

# EFFECTO DE LA EXTRACCIÓN EN LA PRODUCCIÓN DE NÉCTAR EN FLORES DE *MELITTIS MELISSOPHYLLUM* L. (*LABIATAE*)

por

PABLO GUTIÁN, LUIS NAVARRO & JAVIER GUTIÁN\*

## Resumen

GUTIÁN, P., L. NAVARRO & J. GUTIÁN (1995). Efecto de la extracción en la producción de néctar en flores de *Melittis melissophyllum* L. (*Labiatae*). *Anales Jard. Bot. Madrid* 52(2):163-169.

Se estudian distintos aspectos de la biología floral y producción de néctar en una población de *Melittis melissophyllum* L. (*Labiatae*) en el noroeste de la Península Ibérica. El volumen de néctar secretado cada día no varía con la edad de la flor, pero la concentración va decreciendo a medida que aumenta la edad floral. Un experimento adicional muestra que la extracción repetida de néctar produce un incremento del volumen total de néctar producido por una flor, mientras que la cantidad de azúcar total no varía de forma significativa. Los resultados muestran que diferentes ritmos de extracción de néctar en las flores de *M. melissophyllum*, en definitiva diferentes modelos de actividad de los polinizadores, modifican la producción de néctar sin que esto suponga un mayor coste energético para la planta.

Palabras clave: *Labiatae*, *Melittis melissophyllum*, néctar floral, extracción de néctar.

## Abstract

GUTIÁN, P., L. NAVARRO & J. GUTIÁN (1995). Effects of nectar removal on nectar production by flowers of *Melittis melissophyllum* L. (*Labiatae*). *Anales Jard. Bot. Madrid* 52(2): 163-169 (in Spanish).

Nectar production and other aspects of the floral biology of *Melittis melissophyllum* L. (*Labiatae*) were studied in a population of this species in the northwest Iberian Peninsula. In experiments in which all nectar was extracted daily, the volume of nectar secreted each day did not vary with flower age, while sugar concentration in nectar decreased with increasing flower age. In comparison to flowers from which no nectar was extracted, flowers from which all nectar was extracted daily secreted a greater volume of nectar, but the same amount of sugar, over their lifespan. These results indicate that the pattern of nectar extraction from *M. melissophyllum* affects the pattern of nectar production but not the flower-lifetime energetic investment in nectar.

Key words: *Labiatae*, *Melittis melissophyllum*, floral nectar, nectar removal.

## INTRODUCCIÓN

Las características del néctar floral (concentración, tipo de azúcar) y el volumen pro-

ducido juegan un papel fundamental en las relaciones entre las plantas entomófilas y sus polinizadores (BAKER & BAKER, 1983; CRUDEN & *al.*, 1983). En la actualidad existe cier-

\* Laboratorio de Botánica (Farmacia), Departamento de Biología Vegetal, Universidad de Santiago. E-15706 Santiago de Compostela (La Coruña). Fax-34-81-594912.

J. Gutián y P. Gutián contaron con financiación de la Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología (PB90-0762) y el Gobierno de Galicia (XUGA-8030789). L. Navarro disfrutó de una beca del Gobierno Vasco para la Formación de Personal Investigador.

ta evidencia de que estas características pueden afectar al éxito reproductivo de las plantas, bien modificando el número y la efectividad de las visitas de los polinizadores (REAL & RATHCKE, 1991; RATHCKE, 1992; MITCHELL, 1993; KLINKHAMER & JONG, 1993), o bien afectando a la producción de semillas (número, peso) como consecuencia de variaciones en el gasto energético (PLEASANTS & CHAPLIN, 1983; PYKE, 1991).

En numerosas ocasiones se han documentado diferencias en las características y volumen del néctar secretado entre especies de diferentes familias (BAKER & BAKER, 1973; SOUTHWICK & *al.*, 1981; PYKE & WASER, 1981; STILES & FREEMAN, 1983; HERRERA, 1985), entre especies de un mismo género o familia (MCFARLAND, 1985; PETANIDOU & VOKOU, 1993; ORTEGA & DEVESA, 1993; GUTIÁN & *al.*, 1993), y entre individuos de una misma especie (PYKE, 1978; MARDEN, 1984; REAL & RATHCKE, 1988, 1991; THOMSON & *al.*, 1989; HAGLER & *al.*, 1990; SHMIDA & KADMON, 1991; GILBERT & *al.*, 1991; HODGES, 1993). En una misma especie se han detectado diferencias en la producción de néctar, entre flores de ambos sexos en plantas dioicas (WILLSON & AGREN, 1989, y referencias allí citadas; JORDANO, 1993), entre flores de diferente edad, sean o no dicógamas (GALLEN & PLOWRIGHT, 1985; MUÑOZ & DEVESA, 1987; REAL & RATHCKE, 1988; THOMSON & *al.*, 1989; RATHCKE, 1992; NAVARRO & *al.*, 1993), y de forma más general, entre flores dentro de una misma planta (CRUDEN & HERMAN, 1983; FEISINGER, 1983; SHMIDA & KADMON, 1991; RATHCKE, 1992). Además, se conocen variaciones en algunas de las características del néctar, volumen y "standing-crop", con la hora del día (ZIMMERMAN, 1988, y referencias allí citadas; SHMIDA & KADMON, 1991; GUTIÁN & *al.*, 1993; NAVARRO & *al.*, 1993), y con el momento de la floración (DAFNI, 1991; PETANIDOU & VOKOU, 1993). Todas estas variables se encuentran bajo la influencia de factores ambientales (PERCIVAL, 1965; WASER, 1978; BAKER & BAKER, 1983; CRUDEN & *al.*, 1983), y sometidas a control genético (SEVERSON & *al.*, 1987).

Por el contrario, existe poca información

sobre el coste que tienen para las plantas diferentes patrones de producción de néctar (ver, no obstante, PYKE, 1991), y en qué medida éstos pueden estar generados por diferentes ritmos de visitas de los polinizadores. Así, por ejemplo, polinizadores que visiten las flores de forma repetida extrayendo néctar varias veces, pueden forzar a la planta a producir néctar adicional incrementando el gasto energético. En caso contrario, si el ritmo de visitas de los polinizadores no fuerza la producción de mayores cantidades de néctar, el gasto energético no debe verse incrementado. Uno u otro modelo de actividad de los polinizadores pueden tener diferentes consecuencias para las plantas en términos de crecimiento y/o reproducción.

En este trabajo analizamos los efectos que diferentes patrones de extracción del néctar en flores de *Melittis melissophyllum* L. (*Labiatae*) pueden tener en las características del néctar floral. Finalmente, discutimos las posibles consecuencias para las plantas de diferentes patrones de visita de los polinizadores simulados por los diferentes modelos de extracción.

#### MATERIAL Y MÉTODOS.

##### EL ÁREA DE ESTUDIO Y LA PLANTA

El estudio se realizó durante la primavera de 1993, en las proximidades de la localidad de La Barosa (El Bierzo, León). La población utilizada está situada a 600 m de altitud y consta de unos pocos individuos situados a lo largo de los bordes y claros de un encinar. El clima del área es típicamente mediterráneo y la vegetación natural está dominada por bosques de encina (*Quercus rotundifolia*) típicos de la transición mediterráneo-eurosiberiana en el noroeste de la Península Ibérica (IZCO & *al.*, 1989).

*Melittis melissophyllum* L. (*Labiatae*) es un hemicriptófito con flores blanco-rosadas o purpúreas de 3,5-4,5 cm, agrupadas en verticilastros de floración acrópeta. Se integra en comunidades de bordes y claros de bosques tanto caducifolios como perennifolios. El período de floración en el área de estudio se ex-

tiende a lo largo del mes de mayo, siendo polinizada básicamente por abejorros del género *Bombus* (Navarro, observaciones personales).

#### DISEÑO EXPERIMENTAL

Para estudiar la producción de néctar marcamos con etiquetas plásticas 20 plantas que fueron encerradas en cubos de malla metálica recubiertos de tul o bolsas del mismo material para impedir el acceso de los polinizadores. Diez de estas plantas se utilizaron para estudiar la producción de néctar en flores individuales. Las otras se usaron para estudiar el efecto de la remoción del néctar sobre la producción total.

En el primer grupo contamos el número de flores y durante 30 días consecutivos retiramos el néctar de todas las flores abiertas a primera hora de la mañana, obteniendo así la producción total de cada flor y planta. Para calcular la producción de néctar en 24 horas, retiramos el néctar de flores de diferentes plantas, embolsamos y repetimos la extracción transcurrido ese tiempo.

En las restantes 10 plantas marcamos pares de flores con tinta de colores azul y rojo. Las flores de cada par se eligieron siempre dentro de la misma planta y con una floración sincrónica. En las flores azules se extrajo el néctar cada mañana durante los días que éstas duraron (en adelante "extraídas"), mientras que en las flores rojas la extracción se realizó únicamente el último día para tratar de analizar el efecto de la extracción repetida de néctar sobre la producción total ("no extraídas"). Las extracciones en las flores azules simulan un ritmo de visitas de los polinizadores que retiran totalmente el néctar producido cada día, mientras que en las flores rojas las visitas son inexistentes y se producen el último día de vida de la flor. En todos los casos utilizamos pipetas de 5 microlitros y extrajimos la totalidad del néctar, teniendo cuidado de no dañar las flores. La concentración de azúcares la determinamos mediante un refractómetro portátil. La transformación de los valores obtenidos a mg de azúcares se realizó según PRYS-JONES & CORBET (1987).

#### ANÁLISIS DE LOS DATOS

Las comparaciones entre las características del néctar de las flores de los grupos "extraída" y "no extraída" se realizaron mediante una prueba *t* para valores apareados. Para analizar las posibles diferencias en la producción, concentración y cantidad de azúcar en el néctar entre los días de vida de las flores utilizamos un análisis de varianza para medidas repetidas. Para estudiar la asociación entre las distintas variables consideradas utilizamos el coeficiente de correlación de Spearman. Los valores medios se expresan con sus correspondientes desviaciones típicas ( $x \pm d.t.$ ).

Todos los análisis se realizaron con el paquete estadístico SYSTAT (1992).

#### RESULTADOS

##### *Biología floral*

Las flores de *M. melissophyllum* son protándricas, con una duración de 2-5 días (media: 4). En el día de la apertura se produce la dehiscencia del primer par de estambres y el estigma es receptivo a partir del segundo o tercer día. Las flores producen néctar todos los días. La producción de néctar por flor en 24 horas es de  $6 \pm 1 \mu\text{l}$  con una concentración media de  $24,5 \pm 1,6 \%$ , lo que supone  $1,3 \pm 0,2 \text{ mg}$  de azúcar/flor/día. El volumen de néctar secretado por las flores que son sometidas a extracciones diarias no varía de forma significativa entre días, pero sí varían la concentración y la cantidad de azúcar secretado. Los resultados, sintetizados en la tabla 1, muestran que a partir del segundo día de vida de la flor la concentración del néctar secretado disminuye significativamente, con lo que la cantidad de azúcar es también menor.

##### *Variaciones entre individuos*

La cantidad total de azúcar producido por planta varía entre las plantas estudiadas, oscilando entre valores de 3 y 58,4 mg de azúcar por planta. Este valor (cantidad total de azúcar/planta) está positivamente correlacionado con el número de flores de cada planta ( $r = 0,80$ ;  $p = 0,006$ ) (fig. 1).

TABLA 1

ANOVA DE MEDIDAS REPETIDAS PARA ESTUDIAR LA VARIACIÓN EN LAS CARACTERÍSTICAS DEL NÉCTAR ENTRE LOS DIFERENTES DÍAS DE VIDA DE LA FLOR  
 [(n = 48) (n.s. = no significativo; \*\* =  $p \leq 0,01$ ; \*\*\* =  $p \leq 0,001$ )]

Edad de las flores	Volumen ( $\mu$ l)	Concentración (%)	Peso de azúcar (mg)
1	6,1 $\pm$ 1,0	26,4 $\pm$ 1,7	1,482 $\pm$ 0,213
2	6,0 $\pm$ 1,0	24,5 $\pm$ 1,7	1,315 $\pm$ 0,213
3	4,5 $\pm$ 1,1	17,1 $\pm$ 1,8	0,656 $\pm$ 0,222
4	4,3 $\pm$ 1,2	15,0 $\pm$ 2,0	0,500 $\pm$ 0,246
F	2,05 n.s.	7,51***	6,25**

### Efecto de la extracción de néctar

El volumen total de néctar producido es significativamente mayor en las flores en las que se realizaron extracciones diarias ("extraídas") que en aquellas en las que la extracción se realizó únicamente el último día ("no extraídas"). Sin embargo, la cantidad total de azúcar producido no difiere de forma significativa entre las flores pertenecientes a ambos grupos (tabla 2).

### DISCUSIÓN

El análisis de la producción de néctar en *M. melissophyllum* muestra que: 1) Las flores

sometidas a extracciones repetidas cada 24 horas producen cada día el mismo volumen de néctar pero su concentración disminuye con la edad de la flor. 2) Existe variación en la cantidad total de néctar producido entre plantas, y este valor está positivamente correlacionado con el número de flores que tiene cada planta. 3) La extracción repetida de néctar en cada flor no se traduce en un incremento de la producción de azúcar.

El primer aspecto pone de manifiesto que las flores son capaces de producir diariamente cantidades similares de néctar, independientemente de que éste haya sido extraído una o varias veces en los días previos, aunque su concentración va disminuyendo. El patrón de

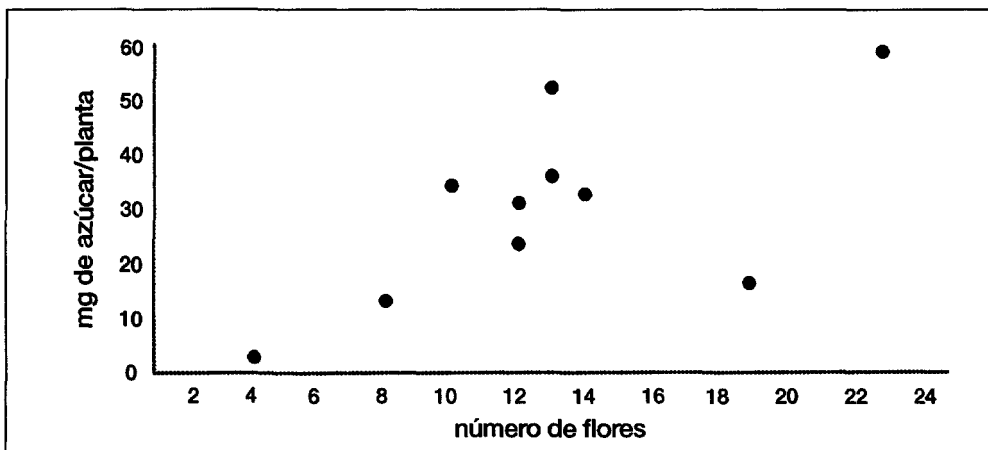


Fig. 1.—Relación entre la cantidad de azúcar secretado por cada planta y su número de flores.

TABLA 2

CARACTERÍSTICAS DEL NÉCTAR DE LAS FLORES SOMETIDAS A LOS DIFERENTES TRATAMIENTOS DE EXTRACCIÓN  
 [(n = 12) (n.s. = no significativo; \* = p ≤ 0,05)]

Tratamiento	Volumen (µl)	Azúcar (mg)
Flores "extraídas"	19,9 ± 11,5	3,781 ± 1,972
Flores "no extraídas"	10,9 ± 4,6	3,081 ± 1,195
T-Student	4,4*	1,54 n.s.

disminución es escalonado y parece coincidir con cambios en la expresión sexual intrafloral, de tal manera que durante la fase masculina las flores secretan más del doble de azúcar que al comienzo de la fase femenina. Este hecho apoya la hipótesis de que las características florales de atracción (pétalos, néctar, etc.) se relacionan, en flores hermafroditas, con la función masculina (LOVETT-DOUST & LOVETT-DOUST, 1988, y referencias allí citadas).

Otros estudios han documentado variaciones en la producción de néctar con la edad floral en diferentes sentidos (GILBERT & *al.*, 1991, y referencias allí citadas). El hecho de que una flor produzca néctar de menor concentración a medida que éste es extraído, puede influir en el número y tipo de visitas que realizan los polinizadores, ya que éstos pueden tener preferencia por un margen específico de concentraciones (ROUBICK & BUCHMAN, 1984). Desde otro punto de vista, el mantener la producción de néctar —aunque con menor concentración— a lo largo de la vida de una flor dicógama garantiza la oferta tanto en la fase de dehiscencia de los estambres como en la de receptividad estigmática, y sugiere que los recursos disponibles por cada flor para la producción de azúcar son limitados.

Las variaciones entre individuos en la producción de néctar han sido documentadas en numerosas ocasiones y han sido atribuidas tanto a diferencias ambientales como a diferencias en algunas características de las plantas (ZIMMERMAN, 1988; RATHCKE, 1992). En *M. melissophyllum* existen variaciones entre

las plantas en la cantidad de néctar que producen, pero nuestros datos no permiten saber si se deben a diferencias en el microambiente entre los lugares donde viven las plantas o a la variabilidad genética entre éstas. Si estas variaciones son consistentes entre años y afectan al comportamiento de los polinizadores, éstos podrían actuar como una fuerza de selección sobre las características de las flores. En algunos casos las variaciones en la producción de néctar/flor entre plantas están correlacionadas con el número de flores de cada planta (PLEASANTS & CHAPLIN, 1983; DEVLIN & *al.*, 1987), si bien esto no ocurre siempre así (véase, por ejemplo, ZIMMERMAN & PYKE, 1986).

Finalmente, los resultados muestran de forma clara que en *M. melissophyllum* el método de extracción utilizado —la totalidad del néctar cada 24 horas— no supone una disminución en el peso de azúcar secretado. Esto sugiere que no existe un mayor coste energético, al menos en términos de producción de azúcar, y por tanto, no debe traducirse en un coste adicional en términos de crecimiento y/o reproducción frente a las flores cuyo néctar ha sido extraído una sola vez. Estudios análogos realizados con anterioridad muestran resultados contrapuestos (ver CORBET & DELFOSSE, 1984, y referencias allí citadas). GILL (1988) realiza extracciones sucesivas en *Heliconia imbricata* y obtiene que éstas incrementan el volumen total de néctar secretado por las flores. Sin embargo, el estudio no considera si esto supone una mayor producción de azúcar, lo que no permite extraer conclusiones sobre el gasto

energético. Recientemente, PYKE (1991) ha analizado el coste de la producción de néctar en *Blandfordia nobilis*, demostrando que la extracción repetida del néctar, con un método similar al utilizado por nosotros, incrementa la cantidad total de azúcar producido por las flores y, este incremento, tiene un coste evaluable en una reducción en el número de semillas. En el caso de *M. melissophyllum* la extracción diaria de la totalidad del néctar por los insectos no incrementa la producción total de azúcar y no debe representar un coste adicional. En estas circunstancias, las flores más visitadas presentarían ventajas en la donación de polen y en las posibilidades de fecundación en los días de receptividad del estigma (véase, no obstante, KLINKHAMER & JONG, 1993).

En conclusión, diferentes ritmos de extracción de néctar en las flores de *M. melissophyllum*, en definitiva diferentes modelos de actividad de los polinizadores, modifican la producción de néctar sin que esto altere el peso total de azúcar producido.

#### AGRADECIMIENTOS

Pilar Amézquita nos ayudó en el trabajo de campo y Pedro Jordano y dos revisores anónimos mejoraron el manuscrito con sus comentarios.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAKER, H. C. & I. BAKER (1973). Some anthecological aspects of the evolution of nectar-producing flowers, particularly amino acid production in nectar. In: V. H. Heywood (ed.), *Taxonomy and Ecology*: 243-264. London.
- BAKER, H. C. & I. BAKER (1983). Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: C. E. Jones & R. J. Little (eds.), *Handbook of experimental pollination ecology*: 117-141. New York.
- CORBET, S. A. & E. S. DELFOSSE (1984). Honeybees and the nectar of *Echium plantagineum* L. in southeastern Australia. *Aust. J. Ecol.* 9: 125-139.
- CRUDEN, R. W. & S. M. HERMAN (1983). Studying nectar? Some observations on the art. In: B. Bentley & T. S. Elias (eds.), *The Biology of nectaries*: 223-241. New York.
- CRUDEN, R. W., S. M. HERMAN & S. PETERSON (1983). Patterns of nectar production and plant-pollinator co-evolution. In: B. Bentley & T. S. Elias (eds.), *The Biology of nectaries*: 80-125. New York.
- DAFNI, A. (1991). Advertisement, flower longevity, reward and nectar production in Labiatae. *Acta Horticulturae* 288: 340-346.
- DEVLIN, B., J. B. HORTON & A. B. STEPHENSON (1987). Patterns of nectar production of *Lobelia cardinalis*. *Am. Midl. Nat.* 117: 289-295.
- FEISINGER, P. (1983). Variable nectar secretion in a *Heliconia* species pollinated by Hermit hummingbirds. *Biotropica* 15: 48-52.
- GALEN, C. & R. C. PLOWRIGHT (1985). Contrasting movement patterns of nectar-collecting and pollen-collecting bumble bees (*Bombus terricola*) on fireweed (*Chaenamerion angustifolium*) inflorescences. *Ecol. Entomol.* 10: 9-17.
- GILBERT, F. S., N. HAINES & K. DICKSON (1991). Empty flowers. *Funct. Ecol.* 5: 29-39.
- GILL, F. B. (1988). Effects of nectar removal on nectar accumulation in flowers of *Heliconia imbricata* (Heliconiaceae). *Biotropica* 20: 169-171.
- GUITIÁN, J., P. GUITIÁN & J. M. SÁNCHEZ (1993). Reproductive biology of two *Prunus* species (Rosaceae) in the Northwest Iberian Peninsula. *Pl. Syst. Evol.* 185: 153-165.
- HAGLER, J. R., A. C. COHEN & G. M. LOPER (1990). Production and composition of Onion nectar and honey bee (Hymenoptera: Apidae) foraging activity in Arizona. *Environ. Entomol.* 19: 327-331.
- HERRERA, J. (1985). Nectar secretion patterns in southern Spanish mediterranean scrublands. *Israel J. Bot.* 34: 47-58.
- HODGES, S. A. (1993). Consistent interplant variation in nectar characteristics of *Mirabilis multiflora*. *Ecology* 74: 542-548.
- IZCO, J., J. AMIGO & J. GUITIÁN (1989). Composición, relaciones y sistematización de los bosques esclerófilos del noroeste ibérico. *Notiziario Fitosociologico Italiano* 22: 83-114.
- JORDANO, P. (1993). Pollination biology of *Prunus mahaleb* L.: deferred consequences of gender variation for fecundity and seed size. *Biol. J. Linn. Soc.* 50: 65-84.
- KLINKHAMER, G. L. & T. J. DE JONG (1993). Attractiveness to pollinators: a plant's dilemma. *Oikos* 66: 180-184.
- LOVETT-DOUST, J. & L. LOVETT-DOUST (1988). Sociobiology of plants. An emerging synthesis. In: J. Lovett-Doust & L. Lovett-Doust (eds.), *Plant Reproductive Ecology. Patterns and Strategies*: 5-29. New York.
- MARDEN, J. H. (1984). Intrapopulation variation in nectar secretion in *Impatiens capensis*. *Oecologia* 63: 418-422.
- McFARLAND, D. C. (1985). Flowering biology and phenology of *Banksia integrifolia* and *B. spinulosa* (Proteaceae) in New England National Park, N. S. W. *Aust. J. Bot.* 33: 705-714.
- MITCHELL, R. J. (1993). Adaptive significance of *Ipomopsis* aggregata nectar production. Observation and experiment in the field. *Evolution* 47: 25-35.
- MUÑOZ, A. & J. A. DEVESA (1987). Contribución al conocimiento de la biología floral del género *Lavandula* L. II. *Lavandula stoechas* L. subsp. *stoechas*. *Anales Jard. Bot. Madrid* 44(1): 63-78.
- NAVARRO, L., J. GUITIÁN & P. GUITIÁN (1993). Reproductive biology of *Petrocoptis grandiflora* Rothm. (Caryophyllaceae), a species endemic to Northwest Iberian Peninsula. *Flora* 188: 253-261.

- ORTEGA, A. & J. A. DEVESA (1993). Floral rewards in some Scrophularia species (Scrophulariaceae) from the Iberian Peninsula and the Balearic Islands. *Pl. Syst. Evol.* 184: 139-158.
- PERCIVAL, M. S. (1965). *Floral Biology*. Oxford.
- PETANIDOU, T. & D. VOKOU (1993). Pollination ecology of Labiatae in a phryganic (East mediterranean) ecosystem. *Amer. J. Bot.* 80: 892-899.
- PLEASANT, J. M. & S. J. CHAPLIN (1983). Nectar production rates in *Asclepias quadrifolia*: Causes and consequences of individual variation. *Oecologia* 59: 232-238.
- PRYS-JONES, O. & S. A. CORBET (1987). *Bumblebees*. Cambridge.
- PYKE, G. H. (1978). Optimal foraging in bumblebees and coevolution with their plants. *Oecologia* 36: 281-293.
- PYKE, G. H. (1991). What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature* 350: 58-59.
- PYKE, G. H. & N. M. WASER (1981). The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. *Biotropica* 13: 260-270.
- RATHCKE, B. J. (1992). Nectar distributions, pollinator behavior, and plant reproductive success. In: M. D. Hunter, T. Ohgushi & P. W. Price (eds.), *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*: 113-138. New York.
- REAL, L. & B. J. RATHCKE (1988). Patterns of individual variability in floral resources. *Ecology* 69: 728-735.
- REAL, L. & B. J. RATHCKE (1991). Individual variation in nectar production and its effect on fitness in *Kalmia latifolia*. *Ecology* 72: 149-155.
- ROUBICK, D. W. & S. L. BUCHMAN (1984). Nectar selection by *Melipona* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and the ecology of nectar intake by bee colonies in a tropical forest. *Oecologia* 61: 1-10.
- SEVERSON, D. W., E. V. NORDHEIM & E. H. ERICKSON (1987). Variation in nectar characteristics within soybean cultivars. *J. Apicult. Res.* 26: 156-164.
- SHMIDA, A. & R. KADMON (1991). Within-plant patchiness in nectar standing crop in *Anchusa strigosa*. *Vegetatio* 94: 95-99.
- SOUTHWICK, E. E., G. M. LOPER & S. E. SADWICK (1981). Nectar production, composition, energetics and pollinator attractiveness in spring flowers of western New York. *Amer. J. Bot.* 68: 994-1002.
- STILES, F. G. & C. E. FREEMAN (1993). Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica* 25: 191-205.
- SYSTAT, Inc. (1992). SYSTAT Statistics program version 5. Evanston (Illinois).
- THOMSON, J. D., M. A. MCKENNA & M. B. CRUZAN (1989). Temporal patterns of nectar and pollen production in *Aralia hispida*: implications for reproductive success. *Ecology* 70: 1061-1068.
- WASER, N. M. (1978). Competition for hummingbird pollination and sequential flowering time in two Colorado wildflowers. *Ecology* 59: 934-944.
- WILLSON, M. F. & J. AGREN (1989). Differential floral rewards and pollination by deceit in unisexual flowers. *Oikos* 55: 23-29.
- ZIMMERMAN, M. (1988). Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. In: J. Lovett-Doust & L. Lovett-Doust (eds.), *Plant reproductive ecology: Patterns and strategies*: 157-178. Oxford.
- ZIMMERMAN, M. & G. PYKE (1986). Reproduction in *Polemonium*: Patterns and implications of floral nectar production and standing-crop. *Amer. J. Bot.* 73: 1405-1415.

Acceptedo para publicación: 6-VII-1994