas por fruto. Especies donde la semilla es la unidad de dispersión mostraron el mayor promedio de óvulos abortados asociado con los menores promedios en el número de óvulos por flor y semillas por fruto; la relación pericarpo/semilla fue significativamente menor en semillas como unidad dispersante que en frutos y mericarpos. El porcentaje de flores-frutos abortados y el porcentaje de semillas producidas variaron significativamente de acuerdo al síndrome de dispersión. Especies epizoocoras y mirmecocoras tenían los menores niveles de flores-frutos abortados y los mayores niveles de semillas producidas asociada a bajos valores de biomasa asignada en frutos y semillas; en especies mamalocoras ocurrieron los mayores niveles de flores-frutos abortados y menores niveles de semillas producidas asociados con los mayores promedios de biomasa asignada en frutos y semillas. La combinación de los caracteres tipo morfológico de fruto, unidad de dispersión y síndrome de dispersión permitió establecer diferencias significativas para los niveles de óvulos abortados, flores-frutos abortados y semillas producidas. Sin embargo, los porcentajes de varianza explicados entre los grupos establecidos no eran significativamente diferente de los niveles de varianza explicada por las variables individuales.

Palabras Claves: Tipos morfológicos de frutos, unidades de dispersión, aborto de óvulos, aborto de flores, aborto de semillas, número de semillas.

ABSTRACT

This paper examines if the levels of seed set and of aborted seeds, ovules, and flowers and fruits differs between morphological fruit types, dispersal units, dispersal syndromes, and the combination of these variables. It also determines if the number of flowers, seeds, and fruits, and the allocation of biomass to each one, are correlated with the levels of abortion and seed production. In a sample of 232 species, the percentages of aborted ovules, aborted flowers and fruits and the level of seed set varied significantly according to fruit type. Dry, single-seeded fruits showed the lowest levels of abortion and the highest seed set; they also have the highest values of pericarp: seed weight. Legumes showed the highest level of aborted ovules, aborted flowers and fruits, and the lowest seed set. The percentage of aborted ovules is the only abortion level that differs between dispersal units. Mericarps had the lowest percentage of aborted ovules, associated with lower averages of ovules per flower and seeds per fruit. Seeds as the dispersal unit had the highest level of aborted ovules, associated with the lowest averages of ovules per flower and seeds per fruit; the pericarp: fruit ratio was significantly lower in seeds as the dispersal unit than in fruits and mericarps. The percentage of aborted flowers and fruits and the percentage of seeds produced vary significantly with dispersal syndrome. Epizoochorous species and myrmecochorus species had the lowest seed set, associated with low levels of biomass allocated to fruits and seeds; mamalochorous species had the highest levels of aborted flowers and fruits and the lowest level of seed set, associated with the highest averages of biomass allocated to fruits and seeds. The combination of fruit type, dispersal unit and dispersal syndrome produced significant differences in ovule abortion, flower and fruit abortion and seed set. However, the percentages of variance explained between the established groups does not differ significantly from the levels explained by the individual variables.

Key words: morphological fruit types, dispersal units, dispersal syndromes, ovule abortion, flower abortion, fruit abortion, seed set.

INTRODUCCION

A pesar de que los modos de dispersión (ej. van der Pijl 1972) y la demografía de semillas y plántulas (ej. Harper 1977), han sido estudiados extensivamente la relación entre la producción de frutos y semillas, y los síndromes de dispersión, tipos morfológicos de frutos y unidad dispersantes permanece casi totalmente inexploradas. Debido a que el proceso de diseminación se presenta temporalmente separado de la fertilización, el análisis de la producción de frutos y semillas ha sido más frecuentemente relacionado con las formas de entrecruzamiento y polinización (e.g. Sutherland y Delph 1984, Sutherland 1986). Sin embargo, la pauta actual de diseminación de una planta es el resultado de un compromiso entre aquellos atributos morfológicos y ecológicos que maximizan la producción de frutos y semillas y el modo de dispersión que garantiza la sobrevivencia de las semillas, colonización de nuevas áreas y establecimiento de las plántulas.

En un análisis sobre una muestra de más de 400 especies de plantas, Sutherland (1986) encontró que

las especies con frutos económicos produjeron significativamente más frutos/flor que las especies con frutos costosos, lo que indica que un aumento en el costo del fruto generalmente resulta en una reducción en el número de frutos producidos: La designación de frutos costosos y económicos de Sutherland (1986) se basó en una evaluación cualitativa del tipo morfológico de fruto. Su análisis puede extenderse para sugerir que esta tendencia puede estar también relacionada con el modo de dispersión, ya que las semillas pequeñas son transportadas por el viento o por una gran variedad de agentes dispersores (Harper et al. 1970, McKey 1975, Jackson 1981), mientras que la baja producción de frutos en especies con semillas grandes, dispersadas por vertebrados, puede reflejar el elevado costo incluido en el proceso de maduración (Herrera 1987). Una baja producción de frutos/flor debe resultar cuando el costo del modo de dispersión es elevado.

Por otra parte, el número y semillas producidas también puede afectar la dispersabilidad. Por ejemplo: en distintas plantas dispersadas por aves frugívoras se ha demostrado que una elevada producción

de frutos incrementa el éxito de diseminación (Howe y Vande Kerckhove 1979, Denslow 1987, Murray 1987). Además, la disminución en el número de semillas por frutos puede incrementar la dispersión por animales debido al incremento en la relación recompensa-semilla (McKey 1975, Herrera 1981). En plantas con frutos anemocoros, la disminución en el número de semillas y mayores niveles de óvulos o semillas abortadas también incrementan la dispersabilidad (Ridley 1930, Casper y Wiens 1981, Augspurger y Hogan 1983, Augspurger 1986, pero ver Casper y Grant 1988).

En este trabajo se compara la eficiencia reproductiva entre síndromes de dispersión, tipos morfológicos de fruto y unidades de dispersión. Cuatro preguntas generales fueron planteadas: 1) Es diferente

la producción de frutos y semillas entre síndromes de dispersión, tipos morfológicos de frutos, y unidades de dispersión?; 2) Se incrementa la eficiencia en la producción de semillas con la reducción en el número de semillas por fruto y óvulos por ovario entre tipos morfológicos de frutos y unidades de dispersión?; 3) Está correlacionada la asignación de biomasa en frutos y semillas con los niveles de producción de frutos y semillas entre síndromes de dispersión, tipos morfológicos de fruto y tipos de unidad de dispersión? 4) Existe una combinación definida entre síndrome de dispersión, tipo morfológico de fruto, y unidad de dispersión que permita incrementar la eficiencia en la producción de frutos y semillas?

Tabla 1. Características de las áreas de estudio

Localidad	Coordenada	Elevación (m)	Temperatura (°C)	Precipitación (mm)
Litoral Central	10° 36'N, 67° 02'W	5-100	26,3	558
Rancho Grande	10° 21'N, 67° 41'W	1.000-1.400	20	1.834
Caracas	10° 30'N, 66° 53'W	1.100	18,0-24,0	1.000-2.200
Calabozo	8° 56'N, 67° 25'W	75	27,0-28,0	1.200-1.300
Gran Sabana	5° 35'N, 66° 53'W	1.350	19,9-21,4	2.428

AREAS DE ESTUDIO

Las especies consideradas en este trabajo proceden de cinco localidades con diferentes características climáticas, edáficas y biológicas. De acuerdo a Huber y Alarcon (1988) estas áreas geográficas pertenecen a los siguientes tipos de vegetación: (i) Bosque Ombrófilo Montano Siempreverde (Parque Nacional Henri Pittier), (ii) Arbustal Ombrófilo y Esclerófilo Siempreverde (Parque Nacional Canaima), (iii) Bosque Ombrófilo Submontano Semideciduo Estacional (Arboretum Escuela de Biología), (iv) Sabana Arbustiva con Matas, Bosque de Galería

(Estación Biológica de los Llanos) y (v) Arbustal Xerófilo Litoral (CANES, Litoral Central Venezolano). Mayores detalles de las cinco localidades aparecen en la Tabla 1.

METODOS

La producción de frutos y semillas, niveles de aborto, así como el número y biomasa de las estructuras reproductivas fueron evaluadas en 232 especies de plantas de 79 familias y 154 géneros. En este estudio, los morfos de las especies distílicas fueron considerados como especies individuales. La lista

de especies y sus respectivas medidas aparecen en Ramírez (1992b).

Estructuras reproductivas y niveles de aborto

El número de flores y frutos por inflorescencias fue determinado por conteos directos en 50-100 inflorescencias de un mínimo de 10 individuos por especie, ambos en o previo a la antesis y más tarde en el estado de frutos maduros. La proporción de flores bisexuales, estaminadas y pistiladas también fue determinada. El nivel de flores y frutos abortados fue determinado calculando la proporción de flores femeninas y bisexuales por inflorescencias que no producen frutos maduros.

Para un total de 10-20 individuos por especie se realizaron las mediciones. El número de óvulos por flor fue calculado disectando entre 50-100 flores en antesis o en yemas bien desarrolladas, procedentes de la base, medio y ápice de la inflorescencia. El número de semillas por fruto fue determinado por conteo directo de 50-100 frutos. La proporción de óvulos abortados fue estimada dividiendo el número promedio de semillas por fruto (incluidas las semillas abortadas) por el número promedio de óvulos por flor. El número promedio de semillas abortadas por fruto dividido por el número promedio de semillas por fruto representa la proporción de semillas abortadas, las semillas sin embrión, malformadas, reducidas en tamaño, o aplastadas fueron consideradas abortadas.

La producción de semillas es definida aquí como la proporción de semillas bien desarrolladas del total de óvulos en la inflorescencia. Esto fue determinado multiplicando el número promedio de semillas sanas por fruto por el número promedio de frutos por infrutescencia y dividiendo esto por el número total de óvulos por inflorescencia. Esta medida da un estimado más adecuado de la eficiencia reproductiva comparada con la proporción de frutos/flores.

El peso seco de flores, semillas y frutos fue medido en 20-40 réplicas. Estas fueron secadas a 40° C por 2-4 semanas o hasta peso constante. Las flores fueron colectadas en antesis y su pedicelo fue removido. Posteriormente, se estimaron relaciones

de la asignación de biomasa de frutos a flores a nivel individual y a nivel de inflorescencia. Ambas medidas expresan el cambio de biomasa que ocurre desde la condición floral a la fase final de frutos producidos. La relación pericarpo/semilla se estimó dividiendo el peso pericarpo (peso promedio fruto - peso promedio semillas por fruto) entre el peso promedio de semillas por fruto. Esta medida da información de la inversión de biomasa en pericarpo (materna) relativa a la inversión de biomasa en progenie. Resultados de una submuestra demostraron que el peso del fruto, peso flor y peso flores están significativamente correlacionados con sus respectivos valores calorimétricos. Por lo tanto el peso seco de éstas estructuras reproductivas pueden ser consideradas en términos energéticos (Ramírez 1992a).

Tipos morfológicos de frutos

Los frutos fueron caracterizados utilizando la clasificación general propuesta por Lindorf *et al.* (1985), la cual se fundamenta en el tipo de gineceo, naturaleza del pericarpo y tipo de dehiscencia. Se consideraron seis grupos: 1) los frutos secos dehiscentes procedentes de un ovario monocarpelar (legumbres y folículos), 2) frutos secos dehiscentes procedentes de un ovario plurilocular (silicuas y cápsulas en todas sus variantes), 3) frutos secos indehiscentes (aquenios, cipselas, cariopsis, sámaras y nueces), 4) frutos esquizocárpicos, procedentes de ovarios pluricarpelar que cuando maduros se separan en tantas unidades (mericarpas) como carpelos. Además, esta categoría incluye los frutos que proceden de un ovario apocárpico y que fundamentalmente forma un grupo de frutos separados. 5) Bayas, fruto carnoso indehiscentes. Esta categoría incluye los frutos carnosos agregados. 6) Drupas, fruto carnoso con la parte interna del pericarpo dura o cartilaginosa llamada hueso. Cada fruto puede tener uno o más huesos.

Unidad de dispersión

La unidad de dispersión es la estructura que se dispersa una vez alcanzada la madurez de los frutos. En este caso, se consideran tres tipos: 1) semilla, 2)

mericarpo, cuando la unidad de dispersión es una fracción de un fruto esquizocárpico o cuando la unidad de dispersión es una fracción separada de un grupo de frutos originados de un ovario apocárpico y 3) fruto, este grupo también incluye casos donde el fruto y las semillas pueden ser dispersadas, por ejemplo, frutos carnosos cuyas semillas son dispersadas por aves pequeñas, y los frutos dispersados por aves de mayor tamaño, capaces de ingerir el fruto completo.

Síndromes de dispersión

Los síndromes de dispersión de 232 especies de plantas fueron establecidos de acuerdo a los criterios de Dansereau y Lems (1957) y van der Pijl (1972). En aquellas especies o géneros para los cuales la literatura asigna síndromes o mecanismos de dispersión, fueron utilizados. Posteriormente, se designaron seis categorías: 1) **anemocoria-hidrocoria**, plantas cuyas diásporas son dispersadas por agentes abióticos (agua y viento). Además, esta categoría incluye especies dispersadas por frutos explosivos, en los cuales las semillas discoidales se dispersan balísticamente, 2) **epizoocoria**, plantas cuyas diásporas presentan estructura para la adhesión, 3) **granivocoria**, plantas cuyas diásporas no muestran ninguna adaptación evidente, las cuales pueden ser dispersadas por aves (Ej. Ridley 1930) y mamíferos (Janzen 1984). Además, este grupo de especies incluye especies cuyas semillas pueden ser liberadas explosivamente antes del posible consumo por parte de animales granívoros, 4) **mirmecocoria**, especies cuyas diásporas son dispersadas por hormigas. La principal característica de estas diásporas es que presentan un arilo rico en grasa (elaiosoma). Al igual que el caso anterior, algunas especies combinan la mirmecocoria con la balística, 5) **ornitocoria**, especies cuyas diásporas son dispersadas por aves frugívoras (ver van der Pijl 1972, para las características de este síndrome), 6) **mamalocoria**, plantas cuyas diásporas son dispersadas por mamíferos, la cual incluye murciélagos y mamíferos no voladores (ver van der Pijl 1972 para las características del síndrome).

Estadística

Las características reproductivas de las especies de plantas fueron analizadas entre tipos morfológicos de frutos, unidad de dispersión y síndromes de dispersión por análisis de varianza (ANOVA) de una sola vía (Sokal y Rohlf 1981). Debido a que los datos no tenían una distribución normal, los valores fueron transformados por la ecuación $\sqrt{X+1}$, donde X es el valor de la variable. Los valores de las proporciones de semillas, óvulos y flores-frutos abortados, y la proporción de semillas formadas por óvulos por inflorescencia, fueron normalizados por la fórmula $\arcseno \sqrt{p}$ (Sokal y Rohlf 1981), donde p representa la proporción de unidades reproductivas abortadas o semillas producidas. La prueba a posterior de Newman-Keuls (Sokal y Rohlf 1969) fue realizada para comparar pares de medias en aquellos análisis donde la Anova resulto significativa. Las proporciones de varianza explicadas (r^2) entre tipos morfológicos de fruto, unidades de dispersión y síndromes de dispersión para los niveles de óvulos abortados, flores-frutos abortados y semillas producidas fueron comparados por la prueba de t de Student (Sokal y Rohlf 1981).

Análisis de agrupamiento

Las especies fueron clasificadas en nuevos grupos de acuerdo a la combinación definida de los siguientes caracteres cualitativos: tipo morfológico de fruto, unidad de dispersión y síndrome de dispersión. El método de agrupamiento utilizado fue el de promedio de unión sobre las distancias cuadradas Euclidianas (SAS 1982), este fue aplicado a la matriz de datos codificados numéricamente. Un nivel mayor del 50% de similaridad entre las especies fue considerado para delimitar los grupos. Posterior a este análisis, se procedió a reanalizar los niveles de aborto y semillas producidas utilizando el método de análisis de varianza. Este análisis permitió conocer si alguna combinación de los caracteres cualitativos resulta en menores niveles de aborto y mayor producción de semillas.

RESULTADOS

Tipo Morfológico de Fruto

El porcentaje de óvulos abortados, flores-frutos abortados y el porcentaje de semillas producidas varían significativamente de acuerdo al tipo morfológico de fruto (Tabla 2). Los mayores porcentajes promedios de óvulos abortados ocurren en cápsulas, legumbres, bayas y drupas mientras que el menor promedio lo tienen los frutos secos monospermos y esquizocarpos. Ambos grupos difieren significativamente (Tabla 3). En contraste, los menores promedios de flores-frutos abortados ocurren en frutos secos monospermos y los mayores en legumbres, siendo esta comparación estadísticamente significativa (Tabla 3). De aquí que bayas, capsulas, esquizocarpos y drupas no difieren significativamente en los niveles de flores-frutos abortados (Tabla 3). Los mayores porcentajes promedios de semillas producidas ocurren en frutos secos monospermos y los menores promedios en legumbres (Tabla 2). Esta diferencia fue estadísticamente significativa (Tabla 3).

La relación pericarpo/semilla, número de semillas por fruto y número de óvulos por flor varían significativamente de acuerdo al tipo morfológico de fruto (Tabla 2). La relación pericarpo/semilla es mayor para frutos secos monospermos y drupas, y significativamente menor que las bayas (Tabla 3). Los mayores valores promedios del número de semillas por fruto y el número de óvulos por flor están asociados a bayas y cápsulas, y los menores promedios están asociados a frutos secos monospermos, drupas y esquizocarpos. Sin embargo, la prueba de Newman-keuls, mostró que el número de semillas por fruto solo difiere entre frutos secos monospermos y capsulas, mientras que el número de óvulos por flor es similar entre frutos secos monospermos, drupas y esquizocarpos, los cuales son significativamente menores que los promedios en legumbres, bayas y capsulas.

Unidad de dispersión

El porcentaje de óvulos abortados es el único nivel de aborto que varía significativamente de

acuerdo al tipo de unidad de dispersión (Tabla 4). Los menores promedios de óvulos abortados ocurren en mericarpos y los menores en diásporas tipo semillas (Tabla 5).

La relación pericarpo/semilla, el número de semillas por fruto y el número de óvulos por flor varían significativamente de acuerdo al tipo de unidad dispersante (Tabla 4). Los mericarpos tienen en promedio menor número de semillas por fruto y de óvulos por flor, pero no significativamente diferente del promedio para frutos: las semillas como unidades dispersantes mostraron los mayores promedios en estas variables (Tabla 5). La relación pericarpo/semilla es menor en semillas como unidad de dispersión y mayor en frutos como unidad dispersante, pero ambos no difieren del valor para mericarpos (Tabla 5).

Síndrome de dispersión

El porcentaje de flores-frutos abortados y semillas producidas varían significativamente de acuerdo al síndrome de dispersión (Tabla 6). Los mayores promedios de flores-frutos abortados ocurren en especies mamalocoras, valores intermedios en especies ornitocoras, dispersadas por animales granívoros y anemocoras-hidrocoras, y los más bajos promedios de flores-frutos abortados ocurren en especies epizoocoras y mirmecocoras, siendo estos tres grupos estadísticamente diferentes (Tabla 7). Los mayores promedios de semillas producidas corresponden a especies epizoocoras y mirmecocoras, y la menor producción de semillas ocurre en especies mamalocoras. Especies ornitocoras, anemocoras-hidrocoras y dispersadas por animales granívoros, muestran valores intermedios y similares (Tabla 7).

La asignación de biomasa a frutos y semillas, así como el número de algunas de las estructuras reproductivas varían significativamente de acuerdo al síndrome de dispersión (Tabla 6). Los mayores promedios de biomasa asignada a frutos y semillas corresponden a especies mamalocoras, los cuales son significativamente mayores que para los otros síndromes de dispersión (Tabla 7). Las relaciones de biomasa, peso y número de frutos por inflorescencia son mayores en especies mamalocoras (Tabla 7).

PRODUCCION Y COSTO DE FRUTOS Y SEMILLAS

Tabla 2. Valores promedio de las características cuantitativas de las estructuras reproductivas, porcentaje de semillas, óvulos y flores-frutos abortados, y porcentaje de semillas formadas en relación a los tipos morfológicos de frutos. La última columna muestra los resultados del análisis de varianza entre grupos.

Frutos secos Variables	TIPO MORFOLOGICO DE FRUTO						F _{3,210} (P<)
	Bayas	Cápsulas	Drupas	Esquizocarpos	Monospermos	Legumbres	
	X (DS) (N=37)	X (DS) (N=90)	X (DS) (N=36)	X (DS) (N=14)	X (DS) (N=19)	X (DS) (N=31)	
Peso Fruto (gr)	1,10 (3,08)	1,42 (3,74)	1,23 (5,47)	0,05 (0,07)	0,03 (0,08)	3,94 (11,38)	1,788(N.S.)
Peso Semilla (gr)	0,031 (0,047)	0,009 (2,693)	0,988 (4,818)	0,004 (0,005)	0,008 (0,026)	0,100 (0,207)	1,520(N.S.)
Peso Semilla/ Fruto (gr)	0,48 (1,18)	0,32 (0,93)	0,99 (4,82)	0,03 (0,06)	0,01 (0,03)	0,53 (1,00)	0,839(N.S.)
Relación Peric./Semilla	1,28 (1,64)	2,39 (4,28)	8,47 (10,77)	5,64 (10,89)	10,17 (17,03)	1,92 (3,31)	7,268(0,0001)
No. Semillas/ Fruto	82,45 (172,35)	114,58 (269,96)	1,98 (1,34)	3,69 (1,77)	1,03 (0,12)	7,93 (10,59)	3,523(0,0044)
No. Semillas Abortivas/Fruto	11,82 (45,29)	7,21 (23,97)	0,29 (0,54)	0,61 (0,77)	0,16 (0,17)	0,61 (0,86)	1,510(N.S.)
	(N=37)	(N=90)	(N=36)	(N=14)	(N=20)	(N=31)	F _{3,211} (P<)
No. Ovulos/ Flor	133,16 (264,85)	183,32 (479,92)	3,21 (1,94)	4,19 (1,66)	1,29 (1,07)	14,74 (28,24)	2,985(0,0125)
Peso Flor (gr)	0,084 (0,219)	0,041 (0,121)	0,006 (0,014)	0,012 (0,018)	0,002 (0,005)	0,109 (0,453)	1,407(N.S.)
Relación Peso Fruto/ Peso Flor	48,17 (86,83)	91,53 (314,44)	229,60 (748,85)	13,26 (23,82)	14,29 (45,41)	344,31 (1221,71)	1,582(N.S.)
Relación Peso Semillas/Fruto	29,54 (58,87)	22,41 (56,99)	134,99 (640,37)	5,12 (8,12)	1,22 (1,73)	85,42 (202,92)	1,267(N.S.)
	(N=37)	(N=90)	(N=36)	(N=14)	(N=24)	(N=31)	F _{3,215} (P<)
No. flores/ infloresc.	68,27 (180,83)	31,86 (107,13)	115,74 (284,50)	68,66 (108,08)	84,14 (96,17)	51,14 (51,97)	1,168(N.S.)
No. frutos/ infrutesc.	44,16 (161,85)	13,67 (83,68)	50,51 (151,01)	10,24 (11,88)	52,54 (89,48)	5,38 (6,72)	1,432(N.S.)

Tabla 2. (Continuación)

Peso fruto/ infrutesc.	1,38 (1,64)	1,04 (2,18)	201,61 (1181,73)	0,51 (0,71)	0,20 (0,34)	4,32 (0,74)	1,127(N.S.)
Peso flores/ infloresc.	0,31 (0,49)	0,35 (0,81)	3,88 (21,68)	0,29 (0,47)	0,12 (0,22)	1,14 (0,24)	1,026(N.S.)
% Semillas Abortadas	4,24 (6,48)	4,83 (5,93)	5,24 (8,56)	9,44 (9,11)	8,21 (7,82)	7,94 (3,35)	0,807(N.S.)
%Ovulos Abortados	24,47 (14,33)	26,98 (11,07)	21,32 (16,47)	8,71 (6,48)	0,69 (6,50)	27,97 (8,29)	8,190(0,0001)
% Fl.- Fr. Abortados	58,55 (7,62)	59,67 (12,32)	64,43 (6,40)	62,77 (6,83)	33,03 (17,80)	83,25 (5,45)	7,708(0,0001)
% Semillas producidas	25,63 (7,32)	23,87 (8,50)	21,10 (6,37)	28,29 (7,32)	53,61 (15,72)	10,86 (4,74)	7,928(0,0001)

Tabla 3. Resultados estadísticos de la prueba de Newman-Keuls entre los valores promedios de las variables que difieren significativamente entre tipos morfológicos de frutos

VARIABLES	TIPOS MORFOLOGICOS DE FRUTOS ¹
Relación Pericarpio/semilla	B* = L = C = E = D* = M*
No. Semillas/fruto	M* = D = E = L = B = C*
No. Ovulos/flor	M = D = E < L < B < C
% Ovulos abortados	M < E < D = B = C = L
% Flores-frutos abortados	M < B = C = E = D < L
% Semillas producidas	L < D = C = B = E < M

¹ B = Baya, C = Capsula, D = Drupa, E = Esquizocarpo, M = Frutos secos monospermos y L = Legumbres.

* y < indican que los promedios son estadísticamente diferentes a P < 0,05, excepto los que están subrayados

PRODUCCION Y COSTO DE FRUTOS Y SEMILLAS

Tabla 4. Valores promedios de las características cuantitativas de las estructuras reproductivas, niveles de aborto y semillas formadas por ovulos por inflorescencias relativas a los tipos de unidades de dispersion. La ultima columna muestra los resultados de los analisis de varianza.

VARIABLES	UNIDAD DE DISPERSION			F _{2,223} (P<)
	FRUTOS	MERICARPO	SEMILLAS	
	X (DS)	X (DS)	X (DS)	
	(N=101)	(N=23)	(N=103)	
Peso fruto (gr)	1,74 (7,10)	0,04 (0,06)	1,55 (4,06)	0,908 (N.S.)
Peso semilla (gr)	0,381 (2,888)	0,005 (0,006)	0,026 (0,083)	0,965 (N.S.)
Peso semilla/fruto (gr)	0,61 (2,99)	0,02 (0,05)	0,36 (0,92)	0,872 (N.S.)
Relacion pericarpo/semilla	5,82 (10,47)	3,61 (8,76)	2,21 (4,04)	5,225 (0,0061)
No. semillas/fruto	31,43 (110,52)	3,91 (2,18)	101,83 (254,47)	4,793 (0,0092)
No. semillas abortadas/fruto	4,48	0,48	6,43	0,615 (N.S.)
	(N=102)	(N=23)	(N=103)	F _{2,125} (P<)
No. ovulos/flor	50,49 (170,18)	4,49 (2,17)	163,40 (451,58)	4,133 (0,0173)
Peso flor (gr)	0,038 (0,140)	0,008 (0,014)	0,062 (0,270)	0,798 (N.S.)
Relación peso fruto/peso flor	185,12 (810,71)	55,28 (105,39)	90,06 (295,60)	0,897 (N.S.)
Relación peso semilla /fruto-peso flor	71,82 (396,95)	32,64 (61,82)	25,60 (58,24)	0,790 (N.S.)
	(N=106)	(N=23)	(N=103)	F _{2,228} (P>)

Tabla 4. (Continuación).

	(N=106)	(N=23)	(N=103)	F _{2,228} (P>)
No. Flores/ infloresc.	98,54 (205,23)	55,37 (88,83)	35,98 (102,52)	2,194(N.S.)
No.frutos/ infrutesc.	44,77 (136,04)	9,86 (10,87)	12,44 (78,25)	2,765(N.S.)
Peso fruto/ infrutesc.	69,88 (688,86)	0,37 (0,58)	1,28 (2,59)	0,626(N.S.)
Peso flores/ infloresc.	1,63 (12,68)	0,19 (0,38)	0,46 (1,22)	0,582(N.S.)
% Semillas Abortadas	5,85 (7,46)	6,34 (6,78)	5,50 (5,65)	0,052(N.S)
%Ovulos Abortados	17,00 (16,32)	10,18 (5,32)	27,22 (10,29)	5,079(0,0069)
% Fl.- Fr. Abortados	57,19 (11,67)	62,41 (7,42)	64,92 (11,97)	1,406(N.S)
% Semillas/ producidas	28,10 (11,07)	29,51 (7,40)	20,44 (7,73)	2,581(0,0779)

Tabla 5. Resultados estadísticos de la prueba de Newman-Keuls entre los valores promedios de las variables que difieren significativamente entre tipos de unidades de dispersión.

VARIABLES	UNIDAD DE DISPERSION ¹
Relación Pericarpio/semilla	S* = M = F*
No. Semillas/fruto	M = F < S
No. Ovulos/flor	M = F < S
No. Flores/inflorescencia	S* = M = F*
% Ovulos abortados	M < F < S

¹ F = Fruto, M = Mericarpo y S = Semilla.

* y < indican que los promedios son estadísticamente diferentes a P < 0,05.

PRODUCCION Y COSTO DE FRUTOS Y SEMILLAS

Tabla 6. Valores promedio de las características cuantitativas de la estructuras reproductivas, porcentajes de semillas, óvulos y flores-frutos abortados, y porcentajes de semillas formadas por óvulos por inflorescencia de acuerdo a los síndromes de dispersión. La última columna muestra los resultados del análisis de varianza.

VARIABLES	SINDROMES DE DISPERSION						
	Epizoocoro	Hidrocoro Granivoria	Anemocoro	Mamalocoro	Mirmecocoro	Orintocoro	
	X (DS)	X (DS)	X (DS)	X (DS)	X (DS)	X (DS)	
	(N=14)	(N=19)	(N=70)	(N=17)	(N=32)	(N=75)	F _{5,221} (P<)
Peso Fruto (gr)	0,02 (0,02)	0,24 (0,57)	2,04 (4,79)	9,61 (15,36)	0,21 (1,03)	0,25 (1,03)	11,185 (0,0001)
Peso Semilla (gr)	0,003 (0,003)	0,009 (0,013)	0,019 (0,044)	2,175 (6,930)	0,004 (0,006)	0,034 (0,006)	4,200 (0,0011)
Peso Semilla/ Fruto (gr)	0,01 (0,01)	0,09 (0,19)	0,37 (0,92)	3,41 (6,78)	0,17 (0,89)	0,12 (0,89)	8,883 (0,0001)
Relación Peric./Semilla	4,99 (10,08)	1,63 (3,18)	4,98 (10,02)	5,38 (9,21)	1,04 (0,84)	4,34 (3,84)	1,553 (N.S.)
No. Semillas/ Fruto	3,23 (2,73)	11,16 (17,48)	133,08 (300,48)	99,99 (204,02)	26,22 (43,60)	21,88 (72,60)	3,741 (0,0029)
No. Semillas Abortivas/ Fruto	0,31 (0,53)	1,10 (2,49)	8,31 (26,93)	1,98 (4,15)	1,89 (2,55)	5,67 (4,52)	0,646 (N.S.)
	(N=14)	(N=20)	(N=70)	(N=17)	(N=32)	(N=75)	F _{5,222} (P<)
No. Ovulos/ Flor	3,84 (2,97)	13,70 (21,64)	214,80 (538,04)	133,36 (232,73)	34,44 (88,61)	44,67 (161,02)	3,058 (0,0109)
Peso Flor (gr)	0,004 (0,008)	0,021 (0,059)	0,081 (0,323)	0,158 (0,313)	0,015 (0,059)	0,017 (0,041)	2,094 (N.S.)
Relación Peso Fruto/ Peso flor	65,98 (128,32)	32,75 (52,25)	108,01 (353,73)	855,59 (1860,71)	19,27 (41,08)	68,34 (159,72)	6,641 (0,0001)
Relación Peso Semillas/ Fruto Peso Flor	39,92 (74,28)	13,24 (21,98)	21,24 (59,84)	352,95 (942,06)	10,22 (23,86)	27,69 (49,49)	5,224 (0,0001)
	(N=14)	(N=21)	(N=72)	(N=17)	(N=32)	(N=76)	F _{5,223} (P<)
No. Flores/ Inflor.	97,28 (113,41)	26,19 (35,09)	55,22 (129,90)	218,37 (419,31)	17,98 (28,71)	69,07 (122,35)	4,430 (0,0007)

Tabla 6. (Continuación)

No. Frutos/ Infruct.	70,87 (115,23)	5,63 (5,92)	18,13 (93,187)	113,18 (307,21)	9,63 (18,55)	21,14 (43,42)	3,332 (0,0064)
Peso Fruto/ Infruct. (gr)	0,21 (0,30)	0,58 (1,61)	1,53 (2,89)	428,48 (1717,92)	0,22 (0,72)	1,73 (5,27)	2,753 (0,0195)
Peso Flores/ Inflor. (gr)	0,08 (0,10)	0,52 (1,96)	0,59 (1,05)	9,16 (31,35)	0,06 (0,14)	0,15 (0,22)	3,539 (0,0042)
% Semillas Abortadas	5,24 (4,93)	4,65 (4,57)	7,44 (7,81)	3,47 (4,62)	7,42 (6,90)	4,60 (6,50)	0,705 (N.S.)
% Ovulos Abortados	9,41 (7,12)	15,35 (8,12)	18,67 (11,36)	32,90 (9,60)	14,54 (9,91)	26,57 (17,98)	2,112 (N.S.)
% Fl.- Fr. Abortados	44,75 (13,80)	65,19 (7,35)	63,46 (16,07)	77,43 (14,17)	42,88 (9,25)	64,50 (5,90)	3,872 (0,0022)
% Semillas producidas	43,17 (12,96)	27,75 (8,74)	22,70 (11,31)	13,87 (11,32)	37,44 (7,07)	20,54 (5,97)	3,800 (0,0025)

Tabla 7. Resultados estadísticos de la prueba de Newman-Keuls entre los valores promedios de las variables que difieren significativamente entre síndromes de dispersión.

VARIABLES	SINDROMES DE DISPERSION ¹
Peso fruto	EP = MI = GR = OR = HA < MA
Peso semilla	EP = MI = GR = HA = OR < MA
Peso semilla/fruto	EP = GR = OR = MI = HA < MA
No. Semillas/fruto	EP* = GR = OR = MI = MA = HA*
No. Ovulos/flor	EP* = GR = MI = OR = MA = HA*
Relación Peso fruto/peso flor	MI = GR = EP = OR = HA < MA
Relación Peso semilla por fruto/peso flor	MI = GR = HA = OR = EP < MA
No. frutos/infrutescencia	GR = MI = HA = OR = EP < MA
Peso fruto/infrutescencia	EP = MI = GR = HA = OR < MA
Peso flores/inflorescencia	MI = EP = OR = GR = HA < MA
% Flores-frutos abortados	MI = EP < HA = OR = GR < MA
% Semillas producidas	MA < OR = HA = GR < MI = EP

¹ EP=Epizoocoria, GR=Granivoría, HA=Hidrocoria y Anemocoria, MA=Mamalocoria, MI=mirmecocoria y OR=Ornitocoria
* y < indican que los promedios son estadísticamente diferentes a P<0,05.

La combinación de las variables

Los resultados del análisis de agrupamiento permite el establecimiento de seis grupos de especies con niveles de similaridad entre especies mayor al 50%, los cuales se especifican en la Tabla 8.

Análisis de varianza entre grupos

El porcentaje de óvulos y flores-frutos abortados y la producción de semillas varían significativamente de acuerdo a los grupos establecidos (Tabla 9). Los promedios de óvulos y de flores-frutos aborta-

dos son significativamente menores en los grupos D y F (Tabla 10), especies con frutos secos monospermos, esquizocarpos, con frutos y mericarpos como unidades dispersantes, y síndromes hidrocóricos-anemocóricos, epizoocóricos y dispersados por animales granívoros. Estas especies tienen los mayores porcentajes de semillas producidas (Tabla 10). Por otra parte, los porcentajes de varianza explicados entre los grupos establecidos para los niveles de óvulos abortados, flores-frutos abortados y semillas producidas no difieren significativamente de los niveles explicados por las variables individuales respectivamente.

Tabla 8. Número de especies y características cualitativas de los grupos de especies establecidas por el análisis de agrupamiento.

GRUPOS	CARACTERISTICAS			
	ESPECIES No.	TIPO MORFOLOGICO DE FRUTO	UNIDAD DE DISPERSION	SINDROMES DE DISPERSION
A	46	CAPSULA	SEMILLA	ANEMOCORO HIDROCORO
B	15	LEGUMBRE Y CAPSULA	FRUTO Y MERICARPO	EPIZOOCORO Y HIDROCORO ANEMOCORO
C	58	LEGUMBRE Y CAPSULA	SEMILLA	MIRMECOCORO ORNITOCORO Y GRANIVORIA
D	28	FRUTO SECO MONOSPERMO Y ESQUIZOCARPO	FRUTO Y MERICARPO	HIDROCORO ANEMOCORO Y EPIZOOCORO
E	74	DRUPA Y BAYA	FRUTO	ORNITOCORO Y MAMALOCORO
F	10	ESQUIZOCARPO Y FRUTO SECO MONOSPERMO	Y	MERICARPO GRANIVORIA FRUTO

Tabla 9. Valores promedio de las características cuantitativas de las estructuras reproductivas, porcentajes de semillas, óvulos y flores-frutos abortados, y porcentajes de semillas formadas de acuerdo a los grupos establecidos. La última columna muestra los resultados del análisis de varianza.

Variables	GRUPOS						F _{5,222} (P<)
	A	B	C	D	E	F	
	\bar{X} (DS) (N=46)	\bar{X} (DS) (N=15)	\bar{X} (DS) (N=58)	\bar{X} (DS) (N=28)	\bar{X} (DS) (N=74)	\bar{X} (DS) (N=10)	
% semillas/ abortadas	5,81 (6,95)	5,29 (6,25)	5,26 (4,60)	10,92 (8,60)	4,91 (7,46)	3,62 (5,74)	0,924 (N.S.)
% ovulos abortados	24,48 (7,84)	26,29 (9,79)	30,24 (12,42)	3,01 (9,14)	21,84 (14,64)	1,69 (2,67)	7,681 (0,0001)
% Fl.-Fr. abortados	68,27 (13,08)	65,60 (10,15)	62,43 (10,95)	42,67 (19,75)	63,64 (7,71)	47,13 (3,79)	2,625 (0,0249)
% semillas producidas	18,32 (7,23)	24,55 (10,13)	21,86 (8,14)	42,86 (17,25)	22,54 (7,09)	47,28 (4,73)	4,463 (0,0007)

Tabla 10. Resultados estadísticos de la prueba de Newman-Keuls entre los valores promedios de las variables que difieren significativamente entre los grupos establecidos por el análisis de agrupamiento.

VARIABLES	GRUPOS ¹
% Ovulos abortados	F = D < E = A = B = C
% Flores-frutos abortados	D = F < C = E = B = A
% Semillas producidas	A = C = E = B < D = F

¹ Para el significado de las letras ver tabla 8.

< indican que los promedios son estadísticamente diferentes a P < 0,05.

DISCUSION

Tipo morfológico de fruto

Los resultados de nuestro trabajo están de acuerdo con lo reportado por Mitchell (1977) en el sentido

de que a menor número de semillas por fruto (frutos secos monospermos, drupas y esquizocarpos) hay mayor relación pericarpo/semilla que en frutos con mayor número de semillas por frutos (cápsulas, bayas y legumbres). Entre las estrategias que maximizan la proporción de semillas producidas, están el

bajo número de semillas por fruto y la presencia de frutos de bajo costo energético. Este tipo de estrategia ocurre en frutos secos monospermos.

En el contexto de la teoría del conflicto progenie-parental, Uma Shaanker et al. (1988) propusieron un modelo con tres patrones en los niveles de aborto de óvulos en relación al número de semillas por fruto. A un extremo, hay especies con muchas semillas, pocos óvulos abortados y una baja relación pericarpo/semilla. En el otro extremo, hay especies con una o pocas semillas por fruto, un alto nivel de óvulos abortados y una alta relación pericarpo/semilla. La diferencia principal de nuestros resultados con el modelo de Uma Shaanker et al. (1988) es que en frutos indehiscentes con pocas semillas (alto costo de empaquetamiento) la proporción de óvulos abortados es baja. En especies con pocas semillas por fruto, la probabilidad de sobrevivencia de la semilla, se incrementa a través de la protección, que resulte aumentando la inversión en pericarpo. Cuando hay un mayor costo de empaquetamiento, la economía de éstas especies está dada por los menores niveles de óvulos abortados (frutos secos monospermos). En contraste, los mayores niveles de aborto en especies con numerosas semillas están asociados con una mejor utilización de los recursos. Si consideramos que el uso más económico de los recursos maternos ocurre empaquetando tantas semillas como sea posible, reduciendo el costo de la pared del fruto por semilla (Corner 1957, Mitchell 1977, Willson y Schemske 1980, Janzen 1982, Bookman 1984, Lee 1984), entonces las especies con numerosos óvulos son más eficientes en la utilización de los recursos maternos pero a elevados niveles de óvulos abortados (legumbres y cápsulas).

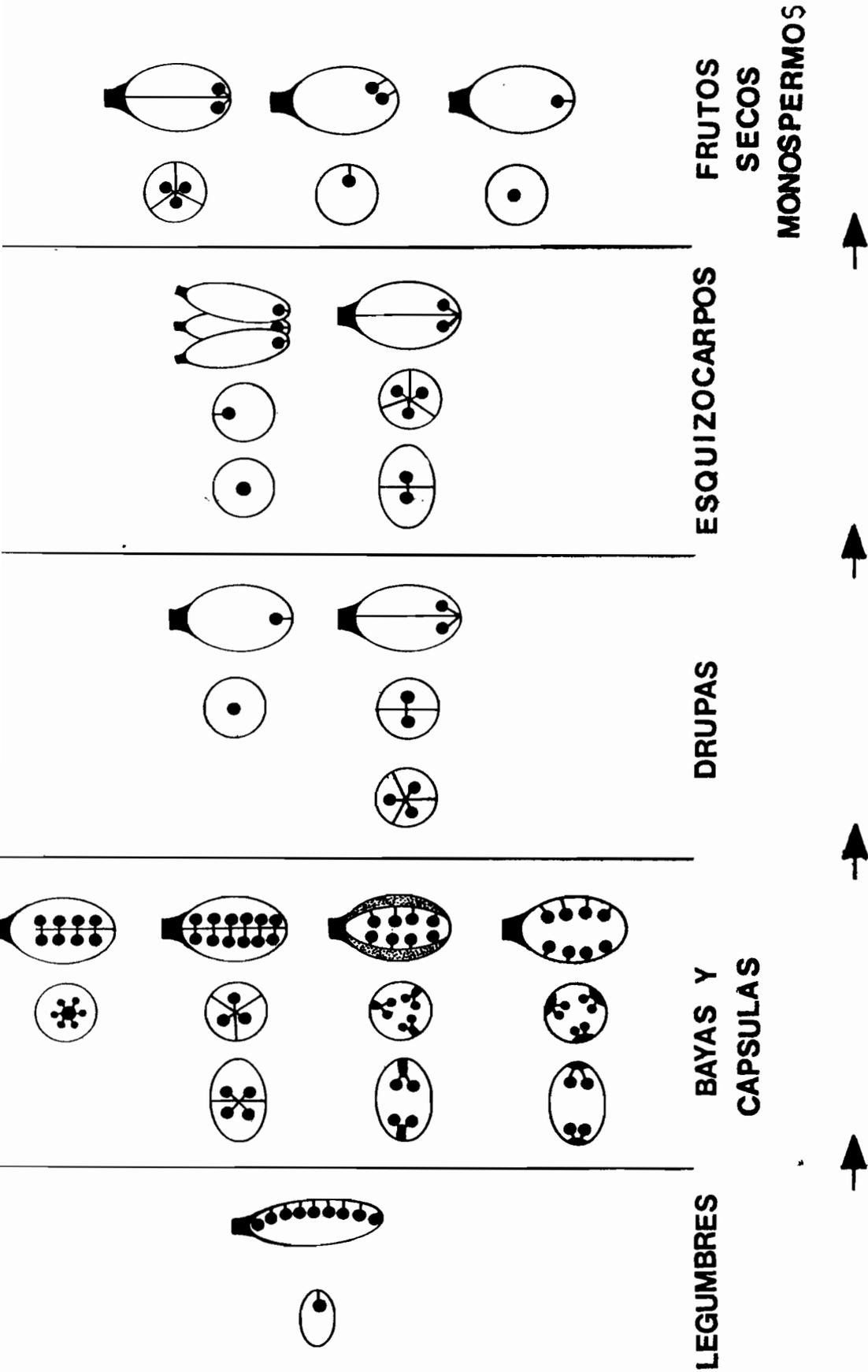
De acuerdo a la organización de los óvulos en el ovario, el porcentaje de óvulos abortados decrece desde frutos provenientes de una placentación parietal (legumbres) a frutos provenientes de ovarios con pocos óvulos y diversos tipos de placentación (frutos secos monospermos), (Fig. 1). La simplificación en la placentación del ovario promueve menores niveles de óvulos abortados y está asociada a menores niveles de flores-frutos abortados y mayores niveles de semillas producidas. La disminución de los niveles de óvulos abortados concuerda con los cambios morfológicos asociados con la evolución de

la placentación del ovario (Cronquist 1968, Weberling 1989, Takhtajan 1991, Fig. 1), de los cuales proceden los tipos morfológicos de frutos (Roth 1977). En el presente estudio, la reducción en el número de óvulos por ovario asociado a la secuencia evolutiva de la placentación permite considerar que la disminución sustancial en la proporción de óvulos abortados ha podido estar involucrado en la evolución de frutos y gineceos. El aumento en la eficiencia reproductiva puede ser considerado como una de las presiones selectivas involucradas en los cambios evolutivos de la placentación floral. Sin embargo, si consideramos la relación pericarpo/semilla, las especies con frutos polispermos usan más económicamente los recursos maternos que las especies con pocas semillas. Esta condición contribuye al éxito reproductivo de especies con muchas semillas, y está particularmente asociada a plantas donde el transporte de polen ocurre en masas, en la cual la rivalidad entre semillas parece ser menor por la baja diversidad genética de la progenie (Uma Shaanker et al. 1988).

Unidad de Dispersión

La correlación positiva de los niveles de óvulos abortados con el número de semillas por fruto y número de óvulos por flor en la secuencia mericarpo, fruto, semilla, muestran que cuando la semilla es la unidad de dispersión, hay mayor número de óvulos por flor, semillas por fruto y óvulos abortados. Esto puede estar inicialmente afectado por la intensidad y calidad de polinización. Los requerimientos de polen compatible en especies con bajo número de óvulos, y consecuentemente bajo número de semillas por fruto son menores que en especies multiovuladas (Bertin 1982, McDade 1983, Snow 1982, 1986).

Uma Shaanker et al. (1988) señalaron que en especies con semillas y frutos como unidades de dispersión, la selección favorecería una relativa reducción en el número de semillas por fruto e incrementaría el beneficio para la dispersión, mostrando una menor relación biomasa semilla/biomasa pared del fruto comparada a mericarpos. Es decir, deben tener una alta relación pericarpo/semilla. En estos casos incrementa el conflicto materno-proge-



REDUCCION DEL PORCENTAJE DE OVULOS ABORTADOS

Figura 1. Algunos tipos de placentación (sección transversal y longitudinal) de los cuales proceden los tipos morfológicos de frutos. La dirección de las flechas indican la disminución en los niveles de óvulos abortados entre tipos morfológicos de frutos.

nie por los recursos utilizados. De acuerdo a estos postulados, las diásporas tipo fruto muestran una alta relación pericarpo/semilla y una moderada reducción de la progenie (17% de óvulos abortados). En contraste, cuando la semilla es la unidad de dispersión, hay una baja relación pericarpo/semilla y mayores niveles de óvulos abortados (27,22%). Cuando la semilla es la unidad de dispersión, se maximiza la cantidad de progenie a mayores niveles de aborto, probablemente como resultado de la competencia entre los miembros de la progenie, a bajos valores de la relación pericarpo/semilla, la progenie requiere o demanda más recursos que el óptimo materno (Uma Shaanker et al. 1988).

En las unidades de dispersión indehiscentes (frutos y mericarpos) la relación pericarpo/semilla es elevada, es decir, se maximiza el costo del pericarpo debido a que éste interviene directamente en el proceso de dispersión. En contraste, cuando la semilla es la unidad de dispersión se maximiza el costo de la semilla, mayor peso semilla por fruto. Además, la condición de mericarpos que son varias unidades de frutos relativamente independientes antes o durante el desarrollo del fruto, pero dependientes de una sola flor, permite suponer que la competencia por recursos entre subunidades (mericarpos) puede ser menor que si el fruto representa la diáspora o si sus semillas se disgregan en la madurez (semilla como diáspora). Uno de los mecanismos que determina el número de semillas por fruto en especies pluriloculares es la interacción entre óvulos y entre carpelos (Gorchov y Estabrook 1987). La independencia de los mericarpos antes o durante la maduración de los frutos podría estar reduciendo la interacción entre carpelos y contribuyendo a incrementar la relación semilla/óvulo. Esta característica es particularmente importante en mericarpos que se originan de ovarios monocarpelares (lomentos y craspedios) o sincárpicos. La rivalidad entre los miembros de la camada podría disminuir por la formación de septos o la separación de carpelos durante el desarrollo del fruto.

Síndrome de Dispersión

Frutos y semillas de especies mamalocoras tienen una mayor asignación de biomasa que las especies

con otros síndromes de dispersión. La mamalocoria presenta ciertos atributos morfológicos (ej. tamaño y forma) y bioquímico (ej. olor, composición nutricional de la recompensa) que promuevan la atracción, consumo y consecuentemente la dispersión de las semillas. De aquí que la baja asignación de biomasa en estructuras reproductivas está asociada a menores niveles de flores-frutos abortados y mayores niveles de semillas producidas.

Herrera (1987) encontró que a mayor nivel de frutos producidos era menor la relación peso fruto/peso flor. Tal relación sugiere la existencia de un compromiso entre la energía que la planta asigna a un fruto individual y el número que puede formar exitosamente. La mayor biomasa asignada a frutos y semillas por fruto relativa a la biomasa asignada a flores representa una disyuntiva energética entre la asignación de biomasa a los eventos reproductivos pre-dispersión de diásporas (floración) y los eventos reproductivos asociados a la dispersión, la cual, como se encontró en este trabajo, esta asociada con los mayores niveles de aborto y menores niveles de semillas producidas. Cuando la relación biomasa fruto a biomasa flores es baja, entonces la producción de frutos y semillas es mayor.

En algunas especies los bajos niveles de producción de frutos se deben aparentemente a un mecanismo regulador intrínseco (Casper y Wiens, 1981, Stephenson 1981, Bawa y Webb 1984). La baja producción de frutos en especies dispersadas por vertebrados con grandes semillas refleja la imposibilidad física de desarrollar cada fruto con óvulos fertilizados. Esto puede ser debido también al elevado costo incluido en el proceso de maduración (Herrera 1981). Los elevados valores en biomasa asignada a frutos y frutos por infrutescencias en especies mamalocoras sugiere que la producción de frutos y semillas costosas podría haberse establecido a través de la evolución de los síndromes de dispersión, como una condición que requiere el "sacrificio" de flores y frutos como parte del balance requerido para producir frutos y semillas de alto costo energético, asociados a los beneficios colaterales a la producción de frutos y semillas, tales como atracción a polinizadores y selectividad de la progenie.

Relación entre las variables

La combinación de los caracteres cualitativos no representa una condición que maximiza la producción de frutos y semillas. Esto se evidencia por los niveles de varianza explicados por los grupos y por las variables individuales, y por la comparación de los niveles de aborto entre los grupos y las variables individuales. Los resultados de este trabajo sugieren que el tipo morfológico de fruto, tipo de diáspora y modo de dispersión, no necesariamente son caracteres convergentes. Las especies pueden presentar múltiples combinaciones y puede haber ciertos caracteres relictuales dependientes más del origen que de la función actual (limitaciones filogenéticas), las cuales pueden estar asociadas a eventos reproductivos diferentes a la producción de frutos y semillas.

CONCLUSIONES

Este trabajo demuestra que el tipo morfológico de fruto, tipo de unidad de dispersión y el síndrome de dispersión son variables cualitativas asociadas a la producción de frutos y semillas, número de estructuras reproductivas y la biomasa asignada a frutos y semillas. Los tipos morfológicos de frutos y tipo de unidad de dispersión difieren en los niveles de aborto y de semillas formadas, asociados con el número de óvulos por flory y semillas por fruto. En contraste, la biomasa asignada a frutos y semillas, así como las relaciones con la biomasa floral, difieren entre síndromes de dispersión asociado con los niveles de flores-frutos abortados y semillas producidas.

La diferencia entre los niveles de óvulos abortados relativo al tipo morfológico de fruto, unidad dispersante y los grupos establecidos, y la ausencia de diferencia entre los síndromes de dispersión, muestran que las proporciones de óvulos abortados están asociados a la organización de los óvulos en el ovario, la consecuente disposición de las semillas en el fruto y la arquitectura del fruto, unido a la dehiscencia (semilla como unidad dispersante) o indehiscencia (fruto como unidad de dispersión) del fruto.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte de la tesis doctoral del primer autor y fue parcialmente financiado por el Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico (C.D.C.H., Proyecto de Investigación C-03.25.81 y el Proyecto de Tesis Doctoral T.P.C. 053/87 (muestras de Calabozo, Edo. Guárico) y por el CONICIT, Proyecto Institucional F-84 (muestras del arbustal xerófilo). A la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales (SVCN) y al Centro de Adiestramiento Naval de la Escuela de Sub-Oficiales (CANES) por permitirme realizar los diversos trabajos de campo en sus áreas de vegetación. Gracias a J.E. Ramírez (Tratamiento Estadístico, Ministerio de Energía y Minas), Maggy (trabajo mecanográfico), M. Reymundez (transcripción de tablas y anexos), H. Briceno por la elaboración de dibujos, C. Gil y E. Raimundez por la organización del manuscrito. A los asistentes de investigación por su colaboración en la recopilación de la información de campo y en el trabajo de laboratorio: M. López, A. Seres, N. Zamora, Y. Abad, M. Cuberos, O. Hokche, E. Raimundez, L. Suárez, Y. Brito, I. Bastidas y J.L. Pérez. A mis colegas, S. Gómez y A. Castillo por su apoyo. Gracias a la Fundación May por financiar la estadía del primer autor en el Missouri Botanical Garden durante la cual fue preparada esta publicación.

BIBLIOGRAFIA

- Augsburger, C.K. 1986. Double- and single-seeded indehiscent legumes of *Platypodium elegans*: consequences for wind dispersal and seedling growth and survival. *Biotropica* 18: 45-50.
- Augsburger, C.K. and K.P. Hogan. 1983. Wind dispersal of fruit with variable seed number in a tropical tree (*Lonchocarpus pentaphyllus*): Leguminosae. *American Journal Botanical*. 70: 1031-1037.
- Bawa, K.S., and C.J. Weeb. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal Botany* 71: 736-751.
- Bertin, R.I. 1982. Paternity and fruit production in trumpet creeper (*Campsis radicans*). *American Naturalist* 119: 694-709.

- Bookman, S.S. 1984. Evidence for selective fruit production in *Asclepias*. *Evolution* 38: 72-86.
- Casper, B.B., and D. Wiens. 1981. Fixed rates of random ovule abortion in *Cryptantha flava* (Boraginaceae) and its possible relation to seed dispersal. *Ecology* 62: 866-869.
- Casper, B.B. and B.W. Grant. 1988. Morphology and dispersal of one- and two-seeded diaspores of *Cryptantha flava*. *American Journal Botany* 75: 859-863.
- Corner, E.J.H. 1957. The leguminous seed. *Phytomorphology* 1: 117-150.
- Cronquist, A. 1968. The evolution and classification of flowering plants. Houghton Mifflin, Co., Boston.
- Donsereau, P. y K. Lems. 1957. The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance. *Contributions de l'Institut Botanique de l'Université de Montréal* 71: 5-52.
- Denslow, J.S. 1987. Fruit removal rates from aggregated and isolated bushes of the red elderberry *Sambucus pubens*. *Canadian Journal Botany* 65: 1229-1235.
- Gorchov, D.L. and G.F. Estabrook. 1987. A test of several hypotheses for the determination of seed number in *Amelanchier arborea*, using simulated probability distributions to evaluate data. *American Journal Botany* 74: 1893-1897.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.
- Harper, J.L., P.H. Lovell, and K.G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review Ecology Systematic* 1: 327-356.
- Herrera, C.M. 1981. Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. *Oikos* 36: 51-58
- Herrera, J. 1987. Flower and fruit biology in Southern Spanish Mediterranean shrublands. *Annual Missouri Botanical Garden*, 74: 69-78.
- Howe, H.F. and G.A. Vande Kerckhove. 1979. Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology* 60: 180-189.
- Huber, O. and C. Alarcon. 1988. Mapa de Vegetación de Venezuela. O. Todtmann (ed.). Editorial Arte, Caracas.
- Jackson, J.F. 1981. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a neotropical forest. *Biotropica* 13: 121-130.
- Janzen, D.H. 1982. Variation in average seed size and fruit seediness in a fruit crop of a Guanacaste tree (Leguminosae) *Enterolobium cyclocarpum*. *American Journal Botany* 69: 1169-1178.
- Janzen, D. H. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *American Naturalist* 123: 338-353.
- Lee, T.D. 1984. Effects of seed number per fruit on seed dispersal in *Cassia fasciculata* (Caesalpinaceae). *Bot. Gaz.* 145: 136-139.
- Lindorf, H., L. Parisca y P. Rodriguez. 1985. Botánica. Clasificación. Estructura y Reproducción. Ediciones de la Biblioteca Universidad Central de Venezuela (EBUC). Caracas.
- McDade, L.A. 1983. Pollination intensity and seed set in *Trichanthera gigantea* (Acanthaceae). *Biotropica* 15: 122-124.
- McKey, D. 1975. The ecology of co-evolved seed dispersal. In L.G. Gilbert and P.H. Raven (eds.), *Coevolution of animals and plants*, 159-191. University of Texas Press, Austin.
- Mitchell, R. 1977. Bruchid beetles and seed packaging by palo verde. *Ecology* 58: 644-651.
- Murray, K.G. 1987. Selection for optimal fruit-crop size in bird-dispersed plants. *American Naturalist* 129: 18-31.
- Ramirez, N. 1992a. Las características de las estructuras reproductivas, niveles de aborto y semillas producidas. *Acta Científica Venezolana*, 43: 167-177.
- Ramirez, N. 1992b. Producción y costo de frutos y semillas entre formas de vida. *Biotropica*. (Inpress).
- Ridley, H.N. 1930. The dispersal of plants throughout the world. Ashford, England.
- Roth, I. 1977. Fruit of angiosperms. Gebruder Borntraeger. Berlin.
- SAS. 1982. User's Guide: Statistics. SAS Institute, Inc., Cary, North Carolina.
- Snow, A. 1982. Pollination intensity and potential seed set in *Passiflora vitifolia*. *Oecologia* 55: 231-237.
- Snow, A.A. 1986. Pollination dynamics in *Epilobium canum* (Onagraceae): Consequences for gametophytic selection. *American Journal Botany* 73: 139-151.
- Sokal, R.R. and J. Rohlf. 1981. Biometry. W.H. Freeman & Company, San Francisco.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review Ecology Systematic* 12: 253-279.
- Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: What controls fruit-flower ratios in plants? *Evolution* 40: 117-128.
- Sutherland, S. and L. Delph. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit set. *Ecology* 65: 1093-1104.
- Takhtajan, A. 1991. Evolutionary trends in flowering plants. Columbia University Press. New York.
- Uma Shaanker, R., K.N. Ganeshaiah, and K.S. Bawa. 1988. parent-offspring conflict, sibling rivalry, and brood size patterns in plants. *Annual Review Ecology Systematic* 19: 177-205.
- Van Der Pijl, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag. Berlin.
- Weberling, F. 1989. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge University Press. New York.
- Willson, M.F., and D.W. Schemske. 1980. Pollination limitation, fruit production, and floral display in *Paw Paw*. *Bulletin Torrey Botany Club* 107: 401-408.