

Morfometría de unidades de inflorescencia, Flores y políades en especies de la tribu ingeae (mimosoideae).

Morphometry of inflorescence units, flowers and polyads in species of the Tribe ingeae (mimosoideae).

María Angélica TAISMA

Instituto de Biología Experimental Centro de Botánica Tropical, Laboratorio de Atracheophyta y Tracheophyta Universidad Central de Venezuela Instituto de Biología Experimental, Calle Suapure, Colinas de Bello Monte. Caracas, Venezuela. ataisma@cantv.net

RESUMEN

Se realizó un estudio morfométrico en espigas y racimos (IA), inflorescencias capitadas globosas (ICG) e inflorescencias capitadas umbeliformes (ICU) en 19 especies de los géneros *Albizia*, *Calliandra*, *Enterolobium*, *Inga*, *Pithecellobium*, *Zapotecay* *Zygia* de la tribu Ingeae (Mimosoideae). Se encontró que las IA presentaron flores hermafroditas y políades homomórficas de entre 24 y 32 granos de polen, y las ICG flores hermafroditas y políades homomórficas y heteromórficas con entre 16 y 24 granos de polen. Las ICU fueron hermafroditas o andromonoicas y presentaron políades predominantemente heteromórficas de entre 7 y 16 granos de polen. Se encontraron correlaciones significativas y positivas entre las dimensiones del raquis y el número total de flores por inflorescencia, número de estambres por flor, número de estambres por inflorescencia, número de granos de polen por flor, número de granos de polen por inflorescencia, número de óvulos por ovario, número de óvulos por inflorescencia y relación P/O. Un análisis de varianza permitió determinar diferencias significativas en variables cuantitativas relacionadas con las dimensiones del raquis, dimensiones de las flores, producción de polen y producción de óvulos entre IA, ICG y ICU. No se encontró predominio de la condición andromonoica en las inflorescencias capitadas. Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que existen relaciones morfométricas significativas entre las dimensiones del raquis de las inflorescencias de especies de Ingeae y variables cuantitativas relacionadas con la asignación de recursos a las estructuras masculinas y femeninas de la inflorescencia.

Palabras clave: Inflorescencias, Ingeae, Mimosoideae, Morfología, Morfometría

ABSTRACT

A morphometric study was done for spikes and racemes (IA), globose capitate inflorescences (ICG) and umbeliform capitate inflorescences (ICU) for 19 species of the genera *Albizia*, *Calliandra*, *Enterolobium*, *Inga*, *Pithecellobium*, *Zapoteca* and *Zygia*, Tribe Ingeae (Mimosoideae). IA inflorescences showed hermaphrodite flowers and homomorphic polyads with 24–32 pollen grains. ICG inflorescences showed hermaphrodite flowers and a mixture of heteromorphic and homomorphic polyads with 16–24 pollen grains. ICU inflorescences were hermaphrodite or andromonoic and showed a majority of heteromorphic polyads with 7–16 pollen grains. Positive and significant regression coefficients were found between raquis dimensions and

flower number per inflorescence, stamen number per flower, stamen number per inflorescence, pollen grains per flower, pollen grains per inflorescence, ovule number per ovary, ovule number per inflorescence, and P/O. An ANOVA test showed significant differences in morphometric variables related with rachis size, flower size, pollen and ovule production between IA, ICG and ICU. No prevalence of the andromonoecious condition was found for capitate inflorescences. Results suggest morphometric relationships between rachis size of Ingeae species and quantitative variables related to resource allocation to male and female inflorescence structures.

Key words: Inflorescences, Ingeae, Mimosoideae, Morphology, Morphometry

INTRODUCCION

En la literatura de Mimosoideae el término inflorescencia se refiere, generalmente, a los complementos racemosos o capitados en que consiste el sistema floral (Barneby 1991). Esta definición concuerda con el concepto de unidad de inflorescencia (UI), el menor nivel de agregación de las flores en estructuras discretas que se repiten para formar el total de flores de la planta (Fishbein & Venable 1996). Se ha sugerido que las UI capitadas de Mimosoideae derivaron de inflorescencias alargadas, racemosas o espigadas (Elias 1981; Wyatt 1982; Weberling 1992; Barneby 1991). A pesar de la aparente generalidad de esta secuencia, algunas observaciones sugieren que la caracterización de las UI en Mimosoideae podría ser más compleja debido a la frecuente presencia de estadios intermedios. En muchas especies de la tribu Ingeae la UI es un racimo o una espiga, ocasionalmente larga y laxa, pero más frecuentemente condensada, aparentando un corimbo umbeliforme cuando las flores son pediceladas o un capítulo hemisférico o sub-esférico, cuando son sésiles (Nielsen 1981; Barneby & Grimes 1996). Desde el punto de vista ontogenético, las espigas y umbelas racemosas serían racimos modificados, absolutamente indistinguibles de éstos en los primeros estadios de desarrollo (Tucker 1987). Esto significaría que la diferenciación de un capítulo o de una inflorescencia alargada podría responder, tan sólo, al crecimiento diferencial del raquis entre la inserción de las flores (Barneby 1991). La mayoría de las descripciones morfológicas de las inflorescencias y UI en Ingeae corresponden a su tipo morfológico aparente, siendo muy escasos los estudios que hacen referencia a aspectos morfométricos detallados.

La variabilidad de las estructuras reproductivas en Mimosoideae se refleja también en la sexualidad de las especies, pudiendo diferir entre flores de la misma UI (Elias 1981; Tucker 1987). En la tribu Ingeae se ha encontrado que las UI pueden ser dimórficas por la producción de flores masculinas y hermafroditas (Barneby 1991). La andromonoecia, un sistema sexual derivado en Mimosaceae (Elias 1981; Kenrick & Knox 1990; Tucker 1987; Barneby 1991; Holsinger 1992), podría estar presente en la mitad de los géneros (Arroyo 1981). Hasta ahora se ha aceptado la propuesta de Arroyo (1981), con base en el estudio de 34 especies, de que los géneros andromonoicos en Mimosoideae tienen con mayor frecuencia UI capitadas. Sin embargo, no hay datos concretos que establezcan la relación entre la expresión sexual y el tipo morfológico de inflorescencia o variables morfométricas de las inflorescencias de Mimosoideae.

Otro aspecto particular de las estructuras reproductivas en Mimosoideae es que el polen es liberado, en la mayoría de las especies, en unidades permanentemente compuestas que reciben el nombre general de políades (Guinet 1981; Niezgoda *et al.* 1983; Guinet & Rico 1988; Caccavari & Dome 2000). Una característica aparentemente única, no encontrada en otras angiospermas, es la presencia de ornamentación diferencial en los granos de polen que conforman una única políade

(Guinet 1981). Así, algunas especies pueden tener políades con granos de polen sin ornamentación en la exina (políades homomórficas) o políades en las cuales la ornamentación de la exina en algunos granos de polen tiene patrones determinados de valor diagnóstico (políades heteromórficas). Igualmente, las políades pueden ser simétricas o asimétricas en función de la organización en planos de polaridad de los granos de polen (Guinet 1981; Caccavari & Dome 2000). A excepción de los estudios detallados para especies de la tribu Acaciae (Caccavari & Dome 2000), son escasos los análisis que relacionen las características de las políades con aspectos morfológicos de las inflorescencias de Mimosoideae y, específicamente, en la tribu Ingeae (Guinet & Rico 1988). El presente estudio tiene como finalidad establecer tendencias y relaciones entre el tipo morfológico de inflorescencia, variables morfométricas de las flores en inflorescencias y características de las políades en especies de la tribu Ingeae.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal

Se colectó material vegetal de 19 especies de la tribu Ingeae en diferentes localidades de Venezuela ([Tabla 1](#)). Las muestras botánicas fueron depositadas en el Herbario Nacional de Venezuela (VEN). Se colectaron inflorescencias que fueron preservadas inmediatamente en isopropanol 70%.

Tabla 1. Datos de colección del material vegetal estudiado.

| Taxón | Identificación | Datos de Colección | Estado |
|---|----------------|------------------------------|------------------------------------|
| <i>Albizia guachapele</i> (Kunth) Dugand | PGUA | Taisma 025 | Guárico |
| <i>A. lebbeck</i> (L.) Benth. | ALEB | Taisma 011, 029 | Yaracuy, Aragua |
| <i>A. saman</i> (Jacq.) Merr. | ASAM | Taisma 009, 010, 017, 037 | Lara, Miranda |
| <i>Calliandra glomerulata</i> H.Karst. | CGLO | Taisma 005* | Distrito Federal |
| <i>C. laxa</i> (Willd.) Benth. | CLAX | Taisma 006* | Distrito Federal |
| <i>C. riparia</i> Pittier | CRIPA | Taisma 032 | Distrito Federal |
| <i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb. | ECY | Taisma 015, 019, 059, 061 | Aragua, Miranda, Monagas |
| <i>Inga coruscans</i> Willd. | ICORUS | Taisma 043 | Vargas |
| <i>I. ingoides</i> (Rich.) Willd. | IIN | Taisma 016, 058, 063 | Miranda, Monagas, Cojedes |
| <i>I. punctata</i> Willd. | IPUNC | Taisma 051, 054 | Barinas |
| <i>I. sapindoides</i> Willd. | ISP | Taisma 045 | Vargas |
| <i>I. spectabilis</i> (Vahl) Willd. | ISP | Taisma 038, 046 | Miranda, Vargas |
| <i>I. vera</i> Willd. | IVE | Taisma 018, 048 | Miranda, Barinas |
| <i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth. | PIDU | Taisma 049 | Barinas |
| <i>P. lanceolatum</i> (Willd.) Benth. | PILA | Taisma 013, 028, 056, 065 | Aragua, Carabobo, Miranda, Lara |
| <i>Zapoteca caracasana</i> (Jacq.) H.M.Hern. | ZCAR | Taisma 004* | Vargas |
| <i>Z. formosa</i> (Kunth) H.M.Hern. | ZFOR | Taisma 050 | Barinas |
| <i>Z. portoricensis</i> (Jacq.) H.M.Hern. | ZAPOR | Taisma 039 | Miranda |
| <i>Zygia latifolia</i> (L.) Fawc. & Rendle | ZLAT | Taisma 036 | Miranda |

* No depositada en VEN

VARIABLES DIRECTAS NÚMERO DE POLÍADES POR ANTERA Y DE GRANOS DE POLLEN POR POLÍADE

La determinación del número de políades por antera y granos de polen por políade se realizó por conteo directo. Los estambres de cinco flores por especie se colocaron en frascos individuales con una solución de NaOH 8N por 48 h. Posteriormente se lavaron con agua corriente y se colocaron en una solución de azul de anilina (Martín 1959). Los estambres teñidos se colocaron en un portaobjetos. Las láminas preparadas se observaron en un microscopio de epifluorescencia NIKON Labophot-2, con filtros UV-A y UV-B. Las observaciones se registraron con una cámara Nikon P-III.

DIMENSIONES DEL RAQUIS DE LAS INFLORESCIENCIAS

Se midió la longitud y diámetro máximos del raquis en 100 inflorescencias por especie utilizando un vernier con apreciación de 0,01 mm. Se calculó la superficie del raquis por aproximación a la figura geométrica más similar (Leithold 1973). Para las inflorescencias largas la superficie del raquis se aproximó a la superficie de un cilindro como: $SL = 2\pi r \cdot h + 2\pi r^2$, donde r = diámetro de la inflorescencia/2, y h = longitud del raquis. La superficie de los raquis ovoides se aproximó a una superficie de rotación elipsoide como $SO = 2\pi r h + \pi a^2$, donde $a = (h(2r-h))^{1/2}$. Cuando el raquis fue esférico la superficie se calculó como $4\pi r^2$, donde r = diámetro de la inflorescencia/2. En todos los casos la superficie de inserción del pedúnculo se consideró como despreciable.

Número de flores, estambres, óvulos y dimensiones florales

Se contó el número de flores hermafroditas, masculinas y pseudoterminals por inflorescencia en un mínimo de 70 y un máximo de 100 inflorescencias por especie. El número de óvulos por ovario se determinó en 100 flores hermafroditas por especie, tomadas de inflorescencias diferentes. El número de estambres se cuantificó en 100 flores masculinas y hermafroditas tomadas de inflorescencias diferentes por especie. Se obtuvo la longitud y el diámetro en 100 flores preservadas, tomadas de inflorescencias diferentes por especie, utilizando un vernier con apreciación de 0,01 mm.

VARIABLES INDIRECTAS

A partir de las variables directas determinadas para cada especie se calcularon las siguientes variables indirectas:

LR/DR = longitud del raquis/diámetro del raquis

LF/DF = longitud de la flor/diámetro de la flor

LR/LF = longitud del raquis/longitud de la flor

FL/S = número de flores por inflorescencia/superficie del raquis

P/Of = número de granos de polen por flor/número de óvulos por ovario

P/Oi = número de granos de polen por inflorescencia/número de óvulos por inflorescencia

Estadística

Se determinó el valor promedio de las variables cuantitativas por especie, ([Anexo 1](#)) por género y por tipo de inflorescencia. Se realizaron regresiones simples entre las variables morfométricas estudiadas para el total de las especies. En algunos casos las variables fueron transformadas a su valor logarítmico para evidenciar linealidad en las regresiones. Se realizó un análisis de varianza de una vía para comparar el valor promedio de las variables morfométricas entre tipos morfológicos de inflorescencia. Todos los análisis se realizaron con el programa Statistica, StatSoft.

Anexo I. Valores promedio de las variables morfométricas estudiadas por especie y por género.

| GÉNERO | ESPECIE | NFH \bar{X} (DE) | NFM \bar{X} (DE) | NFT \bar{X} (DE) | L/DR \bar{X} (DE) | LR/LF \bar{X} (DE) | L/DF \bar{X} (DE) | SUP \bar{X} (DE) |
|-----------------------|-----------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|---------------------------|----------------------------|---------------------------|--------------------------|
| <i>Albizia</i> | <i>A. guachapele</i> | 36,11 (7,44) | - | 36,15 (7,44) | 0,98 (0,17) | 0,10 (0,08) | 9,11 (1,23) | 0,40 (0,79) |
| | <i>A. lebeck</i> | 25,36 (3,57) | - | 25,36 (3,57) | 1,03 (0,05) | 0,81 (0,01) | 15,69 (1,33) | 0,28 (0,01) |
| | <i>A. saman</i> | 25,03 (3,17) | - | 25,03 (3,17) | 1,48 (0,98) | 0,22 (0,04) | 10,33 (0,93) | 0,71 (0,02) |
| | \bar{X} | 27,30 | | 28,19 | 1,20 | 0,71 | 11,14 | 0,66 |
| | (DE) | (5,98) | | (9,46) | (0,01) | (0,25) | (3,98) | (0,34) |
| <i>Calliandra</i> | <i>C. glomerulata</i> | 5,38 (4,33) | 7,56 (1,09) | 12,94 (5,03) | 0,92 (0,01) | (0,06) (0,005) | 18,61 (0,98) | 0,37 (0,03) |
| | <i>C. laxa</i> | 16,26 (4,00) | 5,09 (1,11) | 18,43 (2,65) | 0,93 (0,35) | 0,05 (0,01) | 20,65 (1,43) | 0,24 (0,01) |
| | <i>C. riparia</i> | 0,34 (0,65) | 21,28 (3,87) | 22,62 (5,06) | 1,04 (0,68) | 0,09 (0,02) | 15,63 (0,87) | 0,38 (0,04) |
| | \bar{X} | 7,57 | 11,70 | 19,58 | 0,96 | 0,06 | 18,39 | 0,33 |
| | (DE) | (6,21) | (4,77) | (2,31) | (0,24) | (0,01) | (0,83) | (0,02) |
| <i>Enterolobium</i> | <i>E. cyclocarpum</i> | 42,90 (6,95) | - | 42,90 (6,95) | 1,22 (0,09) | 0,30 (0,15) | 8,87 (0,53) | 0,29 (0,04) |
| <i>Inga</i> | <i>I. coruscans</i> | 28,15 (4,09) | - | 28,15 (4,09) | 9,40 (0,44) | 0,90 (0,21) | 8,95 (0,10) | 1,07 (0,04) |
| | <i>I. ingoides</i> | 28,22 (6,05) | - | 28,22 (6,05) | 9,10 (0,77) | 0,80 (0,03) | 7,99 (0,55) | 7,21 (0,06) |
| | <i>I. punctata</i> | 50,53 (7,00) | - | 50,53 (7,00) | 10,10 (0,12) | 0,87 (0,16) | 12,31 (0,20) | 2,79 (0,01) |
| | <i>I. spectabilis</i> | 43,96 (4,16) | - | 43,96 (4,16) | 7,41 (0,55) | 0,83 (0,11) | 8,71 (0,22) | 10,69 (0,01) |
| | <i>I. vera</i> | 19,40 (2,77) | - | 19,40 (2,77) | 11,70 (0,54) | 0,72 (0,01) | 14,95 (0,31) | 3,61 (0,01) |
| | \bar{X} | 31,80 | - | 31,80 | 7,90 | 0,76 | 9,99 | 4,35 |
| (DE) | (7,98) | | (7,98) | (2,62) | (0,12) | (1,03) | (3,33) | |
| <i>Pithecellobium</i> | <i>P. dulce</i> | 21,52 (5,03) | - | 21,52 (5,03) | 2,71 (0,53) | 0,26 (0,12) | 5,11 (0,17) | 1,96 (0,02) |
| | <i>P. lanceolatum</i> | 84,17 (9,34) | - | 84,17 (9,34) | 31,81 (0,43) | 4,19 (0,03) | 6,55 (0,21) | 3,40 (0,01) |
| | \bar{X} | 69,10 | - | 69,10 | 23,9 | 3,15 | 6,10 | 2,68 |
| (DE) | (12,98) | | (12,98) | (10,89) | (1,07) | (0,98) | (0,89) | |

| FL/S \bar{X} (DE) | EF \bar{X} (DE) | E/I \bar{X} (DE) | O/F \bar{X} (DE) | O/I \bar{X} (DE) | P/F \bar{X} (DE) | P/Of \bar{X} (DE) | P/I \bar{X} (DE) | P/Oi \bar{X} (DE) |
|---------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|---------------------------|--------------------------|---------------------------|
| 88,64 (5,33) | 22,81 (5,09) | 845,74 (45,33) | 17,75 (2,99) | 657,58 (14,98) | 5 836,84 (98,45) | 329,82 (22,98) | 228 191,21 (723,51) | 347,13 (29,03) |
| 89,83 (6,40) | 28,20 (3,04) | 715,15 (18,97) | 7,93 (1,55) | 201,16 (32,11) | 3 609,67 (77,03) | 455,18 (31,33) | 91 539,46 (256,98) | 498,51 (20,53) |
| 37,86 (2,98) | 28,40 (3,65) | 738,66 (10,44) | 9,62 (1,03) | 244,53 (9,16) | 7 273,03 (101,03) | 1 987,74 (76,01) | 200 418,38 (288,22) | 1 811,89 (70,01) |
| 58,3 (12,65) | 27,20 (2,43) | 755,31 (24,01) | 10,99 (4,02) | 318,65 (80,4) | 6 251,01 (743,12) | 1 348,37 (312,88) | 184 164,66 (6 523,66) | 1 302,20 (105,32) |

RESULTADOS

Polen y políades

Se observó la forma y tipo de políade por especie ([Fig. 1](#)). Para cada especie se determinó el hábito, tipo morfológico de inflorescencia, sexualidad, color floral, tipo de políade y número de granos de polen por políade ([Tabla 2](#)). Dentro del grupo de especies con IA las del género *Inga* presentaron políades homomórficas y asimétricas con entre 24 y 32 granos de polen. En este grupo, la especie *Pithecellobium lanceolatum* presentó políades heteromórficas y simétricas con 16 granos de polen. Las especies con ICG presentaron políades de entre 16 y 24 granos de polen. En este grupo, las especies del género *Zapoteca* presentaron políades heteromórficas, simétricas, con 16 granos de polen, mientras que *Z. latifolia* presentó políades homomórficas, asimétricas, con 24 granos de polen. Las ICU presentaron políades homomórficas, asimétricas, con 32 granos (*Albizia guachapele*), políades heteromórficas, simétricas, con 16 granos de polen (*A. lebbeck*) y políades heteromórficas, asimétricas de entre 7 y 8 granos de polen en las especies del género *Calliandra*.

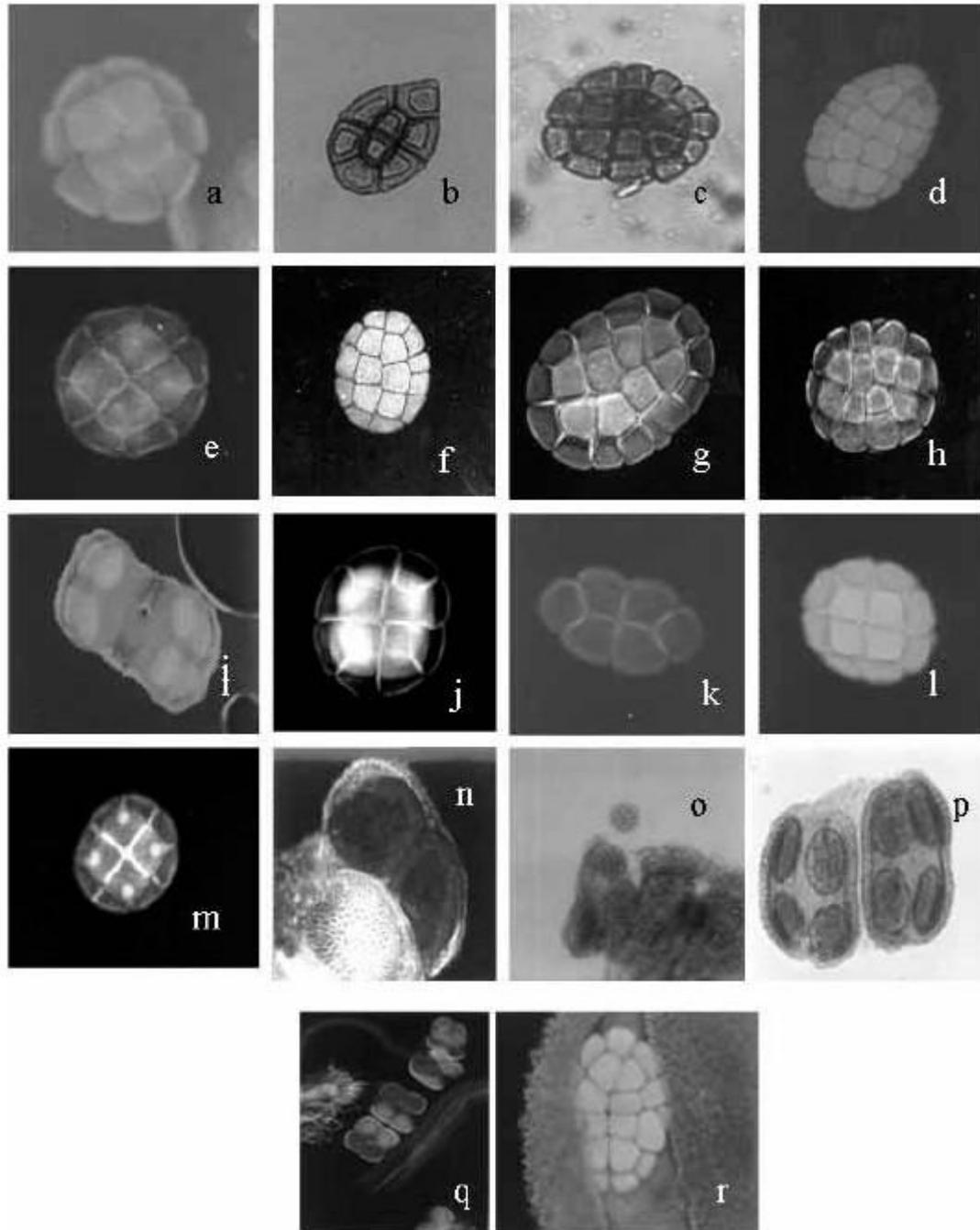


Fig. 1. Políades y anteras de algunas de las especies estudiadas. **a.** *Albizia lebbeck* (políade; 10x). **b.** *Calliandra laxa* (políade; 10x). **c.** *Enterolobium cyclocarpum* (políade; 20x). **d.** *Inga coruscans* (políade; 20x). **e.** *Zapoteca portoricensis* (políade; 10x). **f.** *Inga vera* (políade; 10x). **g.** *Inga sapindoides* (políade; 10x). **h.** *Albizia guachapele* (políade; 10x). **i.** *Inga coruscans* (antera y políades: 4x). **j.** *Pithecellobium lanceolatum* (políade en vista superior; 10x). **k.** *Pithecellobium lanceolatum* (políade en vista lateral; 20x). **l.** *Pithecellobium dulce* (políade; 20x). **m.** *Zapoteca caracasana* (políade; 10x). **n.** *Inga sapindoides* (antera y políades; 4x). **o.** *Inga vera* (antera y políades; 4x). **p.** *Pithecellobium lanceolatum* (antera y políades; 4x). **q.** *Enterolobium cyclocarpum* (anteras y políades; 4x). **r.** *Inga coruscans* (antera y políade; 10x).

Tabla 2. Características de las especies de Ingeae estudiadas: hábito, tipo de inflorescencia, sexualidad, color floral y tipo de políade.

| Especie | Hábito | Tipo de inflorescencia | Sexualidad | Color | Tipo de políade | Granos de polen /políade |
|---------------------------------|--------|------------------------|------------|-------|-----------------|--------------------------|
| <i>Albizia guachapele</i> | AR | ICU | H | B | HO | 32 |
| <i>A. lebeck</i> | AR | ICU | H | B | HE | 16 |
| <i>A. saman</i> | AR | ICU | H | R | HO | 32 |
| <i>Calliandra glomerulata</i> | AR | ICU | A | R | HE | 7 |
| <i>C. laxa</i> | Ar | ICU | A | R | HE | 8 |
| <i>C. riparia</i> | Ar | ICU | A | R | HE | 7 |
| <i>Enterolobium cyclocarpum</i> | AR | ICG | H | B | HO | 24 |
| <i>Inga coruscans</i> | AR | IA | H | B | HO | 32 |
| <i>I. ingoides</i> | AR | IA | H | B | HO | 24 |
| <i>I. punctata</i> | AR | IA | H | B | HO | 32 |
| <i>I. sapindoides</i> | AR | IA | H | B | HO | 32 |
| <i>I. spectabilis</i> | AR | IA | H | B | HO | 32 |
| <i>I. vera</i> | AR | IA | H | B | HO | 24 |
| <i>Pithecellobium dulce</i> | AR | ICG | H | B | HO | 16 |
| <i>P. lanceolatum</i> | AR | IA | H | B | HO | 16 |
| <i>Zapoteca caracasana</i> | Ar | ICG | A | R | HE | 16 |
| <i>Z. formosa</i> | Ar | ICU | H | R | HE | 16 |
| <i>Z. portoricensis</i> | Ar | ICG | H | B | HE | 16 |
| <i>Zygia latifolia</i> | AR | ICU | H | R | HO | 24 |

AR = árbol; Ar = arbusto; ICG = capitada globosa; ICU = capitada umbeliforme; IA = espigas o racimos; H = hermafrodita; A = andromonoica; R = rojo; B = blanco o verde; HE = políades heteromórficas; HO = políades homomórficas.

Tipo de inflorescencia, sexualidad y tipo de políade

La [Tabla 3](#) muestra la frecuencia de sistemas reproductivos, tipo de políade y número de granos de polen por políade en IA, ICG e ICU. Se encontró que 100% de las especies con IA son hermafroditas y predominaron en este grupo las políades homomórficas de más de 24 granos de polen. 100% de las especies con ICG fueron hermafroditas y tuvieron políades heteromórficas y homomórficas con predominio de políades con entre 16 y 24 granos de polen. En las especies con ICU hubo 37,5% andromonoicas y 62,5% hermafroditas y predominio de políades heteromórficas con entre 7 y 16 granos de polen.

Tabla 3. Sexualidad, tipos de políade y número de granos de polen por políade en IA, ICG y ICU.

| Tipo de inflorescencia | Hermafroditas | Andromonoicas | Políades homomórficas | Políades heteromórficas | Granos de polen /políada | |
|------------------------|---------------|---------------|-----------------------|-------------------------|--------------------------|--------|
| | | | | | 7-16 | 24-32 |
| IA | 100% | 0% | 83,33% | 16,67% | 16,67% | 83,33% |
| ICG | 100% | 0% | 50,00% | 50,00% | 75,00% | 25,00% |
| ICU | 62,5% | 37,5% | 37,5% | 62,5% | 62,50% | 37,50% |

IA = inflorescencias alargadas (racimos o espigas); ICG = inflorescencias capitadas globosas; ICU = inflorescencias capitadas umbeliformes.

Variables morfométricas

Se encontraron coeficientes de regresión significativos entre algunas de las variables morfométricas directas e indirectas estudiadas. El número total promedio de flores por inflorescencia, estambres por flor, estambres por inflorescencia, granos de polen por flor, granos de polen por inflorescencia, óvulos por ovario, óvulos por inflorescencia y la relación P/Of se correlacionaron de manera positiva y significativa con la longitud del raquis ([Fig. 2](#)). Los coeficientes de regresión obtenidos muestran que la longitud del raquis explica entre 30 y 50% de la varianza encontrada en cada caso. El diámetro de las flores hermafroditas tuvo una correlación negativa y significativa con la relación FL/S, indicando que las flores de menor diámetro se encontraron en las inflorescencias con mayor compactación ([Fig. 3](#)).

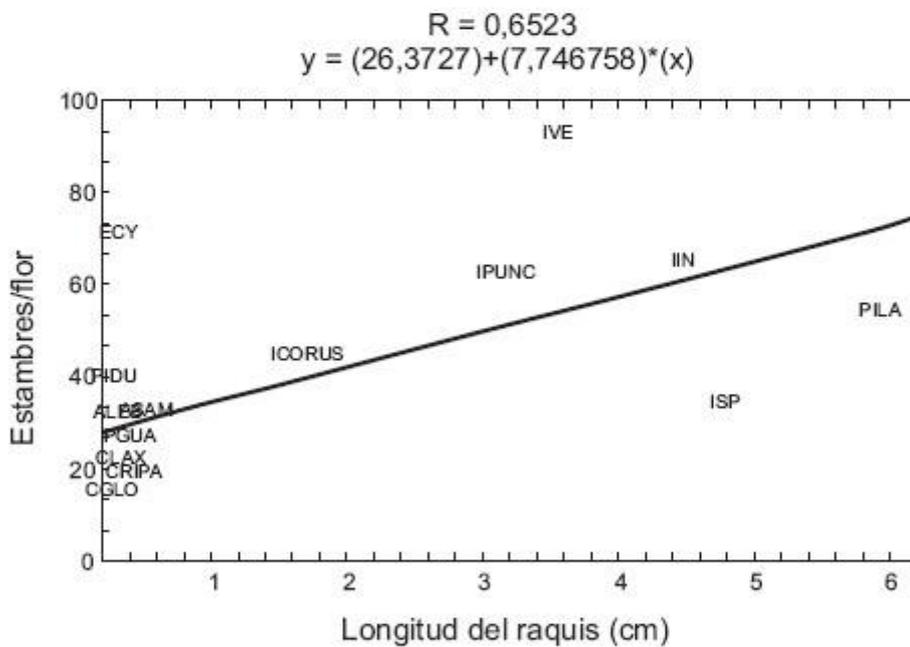
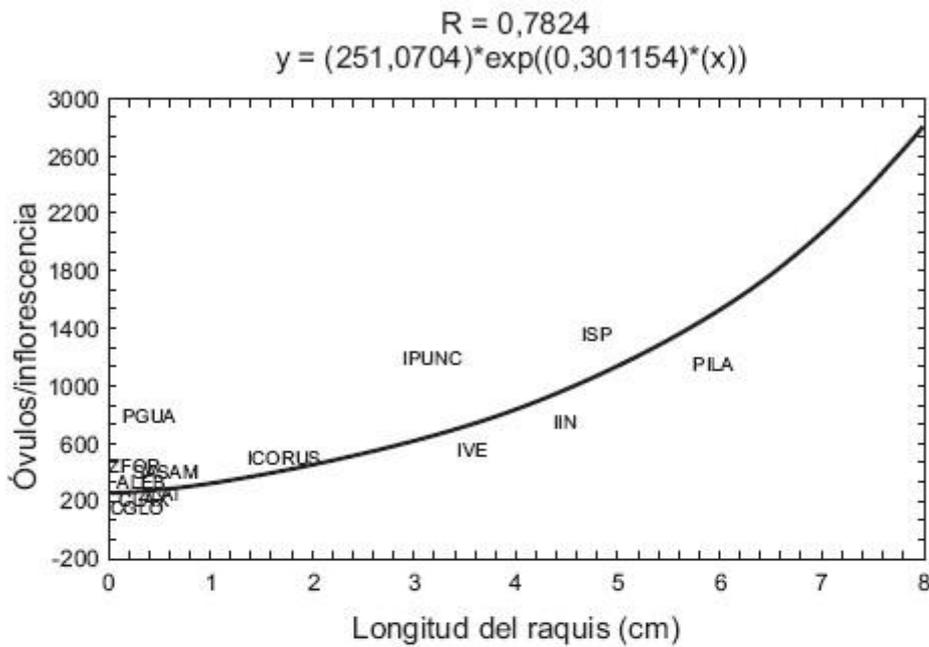
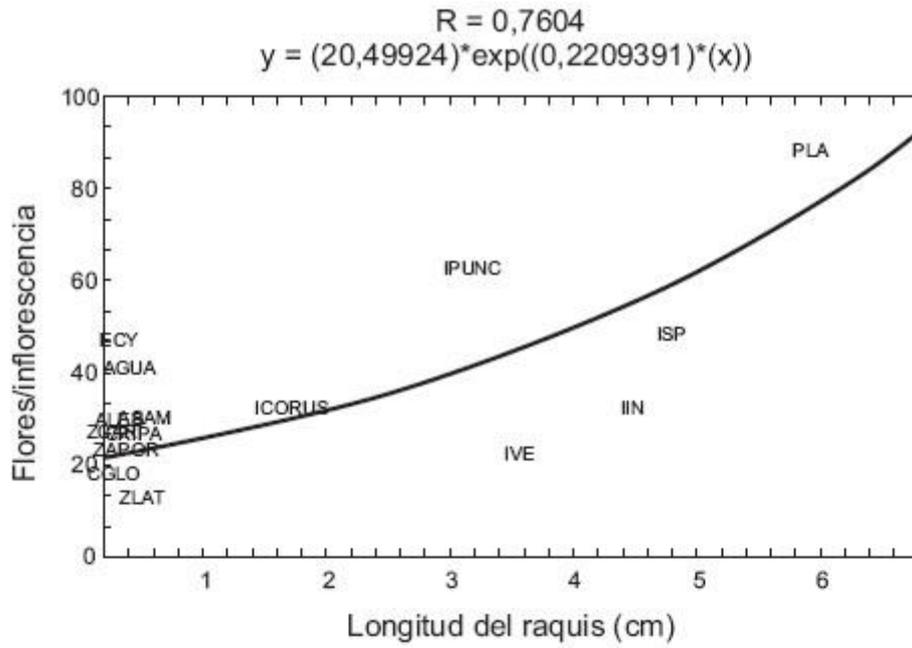


Fig. 2. Curvas de regresión entre variables morfométricas de la flor y la longitud del raquis de las inflorescencias de las especies estudiadas (R = coeficiente de correlación; n = tamaño muestral).

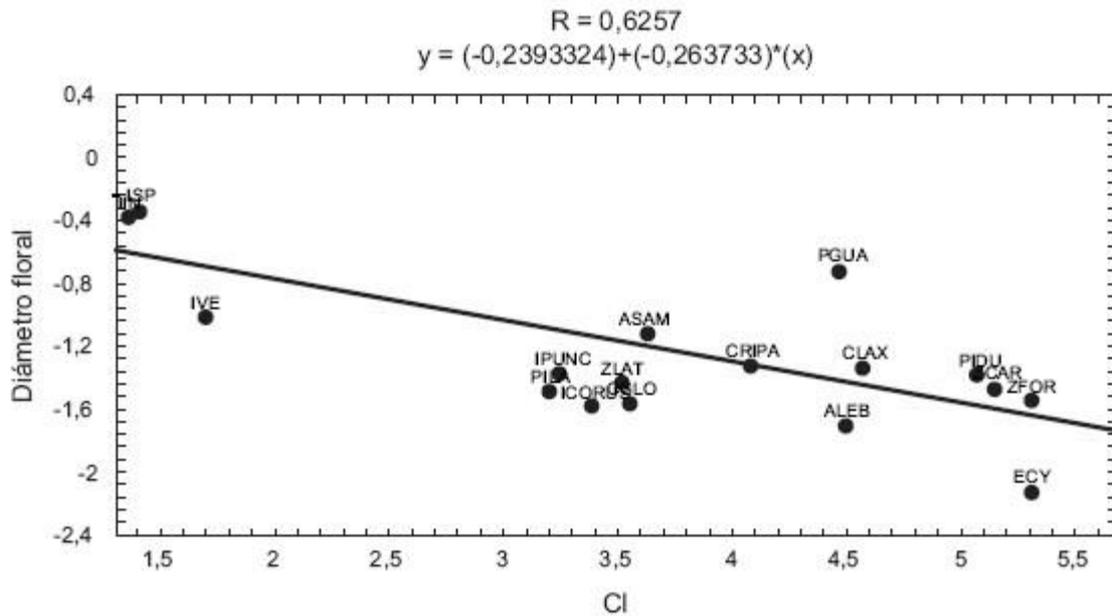
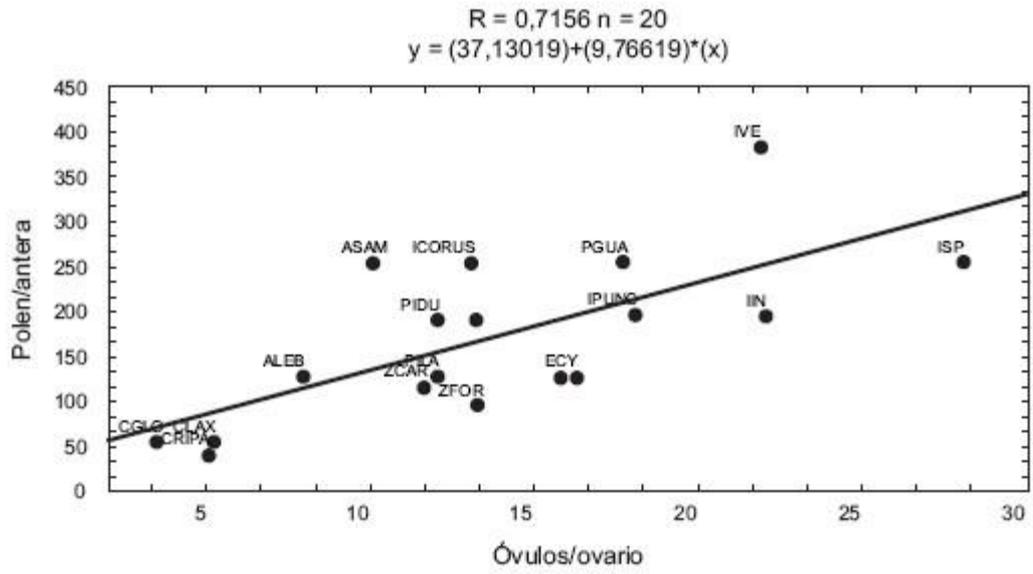


Fig. 3. Curva de regresión entre el diámetro floral y la relación FL/S (R = Coeficiente de correlación; n = tamaño muestral).

El número de granos de polen por antera y el número de granos de polen por flor tuvieron regresiones positivas y significativas con el número de óvulos por ovario (Fig. 4). El número de óvulos por inflorescencia se correlacionó positivamente con el número de estambres por inflorescencia (Fig. 5).

a



b

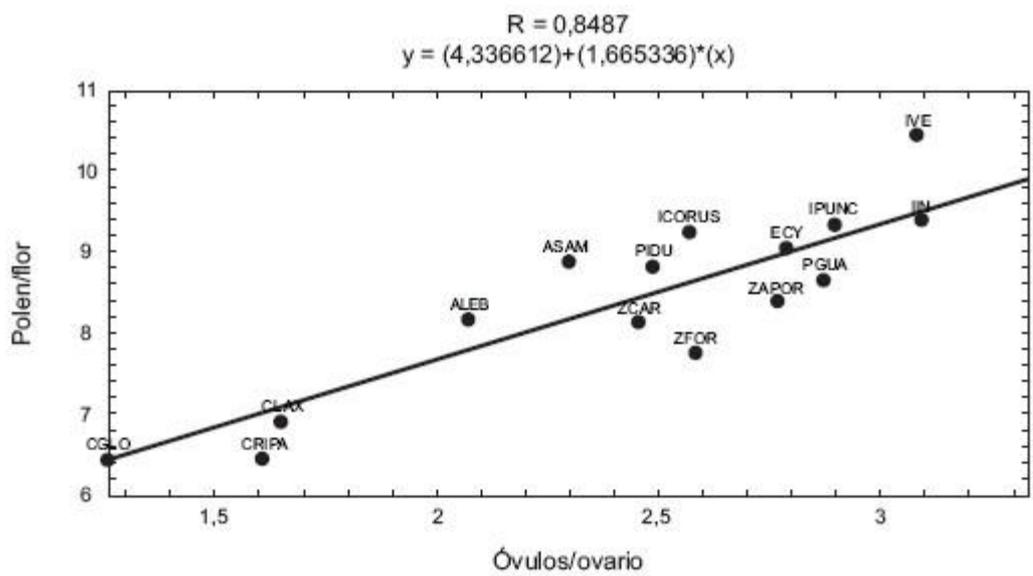


Fig. 4. Curvas de regresión entre **a.** producción de polen por antera y **b.** producción de polen por flor (R = coeficiente de correlación; n = tamaño muestral).

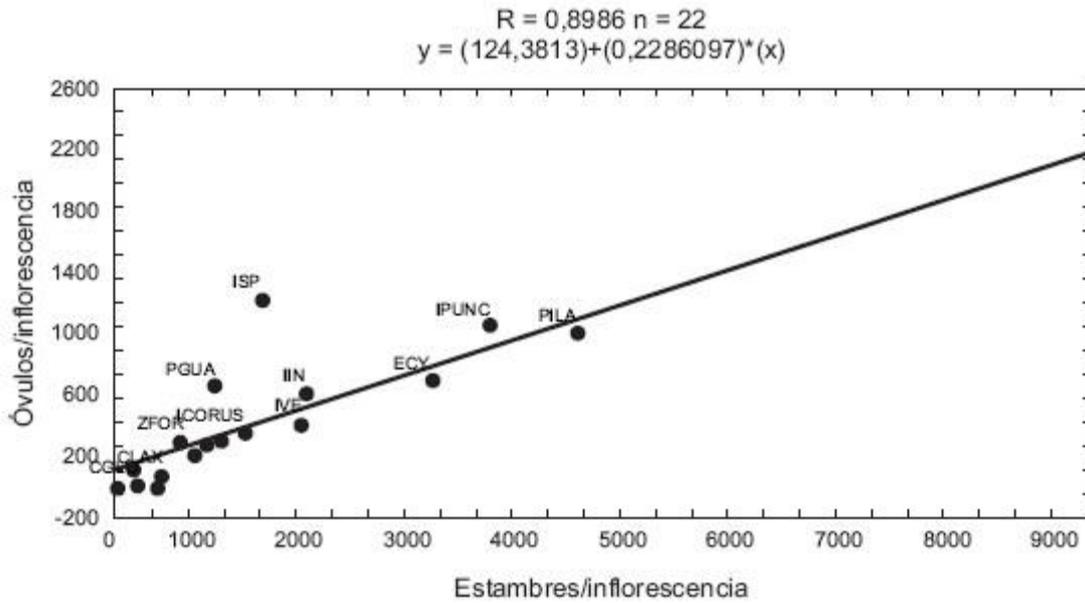


Fig. 5. Curva de regresión positiva entre el número de óvulos y estambres por inflorescencia (R = coeficiente de correlación; n = tamaño muestral).

Variables morfométricas y tipo de inflorescencia

Se encontró un efecto del tipo morfológico de inflorescencia sobre el valor promedio de variables morfométricas en las especies estudiadas. El número total de flores por inflorescencia disminuyó en la secuencia IA > ICG > ICU ([Tabla 4](#)).

Tabla 4. Análisis de varianza para las variables morfométricas estudiadas en IA, ICG y ICU. Las diferencias significativas entre grupos se señalan con letras diferentes (* = $p < 0,01$; ** = $p < 0,001$).

| Variable | IA \bar{X} | ICG \bar{X} | ICU \bar{X} | Resultados del ANOVA |
|--|-----------------|------------------|------------------|--------------------------|
| Flores totales/inflorescencia | 40,88 a | 30,30 b | 23,11 c | F(2, 2290) = 163,65 ** |
| Flores hermafroditas/inflorescencia | 46,01 a | 29,45 b | 18,74 c | F(2, 2191) = 391,09 ** |
| Flores masculinas/inflorescencia | 0,00 a | 0,84 a | 3,82 b | F(2, 2290) = 137,96 ** |
| Superficie del raquis (cm ²) | 4,52 a | 0,25 b | 0,44 b | F(2, 2191) = 1 289,1 ** |
| L/DR | 14,78 a | 1,26 b | 1,30 b | F(2, 2191) = 1 162,9 ** |
| L/DF | 9,29 a | 7,76 a | 13,76 b | F(2, 2191) = 499,70 ** |
| LR/LF | 1,58 a | 0,16 b | 0,10 b | F(2, 2191) = 625,15 ** |
| Flores/superficie del raquis | 15,26 a | 156,70 b | 57,63 c | F(2, 2191) = 1 957,0 ** |
| Óvulos/flor | 17,70 a | 15,10 a | 9,09 b | F(2, 2091) = 309,44 ** |
| Óvulos/inflorescencia | 753,69 a | 477,15 b | 225,04 c | F(2, 2005) = 428,92 ** |
| Estambres/flor | 56,78 a | 49,76 a | 21,65 b | F(2, 20.91) = 1 159,6 ** |
| Estambres/inflorescencia | 2 741,5 a | 1 791,44 a | 537,31 b | F(2, 2091) = 637,13 ** |
| Políade/antera | 8,92 a | 7,78 a | 7,79 a | F(2, 19) = 2,14 ns |
| Polen/políade | 26,44 a | 20,19 b | 21,14 b | F(2, 19) = 66,47 * |
| Polen/antera | 231,93 a | 166,16 b | 167,74 b | F(2, 19) = 200,88 * |
| Polen/flor hermafrodita | 13 133,80 a | 8 750,73 a | 4 049,39 b | F(2, 2066) = 629,01 * |
| Polen/inflorescencia | 459 681,99 a | 326 945,00 a | 110 799,6 b | F(2, 2066) = 825,46 * |
| Relación P/O de las flores regulares | 773,99 a | 1 562,34 a | 834,06 a | F(2, 2066) = 66,14 * |
| Relación P/O inflorescencia | 2 576,01 a | 1 896,64 b | 1 075,91 b | F(2, 21818) = 18,71 * |

Las IA no presentaron flores masculinas. Dentro de las inflorescencias capitadas las ICG tuvieron menor número de flores masculinas que las ICU. La mayor relación FL/S se encontró en las ICG, mientras que la mayor relación L/DF se encontró en las ICU (Tabla 4). El número de óvulos promedio por ovario, estambres por flor y estambres por inflorescencia fue mayor en las IA e ICG. El número de políades por antera y de granos de polen por políade fue comparable entre los grupos. El número de granos de polen por antera fue significativamente mayor en las IA que en el resto de las inflorescencias. Sin embargo, el número de granos de polen por flor y por inflorescencia fue mayor en las IA e ICG. La relación P/O_f no fue estadísticamente diferente entre los tipos de inflorescencia, pero la relación P/O_i disminuyó en la secuencia IA > ICG > ICU (Tabla 4).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos al evaluar variables morfométricas en especies representativas de la tribu Ingeae en cuanto a tipos morfológicos de inflorescencia, sexualidad y tipo de políade, indican algunas tendencias significativas. Se encontró que en las especies con IA de los géneros *Inga* y *Pithecellobium*, predominó la condición hermafrodita, el color floral blanco y las políades homomórficas con entre 24 y 32 granos de polen. Las especies con ICG de los géneros *Enterolobium*, *Pithecellobium* y *Zapoteca*, fueron hermafroditas, con color floral blanco y no hubo predominio de los tipos de políades considerados. Sólo en las especies con ICU se encontró la condición andromonoica, con predominio de flores rojas y políades heteromórficas con entre siete y 16 granos de polen. Se ha propuesto que la evolución de la organización del polen en Mimosoideae, desde

mónadas o tétradas en las tribus más primitivas (p.e. Mimoseae), hasta políades en las tribus Acaciae e Ingeae, se asocia con mayor eficiencia en la transferencia de polen (Guinet 1981).

Los resultados obtenidos sugieren que el número de estambres, la producción de polen, el número de granos de polen por políade y las relaciones P/Oi se correlacionaron de manera positiva con las dimensiones del raquis. Igualmente, se encontró una correlación positiva entre el número de óvulos por ovario y la longitud del raquis. En las especies estudiadas hubo una correlación significativa entre el número de óvulos por ovario y el número de granos de polen por antera y por flor. Este tipo de correlaciones ha sido reportado en especies del género *Acacia* (Kenrick & Knox 1990). La disminución de la relación P/Oi con la de las dimensiones del raquis concuerda con la suposición de que el número de granos de polen por políade y el número de óvulos por ovario pueden haberse ajustado durante la evolución, de tal manera que una unidad de dispersión de polen (políade) sea suficiente para completar la fertilización de los óvulos (Elias 1981; Uma Shaanker & Ganeshiah 1990; Schoen & Dubuc 1990). A pesar de que la relación P/O puede variar dramáticamente en función del sistema sexual y reproductivo, incluso para la misma especie (Cruden 1977), los resultados de este estudio sugieren que las relaciones P/O fueron significativamente menores que las esperadas para especies con fertilización cruzada (Cruden 1977). Se ha reportado que las relaciones P/O podrían ser bajas en especies con fertilización cruzada cuando el polen se libera aglutinado como en Asclepiadaceae y Mimosoideae (Wyatt *et al.* 2000). El hecho de que en muchas especies de Mimosoideae una única políade cubre toda la superficie estigmática (Seijo & Solis 2003; M. Taisma, datos no publ.) podría explicar las bajas relaciones P/O. Sin embargo, se necesitan más estudios que permitan determinar con exactitud el crecimiento de tubos polínicos de las políades y el número de políades por superficie estigmática. En algunas especies del género *Calliandra* se pueden observar varias políades por estigma con un bajo porcentaje de germinación de tubos polínicos, mientras que algunas especies del género *Inga* ajustan una única políade con germinación del total de granos de polen (M. Taisma, datos no publ.). Por otra parte, la discusión acerca de las relaciones P/O requeriría conocer la presencia de autoincompatibilidad y la caracterización de los sistemas reproductivos de las especies. *Zapoteca*, por ejemplo, ha sido reportado como un género autocompatible, mientras que algunas especies de *Calliandra*, *Enterolobium* e *Inga* como autoincompatibles (Arroyo 1981; Koptur 1984; Hernández 1989; Rocha & Aguilar 2001).

En este estudio se encontró que el número de estambres, por flor e inflorescencia, se correlacionó de manera positiva con las dimensiones del raquis. Estos resultados podrían asociarse con algunas características funcionales de las inflorescencias. Las referencias indican que las inflorescencias alargadas de Mimosoideae tienden a presentar antesis asincrónica (Koptur 1983; Kenrick & Knox 1990), mientras que las inflorescencias capitadas, en general, tienen antesis sincrónica (Kenrick & Knox 1990; Ramírez & Berry 1995). En inflorescencias como racimos y espigas el atractivo para los polinizadores reside en la flor individual, mientras que en inflorescencias capitadas, del tipo pseudanto, la unidad de atracción sería la inflorescencia a través del número de estambres (Kenrick & Knox 1990).

Los resultados obtenidos indican que hubo una correlación significativa entre la longitud del raquis y el número total de flores por inflorescencia. Una de las consecuencias directas del acortamiento del raquis puede ser la disminución en el número de flores y/o un aumento en el grado de compactación (Spalik 1991; Weberling 1992). Los datos de esta investigación muestran que, además de la disminución en el número de flores al decrecer las dimensiones del raquis, la relación FL/S tuvo una correlación negativa con el diámetro floral. Igualmente, las inflorescencias capitadas presentaron las menores relaciones L/DF y LR/LF, lo que

indica que las flores tienden a ser más alargadas y de menor diámetro en las inflorescencias más compactas. Estos resultados concuerdan con la hipótesis de que en las inflorescencias con raquis corto el alargamiento de las flores es un mecanismo compensatorio del reducido número de flores totales (Tucker 1987).

En la presente investigación el diámetro floral se correlacionó de manera positiva con el número de estambres por flor, lo que se ajusta a lo encontrado por Destine & Tucker (1985) en *Acacia baileyana*, una especie multiestaminada, donde la iniciación de los estambres está inmediatamente precedida por la expansión radial del ápice floral. Es decir, el diámetro de las flores aumenta con el número de estambres. En las especies estudiadas, las flores con menor RL/D se encontraron en las ICU que, a la vez, fueron las que presentaron el menor número de estambres por flor.

Un aspecto relevante en este estudio es la evaluación de la condición andromonoica. En la muestra estudiada se observó la condición andromonoica únicamente en las ICU. Las pocas referencias que discuten la expresión sexual en el ámbito de los tipos morfológicos de inflorescencia de Mimosoideae se restringen a la generalización de que los géneros andromonoicos tienden a presentar inflorescencias capitadas (Arroyo 1981). Sin embargo, las espigas andromonoicas (p.e. *Neptunia plena*, *Mimosa arenosa*) y los capítulos hermafroditas (p.e. *Leucaena leucocephala*, *Albizia lebbeck*) se encuentran con frecuencia en Mimosoideae (Tucker 1987; Barneby & Grimes 1996, 1997, 1998). En este estudio todas las ICG fueron hermafroditas, mientras que en las ICU las especies del género *Albizia* fueron hermafroditas y las del género *Calliandra* andromonoicas. El hecho de que inflorescencias del mismo tipo morfológico sean hermafroditas o andromonoicas podría explicarse basados en las dimensiones del raquis. Los resultados obtenidos muestran que la superficie promedio del raquis en el género *Albizia* es el doble de la superficie del raquis en el género *Calliandra*. En este sentido, y tomando en cuenta la tendencia a reducir el diámetro floral con la disminución en la superficie del raquis, la supresión del gineceo podría ser un mecanismo adicional de compensación, lo cual apoya la hipótesis de que la esterilidad femenina puede ser una adaptación de valor, en inflorescencias muy compactas (Ramírez & Berry 1995). Al carecer de un ovario, las flores masculinas pueden disponerse de manera muy apretada sobre un raquis reducido. A medida que el raquis se acorta, una mayor proporción de flores masculinas puede ayudar a mantener el número de flores necesario para el mantenimiento del atractivo de las inflorescencias. Ramírez & Berry (1995) sostienen que la andromonoecia puede promoverse en inflorescencias capitadas favoreciendo el mantenimiento de la arquitectura de la inflorescencia, sin cambios en su atractivo. Los resultados obtenidos en este estudio demuestran que no es el tipo morfológico de inflorescencia lo que determina la expresión sexual en especies de Ingeae.

Una explicación alternativa para la aparición de la andromonoecia en algunas angiospermas ha sido que podría incrementar la economía reproductiva cuando la producción de frutos es baja, como en Mimosoideae (Primack & Lloyd 1980; Arroyo 1981; Solomon 1986; Thompson 1987; Kenrick & Knox 1990; Seijo & Solis 2003). Sin embargo, la andromonoecia *per se* no parece aumentar la eficiencia en la producción de frutos en especies de Mimosoideae con una elevada proporción de aborto de frutos (Ramírez 1993; Seijo & Solis 2003).

Para las especies estudiadas, representativas de la tribu Ingeae en cuanto a tipos morfológicos de inflorescencia, sexualidad y tipo de políade, existen correlaciones significativas entre las dimensiones del raquis y otras variables morfométricas relacionadas con la asignación de recursos a las funciones masculina y femenina. No obstante, se requieren nuevos estudios morfométricos en un mayor número de géneros y especies de Ingeae y otras Mimosoideae para validar las tendencias

encontradas en este trabajo y compararlos con resultados recientes (Greimler *et al.* 2004; Pérez *et al.* 2004; Castro *et al.* 2005) que reportan tendencias morfométricas en las flores e inflorescencias de otros grupos de angiospermas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por los proyectos CDCH-UCV 03-10-3604 y 03-33-5217. La autora agradece especialmente los comentarios y sugerencias de la Prof. Lourdes Cárdenas.

BIBLIOGRAFÍA

1. Arroyo, M.T.K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In: *Advances in Legume Systematics. Part 2* (Polhill, R.M. & P.H. Raven, eds.). pp. 723-769. Royal Botanical Gardens, Kew.
2. Barneby, R.C. 1991. *Sensitivae Sencitae*. A description of the genus *Mimosa* Linnaeus (Mimosoideae) in the New World. *Mem. New York Bot. Gard.* 65: 1-835.
3. Barneby, R.C. & J.W. Grimes. 1998. Silk Tree, Guanacaste, Monkey's earring. A generic system for the synandrous Mimosaceae of the Americas. *Calliandra. Mem. New York Bot. Gard.* 74(3): 1-223
4. Barneby, R.C. & J.W. Grimes. 1997. Silk Tree, Guanacaste, Monkey's Earring: A generic system for the Mimosaceae of the Americas. *Pithecellobium, Cojoba and Zygia. Mem. New York Bot. Gard.* 74(2): 1-149.
5. Barneby, R.C. & J.W. Grimes. 1996. Silk Tree, Guanacaste, Monkey's Earring: A generic system for the synandrous Mimosoideae of the Americas. Part I. *Abarema, Albizia and allies. Mem. New York Bot. Gard.* 74(1): 1-292.
6. Caccavari, M. & E. Dome. 2000. An account of morphological and structural characterization of American Mimosoideae pollen: tribe Acaciae. *Palynology* 24(1): 231-248.
7. Castro, C.C., P.E.A.M. Oliveira & M.C. Alves. 2005. Breeding system and floral morphometry of distylous *Psychotria* L. species in the Atlantic rain forest, SE Brazil. *Ann. Bot.* 96(3): 445-455.
8. Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
9. Destine, K.S. & S.C. Tucker. 1985. Histological floral ontogeny of *Acacia baileyana* (Mimosoideae: Leguminosae). *Amer. J. Bot.* 72: 812-113.
10. Elias, T.S. 1981. Mimosoideae. In: *Advances in Legume Systematics. Part 1* (Polhill, R.M. & P.H. Raven, eds.), pp. 143-152. Royal Botanical Gardens, Kew.
11. Fishbein, M. & D.L. Venable. 1996. Evolution of inflorescence-unit design: theory and data. *Evolution* 50: 2165-2177.
12. Greimler, B., B. Hermanowski & C.G. Jang. 2004. A re-evaluation of morphological characters in European *Gentianella* section *Gentianella* (Gentianaceae). *Pl. Syst. Evol.* 248: 143-169.

13. Guinet, P.H. 1981. Mimosoideae: the characters of their pollen grains. In: *Advances in Legume Systematics. Part 2* (Polhill, R.M & P.H. Raven, eds.), pp. 835-857. Royal Botanical Garden, Kew.
14. Guinet, P. & L. Rico. 1988. Pollen characters in the genera *Zygia*, *Marmaroxylon* and *Cojoba* (Leguminosae, Mimosoideae, Ingeae): a comparison with related genera. *Pollen & Spores* 30: 313-328.
15. Hernández, H.M. 1989. Systematics of *Zapoteca* (Leguminosae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76: 781-862.
16. Holsinger, K.E. 1992. Ecological models of plant mating systems and the evolutionary stability of mixed mating systems. In: *Ecology and evolution of plant reproduction* (Chapman, W.R., ed.), pp. 169-191. New Approaches, New York.
17. Kenrick, J. & R.B. Knox. 1990. Pollen-pistil interactions in Leguminosae (Mimosoideae). In: *Advances in Legume Biology* (Stirton, C.H. & J.L. Zarucchi, eds.). *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 29: 127-156.
18. Koptur, S. 1983. Flowering phenology and floral biology of *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae). *Syst. Bot.* 8: 354-368.
19. Koptur, S. 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit-set: breeding systems of neotropical *Inga* trees (Fabaceae: Mimosoideae). *Evolution* 38: 1130-1143.
20. Leithold, S. 1973. *El cálculo con geometría analítica*. Editorial Harla, México.
21. Martin, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes by means of fluorescence. *Stain Technol.* 34: 125-128.
22. Nielsen, I. 1981. Ingeae. In: *Advances in Legume Systematics. Part 1* (Polhill, R.M. & P.H. Raven, eds.), pp. 173-180. Royal Botanical Gardens, Kew.
23. Niezgodá, C.J., S.M. Feuer & L.I. Nevling. 1983. Pollen ultrastructure of the tribe Ingeae (Mimosoideae- Leguminosae). *Amer. J. Bot.* 70: 650-667.
24. Pérez, R., P. Vargas & J. Arroyo. 2004. Convergent evolution of flower polymorphism in *Narcissus* (Amaryllidaceae). *New Phytol.* 161: 235-252.
25. Primack, R.B. & D.G. Lloyd. 1980. Andromonoecy in the New Zealand montane shrub manuka *Leptospermum scoparium* (Myrtaceae). *Amer. J. Bot.* 67: 361-368.
26. Ramírez, N. 1993. Producción y costo de frutos y semillas entre formas de vida. *Biotropica* 25: 46-60.
27. Ramírez, N. & P. Berry. 1995. Producción y costo de frutos y semillas relacionados a las características de las inflorescencias. *Biotropica* 27: 90-205.
28. Rocha, O.J. & G. Aguilar. 2001. Variation in the breeding behavior of the dry forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (guanacaste) in Costa Rica. *Amer. J. Bot.* 88: 1600-1606.
29. Schoen, D.J. & M. Dubuc. 1990. The evolution of inflorescence size and number: a gamete packaging strategy in plants. *Amer. Naturalist* 135: 841-857.

30. Seijo, J.G. & V.G. Solis. 2003. The cytological origin of the polyads and their significance in the reproductive biology of *Mimosa bimucronata*. *Bot. J. Linn. Soc.* 144(3): 343.
31. Solomon, B.P. 1986. Sexual allocation and andromonoecy: resource investment in male and hermaphroditic flowers of *Solanum carolinense* (Solanaceae). *Amer. J. Bot.* 73: 1215-1221.
32. Spalik, K. 1991. On evolution of andromonoecy and 'overproduction' of flowers: a resource allocation model. *Biol. J. Linn. Soc.* 42: 325-336.
33. Thompson, J.N. 1987. The ontogeny of flowering and sex expression in divergent populations of *Lomatium grayi*. *Oecologia* 72: 605-611.
34. Tucker, S.C. 1987. Floral initiation and development in legumes. In: *Advances in Legume Systematics. Part 3* (Stirton, C.H., ed.), pp. 183-233. Royal Botanical Gardens, Kew.
35. Uma Shaanker, R. & K.N. Ganeshiah. 1990. Pollen grain deposition patterns and stigma strategies in regulating seed number per pod in multi-ovulated species. In: *Reproductive ecology of tropical forest plants* (Bawa, K.S. & M. Hadley, eds.), pp. 165-177. Man and the Biosphere Series. Unesco.
36. Weberling, F. 1992. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press, London.
37. Wyatt, R. 1982. Inflorescence architecture: how flower number, arrangement and phenology affect pollination and fruit-set. *Amer. J. Bot.* 69: 585-594.
38. Wyatt, R., S.B. Broyles & S.R. Lipow. 2000. Pollen-ovule ratios in milkweeds (Asclepiadaceae): an exception that probes the rule. *Syst. Bot.* 25: 171-180.