

**DEPRESIÓN EXOGÁMICA Y BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE
TALINUM PANICULATUM(JACQ.) GAERTNER
(PORTULACACEAE)**

Exogamic depression and reproductive biology of *Talinum paniculatum* (Jacq.)
Gaertner (Portulacaceae)

Rosanna VALERIO¹ y *Nelson RAMÍREZ²

¹Universidad de Oriente. Núcleo de Sucre, Escuela de Ciencias, Departamento de Biología. Cumaná, Venezuela.

²Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología Experimental, Centro de Botánica Tropical. Apdo. 48312, Caracas 1041A, Venezuela. * Autor para correspondencia.

RESUMEN

La biología reproductiva de *Talinum paniculatum* (Portulacaceae), una hierba hermafrodita, fue estudiada en un remanente de bosque semideciduo del Arboretum de la Escuela de Biología, Caracas, Venezuela. Las flores de *T. paniculatum* son actinomorfas, pequeñas, amarillas, y con una longevidad floral de cuatro horas, características que concuerdan con el tipo y tamaño de los visitantes florales, los cuales fueron principalmente abejas de diferentes familias (Apidae y Halictidae). La carga de polen depositada naturalmente sobre los estigmas fue 2,94 veces mayor que el número de óvulos por flor y el porcentaje de granos de polen germinados fue bajo (24,9%). La producción natural de frutos por flor y semillas por óvulo fue de 60,4% y 86,5%, respectivamente. Los bajos niveles de óvulos abortados y la ausencia de semillas abortadas contribuyeron a una producción de semillas formadas por óvulos por inflorescencia relativamente alta (52,3%). *T. paniculatum* exhibió un sistema de apareamiento con predominancia de autogamia, el cual estaba correlacionado con una baja relación polen/óvulo (136,1), baja asignación de biomasa masculina pre- (0,39) y post-cigótica (0,03) en la flor y una baja relación pericarpo/ semilla (0,57). La proporción de frutos y semillas producidos por autofertilización fue significativamente mayor que la proporción producida por fertilización cruzada, lo cual sugiere que altos niveles de autogamia pueden estar asociados a una depresión por exogamia que favorece la permanencia de genotipos altamente adaptados a parches de bosques aislados en zonas urbanas.

Palabras clave: Autogamia, depresión exogámica, polinización, producción de frutos, producción de semillas, carga de polen, melitofilia, mirmecocoria.

ABSTRACT

The reproductive biology of *Talinum paniculatum* (Portulacaceae), a hermaphrodite herb in a remnant of semideciduous forest in Caracas, Venezuela, was studied. Pollination biology, breeding system, and fruit and seed set were determined. The flowers were actinomorphic, yellowish, small, and live for only four hours. These floral traits were correlated with the pollinator types and sizes, which were represented by bees from different families (Apidae and Halictidae). Pollen load deposited naturally on the stigmas was 2.94 times larger than the number of ovule per flower, and the percentage of germination was 24.9%. The natural production of fruit per flower and seed per ovule was 60.4% and 86.5%, respectively. The lowest level of ovule abortion and the absence of seed abortion contributed to the relatively high level of seed produced per ovule per inflorescence (52.3%). *T. paniculatum* has a mating system biased toward autogamy, which is correlated with a low pollen/ovule ratio (136.1), low pre-(0.39) and post-cigotic (0.03) biomass allocation to male function in flower, and a low pericarp/seed ratio (0.57). The proportion of fruit and seed produced by self-pollination was significantly higher than the proportion produced by cross-pollination which suggest that high levels of autogamy may be associated with outbreeding depression, favouring genotypes highly adapted to small forest fragments located in urban areas.

Key words: Autogamy, outbreeding depression, pollination, bee pollination, fruit set, seed set, pollen load, melittophily, mirmecochory.

INTRODUCCIÓN

La autogamia es un mecanismo que asegura la reproducción, especialmente en aquellos casos en los que las visitas de los polinizadores son limitadas y las plantas son monocárpicas (Hagerup 1951; Baker 1955; Stebbins 1957; Richards 1986). En plantas anuales, las cuales sólo tienen una oportunidad para reproducirse y dejar descendencia y cuya supervivencia depende de las condiciones ambientales prevalecientes, la autofertilización puede resultar ventajosa (Proctor & Yeo 1979). Además, las especies autóгамas presentan características que promueven la producción de semillas por medio de la economía en la inversión de las estructuras reproductivas. Por ejemplo, las plantas autocompatibles autóгамas presentan una baja relación polen/óvulo (Cruden 1977, 2000) y una menor asignación de biomasa al androceo y perianto que al gineceo (Charlesworth & Charlesworth 1987).

Según Proctor & Yeo (1979) y Ricklefs & Miller (2000), la autofertilización es un tipo de mecanismo reproductivo que ofrece ventajas desde el punto de vista de la eficiencia reproductiva y apareció, aparentemente, en respuesta a una escasez de polinizadores. La autofertilización tiene la ventaja de asegurar, al menos en parte, la producción de semillas (Proctor & Yeo 1979). En muchas especies autóгамas el 90% de las semillas producidas contiene

embriones, mientras que en la mayoría de las plantas que se entrecruzan, relativamente pocos óvulos producen semillas (Richards 1986). En términos de producción de óvulos, la eficiencia reproductiva varía de 52 a 62% en especies auto-incompatibles y de 73 a 94% en poblaciones auto-compatibles, dándole así una ventaja a las especies autógamas de 3:2 (Solbrig & Rollins 1977).

En repetidas oportunidades se ha señalado que la autofertilización reduce la variación genética dentro de las poblaciones. De aquí que poblaciones exclusivamente autógamas no son comunes (Richards 1986; Charlesworth & Charlesworth 1987) ya que siempre existe, en todas éstas, una cierta cantidad de entrecruzamiento lo cual evita o anula por completo la depresión por endogamia. Además, la selección natural conserva los alelos recesivos perjudiciales en muy bajas frecuencias de tal manera que si la homocigosis es muy alta, los alelos perjudiciales son eliminados por selección natural cuando se hacen homócigos.

Actualmente no se conocen trabajos relacionados con la biología reproductiva de *T. paniculatum*; sin embargo, la relación entre la fecundidad, sobrevivencia y operación del metabolismo ácido crasuláceo de *T. triangulare* fue investigado (Taisma & Herrera 1998). El objetivo de este trabajo fue evaluar las características asociadas a la reproducción de *Talinum paniculatum* y su influencia en la eficiencia reproductiva, y comprobar las relaciones que se establecen entre sistema reproductivo, forma de vida, sistema de polinización y otros caracteres morfológicos y ecológicos asociados a la estrategia reproductiva.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

La población de *Talinum paniculatum* estudiada procede de un sector del Arboretum de la Escuela de Biología, Colinas de Bello Monte, Caracas (10° 30' Lat. N, 66° 53' Long. O). Esta zona representa un remanente secundario de Bosque Ombrófilo Semidecíduo, con una elevación de 1100 m snm, una temperatura media de 18,0 a 24,0 °C y un nivel de precipitación de 1000-2200 mm. De acuerdo a las observaciones fenológicas, *T. paniculatum* es una planta geófito, en la cual desaparece la parte aérea durante el período seco.

Un total de 70 individuos de *T. paniculatum*, una hierba perenne, hermafrodita, cosmopolita, comúnmente presente en regiones tropicales (Centro y Sur América) fueron empleados en el presente estudio. Las plantas son erguidas, de 30-80 cm de alto, tallos cortos y raíces tuberosas. Las flores son pequeñas, rosadas o amarillas, agrupadas en una panícula terminal; el fruto es una cápsula de color verde claro cuando joven y verde oscuro al

madurar. Esta especie habita en lugares soleados o sombreados. En Venezuela se distribuye frecuentemente en zonas calientes (Schnee 1960). En algunos países como la China se le atribuyen propiedades medicinales.

Biología floral

La morfología floral se determinó de acuerdo a Leppik (1977). La caracterización de cada parte floral así como el tipo morfológico de inflorescencia se realizó según Radford (1974). Las dimensiones florales se determinaron según Ramírez (2000) quien considera el diámetro externo (dos medidas perpendiculares entre los extremos de la unidad de polinización), el diámetro interno (dos medidas perpendiculares de la sección interna de la flor) y el largo floral (longitud desde la base de la flor hasta el ápice). Estas medidas poseen un significado ecológico en el sentido de que pueden favorecer o restringir la visita de determinados polinizadores. Una medida adicional, la distancia antera-estigma, permite conocer la presencia de hercogamia, atributo que evita la interferencia polen-estigma y promueve la polinización cruzada. La longevidad floral se determinó desde la hora exacta en que ocurría la apertura de la flor (hora de anthesis) y la hora en la cual ocurría el cierre floral. La presencia de néctar fue establecida por medio de observaciones con una lupa de campo, a intervalos de una hora durante la vida de la flor. Además, se determinó si la expresión sexual masculina y femenina ocurrían simultáneamente (adicogamia) o se expresaban desfasadas en el tiempo (dicogamia).

Polinización

Los visitantes florales fueron capturados durante cinco días de observación, para un total de 20 horas. Éstos fueron identificados, medidos en su longitud y examinados cuidadosamente para determinar el lugar de transporte y abundancia de polen transportado. La frecuencia de visitas para cada especie de visitante fue establecida para el tiempo de observación. Posteriormente, se discriminó entre visitantes florales y polinizadores de acuerdo a: abundancia de polen adherida al insecto, contacto de la carga de polen con el estigma durante la visita y la relación del tamaño de la flor (diámetro) con la del visitante floral (Ramírez , en prensa).

Eficiencia reproductiva

El número de óvulos por flor fue contado directamente bajo microscopio estereoscópico en 100 flores en anthesis o yemas bien desarrolladas, y el número de semillas totales por fruto en 100 frutos maduros. El número de semillas abortadas por fruto se determinó discriminando del total de semillas por fruto, aquellas semillas mal formadas, de tamaño reducido, aplastado o carente de embrión (semillas abortivas) (Ramírez 1992). La fracción de

semillas abortadas se calculó dividiendo el número de semillas abortadas por fruto entre el número promedio de semillas por fruto. La producción de semillas por óvulo fue determinada dividiendo el número promedio de semillas por fruto entre el número promedio de óvulos por flor. El número de flores por inflorescencia y frutos por infrutescencia se determinó por contaje directo en 70 inflorescencias. La producción de frutos por flor fue determinada dividiendo el número promedio de frutos por infrutescencia entre el número promedio de flores por inflorescencia. La eficiencia global o fecundidad porcentual fue estimada de la siguiente forma: restando al número de semillas por fruto, el número de semillas abortadas por fruto; a continuación este resultado se multiplicó por el número promedio de frutos por infrutescencia y el valor obtenido se dividió entre el producto de multiplicar el número de óvulos/flor por el número promedio de flores por inflorescencia; finalmente el resultado fue expresado porcentualmente (Ramírez 1992).

Biomasa de frutos y semillas

El peso fruto y peso semilla se estimó en 20 unidades previamente colocadas en una estufa a 40°C durante 4 semanas. La relación pericarpo/semilla proporciona el costo total de producción del total de semillas promedio por fruto relativo al pericarpo promedio por fruto. La relación pericarpo/semilla aporta información sobre la inversión de la biomasa en el pericarpo del fruto (materna) relativa a la inversión de biomasa en progenie. La relación pericarpo/semilla se estimó restando al peso promedio del fruto, el peso de semillas por fruto y el resultado obtenido se dividió entre el peso de semillas por fruto. El peso de las semillas por fruto se determinó multiplicando el peso promedio de las semillas por el número de semillas por fruto.

Biomasa floral

El cáliz, corola, androceo y gineceo de 20 flores fueron separados y secados en una estufa a 40 °C hasta peso constante. El peso de la flor se estimó sumando los pesos secos promedios obtenidos de cada verticilo floral. Tres índices de la inversión masculina (androceo) fueron estimadas a partir de las biomasa de los verticilos florales: 1. la relación biomasa androceo/biomasa gineceo, 2. la biomasa masculina relativa fue estimada de acuerdo a la fórmula $M_1 = a/(a+g)$, donde a y g son los pesos secos promedios del androceo y gineceo respectivamente (Schoen 1982), y 3. la biomasa masculina post-cigótica fue estimada como $M_2 = a/(a+s)$, donde a representa el peso seco del androceo y s el peso total de semillas por fruto (Ramsey 1993).

Relación polen-óvulo

El número de granos de polen por antera se determinó de acuerdo al procedimiento de Lloyd (1965). Un total de cuatro preparaciones fueron

realizadas. En cada preparación se utilizaron cinco anteras provenientes de diferentes plantas. El número de granos de polen por flor se estimó multiplicando el número de granos de polen por antera por el número promedio de anteras por flor. La relación polen-óvulo se calculó dividiendo el número de granos de polen por flor entre el número promedio de óvulos por flor.

Carga de polen y germinación

La carga de polen sobre los estigmas y el porcentaje de germinación del polen se determinaron directamente en los estigmas. Un total de 20 estigmas expuestos a polinización natural fueron colectados tres horas después de la antesis. Los estigmas fueron colocados en portaobjetos a los cuales se añadió una gota de fluoroglucinol y una gota de glicerina acuosa 50:50. Estas muestras fueron cubiertas con un cubreobjetos y selladas. El número total de granos de polen y los tubos polínicos desarrollados en cada estigma fueron contados para cada muestra.

Estrategia reproductiva

En 10 individuos se realizaron pruebas de polinización automática, autofertilización, fertilización cruzada y agamospermia, siguiendo la metodología descrita por Ruiz-Zapata & Arroyo (1978). Para la prueba de polinización automática, se tomaron 20 yemas por individuo las cuales fueron aisladas en bolsas de material sintético hasta la producción de frutos. Para la autofertilización se aislaron cinco yemas por individuo un día antes de la apertura floral y fueron autopolinizadas durante la antesis. Para la prueba de fertilización cruzada fueron utilizadas seis yemas por individuo; las yemas fueron emasculadas antes de la antesis floral y polinizadas con polen proveniente de flores de otros individuos durante la antesis. La prueba de agamospermia fue realizada en cinco yemas florales por individuo, las cuales fueron aisladas después de la emasculación. Para cada tratamiento se contó el número de frutos y de semillas producidas.

Biología de diseminación

Los frutos y semillas fueron caracterizados morfológicamente, incluyendo las dimensiones y estructuras asociadas a la diseminación. En este último caso, se examinaron las características de estructuras y excrescencias por medio de análisis histoquímicos. Además, se observó la presencia de agentes de dispersión en condiciones de campo durante el período de producción de frutos maduros.

Estadística

La producción de frutos fue comparada entre diferentes tratamientos con la prueba estadística G (Sokal & Rohlf 1998), basada en la distribución de frecuencias de frutos producidos y no producidos en relación al total de flores entre pruebas experimentales. De manera similar, la producción de semillas relativa al número de óvulos bajo experimentación, fue establecida entre las pruebas reproductivas. El número de óvulos por prueba fue determinado multiplicando el número de flores bajo experimentación por el promedio de óvulos por flor.

RESULTADOS

Biología floral

Las flores de *T. paniculatum* son amarillas, actinomorfas, no producen néctar y están agrupadas en inflorescencias de tipo panícula. La longevidad de las flores fue de 4 h, produciéndose la antesis a las 15:00 h y el cierre a las 19:00 h. La antesis se produjo de manera sincrónica, con un número promedio de flores abiertas por inflorescencia muy bajo ($N = 7,48 = 2,91\%$) con respecto al número promedio de flores por inflorescencia ($N = 257,93$). Las dimensiones florales fueron: diámetro externo ($X = 8,43$ mm; $DS = 0,67$), diámetro interno ($X = 4,26$ mm; $DS = 0,54$) y largo ($X = 3,39$ mm; $DS = 0,25$). En un total de diez flores examinadas durante la antesis, las anteras estaban al mismo nivel que el estigma, lo cual indica la condición no hercógama de las flores.

Polinización

Las flores de *T. paniculatum* fueron visitadas por siete especies de insectos pertenecientes al orden Hymenoptera y distribuidas en las familias Apidae, Halictidae, Vespidae y Megachilidae. La tasa de visitas fue muy baja (11 insectos en 20 h de observación en un parche de 23 individuos) ([Tabla 1](#)). Las abejas transportaron el polen en la cabeza, tórax, abdomen y/o patas siempre en posición ventral (transporte esternotróbico); las avispas lo transportaron sólo en alas y patas. Las abejas presentaron una longitud del cuerpo cercana al diámetro interno de la flor ([Tabla 1](#)). Las dos especies de avispas observadas no se consideran polinizadores.

Tabla 1. Especies visitantes, dimensiones del cuerpo, sitio de transporte de polen y frecuencia de visitas a *T. paniculatum*.

Orden	Familia	Especie	Largo del cuerpo (mm)	Sitio de transporte [#]	Nº de visitas en 20 h	Tipo de actividad
Hymenoptera						
	Halictidae		5,6	Patas ¹	2	Polinizador
	Apidae					
		<i>Trigona angustilata</i>	4,0	Tórax ¹	2	Polinizador
		<i>Nannotrigona testaceicornis</i>	3,0	Abdomen ¹	1	Polinizador
		<i>Trigona (Plebia) sp.</i>	4,0	Cabeza Abdomen ¹	2	Polinizador
	Vespidae					
		<i>Polibia ignobilis</i>	11,1	Alas Abdomen ²	1	Visitante
		<i>Polibia scrobalis</i>	8,0	–	2	Visitante
	Megachilidae					
		<i>Hypanthidium sp.</i>	6,3	Patas ¹ Abdomen ¹	1	Polinizador

[#] Abundancia de polen, 1= abundante, 2= escaso

Producción de frutos y semillas

La producción natural de frutos por flor y semillas por óvulo fue de 60,4% y 86,5%, respectivamente. Los bajos niveles de óvulos abortados y la ausencia de semillas abortadas contribuyeron a una producción de semillas formadas por óvulos por inflorescencia relativamente alta (52,3%).

Asignación de biomasa a las estructuras reproductivas

El peso seco del fruto fue 7,10 mg (DS = 3,04) y el peso seco de la semilla fue 0,27 mg (DS = 0,18). La relación pericarpo/semilla fue baja (0,57) e indica que existe una mayor inversión de biomasa en la producción de semillas que en la producción del pericarpo del fruto. La fracción de biomasa asignada a cada verticilo floral fue similar para el cáliz, corola y gineceo, y menor para el androceo (Tabla 2). La relación biomasa reproductiva/biomasa vegetativa fue de 0,84 indicando un balance entre estos verticilos. En contraste, la relación biomasa androceo/biomasa gineceo fue de 0,64, la biomasa masculina relativa a la biomasa reproductiva de la flor fue 0,39 y la biomasa reproductiva masculina postcigótica fue aún menor (0,03). Estos índices evidencian una

mayor asignación a la biomasa femenina comparada con la biomasa masculina de la flor.

Tabla 2. Valores de biomasa seca de los verticilos florales de *Talinum paniculatum*.

	Peso (mg)		Porcentaje (%)
	\bar{X}	DS	
Cáliz	0,235	0,093	27,17
Corola	0,235	0,013	27,17
Androceo	0,155	0,051	17,92
Gineceo	0,240	0,0123	27,75
Flor	0,865	-	-

Relación polen-óvulo

La relación polen-óvulo (136,14) estuvo asociada a un bajo número de granos de polen por antera y un alto número de óvulos por flor ([Tabla 3](#)).

Tabla 3. Número de estambres por flor, número de granos de polen por antera y por flor, número de óvulos por flor y relación polen/óvulo de *T. paniculatum*.

Variables	N	Rango	\bar{X}	DS
Nº estambres/flor	20	12 - 21	16,90	2,8848
Nº granos de polen/antera	20	100 - 300	155,00	74,1619
Nº granos de polen/flor	-	-	2619,50	-
Nº óvulos/flor	100	14 - 24	19,24	2,0798
Relación polen/óvulo	-	-	136,14	-

Estrategia reproductiva

Las pruebas reproductivas indican que *T. paniculatum* es una especie autocompatible ([Tabla 4](#)). La proporción de semillas producidas por autofertilización fue significativamente mayor que la proporción de semillas producidas por polinización automática, encontrándose diferencias altamente significativas ($G = 50,08$, $P < 0,0001$). No obstante, la proporción de frutos no varía entre estos dos tipos de pruebas ($G = 2,22$, n.s.). Las proporciones de frutos ($G = 6,32$, $P < 0,02$) y semillas ($G = 377,82$; $P < 0,0001$) producidos por autofertilización fueron significativamente mayores que las proporciones producidas por polinización cruzada ([Tabla 4](#)). Todo esto demuestra que *T. paniculatum* es autocompatible y que se reproduce predominantemente por autofertilización.

Tabla 4. Resultados de las pruebas experimentales reproductivas de *T. paniculatum*.

Prueba aplicada	Nº flores	Frutos producidos Nº (%)	Semillas producidas Nº (%)	Nº óvulos por prueba	% semillas producidas
Agamospermia	50	0 (0,00)	0 (0,00)	962	0
Polinización automática	200	113 (56,50)	1405 (36,58)	3848	36,51
Autopolinización	50	34 (68,00)	472 (49,06)	962	49,06
Polinización cruzada	65	29 (44,61)	150 (11,99)	1250,6	11,99

Germinabilidad de los granos de polen

El número promedio de granos de polen depositados sobre los estigmas después de tres horas de anthesis fue de 56,70 (N = 20). Este valor fue 2,94 veces mayor al número promedio de óvulos por flor ([Tabla 3](#)). Sin embargo, el número promedio de granos de polen germinados fue de 14,10 lo que representa un bajo nivel de germinación (24,9%).

Biología de la diseminación

El fruto de *T. paniculatum* es una cápsula tricarpelar y unilocular en la cual la dehiscencia se produce por los sitios de unión de cada carpelo. El color del fruto en la etapa juvenil es verde claro y en la etapa adulta es verde oscuro. Cuando abre, el fruto deja expuestas las semillas las cuales caen al suelo o son llevadas a menos de un metro por el viento. Aunque no fueron observados agentes bióticos de dispersión, aparentemente las semillas están adaptadas a la dispersión por hormigas. Una pequeña carnosidad persiste muy cerca del funículo, la cual resultó rica en grasas en la prueba histoquímica con sudán III, característica típica de especies mirmecócoras (van der Pijl 1972).

DISCUSIÓN

Las características florales han sido asociadas comúnmente con el tipo de polinización y estrategia reproductiva. *T. paniculatum* presentó flores de forma de tazón, polisimétricas, amarillas, tamaño pequeño, ausencia de secreción de néctar, ausencia de olor y una reducida cantidad de flores abren por inflorescencia por día. Estos atributos sugieren poca atraktividad, baja especialización en la polinización, y es señalado como un mecanismo que facilita la recolección del polen (Leppik 1977). Además, Endress (1996) sugiere que insectos pequeños polinizan este tipo de flores, y destaca que algunas especies como el género *Trigona* inducen la deposición del polen sobre los estigmas de la misma flor, fenómeno que parece ocurrir durante las

visitas de especies de Apidae y Halictidae a *T. paniculatum*. Este comportamiento puede promover la autogamia. Lloyd & Schoen (1992) reconocen que el comportamiento de los polinizadores puede haber favorecido la autopolinización.

Frecuentemente las plantas autógamas exhiben flores con rasgos poco llamativos para los posibles visitantes; esto es, tamaño reducido, ausencia de nectarios y colores opacos (Faegri & van der Pijl 1979). Estas características florales concuerdan con la condición autógama de *T. paniculatum*. Por otra parte, Hagerup (1951), Baker (1955), Stebbins (1957), Richards (1986) y Schoen & Brown (1991), han señalado que la autogamia es un mecanismo que asegura la reproducción, especialmente en especies donde las visitas de los polinizadores son limitadas. En este sentido, la baja tasa de visitas de las especies polinizadoras concuerda con la autogamia en *T. paniculatum*.

La proporción de semillas producida por autofertilización fue significativamente mayor que la producida por fertilización cruzada. Este resultado sugiere depresión por autogamia en *T. paniculatum*. La dehiscencia precoz de las anteras, la condición no hercógama y la adicogamia pueden también favorecer la autogamia al ocasionar un bloqueo de los estigmas con polen propio. La depresión por exogamia no es un fenómeno común y ha sido reseñada en especies anuales con genotipos altamente adaptados a su ambiente (Parker 1992) y en una hierba perenne (*Hypoxis decumbens*) en el mismo remanente de bosque (Raimúndez & Ramírez 1998). Es notorio que *H. decumbens* y *T. paniculatum*, presentes en la misma comunidad, son dispersadas por hormigas, mecanismo de diseminación a corta distancia, lo cual podría favorecer la formación de parches y mantener un genotipo altamente adaptado a este tipo de bosque secundario aislado en zonas urbanas. La capacidad de producir frutos y semillas por autogamia pudo haber evolucionado como una manera de mantener un genotipo altamente adaptado a su ambiente, tal como es sugerido por Stebbins (1957), Richards (1986) y Parker (1992). Es posible que la autogamia en *T. paniculatum* haya evolucionado como un mecanismo que garantiza la reproducción, sin descartar la presencia de bajos niveles de fertilización cruzada como una forma de evitar la posibilidad de depresión por autofertilización. Lo más común es que no se presenten poblaciones exclusivamente autógamas porque un mínimo nivel de entrecruzamiento es necesario para evitar o anular por completo el proceso conocido como depresión por autogamia.

Además de las características señaladas, *T. paniculatum* presentó otros atributos asociados con la condición autógama: 1. la baja relación polen/óvulo corresponde con los valores señalados para especies autógamas (Cruden 1977, 2000), 2. la baja asignación relativa de biomasa del androceo pre- y post-cigótica muestran que las estructuras sexuales están asociadas a la condición autógama; en este sentido se ha planteado que la asignación de biomasa

masculina floral tiende a disminuir con el incremento de los niveles de autocompatibilidad (Charlesworth & Charlesworth 1987), y 3. la baja relación pericarpo/semilla indica que hay un bajo costo de inversión materna (pericarpo) relativa a la inversión en la progenie (semillas), el conflicto materno-progenie está minimizado y en consecuencia los miembros de la progenie tienen los recursos para su desarrollo. El uso más económico de los recursos maternos ocurre empaquetando tantas semillas como sea posible, reduciendo el costo de la pared del fruto (Bookman 1984; Lee 1984). Una adecuada producción de semillas y bajos niveles de aborto de óvulos y semillas son esperados en especies con una baja relación pericarpo/semilla (Ramírez 1993), tal como ocurre en *T. paniculatum*. Las tendencias observadas sugieren que estos tres atributos han evolucionado conjuntamente con la autogamia, los cuales tienden a minimizar los costos reproductivos y maximizar la eficiencia reproductiva.

En general, la producción de frutos de *T. paniculatum* fue alta (60,4%), valor que coincide con los resultados de frutos producidos en plantas hermafroditas (42,1%) y plantas hermafroditas auto-compatibles (72,5%) (Sutherland & Delph 1984). Además, la elevada producción de frutos podría ser explicada por la relación entre forma de vida y eficiencia reproductiva. Las plantas herbáceas presentan una mayor producción de semillas en comparación con plantas de otras formas de vida (Ramírez 1993). Por otra parte, los altos niveles de autogamia asociados a una alta proporción de granos de polen depositados sobre los estigmas, promueven una elevada producción de frutos y semillas (Routley et al. 1999). A pesar de las bajas tasas de visita, bajos niveles de germinación de los granos de polen y corta longevidad floral, la producción de frutos y semillas de *T. paniculatum* fue ligeramente alta asociada a la condición autógena y al bajo peso de frutos y semillas. Especies con frutos y semillas costosos presentan altos niveles de aborto (Ramírez 1992). Sin embargo, una fracción importante de frutos son abortados. Probablemente, algunas características diferentes al sistema reproductivo y polinización son responsables de este nivel de aborto. Ramírez & Berry (1993) encontraron que los niveles de flores-frutos abortados eran mayores en inflorescencias de tipo panícula en comparación con otros tipos morfológicos de inflorescencia. Probablemente la inflorescencia de tipo panícula de *T. paniculatum* está relacionada con el aborto de flores-frutos.

AGRADECIMIENTO

Gracias a L. Galeto y dos árbitros anónimos por los comentarios y sugerencias. El primer autor agradece a la Universidad de Oriente por el financiamiento otorgado. Agradecemos a la Sra. I. Caraballo y Lic. S. Mosqueda por su valiosa colaboración en las actividades de campo. Este trabajo es el producto de la asignatura Biología Reproductiva de Angiospermas, Postgrado en Botánica, Universidad Central de Venezuela.

BIBLIOGRAFÍA

1. Baker, H. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution* 9: 347-348.
2. Bookman, S.S. 1984. Evidence for selective fruit production in *Asclepias*. *Evolution* 38: 72-86.
3. Charlesworth, D. & B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 237-268.
4. Cruden, R. 1977. Polen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
5. Cruden, R. 2000. Pollen grains: why so many. *Pl. Syst. Evol.* 222: 143-165.
6. Endress, P. 1996. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, London.
7. Faegri, K. & L. Van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. Third Revised Edition. Pergamon Press, London.
8. Hagerup, O. 1951. Pollination in the Faroes-In spite of rain and poverty in insects. *D. Kgl. Danske. Vidensk. Selsk. Biol. Medd.* 17: 1-10.
9. Leppik, E. 1977. Floral evolution in relation to pollination ecology. Today & Tomorrow's Printer and Publishers, New Delhi.
10. Lee, T. D. 1984. Effects of seed number per fruit on seed dispersal in *Cassia fasciculata* (Caesalpinaceae). *Bot. Gaz.* 145: 136-139.
11. Lloyd, D. 1965. Evolution of self-compatibility and racial differentiation in *Leavenworthia* (Cruciferae). *Contr. Gray Herb.* 195: 3-134.
12. Lloyd, D. & D. Schoen. 1992. Self and cross fertilization in plants. I. Functional dimensions. *Int. J. Pl. Sci.* 153: 358-369.
13. Parker, M. 1992. Outbreeding depression in a selfing annual. *Evolution* 46: 637-841.
14. Proctor, M. & P. Yeo. 1979. The pollination of flower. Williams Collins Sons & Co. Ltd. London.
15. Radford, A., W. Dickinson, J. Massey & C. Bell. 1974. Vascular Plant Systematics. Harper & Son, Publishers, New York, U.S.A.

16. Raimúndez, E. & N. Ramírez. 1998. Estrategia reproductiva de una hierba perenne: *Hypoxis decumbens* (Hypoxidaceae). *Rev. Biol. Trop.* 46: 555-565.
17. Ramírez, N. 1992. Las características de las estructuras reproductivas, niveles de aborto y semillas producidas. *Acta Ci. Venez.* 43: 167-177.
18. Ramírez, N. 1993. Producción y costo de frutos y semillas entre formas de vida. *Biotropica* 25: 151-159.
- 19.- Ramírez, N. 2000. Dimensiones funcionales asociadas a la unidad de polinización: flores e inflorescencias. XIV Congreso Venezolano de Botánica. p. 43. Instituto Pedagógico de Caracas.
20. Ramírez, N. [en prensa]. Ecology of pollination in a tropical Venezuelan savanna. *Pl. Ecol.*
21. Ramírez, N. & P. Berry. 1993. Producción y costo de frutos y semillas relacionadas a los tipos morfológicos de frutos, unidad de dispersión y síndromes de dispersión. *Ecotropicos* 6: 43 -61.
22. Ramírez, N. & P. E. Berry. 1995. Producción y costo de frutos y semillas relacionadas a las características de las inflorescencias. *Biotropica* 27: 190-205.
23. Ramsey, M. 1993. Floral morphology, biology and sex allocation in disjunct populations of christmas bell (*Blandfordia grandiflora*, Liliaceae) with different breeding systems. *Australian J. Bot.* 41: 749-762.
24. Richards, A. 1986. *Plant Breeding Systems*. George Allen & Unwin (Publishers) Ltd., London.
25. Ricklefs, R. & G. Miller. 2000. *Ecology*. Fourth Edition. Freeman and Company, New York.
26. Routley, M., K. Marraganis & C. Eckert. 1999. Effect of population size on the mating system in a self-compatible autogamous plant, *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae). *Heredity* 82: 518-528.
27. Ruiz-Zapata, T. & M. Arroyo. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221-230.
28. Schnee, L. 1960. Plantas comunes de Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela*. Maracay.
29. Schoen, D.J. 1982. Male reproductive effort and breeding system in a hermaphrodite plant. *Oecologia* 53: 255-257.

30. Schoen, D. & A. Brown. 1991. Whole and part-flower self-pollination in *Glycine clandestina* and *G. argyrea* and the evolution of autogamy. *Evolution* 45: 1651-1664.
31. Sokal, R. & F. Rohlf. 1998. *Biometry*. Third Edition. W.H. Freeman and Company, New York.
32. Solbrig, O. & R. Rollins. 1977. The evolution of autogamy in species of the mustard genus *Leavenworthia*. *Evolution* 31: 265-281.
33. Stebbins, G. 1957. Self-fertilization and population variability in the higher plants. *Amer. Naturalist* 91: 337-354.
34. Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit set: What controls fruit-flower ratios in plant? *Evolution* 40: 117-128.
35. Sutherland, S. & L. Delph. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit set. *Ecology* 65: 1093-1104.
36. Taisma, M.A. & A. Herrera. 1998. A relationship between fecundity, survival and the operation of crassulacean acid metabolism in *Talinum triangulare*. *Canad. J. Bot.* 76: 1908-1915.
37. van der Pijl, L. 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer Verlag. New York.