

Lagascalía 15 (1): 25-41 (1988).

REPRODUCCION SEXUAL Y MULTIPLICACION VEGETATIVA EN ARISARUM SIMORRHINUM DURIEU (ARACEAE)

J. HERRERA(*)

Estación Experimental de Zonas Áridas, 04001, Almería.

(Recibido el 20 de Noviembre de 1986)

Resumen. Se estudian características reproductivas y vegetativas de *Arisarum simorrhinum* Durieu en el sur de España, tales como su fenología de floración y foliación, características de la inflorescencia, etc. El balance entre reproducción sexual y multiplicación vegetativa en *A. simorrhinum* parece ser favorable a la segunda, ya que son pocas las plantas que florecen, hay escasa producción de semillas y las inflorescencias carecen de atributos esenciales para el buen funcionamiento de las «flores trampa», tales como el olor intenso y la protoginia. Comparamos esta estrategia reproductiva con la de otras Araceae de la región (*Biarum* spp.) con hábitats muy distintos a los de *Arisarum*.

Summary. Reproductive and vegetative characteristics of *Arisarum simorrhinum* Durieu (*Araceae*), a geophyte living in the understory of forests in the Mediterranean region, are studied in southwestern Spain. *A. simorrhinum* produces leaves and monoecious inflorescences of the trap type (lasting about one month) during the winter. Fruits complete their development in spring and, by the summer, the plants start a dormant phase which extends until the arrival of autumn rains. Inflorescences produce a faint odour which attracts a variety of small dipterans, mainly in the families *Mycetophilidae* (Fungus Gnats) and *Drosophilidae*. Bagged inflorescences produced no fruits.

Plants in the studied population don't exhibit functional protogyny and present extensive clonal growth. The number of tubers performing sexual reproduction is small relative to non-reproducing, vegetatively spreading ones. Abortion of developing fruits is very common. It is suggested that seed production is not a major factor in the survival of the populations of *A. simorrhinum*, which rely on extensive clonal growth for maintenance. This life strategy is compared to that of a related genus -*Biarum*- whose species live in open, drier habitats.

(*) Dirección actual: Departamento de Botánica. Facultad de Biología. Sevilla.

INTRODUCCION

Arisarum simorrhinum Durieu es un geófito perenne que crece frecuentemente en los sotobosques de la región mediterránea. Posee un órgano subterráneo de almacenamiento, que se ha descrito como un tubérculo, a partir del cual se originan durante la época húmeda del año una, más raramente dos-tres hojas enteras de forma acorazonada. Los tubérculos se encuentran a 10-20 cm. de profundidad y originan inflorescencias de unos 3 cm. de longitud. Las inflorescencias constan de una espata que envuelve a un espádice. En la parte inferior del espádice hay flores masculinas y femeninas muy reducidas. Las especies del género *Arisarum* se diferencian de las de otros géneros de *Araceae* por carecer de estaminodios en la inflorescencia y por su espata soldada formando un tubo. Durante la época seca del año *Arisarum* carece de hojas y pasa una fase dormante. Desde el punto de vista de la polinización el funcionamiento de la inflorescencia es el de una flor trampa (PROCTOR & YEO, 1973; VOGEL, 1973). Según TALAVERA (1986) la población estudiada pertenece a la variedad *clusii* (Schott) Talavera. La nomenclatura adoptada en este trabajo se ajusta a la propuesta por VALDÉS & al. (1987).

En el presente trabajo exponemos una serie de aspectos de la biología de *A. simorrhinum*. Inicialmente nuestro interés se dirigía hacia la biología floral, pero pronto resultó evidente que su estudio no podía hacerse desconectado del de otras particularidades de su biología. Nuestro objetivo ha sido ofrecer una visión lo más global posible de la biología de esta especie. En lo sucesivo nos referiremos a los fenómenos sexuales como reproducción y a los vegetativos como multiplicación, para separar claramente el distinto significado biológico y evolutivo de ambos procesos.

AREA DE ESTUDIO Y METODOS

El trabajo se realizó en una población de *Arisarum simorrhinum* situada en Hinojos (provincia de Huelva). También se realizaron observaciones ocasionales en poblaciones cercanas (Aznalcázar, Sevilla) o lejanas (Facinas, Cádiz) respecto a la población principal. La vegetación en la población de Hinojos consta de pinares de *Pinus pinea*, con algunos individuos aislados de *Quercus suber* y matorral acidófilo mediterráneo. El sustrato es arenoso con varios enclaves arcillosos. Otras especies con las que convive *Arisarum* en el lugar son: *Cistus salvifolius*, *Pistacia lentiscus*,

Cytisus grandiflorus, *Rosmarinus officinalis*, *Rhamnus oleoides*, *Cistus libanotis*, *Leucojum trichophyllum*, *Arum italicum* y *Rubus ulmifolius*, entre otras.

A. simorrhinum crece en gran abundancia en la zona. Con frecuencia las hojas cubren centenares de metros cuadrados en el suelo del pinar, pero lo más común es que se formen rodales bien delimitados al pie de los árboles más viejos. En Diciembre de 1985 comenzamos nuestras visitas a la zona, que continuaron con periodicidad semanal durante Enero y Febrero de 1986. A partir de Marzo visitamos la zona una o dos veces al mes hasta finales de 1986. Durante ese tiempo se siguió el proceso fenológico de *Arisarum* en lo que respecta a hojas, flores, frutos, semillas y raíces. Para ello se eligieron diez rodales en los que se realizó la mayor parte de la investigación. Los dos rodales más alejados entre sí se encontraban aproximadamente a 300 metros.

En las repetidas visitas anotamos la presencia o ausencia de hojas, inflorescencias, etc. El cambio en las partes subterráneas se examinó desenterrando un número variable de plantas y comprobando la existencia de yemas activas, raíces, y crecimiento vegetativo de los tubérculos. A lo largo del verano y el otoño una serie de tubérculos fueron desenterrados para observar la aparición de las primeras hojas y raíces. Los tubérculos de *Arisarum* son extremadamente difíciles de encontrar cuando no poseen hojas, y para facilitar su localización estos fueron introducidos en bolsas de malla de plástico y posteriormente enterrados.

Para detectar los posibles cambios que pudieran tener lugar en las inflorescencias a lo largo de su desarrollo se marcaron una serie de ellas con ayuda de pequeñas etiquetas numeradas que se unían al pedúnculo con ayuda de un fino alambre de cobre. Varias inflorescencias todavía cerradas fueron embolsadas con tela de nylon blanca que impediría el acceso de los insectos polinizadores. Para averiguar el porcentaje de fructificación en condiciones de polinización natural se marcaron otras inflorescencias con alambre plastificado. A lo largo de sucesivas visitas revisamos el número de frutos que iniciaban su desarrollo y el de frutos que completaban el desarrollo. Algunas de estas infrutescencias fueron cubiertas con bolsas de tela de nylon para evitar la dispersión de sus semillas y asegurarnos la obtención de una muestra de ellas.

Se recolectó un número elevado de inflorescencias para su observación detenida en el laboratorio, y determinar características tales como el número de flores masculinas y femeninas, número de primordios seminales, de granos de polen, etc. Varios cientos de inflorescencias fueron abiertas en el campo y en el laboratorio para comprobar si contenían insectos potencial-

mente polinizadores. Estos fueron identificados con ayuda de obras generales hasta el nivel de familia (CHINERY, 1977). Se hicieron observaciones microscópicas de la espata y el espádice. El número de granos de polen por flor masculina se estimó contando el número de granos en 10 réplicas de 5 microlitros extraídas de una solución de safranina y detergente en la cual se había macerado una antera.

La proporción inflorescencias/hojas se examinó de dos maneras diferentes. En la primera contábamos el número de hojas e inflorescencias dentro de un cuadrado de 30 x 30 cm. Estos cuadrados, en un número total de 38, fueron situados en rodales que contuvieran al menos una inflorescencia. En la segunda estimación de abundancia de las inflorescencias contamos el número de hojas e inflorescencias dentro de 30 unidades rectangulares de 0,5 metros cuadrados situadas a lo largo de cinco transectos lineales de 30 metros de longitud. El objetivo de este segundo procedimiento era sacar una idea de la abundancia real de inflorescencias, ya que en este caso no se buscaron las zonas en que las plantas florecidas eran más abundantes.

Características tales como la superficie foliar, profundidad a que se encontraba el tubérculo y tamaño del mismo, fueron determinadas en 50 plantas florecidas y 50 no florecidas. El perfil de 32 hojas fue dibujado en papel milimetrado y anotados su longitud (L) y su área (A). Encontramos una relación lineal entre ambas magnitudes ($\lg A = 0.024 L + 1.885$) que nos permite estimar el área foliar a partir de la longitud. El contenido en agua de la parte subterránea y de la parte aérea fue determinado en un total de 19 plantas. Para ello se pesaron las partes correspondientes antes y después de permanecer en la estufa a 60° C durante el tiempo necesario para alcanzar un peso constante.

RESULTADOS

Fenología y desarrollo

En la Fig. 1 puede apreciarse la secuencia fenológica de *A. simorrhinum*. A comienzos del otoño las yemas de los tubérculos se activan y comienzan a emitir raíces, apareciendo poco después el inicio de una hoja. Este fenómeno de activación de las yemas se produjo también en los tubérculos que habían sido guardados en oscuridad en el laboratorio. Las hojas alcanzaron el tamaño definitivo a comienzos del mes de Enero, coincidiendo con la aparición de las primeras inflorescencias. La floración se extendió hasta

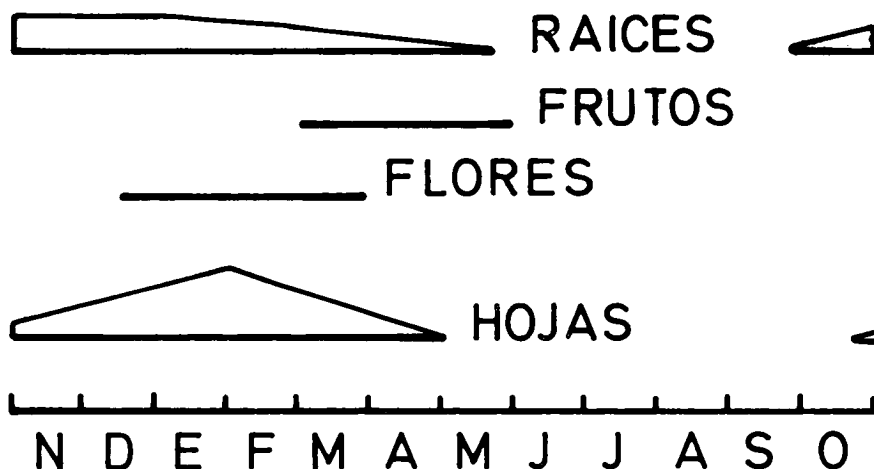


Fig. 1. Fenología de *Arisarum simorrhinum*.

finales del mes de Marzo y el desarrollo de los frutos comenzó a hacerse perceptible a comienzos de ese mismo mes. A finales de Mayo ya no era posible encontrar frutos, habiéndose dispersado las semillas.

El número de hojas verdes comenzó a disminuir a final de Enero, cuando todavía la población estaba en flor, y a finales de Mayo no quedaban hojas. Durante la mayor parte del otoño, el invierno, y parte de la primavera existen raíces absorbentes que desaparecen del todo cuando la fructificación ha finalizado, quedando los tubérculos enterrados en el suelo sin hojas ni raíces. Durante la fase más activa de la planta (invierno) los tubérculos emiten porciones engrosadas de color blanco que crecen horizontalmente y dan lugar a nuevos tubérculos. A comienzos del verano estos se recubren de una gruesa epidermis marrón que los protege de la deshidratación durante la época seca. Generalmente los tubérculos jóvenes se independizan del que los produjo al reabsorberse naturalmente o fragmentarse accidentalmente la porción intermedia. Se trata de un fenómeno de multiplicación vegetativa extraordinariamente activo al que seguramente se debe la distribución de *Arisarum* en rodales (clones). En los nuevos tubérculos se produce acumulación de reservas e incremento de tamaño. Eventualmente este proceso culmina en tubérculos ovoideos capaces de florecer (Fig. 2).

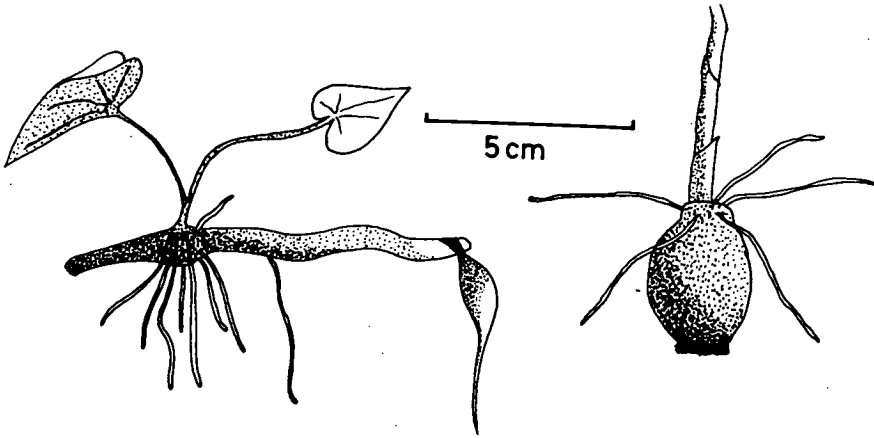


Figura 2. Aspecto de un tubérculo de *A. simorrhinum* en fase vegetativa (izquierda) y en fase reproductiva (derecha).

En una planta de *A. simorrhinum* la mayor parte de la masa se encuentra en el órgano subterráneo. El porcentaje del peso fresco total que corresponde al tubérculo oscila entre el 50 y más del 80 por ciento ($\bar{x}=69.4\pm 2.3$, $n=19$; \bar{x} =media \pm error estándar). El peso fresco de un tubérculo oscila entre 0.5 y más de 11 gramos, con un alto contenido en agua que asciende a veces al 80 por ciento ($\bar{x}=71.7\pm 1.3$, $n=19$). El contenido en agua de la parte aérea es todavía mayor ($\bar{x}=90.5\pm 0.7$, $n=19$). La observación al microscopio de raíces, tubérculos, hojas, flores femeninas, espata y espádice reveló que todas esas partes de la planta contienen gran cantidad de cristales de oxalato cálcico en forma de aguja (rafidios).

En el Cuadro 1 se muestran las diferencias que existen entre las plantas florecidas y no florecidas con respecto al tamaño de la parte subterránea (diámetro), la profundidad a que se encuentra ésta y la superficie foliar que poseen. La superficie foliar ha sido estimada a partir de la longitud de la(s) hoja(s), ya que ambas magnitudes están directamente relacionadas (ver Material y Métodos). El tamaño de los tubérculos florecidos es significativamente mayor que el de los no florecidos ($t=8.25$, $p < 0.001$). También la superficie foliar en las plantas florecidas es mayor que la de las no florecidas ($t=3.60$, $p < 0.001$). Sin embargo la profundidad a que se encuentran unos y

	Tamaño del tubérculo (mm)		Profundidad (mm)		Superficie foliar (cm ²)	
	$\bar{x} \pm e.s.$	n	$\bar{x} \pm e.s.$	n	$\bar{x} \pm e.s.$	n
Florecidas	22.7±0.6	50	93.5±5.7	42	22.8±2.5	50
No florecidas	14.1±0.8	50	84.4±5.4	42	13.1±1.3	50

Cuadro 1. Características diferenciales de plantas florecidas y no florecidas de *Arisarum simorrhinum*.

otros no difiere significativamente ($t=1.50$, $p > 0.2$). Estos resultados sugieren que existe una relación entre el tamaño de la parte subterránea, el de las hojas, y la capacidad de florecer, estando todos estos factores gobernados por la cantidad de sustancias de reserva acumuladas y, en última instancia, por la edad de la parte subterránea. Además el tamaño de los tubérculos está positivamente correlacionado con el de sus hojas ($r=0.447$, $p < 0.001$, $n=100$). En la Fig. 3 puede apreciarse que los tubérculos que producen inflorescencia son en su mayor parte más grandes de 20 mm, mientras que por debajo de esas dimensiones lo más común es que no haya floración (pero sí emisión de porciones engrosadas que formarán tubérculos jóvenes, i.e. multiplicación vegetativa). La multiplicación vegetativa se da en plantas de cualquier tamaño o edad, mientras que la reproducción sexual queda relegada a las de mayor tamaño.

Reproducción sexual

La abundancia de inflorescencias de *A. simorrhinum* en la población estudiada es muy baja en comparación con la abundancia de hojas. La proporción hojas/inflorescencias en rodales con al menos una inflorescencia resultó ser de 9/1. Dado que cada tubérculo suele producir una sola hoja, esto indica que únicamente una planta de cada siete u ocho se reproducía, o intentaba reproducirse, sexualmente. En rodales elegidos al azar (con o sin inflorescencias) la proporción es aún más abrumadoramente favorable a las plantas que no florecen (500/1).

Las inflorescencias de *A. simorrhinum* tienen entre 30 y 40 mm de longitud, de los cuales 18-25 mm corresponden al tubo de la espata. Hay una considerable variabilidad en la intensidad de la pigmentación y en el tamaño de las inflorescencias. Estas se sitúan normalmente por debajo del nivel de las hojas (Figs. 4 y 5), con la abertura de la espata y el extremo del espádice dirigidos horizontalmente. El pedúnculo que sostiene a la inflorescencia

suele curvarse, no afectando esta curvatura a la orientación de la espata. Tanto el espádice como la espata están muy pigmentados de púrpura-violeta en la mayoría de su superficie, y tan sólo las regiones que se encuentran al nivel de las flores están relativamente libres de pigmentos (Fig. 6). Las flores son muy pequeñas (1-2mm). Las femeninas constan de un ovario con líneas verdes, un corto estilo y un estigma muy papiloso. Las masculinas se reducen a un estambre con una antera que libera polen de color amarillo (Fig. 7). En el Cuadro 2 se resumen varias características de las inflorescencias. El número de flores es variable, situándose el promedio en torno a 30 masculinas y 4 femeninas. El número de flores masculinas y femeninas están positivamente correlacionados (Fig. 10). Cada flor femenina contiene alrededor de 15 primordios seminales, y cada flor masculina entre 5.600 y 9.200 granos de polen.

	$\bar{x} \pm e.s.$	Rango	n
N° flores masculinas	31.65±0.97	20-44	32
N° flores femeninas	4.39±0.35	2-15	33
Primordios seminales/flor femenina	14.94±0.76	8-22	32
Granos de polen/flor masculina	7780±357	5600-9200	4

Cuadro 2. Características de las inflorescencias de *A. simorrhinum*.

Toda la cara externa de la espata, y también el tercio superior de la cara interna, posee gran cantidad de papilas que originan una superficie epidérmica rugosa. En cambio la cara interna del tubo de la espata está cubierta por células imbricadas, dando una superficie muy lisa. También el espádice es totalmente liso en su mitad inferior. La observación del desarrollo de numerosas inflorescencias no reveló ningún cambio aparente en las superficies de la inflorescencia a lo largo del tiempo.

En el momento de la apertura de la espata, que señalaría el comienzo de la actividad funcional de la inflorescencia, las flores masculinas ya han comenzado a liberar polen y las papilas estigmáticas están ya extendidas. La funcionalidad anticipada de las flores femeninas respecto a las masculinas (protoginia) no se da en *A. simorrhinum*, al menos en la población estudiada por nosotros. Al poco tiempo de abrirse la espata los estigmas de las flores femeninas están cubiertos por el polen procedente de las masculinas, situadas más arriba. El polen se acumula en gran cantidad en el fondo de la inflorescencia y, literalmente, baña a las flores femeninas.

Las inflorescencias son visitadas por pequeños insectos que acuden atraídos por el olor que desprenden. La intensidad de este olor es extremada-

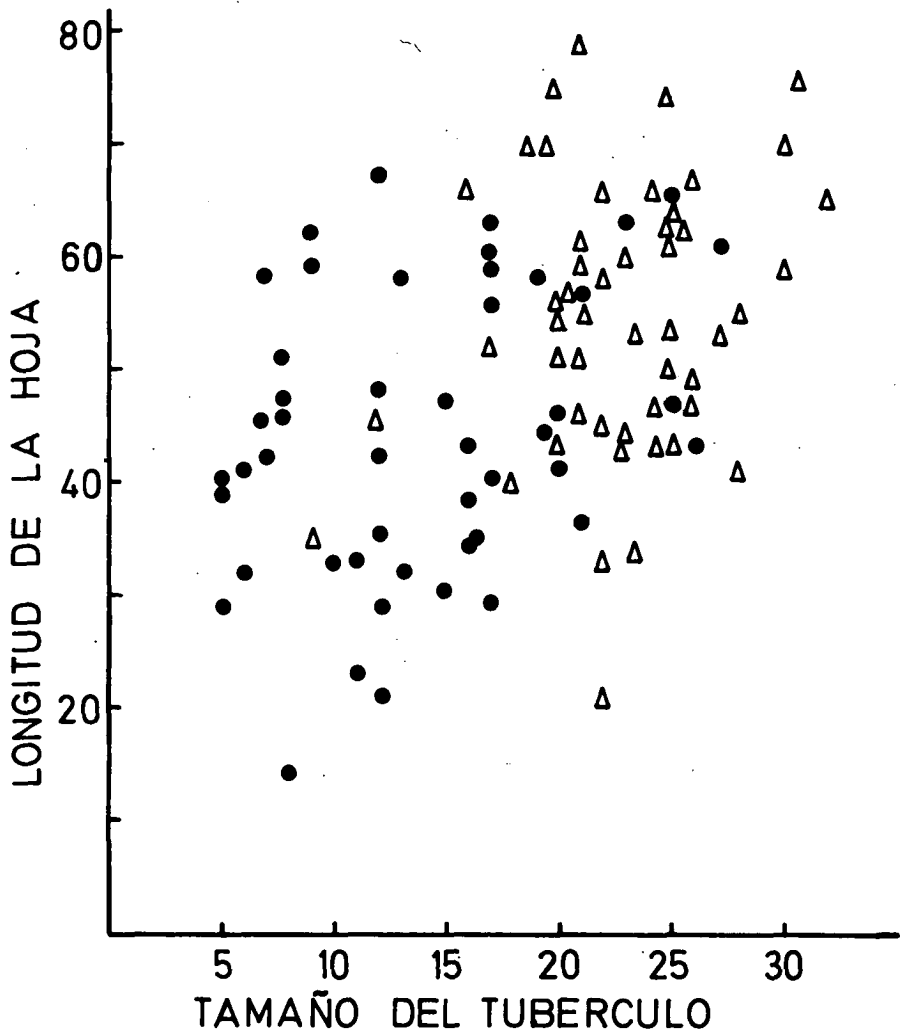


Fig. 3. Relación existente entre la longitud de la hoja mayor y el tamaño del tubérculo (ambos en mm) para 100 plantas de *A. simorhinum*. Los triángulos representan plantas florecidas y los círculos plantas no florecidas.



Figs. 4-9. De arriba a abajo y de izquierda a derecha: aspecto completo de la planta; inflorescencia; corte longitudinal de una inflorescencia; detalle de la parte inferior del espádice mostrando las flores femeninas y las masculinas; infrutescencias unidas a sus pedúnculos; semillas.

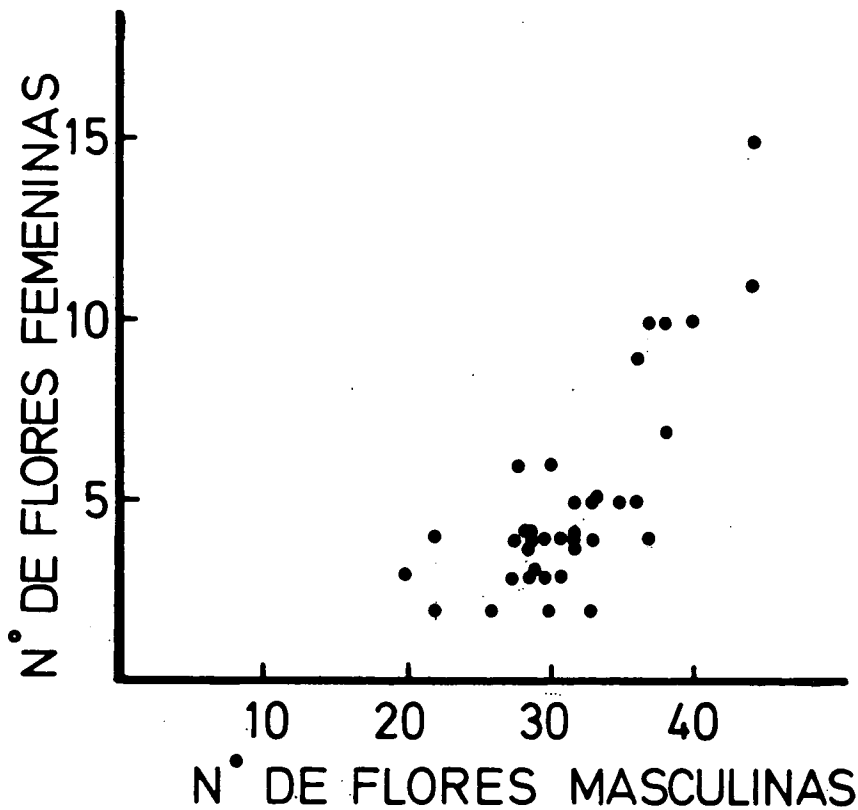


Fig. 10. Relación entre el número de flores femeninas y masculinas en 36 inflorescencias de *A. simorrhinum*. $r_s = 0.718$, $p < 0.001$.

mente variable. La población en la que realizamos la mayor parte de las observaciones poseía un olor muy débil, según reconocieron diversas personas a las que se pidió su opinión. Algunas personas afirmaban que no notaban olor de ninguna clase. En cambio las inflorescencias procedentes de una población relativamente cercana (Aznalcázar, Sevilla) desprendían un olor más intenso. La mayor intensidad la encontramos en plantas de Facinas (Cádiz), de las cuales bastaba una docena de inflorescencias para que el olor fuera claramente perceptible en un recinto de 9 metros cúbicos. El olor es

algo agrio y recuerda a la materia vegetal en fermentación, no resultando agradable para las personas (olores indoloides; JAEGER, 1957). Los insectos encontrados dentro de las inflorescencias incluían *Tisanoptera*, *Formicidae* y, sobre todo, pequeños dípteros. En la población de Hinojos esos dípteros tenían 5 mm de longitud y pertenecían a la familia *Mycetophilidae*. Los insectos de esta familia se caracterizan entre otras cosas porque realizan la puesta de huevos en hongos, de los que se alimentan posteriormente las larvas (VOGEL, 1973; CHINERY, 1977). En la población de Aznalcázar los dípteros encontrados en las inflorescencias tenían 3 mm de longitud y pertenecían a la familia *Drosophilidae* (Moscas de la Fruta). En Hinojos la tasa de visitas era muy baja, y el examen de unas 50 inflorescencias sólo permitió capturar 8 insectos. En Aznalcázar las visitas eran mucho más frecuentes, y podían verse sin dificultad grupos de pequeñas moscas volando a pocos centímetros de las inflorescencias e incluso posándose en ellas.

Es muy poco frecuente encontrar insectos vivos en las inflorescencias de *A. simorrhinum*. La mayoría de los encontrados por nosotros estaban muertos, a veces flotando en cierta cantidad de agua que había conseguido introducirse dentro de la espata. En una ocasión encontramos un lepidóptero nocturno de 10 mm de longitud que había quedado atrapado. Es frecuente encontrar escamas de lepidópteros dentro de las inflorescencias, por lo que el papel de estos insectos en la polinización podría ser de alguna importancia. No hemos comprobado la existencia de ningún cambio aparente en la inflorescencia encaminado a la liberación de los insectos contenidos en ella. Si existe, dicho mecanismo tiene un porcentaje considerable de ineficacia, lo que convierte a las inflorescencias de *A. simorrhinum* en trampas mortales para muchos insectos.

Siete inflorescencias marcadas a comienzos de Enero permanecieron en estado aparentemente funcional durante 20-40 días. Al final de ese período la espata comenzó a arrugarse y marchitarse. Aproximadamente dos semanas más tarde las inflorescencias se encontraban en uno de estos dos estados: (1) el pedúnculo de la inflorescencia se había secado y no había habido incremento apreciable del tamaño de los ovarios, o (2) el pedúnculo seguía turgente y se había curvado fuertemente hacia el suelo hasta poner en contacto con él los recién iniciados frutos (véase Fig. 8). El desarrollo de los frutos a partir de ese momento viene marcado por un aumento de tamaño hasta alcanzar 5-10 mm de diámetro y un viraje al color verde con líneas longitudinales de color más oscuro. En todo momento los frutos jóvenes permanecen unidos a la base del antiguo espádice formando una infrutescencia que puede contener 1-7 frutos.

De las cinco inflorescencias embolsadas para impedir el acceso de los insectos ninguna de ellas ni tan siquiera inició un desarrollo parcial de frutos, secándose el pedúnculo y toda la inflorescencia al terminar su período funcional. De un total de 65 inflorescencias marcadas y libremente polinizadas iniciaron fruto 37(57%). Entre ellas se produjo después un aborto masivo que afectó aproximadamente al 50%. Dentro de una infrutescencia podían abortar todos los frutos o sólo algunos. En las escasas infrutescencias que consiguieron completar su desarrollo (solamente 14 de las 65 iniciales, es decir el 22%) las semillas eran de color castaño claro, muy duras y con numerosos surcos (Fig. 9). Poseen carúncula y tienen alrededor de 4 mm de longitud. El peso medio de las semillas es de 10 ± 4 mg (n=20). Los frutos no poseen ninguna parte carnosa o jugosa, sino que se reducen a un pericarpo verdoso y flexible que encierra 1-4 semillas. La dispersión de las semillas se produce al desprenderse los frutos de la infrutescencia y caer al suelo. Se trata de frutos indehiscentes que liberan las semillas simplemente al secarse y disgregarse su pared. Debido a la curvatura del pedúnculo la infrutescencia madura está en contacto con el suelo, y el alejamiento de las semillas de la planta madre no está favorecido, a no ser por la recolección por hormigas u otros animales que ocasionalmente pudiera producirse.

DISCUSION

GALIL (1978) ha demostrado que en *Arisarum vulgare* Targ. Tozz., especie muy emparentada con *A. simorrhinum*, la capacidad de florecer y reproducirse sexualmente viene limitada por el tamaño o edad del órgano subterráneo de reserva. En el presente trabajo esto ha sido demostrado por las diferencias significativas que hay en el tamaño de los tubérculos de las plantas florecidas y no florecidas. BIERZYCHUDEK (1982, 1984) obtiene un resultado prácticamente idéntico en *Arisaema triphyllum*, una *Araceae* de Norteamérica que vive en hábitats similares a los de *Arisarum* y en la que, además, los cambios de tamaño del órgano subterráneo van acompañados de cambios en la expresión sexual de las plantas (dioecia secuencial). También hemos mostrado que el número de plantas capaces de florecer en la población de este estudio es relativamente bajo, para lo cual avanzamos dos posibles explicaciones que no se excluyen mutuamente. La primera es que las perturbaciones externas, tales como movimientos de tierras hechos por el hombre (cortafuegos, por ejemplo) o por animales mantienen a la población en una condición juvenil por rotura frecuente de los tubérculos, los cuales no

podrían desarrollarse hasta alcanzar el tamaño necesario para florecer. La segunda explicación nos obliga a considerar varios aspectos de la biología de *A. simorrhinum*.

Hay numerosos ejemplos en la literatura en los que se muestra que las plantas perennes poseen un balance entre reproducción sexual y multiplicación vegetativa (HARPER & OGDEN, 1970; HOLLER & ABRAHAMSON, 1977). Parece verosímil que en *A. simorrhinum* la escasez de reproducción sexual guarda alguna relación con la abundante multiplicación vegetativa. Si para producir una inflorescencia es necesario un tamaño mínimo del tubérculo (lo que se ha llamado «masa crítica»; DAFNI & al., 1981), que en nuestro caso se situaría alrededor de los 20 mm (Fig. 3), pero dicho órgano dirige espontáneamente parte de sus reservas a la formación de nuevos tubérculos antes de que esa masa se alcance, encontraremos que las plantas (1) se distribuyen formando clones y (2) las que florecen están en minoría. Esta es justamente la situación encontrada en *A. simorrhinum*.

Como hemos expuesto anteriormente, ninguna de las inflorescencias embolsadas desarrolló frutos, lo que da pie para afirmar con razonable seguridad que la planta depende totalmente de la polinización por insectos para la reproducción sexual. Estos son sobre todo pequeños dípteros, de la misma familia que los que se han descrito como polinizadores en especies de *Arum* y *Asarum*, y de *Arisarum proboscideum* (VOGEL, 1973), y de otras familias que no hemos encontrado reseñadas en la literatura (*Drosophilidae* y lepidópteros nocturnos). Debido a la organización de la inflorescencia las flores femeninas reciben cantidades importantes de polen de las masculinas situadas sobre ellas, de forma que si la autogamia (estrictamente hablando la geitonogamia) fuera un procedimiento habitual de reproducción habría habido una gran producción de frutos (tanto en las inflorescencias embolsadas como en las demás). KOACH & GALIL (1986) afirman que en *Arisarum vulgare* existe un mecanismo de autoincompatibilidad debido al cual las flores femeninas no dan lugar a frutos por autogamia, pero dicha autoincompatibilidad es anulada cuando las papilas estigmáticas sufren el efecto mecánico de, por ejemplo, un pincel o las propias patas de los insectos. La eliminación de la incompatibilidad por manipulación mecánica del estigma ha sido descrita en varios trabajos (HESLOP-HARRISON & SHIVANNA, 1977; PAZZY, 1984) y probablemente también se dé en *A. simorrhinum*. Si esto es cierto la escasez de fructificación en la población estudiada sería debida a escasez de polinización y polinizadores.

Hemos comprobado que un número relativamente alto de frutos iniciados se malograba sin completar su desarrollo. Numerosos trabajos prueban

la capacidad de las plantas de seleccionar la calidad de la progenie impidiendo el desarrollo de los embriones con combinaciones génicas menos adecuadas (BERTIN, 1985; WEBB & BAWA, 1985; MARSHALL & ELSTRAND, 1986; STEPHENSON & WINSOR, 1986). Ello podría explicar el número importante de frutos abortados en *A. simorrhinum*. Dichos frutos pueden ser precisamente aquellos en que los insectos han inducido la autopolinización. Estos embriones serían eliminados por la planta madre mediante un mecanismo de inhibición post-cigótica (véase SEAVEY & BAWA, 1986). KOACH & GALIL (1986) dan un porcentaje de fructificación para *A. vulgare* en Israel del 21,6%, que es casi idéntico al de *A. simorrhinum* en este trabajo (22%). Aparentemente el aborto de frutos no se da en *A. vulgare* o al menos KOACH & GALIL (l.c.) no lo mencionan.

El balance entre multiplicación vegetativa y reproducción sexual en *A. simorrhinum* es claramente favorable a la primera. El crecimiento clonal con escasa incidencia de la reproducción sexual también se da en otras herbáceas perennes. Por ejemplo, INGHE & TAMM (1986) han demostrado en *Sanicula europaea* y *Hepatica nobilis* que el mantenimiento vegetativo de la población puede mantenerse durante muchas décadas. Pensamos que en *A. simorrhinum* la producción de semillas no es en la actualidad de primordial importancia, y esto está apoyado incluso por características de las propias estructuras reproductivas: escasa intensidad del olor y, sobre todo, ausencia de protoginia, la cual es un elemento esencial en la biología de las flores trampa (DAFNI, 1984). El contraste es nítido con otras *Araceae* que viven en la región, como las especies de *Biarum*, en las que las inflorescencias emiten olores intensísimos y la protoginia es claramente funcional (al menos en las especies diploides; TALAVERA, 1976).

En su trabajo sobre diversidad de ciclos de vida en geófitos DAFNI & al. (1981) presentan dos alternativas en la localización de fenofases: floración simultánea con la foliación (sinantia) o separada de ella (histerantia). Estos autores distinguen una segunda alternativa referida a la velocidad de desarrollo de las hojas: la ruta «rápida» es supuestamente ventajosa cuando el período fotosintéticamente activo es muy corto, y la ruta «lenta» lo es cuando la humedad, la luz o la temperatura no son limitantes durante un período largo de tiempo. Floración histeránte y ruta rápida suponen, según DAFNI & al. (1981), la mejor combinación en condiciones de aridez elevada, mientras que floración sinánte y ruta lenta serían más adaptativas en ambientes relativamente méxicos. En *A. simorrhinum* la floración se solapa con la foliación, y el período con hojas se extiende durante casi seis meses, de manera que posee la combinación de características supuestamente menos

adaptada al xerofitismo. En las especies del género *Biarum* la floración es histerántea generalmente, y las reservas necesarias para formar una inflorescencia dependen totalmente de lo almacenado en el tubérculo en años previos. Los tubérculos son de mayor tamaño (hasta 50 mm; TALAVERA, 1976) que en *A. simorrhinum*, lo que les permite tener un margen de reservas más amplio, y ocupar hábitats más xéricos. Mientras que las especies de *Biarum* parecen haberse originado en ambientes subdesérticos del Este del Mediterráneo, *A. simorrhinum* prefiere las condiciones relativamente másicas de los sotobosques en el Occidente de la región.

Hasta qué punto el balance entre multiplicación vegetativa y reproducción sexual en *A. simorrhinum* está fijado genéticamente o tiene una respuesta plástica según las condiciones ambientales es un tema que no podemos dilucidar todavía, pero que podría arrojar luz sobre los problemas evolutivos de taxones que, como las *Araceae*, proceden de una antigua flora tropical que tuvo que adaptarse a condiciones de creciente aridez al imponerse el régimen climático de tipo Mediterráneo.

Agradecimientos. Este estudio fue financiado por el Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Agradezco a S. Talavera y a un revisor anónimo los comentarios al manuscrito, y al Departamento de Botánica, Facultad de Biología, Sevilla, las facilidades prestadas durante la realización del trabajo. A. Muñoz me ayudó en la toma de datos.

BIBLIOGRAFIA

- BERTIN, R. I. (1985) Nonrandom fruit production in *Campsis radicans*: between year consistency and effects of prior pollination. *American Naturalist* **126**: 750-759.
- BIERZYCHUDEK, P. (1982) The demography of Jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecol. Monogr.*, **52**: 335-351.
- ____ (1984) Determinants of gender in Jack-in-the-pulpit: the influence of plant size and reproductive history. *Oecología* **65**: 14-18.
- CHINERY, M. (1977) *Guía de campo de los insectos de España y de Europa*. Barcelona.
- DAFNI, A. (1984) Mimicry and deception in pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 259-278.
- ____, D. COHEN & I. NOY-MEIR (1981) Life-cycle variation in geophytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **68**: 652-660.
- GALIL, J. (1978) Morpho-ecological studies of *Arisarum vulgare* Targ. -Tozz. *Israel J. Bot.* **27**: 77-89.
- HARPER, J. L. & J. OGDEN (1970) The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with specific reference to *Senecio vulgaris* L. *J. Ecol.* **58**: 681-688.
- HESLOP-HARRISON, J. & K. R. SHIVANNA (1977) The receptive stigma surface of the angiosperms. *Ann. Bot.* **41**: 1233-1258.
- HOLLER, L. C. & W. G. ABRAHAMSON (1977) Seed and vegetative reproduction in relation to density in *Fragaria virginiana* (Rosaceae). *Amer. J. Bot.* **64**: 1003-1007.

- INGHE, O. & C. O. TAMM (1985) Survival of perennial herbs. IV. The behaviour of *Hepatica nobilis* and *Sanicula europaea* on permanent plots during 1943-1981. *Oikos* **45**: 400-420.
- JAEGER, P. (1957) Revue de biologie floral. Les aspects actuels du problème de l'entomogamie. *Bull. Soc. Bot. France* **104**: 179-222.
- KOACH, J. & J. GALIL (1986) The breeding system of *Arisarum vulgare* Targ. -Tozz. *Israel J. Bot.* **35**: 79-90.
- MARSHALL, D. L. & N. C. ELLSTRAND (1986) Sexual selection in *Raphanus sativus*: experimental data on non-random fertilization, maternal choice and consequences of multiple paternity. *American Naturalist* **127**: 446-461.
- PAZZY, B. (1984) Insect induced self-pollination. *Pl. Syst. Evol.* **144**: 315-320.
- PROCTOR, M. C. F. & P. YEO (1973) *The pollination of flowers*. London.
- SEAVEY, S. R. & K. S. BAWA (1986) Late-acting self-incompatibility in angiosperms. *Bot. Rev.* **52**: 195-219.
- STEPHENSON, A. G. & J. A. WINSOR (1986) *Lotus corniculatus* regulates offspring quality through selective fruit abortion. *Evolution* **40**: 453-458.
- TALAVERA, S. (1976) Revisión de las especies españolas del género *Biarum* Schott. *Lagascalia* **6**: 275-296.
- _____ (1986) *Arisarum simorrhinum* Durieu en Andalucía Occidental. *Lagascalia* **14**: 114-116.
- VALDES, B., S. TALAVERA & E. F. GALIANO (1987) *Flora Vascular de Andalucía Occidental*. Barcelona.
- VOGEL, S. (1973) Fungus mimesis of fungusgnat flowers. In N. B. M. BRANTJES & H. F. LINSKENS (eds.). *Pollination and dispersal*. Nijmegen.
- WEBB, C. J. & K. S. BAWA (1985) Patterns of fruit and seed production in *Bauhinia unguolata* (Leguminosae). *Pl. Syst. Evol.* **151**: 55-65.