

EFICIENCIA REPRODUCTIVA DE CLONES DE *PACHIRA QUINATA* (JACQ.) W. ALVERSON (BOMBACACEAE) BAJO CONDICIONES DE CULTIVO

Reproductive efficiency of *Pachira quinata* (Jacq.) W. Alverson (Bombacaceae) clones under cultivation conditions

**Nelson RAMÍREZ¹, Lino VALERA², Vicente GARAY², Herbert BRICEÑO¹,
Marcelino QUIJADA², Yajaira MORET de PEÑA² y Jorge MONTILLA³**

¹Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias,
Instituto Biología Experimental, Centro de Botánica Tropical,
Apto. 48312, Caracas 1041A, Venezuela.
nramirez@reacciun.ve; nramirez220252@gmail.com

²Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y
Ambientales, Instituto de Investigaciones para el Desarrollo
Forestal. Grupo de Genética y Silvicultura, Mérida, Venezuela.

vlino@ula.ve; vgaray@ula.ve
³Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias,
Mérida, Venezuela.

RESUMEN

La eficiencia reproductiva de clones de *Pachira quinata* fue evaluada bajo condiciones de cultivo en los jardines y huertos Clonales Semilleros de El IREL, Barrancas, estado Barinas, Venezuela. Cuatro variables de eficiencia reproductiva fueron consideradas: aborto de semillas, producción de semillas por óvulo, producción de frutos por flor y fecundidad relativa, esta última expresada como el número de semillas viables producidas por óvulos por inflorescencia. Cada una de las variables fue determinada para cada clon y luego comparada de acuerdo a la procedencia de los clones (cuatro venezolanas y cuatro centroamericanas). El impacto del porcentaje de semillas abortadas sobre la producción total de semillas es altamente variable (1,3-29,2%), aunque la mayoría de los valores porcentuales de semillas abortadas por fruto fue inferior a 20%, con un valor promedio de 10,9%. La producción de semillas por óvulo fue inferior a 50% (20,3-49,5%) con un promedio de 33,7 semillas por óvulo. La relación fruto/flor varió entre 7,1 y 50,0%, sin embargo, la mayoría de los valores están alrededor de 20%. La fecundidad relativa varió entre 3,7 a 14,5% ($\bar{X} = 6,6\%$). La producción de frutos por flor y la fecundidad relativa fueron las únicas variables estadísticamente diferentes entre procedencias. De los resultados de la matriz de correlación destaca que 60,8% de la varianza en la fecundidad es explicada por la producción de frutos por flor. De acuerdo a información de estudios previos, los resultados obtenidos en la eficiencia reproductiva pueden ser asociados a la autoincompatibilidad genética, limitación de polinizadores, limitación de recursos y la vecindad de ramets de los mismos clones en la plantación.

Palabras clave: Aborto de semillas, clones, fecundidad, huertos semilleros, *Pachira quinata*, producción de frutos, producción de semillas, Venezuela

ABSTRACT

The reproductive efficiency of clones of *Pachira quinata* was evaluated under cultivation conditions in the garden and seed clonal orchards at El IREL, Barrancas, State Barinas,

ISSN 0084-5906
Depósito Legal 196902DF68

Venezuela. Four variables of reproductive efficiency were considered: abortion of seeds, production of seeds by ovule, production of fruits by flower and the relative fecundity, which is expressed as the number of good seeds produced by ovule by inflorescence. Each one of these variables was determined for each clone and then compared according to the origin of the clones (four of Venezuelan origin and four of Central American origin). The percentage of seeds aborted by fruit shows that the impact on the total production of seed set is highly variable (1.3-29.2%), although most of the percentage values of seeds aborted by fruit were inferior to 20%, with an average value of 10.9%. The production of seeds by ovule was from 20.3 to 49.5% with an average of 33.7% seeds per ovule. The relation fruit/flower was low and varied between 7.1 and 50.0%, nevertheless, most values of fruit production were around 20%. The relative fecundity varied from 3.7 to 14.5%, averaging 6.61%. The production of fruits per flower and the relative fecundity were the only reproductive variables statistically different among clone origins. According to the results of correlation matrix, 60.8% of the variance in the fecundity is explained by the production of fruits per flower. According to the information of previous studies, the results obtained in the reproductive efficiency may be associated to the genetic self incompatibility, pollinator limitation, resource limitation and the neighborhood of ramets of the same clones in the plantation.

Key words: Clonal, fecundity, fruit set, *Pachira quinata*, seed abortion, seed orchards, seed set, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Pachira quinata (Jacq.) W. Alverson [*Bombacopsis quinata* (Jacq.) Dugand] es un árbol cuya madera es altamente apreciada en su área de distribución natural (Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia y Venezuela). La madera de rodales naturales tiene mucha demanda para aserrío, desenrollado y contrachapado (Kane *et al.* 1993). *P. quinata* ha sido considerada la especie maderable más importante en los Llanos Occidentales venezolanos (FAO 1986); el alto valor comercial de *P. quinata* ha conducido a la deforestación y explotación extensiva y que su distribución natural esté limitada a vestigios forestales aislados. De acuerdo a lo anterior, esta especie es considerada como amenazada en el ámbito poblacional (FAO 1986) y clasificada como de máxima prioridad para su conservación genética, investigación y evaluación (FAO 1993). Las altas tasas de crecimiento y la relativa facilidad del cultivo de *P. quinata*, han promovido el establecimiento de plantaciones en miles de hectáreas dentro de su distribución natural. Sin embargo, la escasez de semillas representa una limitación para la inversión en estas plantaciones (Cordero & Boshier 2003). Como una consecuencia de la demanda de semillas, se han establecido huertos y jardines semilleros (Quijada 1981, 1982; Cordero & Boshier 2003), pero con rendimientos variables (Ureña 1992).

En varias ocasiones se ha reportado una pobre producción de cápsulas en huertos semilleros a lo largo de la distribución natural de *P. quinata* (Quijada 1981; Sandiford *et al.* 2003). Los bajos valores de formación de frutos y semillas han sido explicados de modo general de acuerdo a tres hipótesis (Sandiford *et al.* 2003): 1- los polinizadores son limitantes, aunque Sandiford & Boshier (1998)

muestran datos contradictorios, 2- los recursos son limitantes para la formación de frutos a partir de flores, y 3- muchas flores son producidas tan sólo como donantes de polen y los frutos son producidos de acuerdo a los recursos disponibles. Sin embargo, los polinizadores no son considerados como un factor limitante en la producción de frutos en Costa Rica y Honduras (Sandiford & Boshier 1998), y sugieren que el factor más importante del escaso éxito en la obtención de semillas es el diseño de los huertos semilleros y el manejo inadecuado de la biología reproductiva de esta especie (Sandiford *et al.* 2003). Específicamente, Sandiford *et al.* (2003) señalan como factores importantes: 1- la escasa producción de flores por a) selección de clones con tendencia a producir pocas flores, b) alta densidad de plantación, c) podas y raleos inadecuados; 2- falta de diseño en la disposición de los árboles; y 3- altos niveles de depredación de semillas. Quijada (1981) reconoce dos factores adicionales que afectan la producción de frutos y semillas de *P. quinata* en un huerto semillero en Venezuela: 1- precipitación durante la floración y fructificación, y 2- homovecindad de clones, es decir, muchos ramets del mismo clon cercanos, promueve cruces incompatibles e infructuosos dentro de un mismo genotipo. Otros factores que afectan negativamente la producción de frutos y semillas en plantaciones de árboles son el aborto de frutos y la depredación de semillas (Sandiford *et al.* 2003; Spironello *et al.* 2004).

En un contexto más amplio, Stephenson (1981), Sutherland & Delph (1984) y Sutherland (1986) señalan varias hipótesis que permiten explicar la diferencia entre flores y frutos producidos: 1- sistemas reproductivos, donde las especies hermafroditas tienen menor producción de frutos que otros sistemas sexuales, en este caso el exceso de flores hermafroditas cumple una función masculina, 2- autoincompatibilidad, las especies incompatibles producen menor cantidad de frutos que las especies autocompatibles por la reacción de incompatibilidad iniciada en la presencia de polen del mismo individuo, 3- limitación de polinizadores, particularmente en especies xenógamas, 4- atracción de polinizadores, donde la producción de flores que puedan madurar como frutos actúan como atrayentes, 5- sobreproducción de flores, permite compensar la cantidad de recursos disponibles para la maduración de los frutos y variaciones en el éxito de la polinización, 6- aborto selectivo, las plantas pueden selectivamente madurar frutos de alta calidad (Stephenson 1981), 7- formas de vida, especies herbáceas producen más frutos que especies leñosas (Sutherland 1986; Ramírez 1993), 8- limitación de recursos, plantas con frutos costosos, en términos energéticos, producen menos frutos que plantas con frutos menos costosos (Stephenson 1981; Sutherland 1986; Ramírez 1992, 1993, 1995; Ramírez & Berry 1993, 1995), y 9- sistema de polinización, algunos grupos de polinizadores pueden ser más eficientes en la polinización (Sutherland 1986; Ramírez 1995). Otros factores implicados en la producción de frutos y semillas son el tipo de inflorescencia (Ramírez & Berry 1995), tipo morfológico de frutos y síndrome de dispersión de semillas (Sutherland 1986; Ramírez & Berry 1993).

El presente trabajo evalúa la producción de frutos y semillas, así como la

fecundidad relativa de clones de *Pachira quinata* bajo condiciones de cultivo en los jardines y huertos clonales de El IREL, estado Barinas, y propone basados en estudios previos, cuales de los factores señalados permiten explicar la eficiencia reproductiva de *P. quinata* bajo condiciones de cultivo. Específicamente se plantean las siguientes preguntas: ¿Qué características reproductivas y ecológicas pueden estar determinando la eficiencia reproductiva de *P. quinata*? ¿Las condiciones relativamente homogéneas de cultivo determinan una eficiencia reproductiva similar entre clones, procedencias y áreas geográficas? o ¿Existen características intrínsecas o particulares de los clones, procedencias y áreas geográficas que determinan diferencias en la eficiencia reproductiva?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Se trabajó en los jardines y huertos clonales de la Estación Experimental El IREL, ubicada en Barrancas, municipio Cruz Paredes, distrito Obispos, estado Barinas (8°46' Lat. N; 70°25' Long. O), a 170 m snm. El área de estudio corresponde con la zona de vida de bosque seco tropical, sobre terrenos planos, con suelos variables bien drenados. La precipitación promedio anual es ligeramente superior a 1500 mm (1100-1950 mm) y temperatura media anual de 27,1°C.

Los jardines clonales de *Pachira quinata* fueron iniciados en 1963 a partir de estacas procedentes de árboles maduros seleccionados en el Bosque Universitario El Caimital, reservas forestales Ticoporo y Caparo del estado Barinas, reserva forestal Turén y otras áreas boscosas de Guanare, estado Portuguesa. Actualmente existen cuatro jardines clonales, y la separación entre clones es variable, desde 2 x 2 m en el jardín 1 hasta 4 x 4 m en el jardín 4. La ubicación de los ramets de cada clon no se corresponde con algún diseño de huerto, su distribución obedeció a un criterio cronológico, a medida que se iban seleccionando los árboles "plus" y se realizaba su aprovechamiento. La composición genética original de los jardines incluía 81 clones de cinco procedencias geográficas: Caimital, Caparo y Ticoporo en el estado Barinas, y Guanare y Turén en el estado Portuguesa.

Recientemente, en el año 2002, fue creado un huerto clonal semillero, con un diseño balanceado numéricamente de bloques completos cíclicos y restricción de homovecindad a un distanciamiento de 5 x 7 m. El huerto incluye 30 genotipos, tres procedencias de Nicaragua (Luigalpa, Pozones y San Juan), uno de Costa Rica (Guanacaste) y cinco de Venezuela (Caimital, Caparo, Ticoporo, Guanare y Turén). Los procedentes de Centroamérica se propagaron por estacas provenientes de un ensayo de progenies/procedencias de 12 años de edad establecido en la finca El Hierro de la División Forestal de Smurfit-Kappa Cartón de Venezuela, y las venezolanas de árboles maduros del bosque natural. El huerto presenta un balanceo numérico (12 ramet/genotipo). Todos los clones están identificados de acuerdo a la siguiente nomenclatura: el número asignado, luego separado por punto seguido dos dígitos que representan el año de la propagación

original. En este trabajo los números asignados a cada clon son mantenidos para permitir comparaciones futuras.

Eficiencia reproductiva

La eficiencia reproductiva natural o aborto de unidades reproductivas fue considerada a cuatro niveles de acuerdo a la metodología descrita por Ramírez (1992). El número de flores por inflorescencia y el de frutos por infrutescencia fueron cuantificados en un mínimo de 30 inflorescencias e infrutescencias respectivamente, para un total de 32 clones venezolanos y 10 centroamericanos. Sin embargo, en algunos clones, la muestra fue menor debido a su escasa disponibilidad. La producción de frutos fue determinada dividiendo los valores promedios de frutos por infrutescencia y flores por inflorescencia (relación fruto/flor). El número de óvulos por flor fue cuantificado en 30 flores por cada clon, para un total de 39 clones de procedencia venezolana y centroamericana. Sin embargo, en algunos casos, el número de flores colectadas fue menor. El número de semillas totales por fruto y el número de semillas abortadas por fruto fue establecido de acuerdo a un estudio previo realizado en los mismos clones (Quijada 1981). Las semillas abortadas fueron reconocidas del total de semillas por fruto, identificadas por su tamaño notablemente más pequeño, mal formadas o aplastadas (Quijada 1981). La fracción de semillas abortadas por fruto se estableció dividiendo el número promedio de semillas abortadas por fruto entre el número promedio de semillas totales por fruto. La producción (proporción) de semillas por óvulo se determinó como la relación entre el número promedio de semillas totales dividido entre el número promedio de óvulos por flor de un total de 31 clones venezolanos. La fecundidad relativa, fracción de semillas producidas por óvulos por inflorescencia, fue determinada para un total de 22 clones de procedencia venezolana de *Pachira quinata*. Estos valores de fecundidad, que involucran niveles de producción de semillas por óvulos, frutos por flor y niveles de aborto de semillas fueron evaluados para clones de tres procedencias venezolanas de acuerdo a la expresión propuesta por Ramírez (1992):

$$\text{Fecundidad Relativa} = \frac{(\text{Semillas totales/fruto} - \text{semillas abortadas/fruto}) \times \text{frutos/infrutescencia}}{\text{Óvulos/flor} \times \text{flores/inflorescencia}}$$

Estadística

La comparación estadística entre muestras consistió en cálculos de promedios y análisis de varianza de una sola vía (Sokal & Rohlf 1995). Antes de realizar los análisis de varianza se comprobó la distribución normal de los datos y la homogeneidad de varianza. Las transformaciones de los datos previo a los análisis estadísticos fueron: 1- la raíz cuadrada de flores/inflorescencia, semillas por fruto y óvulos por flor, 2- la raíz cuadrada de 1 + el valor de frutos/infrutescencia y semillas abortadas por fruto, y 3- el arcoseno de raíz cuadrada de la fracción de todos los valores porcentuales de eficiencia reproductiva (relación fruto/flor, semilla/óvulo, semillas abortadas por fruto y fecundidad relativa). La diferencia

entre los valores promedios de cada análisis de varianza fue establecida por medio de análisis *a posteriori* (LSD).

Los análisis de varianza fueron realizados entre: 1- todos los clones, 2- procedencias por cada área geográfica respectivamente (Caimital, Guanare, Ticoporo y Turén de Suramérica, y Luigalpa, Pozones, San Juan y Guanacaste, Costa Rica, Centroamérica), 3- todas las procedencias, y 4- las dos áreas geográficas (suramericanas y centroamericanas). En el caso de la comparación entre todos los clones no fueron realizados los análisis *a posteriori* debido a la gran variación entre clones y a que las tendencias observadas preliminarmente fueron las mismas a las observadas para los análisis entre procedencias y entre áreas geográficas. Además, para establecer la relación entre los niveles de eficiencia y las características reproductivas de los diferentes clones, se realizó una matriz de correlación con los datos transformados. Los coeficientes de correlación transformados como coeficientes de determinación por cien permiten destacar porcentaje de varianza explicado entre variables.

RESULTADOS

Producción de frutos

La producción de flores por inflorescencia y frutos por infrutescencia variaron desde 1,17 hasta 3,25, con un promedio de 1,83 (DE = 0,98) y los valores de frutos por infrutescencia entre 0,17 y 1,0, con un promedio de 0,37 (DE = 0,53) (Tabla 1). Ambos casos resultaron estadísticamente significativos, aunque el rango de variación para flores por inflorescencia fue mayor que el rango para frutos por infrutescencia. Los coeficientes de variación fueron mayores para la producción de frutos por infrutescencia (cv = 1,43) que para la producción de flores por inflorescencia (cv = 0,55). La relación porcentual fruto/flor varió entre 7,1 y 50,0%, sin embargo, la mayoría de los valores de producción de frutos está alrededor de 20%, siendo el promedio 22,5 (DE = 10,1) (Tabla 1).

Tabla 1. Valores promedios y desviación estándar de flores por inflorescencia, frutos por infrutescencia y producción de frutos de clones de *Pachira quinata* procedentes de cuatro localidades venezolanas y cuatro centroamericanas.

Procedencia Clon	Flores/inflorescencia		Frutos/infrutescencia		Porcentaje Fruto/flor
	Muestra	\bar{X} (DE)	Muestra	\bar{X} (DE)	
Venezuela					
Caimital					
1.63	43	1,47 (0,79)	28	0,46 (0,51)	29,35
1.65	104	1,39 (0,51)	nd	nd	nd
1.66	161	1,80 (0,94)	61	0,39 (0,56)	21,84
3.65	34	1,32 (0,47)	18	0,50 (0,51)	37,78
4.65	228	1,84 (1,03)	32	0,28 (0,46)	15,23
5.65	8	3,25 (0,88)	nd	nd	nd

Tabla 1. Continuación...

Procedencia Clon	Flores/inflorescencia		Frutos/infrutescencia		Porcentaje Fruto/flor
	Muestra	\bar{X} (DE)	Muestra	\bar{X} (DE)	
5.68	88	1,62 (0,91)	31	0,29 (0,46)	17,87
6.65	159	1,74 (0,88)	52	0,59 (0,69)	34,34
6.68	85	1,33 (0,56)	6	0,50 (0,55)	37,61
7.65	55	1,67 (0,82)	33	0,39 (0,49)	23,55
7.68	32	2,00 (0,62)	32	0,56 (0,50)	28,12
8.68	108	1,79 (0,97)	32	0,44 (0,50)	24,48
9.69	3	2,33 (0,58)	nd	nd	nd
10.69	26	1,46 (0,65)	nd	nd	nd
12.69	24	2,00 (1,38)	8	1,00 (0,00)	50,00
14.71	29	2,52 (1,59)	31	0,45 (0,51)	17,94
15.70	13	1,46 (0,52)	nd	nd	nd
16.70	30	1,53 (0,82)	nd	nd	nd
17.72	37	1,70 (0,84)	27	0,48 (0,51)	28,28
19.72	50	1,66 (0,82)	30	0,33 (0,48)	20,08
Guanare					
3.71	78	1,87 (0,87)	30	0,20 (0,55)	10,68
8.71	65	1,51 (0,73)	30	0,33 (0,48)	22,11
13.71	64	1,91 (0,94)	30	0,43 (0,63)	22,73
Ticoporo					
1.68	65	1,77 (0,76)	32	0,13 (0,34)	7,06
4.68	42	2,19 (0,94)	35	0,20 (0,41)	9,13
6.69	33	1,73 (0,87)	18	0,38 (0,50)	22,51
6.73	30	1,40 (0,72)	30	0,27 (0,45)	19,05
8.72	20	1,35 (0,81)	nd	nd	nd
10.70	38	1,63 (0,75)	nd	nd	nd
11.70	65	1,83 (0,82)	30	0,23 (0,43)	12,74
12.70	4	1,25 (0,50)	nd	nd	nd
Turén					
10.68	6	1,17 (0,41)	6	0,17 (0,41)	14,28
Costa Rica					
2.02	28	1,64 (0,49)	nd	nd	nd
3.02	42	2,00 (0,00)	nd	nd	nd
4.02	70	2,51 (1,37)	24	0,33 (0,56)	13,26
Nicaragua-Juigalpa					
7.02	39	2,46 (1,68)	7	0,86 (0,38)	34,82
8.02	97	2,04 (1,04)	30	0,20 (0,41)	9,79
9.02	61	1,79 (0,91)	21	0,48 (0,51)	26,65
Nicaragua-Pozones					
5.02	67	2,27 (0,93)	30	0,23 (0,50)	10,28

Tabla 1. Continuación...

Procedencia Clon	Flores/infloroscencia		Frutos/infrutescencia		Porcentaje Fruto/flor
	Muestra	\bar{X} (DE)	Muestra	\bar{X} (DE)	
6.02	41	2,93 (1,08)	7	0,57 (0,38)	19,52
Nicaragua-San Juan					
10.02	37	2,38 (1,48)	nd	nd	nd
11.02	61	2,15 (0,85)	27	0,56 (0,69)	25,87
Estadístico	$F_{(41,2328)} =$ 7,66 (p = 0,00001)		$F_{(29,778)} =$ 2,45 (p = 0,00004)		

Nd = no medido

Óvulos, semillas y producción de semillas

El número de óvulos por flor de clones de *P. quinata* varía entre 110 y 202 ($\bar{X} = 162,9$; DE = 27,4) (Tabla 2). En contraste, el número de semillas por fruto es considerablemente menor ($\bar{X} = 53,6$; DE = 13,3) (de 39 a 89), aunque la mayoría de los clones producen valores intermedios (Tabla 2). De acuerdo a lo anterior, la producción de semillas por óvulo fue inferior a 50% (20,3-49,5%) con un promedio de 33,7 semillas por óvulo (Tabla 2).

Tabla 2. Valores promedio y desviación estándar de óvulos por flor, valores promedio y porcentajes de semillas por fruto, y fecundidad para individuos de *Pachira quinata* sembrados en el jardín clonal de El IREL.

Procedencia Clon	Óvulos/flor		Semillas/ fruto ¹	Semillas abortadas/fruto ¹		% Semillas/ óvulo	Fecundidad
	N	\bar{X} (DE)	\bar{X}	\bar{X}	%	%	%
Caimital							
1.63	30	157,63 (21,74)	43,2	11,6	26,85	27,41	5,89
1.65	30	164,60 (20,71)	55,4	4,9	8,84	33,66	nd
1.66	29	150,24 (22,44)	39,0	5,5	14,10	25,96	4,87
3.65	28	165,57 (13,18)	61,7	8,3	13,45	37,26	12,18
4.65	32	152,94 (10,28)	61,2	4,00	6,54	40,02	5,70
5.65	-	-	42,1	3,0	7,13	nd	nd
5.68	30	160,47 (10,82)	59,7	11,8	19,76	37,20	5,33
6.65	30	141,00 (8,97)	28,6	1,8	6,29	20,28	6,53
6.68	23	147,91 (17,69)	42,9	1,7	3,92	29,96	10,48
7.65	30	178,37 (24,98)	51,8	5,0	9,65	29,04	6,18
7.68	30	140,93 (11,09)	37,3	10,9	29,22	26,47	5,27
8.68	33	143,21 (24,34)	60,2	11,7	19,43	42,03	8,29
9.69	6	152,50 (12,52)	70,6	2,0	2,83	46,29	nd
10.69	18	175,83 (28,21)	79,7	5,5	6,90	45,33	nd
12.69	29	150,10 (14,51)	46,3	2,8	6,05	30,85	14,49
14.71	30	155,93 (12,78)	55,9	10,9	19,49	35,85	5,18

Tabla 2. Continuación...

Procedencia Clon	Óvulos/flor		Semillas/ fruto ¹	Semillas abortadas/fruto ¹		% Semillas/ óvulo	Fecundidad
	N	\bar{X} (DE)	\bar{X}	\bar{X}	%	%	%
15.70	9	156,22 (19,55)	67,5	5,4	8,00	43,21	nd
16.70	1	166,00 (0,00)	54,2	2,5	4,61	32,85	nd
17.72	30	110,07 (45,04)	54,5	1,5	2,75	49,51	13,62
19.72	30	185,97 (20,63)	62,3	6,3	10,11	33,50	6,05
Guanare							
3.71	30	174,67 (20,62)	70,1	1,0	1,43	40,16	4,23
8.71	24	189,63 (23,38)	63,2	0,8	1,26	33,33	7,28
13.71	33	155,42 (22,90)	40,0	1,80	4,5	25,74	5,59
Ticoporo							
1.68	12	192,08 (11,07)	89,8	0,9	1,00	46,75	3,27
4.68	30	147,93 (21,98)	58,2	8,9	15,29	39,34	3,04
6.69	30	178,70 (27,70)	46,3	11,3	24,41	25,91	4,41
6.73	30	202,83 (47,06)	41,8	2,2	5,26	20,61	3,72
8.72		-	56,0	4,6	8,21	nd	nd
10.70	7	135,14 (13,33)	56,7	10,6	18,69	41,96	nd
11.70	30	148,10 (14,75)	47,5	3,2	6,74	32,07	3,76
12.70	6	156,83 (5,23)	55,4	6,5	11,73	35,32	nd
Costa Rica							
2.02	27	146,67 (8,35)	nd	nd	nd	nd	nd
3.02	30	181,27 (10,44)	nd	nd	nd	nd	nd
4.02	30	172,80 (7,08)	nd	nd	nd	nd	nd
Nicaragua-Juigalpa							
7.02	30	177,60 (20,57)	nd	nd	nd	nd	nd
8.02	30	172,03 (8,59)	nd	nd	nd	nd	nd
9.02	30	171,67 (15,34)	nd	nd	nd	nd	nd
Nicaragua-Pozones							
5.02	30	160,13 (6,52)	nd	nd	nd	nd	nd
6.02	30	177,33 (13,89)	nd	nd	nd	nd	nd
Nicaragua-San Juan							
10.02	30	153,93 (7,98)	nd	nd	nd	nd	nd
11.02	30	197,27 (22,56)	nd	nd	nd	nd	nd
Estadístico	$F_{(39,970)} =$ 19,39 ($p = 0,00001$)						

1= datos de Quijada (1981), nd = información no disponible

El número promedio de semillas abortadas por fruto varió de 0,8 a 11,8, con un valor promedio de 5,5 (DE = 4,2) (Tabla 2). Los valores porcentuales de semillas abortadas por fruto muestran que el impacto sobre la producción total de semillas es también altamente variable (1,3-29,2%), aunque la mayoría de los

valores porcentuales de semillas abortadas por fruto fue inferior a 20%, con un valor promedio de 10,9% (DE = 8,7) (Tabla 2).

Fecundidad relativa

La eficiencia reproductiva global o fecundidad relativa, expresada por el número de semillas formadas por óvulos por inflorescencia, varió desde 3,7 hasta 14,5% para clones de *P. quinata*, con un valor promedio de 6,6% (Tabla 2).

Niveles de eficiencia y las características reproductivas

La matriz de correlación entre los valores de eficiencia reproductiva y las características reproductivas de cada clon de *P. quinata* (Tabla 3) mostró que la producción de semillas abortadas por fruto no está correlacionada con las características reproductivas evaluadas. La producción de semillas por óvulo está positivamente correlacionada con el número de semillas por fruto, es decir, la producción de semillas relativa al número de óvulos incrementa con el número de semillas por fruto. Similarmente, la producción de frutos por flor está positivamente correlacionada con el número de frutos por infrutescencia, lo cual indica que la producción de frutos incrementa con el número de frutos por infrutescencia. En contraste, la producción de frutos por flor está negativamente correlacionada con el número de semillas por fruto: el incremento en el número de semillas por fruto está acompañado por la disminución en la relación fruto/flor. Tanto el número de semillas por fruto como el número de óvulos por flor están negativamente correlacionados con el número de frutos por infrutescencia, lo cual sugiere una asociación indirecta y negativa de estos caracteres reproductivos con la producción de frutos por flor.

Tabla 3. Matriz de correlación para los valores de producción de flores, frutos, semillas y óvulos de *Pachira quinata*.

Variable	Flores/ inflorescencia	Frutos/ infrutescencia	Relación fruto/flor	Semillas/ fruto	Semillas abortadas/ fruto	Óvulos/ flor	Relación semilla/ óvulo
Frutos/infrutescencia	0,07						
Relación fruto/flor	-0,29	0,92*					
Semillas/fruto	0,03	-0,53*	-0,52*				
Semillas abortadas/fruto	0,24	0,05	-0,01	-0,08			
Óvulos/flor	-0,31	-0,43*	-0,34	0,38	-0,13		
Relación semilla/óvulo	0,17	-0,31	-0,34	0,81*	-0,02	-0,20	
Fecundidad	-0,51*	0,59*	0,78*	-0,07	-0,17	-0,32	0,12

*estadísticamente significativa a $P < 0,05$

Los niveles de fecundidad no están afectados significativamente por los niveles de semillas abortadas y semillas producidas por óvulo, sin embargo, la producción de frutos por flor si está positivamente correlacionada con la fecun-

didad en clones de *P. quinata* (Tabla 3). El incremento en la relación fruto/flor, es decir la eficiencia en la producción de frutos por flor, promueve el incremento en la fecundidad. En otras palabras, 60,8% de la varianza en la fecundidad es explicada por producción de frutos. Por otra parte, la fecundidad está correlacionada negativamente con el número de flores por inflorescencia y positivamente con el número de frutos por infrutescencia (Tabla 3).

Eficiencia reproductiva entre procedencias

Las características reproductivas, flores por inflorescencia, frutos por infrutescencia y óvulos por flor mostraron diferencias estadísticamente significativas de acuerdo a la procedencia de los clones (Tabla 4). El número promedio de óvulos por flor no varió estadísticamente entre clones de procedencia centroamericana, sin embargo, esta característica si varió entre procedencias suramericanas y entre todas las procedencias (Tabla 4). En el primer caso destaca que el número promedio de óvulos por flor de los clones procedentes de Guanare es mayor que para los clones procedentes de Caimital y Ticoporo. La comparación entre todas las procedencias mostró que el número de óvulos por flor de todos los clones de las cuatro procedencias centroamericanas fue mayor que para los clones procedentes de Caimital (Venezuela). Los valores promedios de óvulos por flor entre áreas geográficas fue mayor para clones de procedencia centroamericana que para clones de procedencia suramericana (Tabla 4).

El número promedio de flores por inflorescencia sólo varió estadísticamente entre clones de procedencia centroamericana (Tabla 4). En este caso, el número promedio de flores por inflorescencia fue mayor para los clones de Pozones (Nicaragua) que en los otros clones de Centroamérica. La comparación entre todas las procedencias mostró que el número de flores por inflorescencia fue mayor en las procedencias centroamericanas con relación a las procedencias suramericanas (Tabla 4). El número promedio de frutos por infrutescencia varió estadísticamente entre todos las procedencias, sin embargo, el número de frutos por infrutescencia sólo difirió estadísticamente entre procedencias suramericanas (Tabla 4). El número promedio de frutos por infrutescencia de clones procedentes de la localidad de Caimital fue mayor que en los clones de las otras procedencias suramericanas. La producción de frutos por flor sólo fue estadísticamente diferente entre procedencias suramericanas, en las cuales los clones procedentes de Caimital producen mayor porcentaje de frutos que los clones de Ticoporo (Tabla 4).

El número de semillas por fruto, el porcentaje de semillas abortadas por fruto, la producción de semillas por óvulo y la fecundidad relativa de clones sólo fue comparada entre procedencias venezolanas (Tabla 5). De estas variables únicamente la fecundidad relativa mostró diferencias estadísticamente significativas, siendo mayor para los clones procedentes de Caimital que para los clones de Ticoporo (Tabla 5).

Tabla 4. Valores promedio de producción de flores, frutos, óvulos, eficiencia reproductiva y resultados de las comparaciones estadísticas entre localidades, localidades por área geográfica y entre áreas geográficas.

Procedencia	Individuos		Inflorescencia		Flores/ inflorescencia		Frutos/ inflorescencia		% Frutos/flor		Óvulos/flor	
	n	n	\bar{X} (DE) ¹	\bar{X} (DE) ²	\bar{X} (DE) ³	\bar{X} (DE) ⁴	\bar{X} (DE) ⁵	\bar{X} (DE) ⁶	\bar{X} (DE) ⁷	\bar{X} (DE) ⁸	\bar{X} (DE) ⁹	
Poblaciones suramericanas												
Caimital	20	1317	1,71 (0,92) ^(A)	0,44 (0,53) ^{a,b}	27,61 (9,65) ^a	154,54 (26,71) ^{hi(A,B,C,D,E)}						
Guanare	3	207	1,77 (0,87) ^(B)	0,32 (0,56) ^b	18,51 (6,78)	171,46 (26,06) ^(A)						
Ticoporo	8	297	1,75 (0,84) ^(C)	0,23 (0,42) ^a	14,10 (6,54) ^a	169,09 (35,16) ^a						
Turén	1	6	1,67 (0,41) ^(D)	0,17 (0,41)	12,74 (---)	--						
Total Sur América	32	1827	1,72 (0,89)	0,38 (0,52)	22,90 (10,23)	159,55 (29,63)						
Estadístico entre procedencias suramericanas			$F_{(3,1823)} = 1,31$ (NS)	$F_{(3,658)} = 7,55$ (0,000057)	$F_{(2,707)} = 4,84$ (0,019993)	$F_{(1,1008)} = 43,05$ (0,000001)						
Poblaciones centroamericanas												
Nicaragua-Luigalpa	3	197	2,04 (1,18) ^{ja(A,B,C,D)}	0,38 (0,48)	23,75 (12,76)	173,77 (15,68) ^(B)						
Nicaragua-Pozones	2	108	2,52 (1,04) ^{ja,b,cd(A,B,C,D)}	0,29 (0,57)	14,90 (6,53)	168,73 (13,82) ^(C)						
Nicaragua-San Juan	2	98	2,34 (1,13) ^{b(A,B,C,D)}	0,55 (0,69)	25,86 (---)	175,10 (27,95) ^(D)						
Costa Rica	3	140	2,18 (1,05) ^{jc(A,B,C,D)}	0,33 (0,56)	13,26 (---)	167,61 (16,94) ^(E)						
Total Centro América	10	543	2,21 (1,12)	0,38 (0,57)	20,03 (9,51)	171,21 (19,01)						
Estadístico entre procedencias centroamericanas			$F_{(3,539)} = 5,27$ (0,003171)	$F_{(3,142)} = 1,56$ (NS)	$F_{(3,3)} = 0,47$ (NS)	$F_{(3,293)} = 2,48$ (NS)						
Total	42	2043	1,83 (0,98)	0,37 (0,53)	22,51 (10,05)	162,98 (27,45)						
Estadístico entre todas las procedencias			$F_{(7,2362)} = 19,82$ (0,000001)	$F_{(7,800)} = 3,71$ (0,000590)	$F_{(6,22)} = 2,13$ (NS)	$F_{(6,1000)} = 14,88$ (0,000001)						
Estadístico entre áreas geográficas			$F_{(1,2368)} = 115,36$ (0,000001)	$F_{(1,806)} = 0,01$ (NS)	$F_{(1,28)} = 0,44$ (NS)	$F_{(1,1008)} = 43,05$ (0,000001)						

Iguals superíndices en minúsculas muestran diferencias estadísticamente significativas entre procedencias de cada área geográfica: la diferencia mínima entre procedencia fue $P=0,041944$ para flores por inflorescencias, $p=0,025187$ para frutos por inflorescencias, $p=0,008365$ para frutos por flor, $p=0,000022$ para óvulos por flor. Iguals superíndices en mayúsculas y entre paréntesis muestran diferencias estadísticamente significativas entre todas las procedencias: la diferencia mínima entre procedencias fue $p=0,020593$ para flores por inflorescencias, $p=0,027208$ para frutos por inflorescencias, $p=0,000086$ para óvulos por flor. NS = no significativo

Tabla 5. Valores promedio de producción de semillas y fecundidad de *Pachira quinata* para tres procedencias en condiciones de cultivo en el jardín clonal de El IREL, estado Barinas, Venezuela.

Procedencia	Semillas/fruto	% Semillas abortadas/fruto	% Semillas/óvulos	Fecundidad (%)
	\bar{X} (DE)	\bar{X} (DE)	\bar{X} (DE)	\bar{X} (DE)
Caimital	51,68 (11,66)	12,70 (8,57)	34,04 (8,14)	7,86 (3,38)a
Guanare	57,77 (15,77)	2,39 (1,82)	33,07 (7,21)	5,69 (1,53)
Ticoporo	56,72 (19,45)	10,54 (9,33)	32,94 (10,42)	3,65 (0,53)a
Total	53,57 (13,59)	10,89 (8,66)	33,68 (8,18)	6,61 (3,25)
Estadístico	$F_{(2,20)} = 0,39$	$F_{(2,20)} = 2,77$	$F_{(2,20)} = 0,4$	$F_{(2,19)} = 4,07$
p	(NS)	(NS)	(NS)	(0,033720)

Igual superíndice indica diferencias estadísticamente significativas en el análisis *a posteriori* entre valores de cada columna.

DISCUSIÓN

Producción de frutos por flor

Un estudio detallado durante siete años en un huerto semillero en Venezuela mostró que por polinización libre la producción promedio es de 49,9 semillas viables por fruto, 5,1 semillas malas o abortadas y 1,44 frutos por ramet (Quijada 1981). Aunque esta información es de alto valor comercial, no existen reportes sobre la eficiencia reproductiva en términos biológicos de *P. quinata* para los clones del huerto semillero mencionado. La formación de cápsulas registrada bajo polinización abierta en *P. quinata* estuvo entre 7 y 10% en huertos semilleros (Quijada 1980; Ureña 1991; Kane *et al.* 1993). Sin embargo, estudios de la eficiencia reproductiva en otras áreas geográficas muestran valores más bajos de producción de frutos por flor y semillas por fruto: la producción de frutos por flor varió entre 3 y 6% para poblaciones fragmentadas y no fragmentadas, sin embargo, la fragmentación del bosque no afectó la producción total de frutos por árbol (Fuchs *et al.* 2003; Quesada *et al.* 2004). En contraste, la relación fruto/flor promedio para los clones estudiados (22,5%) fue superior a los valores señalados y similares a valores registrados para árboles tropicales (Ramírez 1993). De acuerdo a las evidencias anteriores, las condiciones de cultivo parecen mejorar la producción de frutos, pero no a niveles muy altos.

Semillas abortadas y relación semillas/óvulo

La relación entre semillas por fruto y óvulos por flor con valores inferiores a 50% en *P. quinata* coincide con los valores reportados para otras especies con un número de óvulos por flor similar al señalado (Ramírez 1992). En *P. quinata* la producción de semillas por óvulo incrementa con el número de semillas por fruto. De aquí que la baja producción de semillas por fruto en comparación con el elevado número de óvulos por flor represente la explicación básica de este nivel de semillas por óvulo. Cuando la semilla es la unidad de dispersión como

en las cápsulas dehiscentes de *P. quinata*, hay mayor número de semillas por fruto y óvulos por flor y, por lo tanto, la producción de semillas es afectada por la intensidad de polinización (Ramírez 1993) y por la disponibilidad de recursos. Los niveles de producción de semillas por óvulo reportados indican que aparentemente existe deficiencia en la cantidad de semillas formadas por fruto, lo cual puede ser asociado con la deficiencia de la polinización, explicado más adelante, y/o limitación de recursos.

El aborto de semillas representa otro nivel reproductivo que afecta la producción de semillas, aunque las variaciones aquí observadas son independientes de las características reproductivas. Los mayores valores promedio de semillas viables por fruto corresponden también con los menores promedio de semillas abortadas (Quijada 1981). Aparentemente, sólo la precipitación durante el período de floración y fructificación es responsable de 77% de la variabilidad en la producción de semillas viables por fruto y de 94% de la variación observada en la producción de semillas abortadas por fruto (Quijada 1981).

Fecundidad relativa

La fecundidad relativa en *P. quinata* fue inferior a 14,5% para los clones examinados, los cuales son similares a los reportados para otras especies tropicales (Ramírez 1992). Los niveles de fecundidad no están afectados significativamente por la producción de semillas abortadas y semillas producidas por óvulo, sin embargo, la producción de frutos por flor si está positivamente correlacionada con la fecundidad en clones de *P. quinata*, lo cual sugiere que la eficiencia en la producción de frutos por flor promueve el incremento en la fecundidad, tal como había sido señalado por Ramírez (1992) para diversas especies de angiospermas. Sandiford *et al.* (2003) señalan que la baja producción de frutos en huertos semilleros es debida a la selección de clones con escasa producción de flores. Sin embargo, la producción de muchas flores puede tener un efecto negativo en la fecundidad. La fecundidad relativa está asociada con el número de flores por inflorescencia y frutos por infrutescencia (Ramírez 1992). En *P. quinata*, la fecundidad está correlacionada negativamente con el número de flores por inflorescencia y positivamente con el número de frutos por infrutescencia. Es decir, el exceso de flores y el menor número de frutos producidos por infrutescencia son los principales determinantes de la fecundidad.

Además de lo señalado, otras características adicionales que permiten explicar las posibles causas asociadas con la producción de frutos y semillas en *P. quinata* son: los valores promedio de eficiencia reproductiva (semillas abortadas, semillas por óvulo, frutos por flor y fecundidad relativa) encontrados para 233 especies de plantas fueron significativamente menores para los árboles que en otras formas de vida (Ramírez 1993), resultado similar al encontrado por Sutherland (1986) para la relación fruto/flor. Los reportes para árboles son muy similares a los registrados en *P. quinata*. Sutherland (1986) asocia la baja producción de frutos en árboles con la autoincompatibilidad, al costo de estructuras producidas

por los árboles y al largo tiempo entre la fertilización y maduración de los frutos, lo cual incrementa la impredecibilidad de la producción de frutos. En *P. quinata* sólo pueden considerarse el costo de los frutos y la autoincompatibilidad ya que el tiempo requerido para la maduración de los frutos es relativamente corto. Sandiford & Boshier (1998) y Sandiford *et al.* (2003) señalan que la formación de cápsulas a partir de flores está limitada por recursos en *P. quinata*. En este contexto, las explicaciones básicas de la baja producción de frutos por flor están parcialmente relacionadas con las características reproductivas. La producción de frutos incrementa con el número de frutos por infrutescencia. En contraste, el incremento en el número de semillas por fruto está acompañado por la disminución en el número de frutos por infrutescencia y la relación fruto/flor, lo cual sugiere que la producción de frutos está limitada por recursos. Frutos con mayor número de semillas por fruto requieren de mayor disponibilidad de recursos, lo cual puede también limitar el desarrollo de otros frutos.

Estudios previos han mostrado poca o ninguna producción de frutos por autopolinización en *P. quinata* en distintas áreas geográficas (Quijada 1981; Quijada *et al.* 1998; Quesada *et al.* 2001; Sandiford *et al.* 2003), lo cual ha permitido sugerir autoincompatibilidad (Quijada 1981; Quijada *et al.* 1998; Quesada *et al.* 2001; Sandiford *et al.* 2003; Fuchs *et al.* 2003). Recientemente, Amaya & Ramírez (2005) indican autoincompatibilidad de acción tardía. Sin embargo, se ha encontrado cierta producción de frutos y semillas por autopolinización (Quijada 1981; Quijada *et al.* 1998; Quesada *et al.* 2001; Sandiford *et al.* 2003), la cual podría estar asociada a la calidad genética del polen y grado de homocigosidad de las semillas por formarse (Seavey & Bawa 1986). La condición de autoincompatibilidad en *P. quinata* permite explicar los bajos niveles de eficiencia reproductiva ya que eventos de autopolinización tienen un efecto adverso en la reacción de autoincompatibilidad la cual reduce la fertilización de algunos cruces y autopolinización (Sutherland & Delph 1984).

La presencia de autoincompatibilidad y la consecuente condición xenógama determina la dependencia de algunas especies de angiospermas a la actividad y abundancia de polinizadores (Sutherland & Delph 1984; Sutherland 1986). En varias oportunidades se ha señalado que los polinizadores son limitantes para la producción de frutos y semillas en *P. quinata* (Sandiford *et al.* 2003; Fuchs *et al.* 2003). Los bajos valores de formación de cápsulas son atribuidos a la falta de polinizadores, sin embargo, el escaso éxito en la producción de semillas no está obligatoriamente relacionado con la abundancia de polinizadores (Sandiford & Boshier 1998). La baja eficiencia reproductiva de *P. quinata* en el huerto semillero podría ser atribuida en parte a la limitación de polinizadores. En un estudio en desarrollo, realizado por los autores de este trabajo, sobre la polinización de *P. quinata* en el área de estudio sólo se observaron dos especies de esfíngidos con baja frecuencia de visitas. Tanto la relación semilla/óvulo como la de fruto/flor, y la fecundidad resultante, parecen estar afectados por la actividad de los polinizadores. Además, las pruebas de polinización cruzada controlada producen un valor

superior (43, 41% de frutos por flor, L. Valera, datos no publ.), al promedio encontrado, lo cual indica que la actividad de los polinizadores influye en la producción natural de frutos por flor. La deficiencia en la deposición de suficiente polen compatible sobre los estigmas de las flores en el área de estudio puede estar limitando la eficiencia reproductiva a nivel de fruto y de semilla. Esto es particularmente determinante en especies con frutos dehiscentes con muchas semillas, ya que los requerimientos de polen son mayores que en especies con pocas semillas por fruto (Ramírez & Berry 1993).

La diferencia entre los valores promedio de flores/inflorescencia y frutos/inflorescencia indican que alta proporción de flores no forman frutos en los clones examinados. De acuerdo con Sandiford *et al.* (2003), muchas flores son producidas sólo como donantes de polen en *P. quinata*. De hecho, el exceso de flores con respecto a la producción de frutos sugiere que muchas flores de *P. quinata* actúan únicamente como donantes de polen, la hipótesis de la función masculina de las flores hermafroditas (Sutherland & Delph 1984; Sutherland 1986). Además, el exceso de flores también puede ser asociado con la hipótesis de atracción de polinizadores y consecuentemente podría promover la tasa de visitas de los polinizadores (Sutherland & Delph 1984; Sutherland 1986). Otra función del exceso de flores es el aborto selectivo de frutos (Sutherland & Delph 1984; Sutherland 1986), donde sólo maduran aquellos frutos de alta calidad, en términos del número de óvulos fertilizados o de la constitución genética de las semillas (Stephenson 1981).

Las condiciones espaciales y genéticas de los clones en la plantación son determinantes en la efectiva producción de semillas. Cordero & Boshier (2003) consideran que la razón más importante del escaso éxito en la obtención de semillas de *P. quinata* es el diseño y manejo deficientes de las fuentes semilleras. En este contexto, Quijada (1981) señala que la distribución de los clones o diseño de los huertos clonales estudiados parece favorecer de manera importante el promedio de semillas viables por fruto, sólo cuando la homovecindad es alta, o sea cuando los ramets de un mismo clon se rodean mayoritariamente, la producción de frutos es menor. De acuerdo a la disposición de los clones en los jardines clonales de El IREL, dada la falta de un diseño específico al momento de su establecimiento, existe alta frecuencia de homovecindad, limitando la posibilidad de panmixia, y trayendo como consecuencia altos niveles de geitonogamia. Otro aspecto que parece influir la eficiencia reproductiva de *P. quinata* es el número de clones de cada procedencia y la presencia de clones de diferentes procedencias en el huerto semillero, lo cual será discutido en la siguiente sección.

Un factor no cuantificado que afectó la eficiencia reproductiva de *P. quinata* en los jardines y huertos semilleros de El IREL fue la presencia de una especie de abejas del género *Trigona*, que consume las yemas florales y en consecuencia reduce el potencial reproductivo.

Eficiencia reproductiva entre procedencias

La mayor fecundidad relativa en clones procedentes de Caimital en compa-

ración a los clones de Ticoporo y la mayor producción de frutos/flor en clones de Caimital comparado con los de Ticoporo y Turén puede ser primariamente explicada por los mayores niveles de producción de frutos por flor encontrados en clones de Caimital, lo cual está determinado por la mayor producción de frutos por infrutescencia en dichos clones. Similarmente, Quijada (1981) reportó mayor productividad promedio en clones de Caimital. Además, el mismo autor señala que la baja producción de frutos por ramet de Guanare y Turén está asociada con la baja producción de flores. En este estudio también se encontró la más baja producción de frutos por flor en clones de Turén. Sin embargo, el número de flores por inflorescencia no difirió entre procedencias por lo que este parámetro no parece determinar las variaciones en la eficiencia reproductiva entre clones de diferentes procedencias.

Aparentemente, el número y diversidad de clones de cada procedencia parece influir la producción de frutos por infrutescencia y de aquí la eficiencia reproductiva. Los mayores valores de la relación fruto/flor y fecundidad fueron encontrados en los clones de Caimital, los cuales son los más numerosos y diversos. En contraste, sólo fueron estudiados un clon de Turén y tres de Guanare porque no habían más clones de estas localidades en los huertos. En condiciones naturales la mayor producción de frutos por flor fue encontrada en bosque continuo comparado con fragmentos de bosque, influenciada principalmente por el mayor número de individuos en las poblaciones continuas de *P. quinata* (Fuchs *et al.* 2003). La diversidad de clones de cada procedencia parece tener un efecto positivo en la producción de frutos por flor y fecundidad de *P. quinata*. Los mayores niveles de producción de frutos/flor y de fecundidad fueron encontrados en procedencias con mayor número de clones (Caimital) comparados con el menor número de clones de otras procedencias (Turén y Guanare). Pequeñas poblaciones pueden reducir el número de apareamientos compatibles, especialmente para especies de plantas con barreras a la autopolinización (Ashman *et al.* 2004). La mayor diversidad de clones de una determinada procedencia puede incrementar la eficiencia reproductiva por la mayor probabilidad de cruces exitosos. El éxito reproductivo entre individuos de una misma especie de diferentes áreas geográficas puede presentar deficiencias en los cruces. Este fenómeno ha sido reportado previamente (Sobrevila 1988) y es atribuido a variación poblacional entre diferentes áreas de distribución de las especies. En *P. quinata* la proporción de óvulos penetrados por tubos polínicos en cruces entre individuos de una misma procedencia fue significativamente mayor que en cruces entre individuos de procedencias diferentes, lo cual fue interpretado como un efecto de depresión exogámica de la fecundación, reconocido como un efecto conservativo de los genotipos de las poblaciones (Amaya & Ramírez 2005). En este contexto, la mayor diversidad de clones procedentes de Caimital parece contribuir a una mayor eficiencia reproductiva por el mayor número de cruces entre clones afines.

Además de las variaciones en la producción de frutos y fecundidad entre áreas geográficas, otros caracteres confirman variaciones de atributos fenotípicos

asociados a diferentes áreas geográficas. El número de flores por inflorescencia, óvulos por flor y frutos por infrutescencia varían entre áreas geográficas, siendo las dos primeras mayores en todas las procedencias centroamericanas. Estas diferencias pueden ser asociadas a variaciones geográficas genéticamente determinadas, ya que los clones están creciendo en condiciones relativamente homogéneas. Igualmente podría estar influenciando la producción de flores y frutos la edad cronológica de los árboles en los jardines y el huerto, los clones de las procedencias nativas provienen de árboles maduros del bosque natural, posiblemente con más de 150 años, y la propagación clonal mantiene estos controles de madurez en los ramets, mientras que los árboles provenientes de Centroamérica sólo tenían doce años al momento de ser clonados.

El mayor coeficiente de variación en el número promedio de frutos por infrutescencia parece estar asociado con las características propias de cada clon y con las características de la plantación. Diferencias en la fructificación entre árboles han sido asociadas a un fuerte efecto materno detectado en la producción de cápsulas, como distintas respuestas de algunos genotipos maternos ante la misma fuente de polen (Cordero & Boshier 2003). Además, la variación en el número de frutos por infrutescencia puede estar asociada con diferentes niveles de autoincompatibilidad de los distintos clones, lo que promueve diferentes limitaciones para la producción de frutos. De hecho, se ha reportado que los sistemas reproductivos en *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) pueden variar desde autoincompatible a sistemas de apareamiento mixto con altos niveles de autopolinización (Lobo *et al.* 2005). En contraste, el número de semillas por fruto, semillas por óvulo y semillas abortadas por fruto no difieren entre procedencias, lo cual puede ser un resultado directo de las características del ambiente de cultivo que pueden promover niveles similares en la intensidad de polinización.

En conclusión, la eficiencia reproductiva de *P. quinata* es relativamente baja, la cual es explicada por la condición arbórea, la predominante autoincompatibilidad, limitaciones de recursos para la formación de frutos y semillas, la limitación de polinizadores en el área de estudio y el diseño desbalanceado de los huertos semilleros. Las variaciones observadas en los caracteres reproductivos entre clones parecen responder a diferencias de los clones asociadas a la procedencia geográfica, mientras que las diferencias en los niveles de eficiencia reproductiva son básicamente explicadas por la diversidad de clones de cada procedencia presentes en el huerto semillero y por características particulares de cada clon.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (FONACIT G-98003195). Los autores desean expresar su agradecimiento al personal de la Estación Experimental El IREL de la Universidad de Los Andes por su apoyo en el trabajo de campo. A W. Durán y B. Castro por el trabajo de laboratorio.

BIBLIOGRAFÍA

- Amaya, A. & N. Ramírez. 2005. Dinámica de crecimiento de tubos polínicos en poblaciones de *Pachira quinata* (Jacq.) W. Alverson (Bombacaceae). *Acta Ci. Venez.* 56: 112-116.
- Ashman, T-L., T.M. Knight, J.A. Steets, P. Amarasekare, M. Burd, D.R. Campbell, M.R. Dudash, M.O. Johnston, S.J. Mazer, R.J. Mitchell, M.T. Morga & W.G. Wilson. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85: 2408-2421.
- Cordero, J. & D.H. Boshier. 2003. Introducción. In: *Bombacopsis quinata, un árbol maderable para reforestar* (Cordero, J. & D.H. Boshier, eds.), pp. 1-2. Tropical Forestry Papers 39. Oxford Forestry Institute. Alden Publishers, Osney Mead, Oxford.
- FAO. 1986. Databook on endangered tree and shrub species and provenances. FAO, Roma.
- FAO. 1993. Report of eighth meeting of the FAO Panel of Experts on Forest Genetic Resources. FAO, Roma.
- Fuchs, E.J., J.A. Lobo & M. Quesada. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Cons. Biol.* 17: 1-10.
- Kane, M., H. Ureña, W. Dvorak & C. Atehortúa. 1993. The potential of *Bombacopsis quinata* as a commercial plantation species. *For. Ecol. & Manag.* 56: 99-112.
- Lobo, J.A., M. Quesada & K.E. Stoner. 2005. Effects of pollination by bats on the mating system of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) populations in two tropical life zones in Costa Rica. *Amer. J. Bot.* 92: 370-376.
- Quesada, M., E.J. Fuchs & J.A. Lobo. 2001. Pollen load size, reproductive success and progeny kinship of naturally pollinated flowers of the tropical dry forest tree *Pachira quinata* (Bombacaceae). *Amer. J. Bot.* 88: 2113-2118.
- Quesada, M., K.E. Stoner, J.A. Lobo, Y. Herrerías-Diego, C. Palacios-Guevara, M. Munguía-Rosas, K.A.O.-Salazar & V. Rosas-Guerrero. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated Bombacaceous trees. *Biotropica* 36: 131-138.
- Quijada, M. 1980. Floración, producción de semillas y polinización artificial en *Bombacopsis quinata* en Venezuela. Estudios FAO: *Montes* 20: 288-290.
- Quijada, M. 1981. Análisis cuantitativo comparativo de jardines clonales balanceados y no balanceados de Saquisaqui (*Bombacopsis quinata* (Jacq.) Dugand.). Trabajo de Ascenso. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Quijada, M. 1982. Establecimiento de huertos semilleros en Venezuela. Trabajo de Ascenso. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

- Quijada, M., V. Garay & L. Valera. 1998. Resultado de un ensayo de progenies de Saqui-saqui (*Bombacopsis quinata* (Jacq.) Dugand) a los 15 años de edad, establecido en la unidad experimental, Reserva Forestal Caparo, Barinas-Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* 42: 167-185.
- Ramírez, N. 1992. Las características de las estructuras reproductivas, niveles de aborto y semillas producidas. *Acta Ci. Venez.* 43: 167-177.
- Ramírez, N. 1993. Producción y costo de frutos y semillas entre formas de vida. *Biotropica* 25: 46-60.
- Ramírez, N. 1995. Producción y costo de frutos y semillas entre modos de polinización en 232 especies de plantas tropicales. *Revista Biol. Trop.* 43: 151-159.
- Ramírez, N. & P.E. Berry. 1993. Producción y costo de frutos y semillas relacionados a los tipos morfológicos de frutos, unidad de dispersión y síndrome de dispersión. *Ecotropicos* 6: 43-61.
- Ramírez, N. & P.E. Berry. 1995. Producción y costo de frutos y semillas relacionados a las características de las inflorescencias. *Biotropica* 27: 190-205.
- Sandiford, M. & D.H. Boshier. 1998. A study of the reproductive biology of *B. quinata* (Jacq.) Dugand. DFID/FRP research and development Project R6168. Oxford Forestry Institute, Oxford, Final Report.
- Sandiford, M., D.H. Boshier & J. Cordero. 2003. Biología reproductiva. In: *Bombacopsis quinata, un árbol maderable para reforestar* (Cordero, J. & D.H. Boshier, eds.), pp. 13-38. Tropical Forestry Papers 39. Oxford Forestry Institute. Alden Publishers, Osney Mead, Oxford.
- Seavey, S.R. & K.S. Bawa. 1986. Late acting self incompatibility in angiosperms. *Bot. Rev.* 52: 195-219.
- Sobrevila, C. 1988. Effects of distance between pollen donor and pollen recipient on fitness components in *Espeletia schultzei*. *Amer. J. Bot.* 75: 701-724.
- Sokal, R. & F. Rohlf. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman, San Francisco, California.
- Spironello, W.R., P.T.B. Sampaio & B. Ronchi-Teles. 2004. Produção e predação de frutos em *Aniba rosaeodora* Ducke var. *amazonica* Ducke (Lauraceae) em sistema de plantio sob floresta de terra firme na Amazônia Central. *Acta Bot. Bras.* 18: 801-807.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- Sutherland, S. 1986. Pattern of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants? *Evolution* 40: 117-128.
- Sutherland, S. & L.F. Delph. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit set. *Ecology* 65: 1093-1104.
- Ureña, H. 1991. Seis años de manejo del huerto semillero clonal de *Bombacopsis quinata*: Monterrey Forestal, Zambrano, Colombia.
- Ureña, H.L. 1992. Production and management of *Bombacopsis quinata* (Red Ceiba) seed. In: *Breeding Tropical Trees* (Lambeth, C. & W. Dvorak, eds.), pp. 43-47. IUFRO Conference, Cartagena-Cali.