

SISTEMAS REPRODUCTIVOS EN ESPECIES DE MELASTOMATACEAE EN LA GRAN SABANA (ESTADO BOLÍVAR, VENEZUELA)

Breeding systems in species of Melastomataceae in Gran Sabana (Bolívar State, Venezuela)

Omaira HOKCHE D.¹ y Nelson RAMÍREZ²

¹Postgrado de Botánica, Instituto de Biología Experimental,
Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela,
Apartado 20513, Caracas, Venezuela.

Dirección actual: Fundación Instituto Botánico de Venezuela
Dr. Tobías Lasser, Herbario Nacional de Venezuela, Jardín
Botánico de Caracas, Universidad Central de Venezuela,
Apartado 2156, Caracas 1010-A, Venezuela.
omaira.hokche@ucv.ve, ohokche@gmail.com

²Centro de Botánica Tropical, Instituto de Biología Experimental,
Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela,
Apartado 48312, Caracas 1041-A, Venezuela.
nramirez@reacciun.ve, nramirez220252@gmail.com

RESUMEN

La biología reproductiva de 17 especies de Melastomataceae fue estudiada en la Gran Sabana (estado Bolívar, Venezuela) mediante cruces controlados en el campo; se determinó el índice polen/óvulo, la asignación de biomasa floral y la eficiencia reproductiva natural para cada especie y su relación con el sistema reproductivo. La agamospermia (tres especies (17,7%) agamospermas y seis (35,3%) facultativas) fue el sistema reproductivo predominante, seguida por la autocompatibilidad (siete especies, 41,2%) y sólo *Tococa guianensis* es autoincompatible. La mayoría de las especies estudiadas presentaron alta relación polen/óvulo, lo cual no se corresponde con sistemas agamospermos de reproducción. La biomasa floral reveló que la especie autoincompatible tiene la mayor relación de biomasa androceo/biomasa de gineceo, lo que concuerda con la hipótesis de asignación de biomasa. Sin embargo, los patrones de asignación de biomasa en los otros sistemas reproductivos no mostraron tendencias claras. La producción de frutos fue altamente variable e independiente del sistema reproductivo; no obstante, todas las especies autocompatibles mostraron bajos niveles de producción de frutos y la especie autoincompatible tuvo alto valor de producción de frutos por flor.

Palabras clave: Agamospermia, biomasa floral, eficiencia reproductiva, Gran Sabana, Melastomataceae, relación polen/óvulo, sistema reproductivo, Venezuela

ABSTRACT

The reproductive biology of 17 species of Melastomataceae was studied in the Gran Sabana plateau (Bolívar State, Venezuela) by means controlled crossings in the field; the pollen/ovule ratio, the allocation of floral biomass and the natural reproductive efficiency for each species and its relation with the breeding system were estimated. Agamospermy (three species (17.7%) and six (35.3%) facultatives) was the reproductive system, followed by self-

compatibility (seven species, 41.2%), and only *Tococa guianensis* was selfincompatible. Most of the studied species displayed high pollen/ovule ratio, which does not correspond with agamosperous reproductive systems. Floral biomass revealed that the selfincompatible species has the greater androecium/gynoecium biomass ratio, which agrees with the hypothesis of biomass allocation. Nevertheless the patterns of biomass allocation in the other reproductive systems did not show clear tendencies. Fruit production was highly variable and independent of the reproductive system; however, all selfcompatible species showed low levels of fruit production and the selfincompatible species display high fruit production.

Key words: Agamospermy, floral biomass, Gran Sabana, Melastomataceae, pollen/ovule ratio, reproductive efficiency, reproductive system, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Las Melastomataceae son una de las familias de plantas tropicales más ricas en especies, con aproximadamente 166 géneros y más de 4200 especies (Renner 1993). Cerca de 3000 especies son neotropicales (Renner 1989, 1993), donde más de dos tercios de estos taxa se distribuyen en Centro y Sur América (Ellison *et al.* 1993; Gross 1993; Renner 1984, 1989). La familia Melastomataceae está constituida mayormente por árboles y arbustos, aunque también pueden ser lianas, epífitas, hierbas anuales y perennes; son comunes en hábitats montañosos tropicales y en hábitats sucesionales tempranos (Renner 1993; Judd *et al.* 1999). Algunos géneros tienen valor ornamental por presentar flores vistosas como, por ejemplo, *Rhexia* y *Tibouchina* (Judd *et al.* 1999). La mayoría de las Melastomataceae se caracteriza por tener inflorescencias terminales o axilares, flores usualmente cimosas, zigomorfos o actinomorfos (Wurdack 1973; Judd *et al.* 1999). Las flores no producen néctar y la polinización es casi exclusivamente por insectos, específicamente por abejas recolectoras de polen (Renner 1983, 1984, 1989; Judd *et al.* 1999). Algunas especies de Melastomataceae pueden ser polinizadas por moscas (Goldenberg & Shepherd 1998) o por murciélagos (Renner 1989).

Si bien el hermafroditismo está ampliamente representado en las Melastomataceae, la dioecia también ha sido reportada. Almeda & Dorr (2006) citan que de aproximadamente 172 géneros que conforman la familia, sólo en el género neotropical *Miconia* se conoce este sistema sexual, y reportan 37 especies dioicas. Los aspectos de la biología reproductiva de esta familia señalan diversidad de sistemas reproductivos y la presencia de especies agamospermas (Renner 1989; Goldenberg & Shepherd 1998; Melo *et al.* 1999; Goldenberg & Varassin 2001). La mayoría de las especies de Melastomataceae estudiadas son autocompatibles (Renner 1989; Gibbs 1990), el modo de apareamiento predominante es la xenogamia (Renner 1989) y la principal forma de promover el entrecruzamiento es a través de la hercogamia (separación espacial de las anteras y el estigma).

Las Melastomataceae explotan un amplio rango de hábitats, crecen frecuentemente en bosques primarios donde pueden llegar a ser árboles grandes, en hábitats sucesionales tempranos o perturbados son arbustos, y en vegetación de arenas

blancas y sabanas (Renner 1983; Huber 1986; Judd *et al.* 1999). En la altiplanicie de la Gran Sabana (Parque Nacional Canaima, estado Bolívar, Venezuela) se han desarrollado comunidades vegetales peculiares que varían desde pioneras abiertas sobre rocas, hasta arbustales paramoides o bosques densos (Huber 1986), donde las Melastomataceae conforman una familia muy diversa, abundante y representativa de la mayoría de las comunidades. En este sentido, el objetivo de este trabajo fue estudiar la biología reproductiva de especies de esta familia, específicamente, evaluar si las características reproductivas de especies de la Alta Guayana venezolana concuerdan con las reportadas para Melastomataceae en otras comunidades neotropicales. Además, se pretende relacionar el sistema reproductivo de las especies de Melastomataceae con algunos parámetros escasamente evaluados en esta familia como son la relación polen/óvulo, la asignación de biomasa a verticilos florales y a la flor, así como la eficiencia natural en la producción de frutos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Esta investigación fue realizada en comunidades herbáceo-arbustivas del Parque Nacional Canaima, sector Gran Sabana, al sureste del estado Bolívar, Venezuela. La Gran Sabana se extiende desde Sierra de Lema, al norte, donde alcanza su mayor altura a 1400 m snm, hasta la porción más sur, en Santa Elena de Uairén, a 850 m snm (Huber 1990). La temperatura promedio mensual presenta poca variabilidad a lo largo del año (máxima 21,2°C y mínima 19,9°C), la precipitación media anual de 2287 mm, varía desde 1600 mm en años más secos hasta 2500 mm en años más húmedos. La distribución de la precipitación durante el año permite definir el clima de la Gran Sabana como biestacional húmedo, con un período superhúmedo de abril a diciembre y un período menos húmedo de diciembre a marzo (Huber 1990, 1995).

Las especies fueron estudiadas en un matorral, dos arbustales y un herbazal, comunidades que caracterizan en buena parte el paisaje de la Gran Sabana. De las 17 especies analizadas, 11 crecen en un matorral ubicado en la parte posterior de la Estación Científica de Parupa, Corporación Venezolana de Guayana (CVG), que colinda con el río Parupa, en la carretera Fuerte Luepa - Kavanayén (5°40,416' Lat. N - 61°32,543' Long. O, altitud 1300 m snm). Esta comunidad arbustiva (Huber 1994) presenta una vegetación secundaria que surgió por la tala y la quema de los árboles y la eliminación de la vegetación ribereña que bordea al río Parupa, con abundancia de especies arbustivas y herbáceas, y pocas especies arbóreas de aproximadamente 4 m de alto.

Algunas especies analizadas se encuentran en comunidades arbustivas florísticamente muy diversas; específicamente, un arbustal ubicado aproximadamente en el km 780 de la carretera Fuerte Luepa - Santa Elena de Uairén, a la margen derecha después del puente de la quebrada de Mareman-Parú (5°44,489' Lat. N -

61°24,198' Long. O, altitud 1386 m snm), y otro situado en la carretera Fuerte Luepa - Kavanayén, desvío hacia la población de Riworiwo, entre las comunidades indígenas de Iwarkey y Riworiwo (5°36,880' Lat. N - 61°29,659' Long. O, altitud 1208 m snm). En general, la vegetación en estos arbustales es achaparrada, 1,5 - 2,7 m de alto, donde algunos elementos pueden alcanzar hasta aproximadamente 6 m. Estos arbustales se desarrollan sobre extensiones de arena cuarzosa blanca o frecuentemente sobre afloramientos rocosos planos o con cierta inclinación, lo que permite la acumulación de arena en los recodos.

Tres especies se estudiaron en un herbazal, ubicado a la margen izquierda de la carretera Fuerte Luepa - Santa Elena de Uairén en el km 793 (5°38,552' Lat. N - 61°22,944' Long. O, altitud 1343 m snm). Los herbazales o sabanas herbáceas se caracterizan por la presencia de hierbas de hojas anchas de las familias Rapateaceae, Xyridaceae y Bromeliaceae, entre otras, y se encuentran mayormente asociados a sustratos turbosos sobre fondo arenoso (Huber 1990).

MÉTODOS

Forma de vida y separación espacial de la maduración sexual

Las 17 especies estudiadas se caracterizaron de acuerdo a su forma de vida en árboles, arbustos y hierbas, y según su hábito en leñosas y herbáceas. La mayoría (10 especies) pertenece a la tribu Miconieae (*Clidemia*, *Miconia* y *Tococa*), cuatro a la tribu Melastomeae (*Comolia*, *Macairea*, *Marcetia* y *Tibouchina*), dos a Merianieae (*Meriania*) y una a Microliceae (*Microlicia*) (Renner 1993).

La hercogamia, o separación espacial de estambres y estigma, se examinó midiendo la distancia existente entre anteras y estigma en 10 flores, para cada especie. Una especie se consideró hercógama cuando el estigma se encontraba al menos 2 mm por encima de las anteras (Ramírez 1993).

Sistema reproductivo

Para determinar el sistema reproductivo se realizaron cuatro pruebas, en un mínimo de cinco individuos, siguiendo la metodología descrita por Ruiz-Zapata & Arroyo (1978) y Sobrevila & Arroyo (1982), utilizando flores de una o de varias inflorescencias, aisladas previo a la antesis y hasta la formación de frutos. Para detectar agamosperma se emascularon las flores en estado de yemas y se aislaron para verificar la formación de frutos y semillas. La autoincompatibilidad se determinó fertilizando flores con polen proveniente de otros individuos de la misma especie (fertilización cruzada - FC). La autocompatibilidad se detectó utilizando polen de la misma flor o de flores del mismo individuo (autofertilización manual - AF). Para la autogamia se aislaron yemas florales y se verificó luego la formación de frutos (polinización automática - PA). Para cada prueba aplicada se cuantificó el número de frutos y semillas producido, distinguiendo entre semillas sanas y semillas mal formadas, de tamaño reducido o aplastadas.

En algunas especies no fue posible realizar todas las pruebas debido a que

no se disponía de polen para efectuar los cruces, o había pocos individuos en flor, y a ciertas dificultades como, por ejemplo, flores muy pequeñas y delicadas para la manipulación. En las especies donde no se realizaron pruebas de fertilización cruzada sólo se pudo determinar el modo de apareamiento considerando la producción de frutos y semillas obtenida por medio de las pruebas de polinización automática (PA) y de autofertilización manual (AF).

La prueba exacta de Fisher (Sokal & Rohlf 1995) fue utilizada para comparar la formación de frutos por flor, y la de semillas por óvulo respectivamente, obtenidas en las pruebas de agamosperma con valores esperados de máximos (= 1) y mínimos (= 0). Cuando la producción de frutos por flor, y/o la de semillas por óvulo no difieren estadísticamente de 1, entonces la especie es considerada agamospérmica. Por el contrario, si la producción de frutos por flor, y/o la de semillas por óvulo no difieren estadísticamente de 0, entonces la especie fue considerada con reproducción sexual. En caso de valores intermedios, es decir, cuando la fracción de frutos por flor, y/o la de semillas por óvulo obtenidas de flores emasculadas es mayor que cero y menor que uno, entonces la especie se consideró con agamosperma facultativa. En aquellas especies que en las pruebas de agamosperma resultaron sexuales, se aplicó el mismo método comparando la producción de frutos por flor, y/o la de semillas por óvulo obtenidas en las pruebas de autofertilización manual. En esos casos, la especie se consideró autocompatible cuando la producción de frutos por flor, y/o la de semillas por óvulo no difieren estadísticamente de 1. Si la producción de frutos por flor, y/o la de semillas por óvulo no difieren estadísticamente de 0 entonces la especie es autoincompatible. Cuando los valores son intermedios, es decir, cuando la fracción de frutos por flor, y/o la de semillas por óvulo obtenidas de flores autofertilizadas manualmente son estadísticamente mayores que cero y menores que uno, la especie se consideró parcialmente autocompatible. Si los resultados estadísticos de las pruebas de agamosperma arrojaban diferentes conclusiones respecto al sistema reproductivo de una especie, considerando la producción de frutos por flor y la de semillas por óvulos, entonces se le dio mayor peso a la última variable.

Producción de óvulos, polen y relación polen/óvulo

El número de óvulos por flor se cuantificó en un microscopio estereoscópico, disectando 100 yemas florales provenientes de un mínimo de cinco individuos. El número de granos de polen por antera se determinó utilizando el método descrito por Lloyd (1965), que consiste en suspender cinco anteras de diferentes yemas florales en 0,1 ml de una solución de anilina en lactofenol y glicerina 3:1. Posteriormente, en tres preparaciones, se cuantificaron los granos de polen con un hemacitómetro en un microscopio óptico. El número de granos de polen por flor se estimó multiplicando el número de granos de polen por antera por el promedio de anteras por flor. Finalmente, se estableció la relación polen/óvulo (P/O) dividiendo el número promedio de granos de polen por flor entre el promedio de óvulos por flor.

Asignación de biomasa floral

La biomasa (peso seco) se consideró como estimado de la asignación de recursos a las diferentes partes florales e indicador de la distribución de la energía (calorías) (Hickman & Pitelka 1975; Abrahamson & Caswell 1982; Ramírez 1992). Se utilizaron 20 flores preservadas en alcohol isopropílico 70%, separándolas en cáliz, corola, estambres y pistilo. Cada parte floral fue deshidratada durante 10 días a 40°C, hasta alcanzar peso constante y pesadas en una balanza analítica. El peso seco permitió estimar la asignación relativa al androceo (estambres), gineceo (pistilo), atracción (corola) y soporte (cáliz + receptáculo). Posteriormente, se determinaron las siguientes relaciones: biomasa de androceo/biomasa de gineceo (relación entre la función masculina y la femenina), y la inversión relativa de la función masculina, función femenina y función de atracción respecto al total del peso floral, expresada como biomasa de androceo/biomasa total de la flor (función masculina), biomasa de gineceo/biomasa total de la flor (función femenina) y biomasa de corola/biomasa total de la flor (función de atracción).

Eficiencia reproductiva natural

Para estimar la eficiencia reproductiva natural se cuantificó el número de flores por inflorescencia y frutos por infrutescencia por conteos directos en un máximo de 100 inflorescencias y 100 infrutescencias, respectivamente, en un mínimo de cinco individuos. La eficiencia natural se expresó como la proporción de frutos producida por flores.

RESULTADOS

Forma de vida y separación espacial de la maduración sexual

La forma de vida arbustiva (58,8%) fue la más común entre las especies de Melastomataceae estudiadas, seguida por las hierbas perennes (23,5%), sufrútices (11,8%) y una sola especie arbórea (5,9%) (Tabla 1). La mayoría (64,7%) de las especies son leñosas, y 35,3% tienen hábito herbáceo. Cuatro especies (23,5%) presentaron separación espacial de los sexos (hercogamia) (Tabla 1). En la Fig. 1 se muestran algunas de las especies estudiadas.

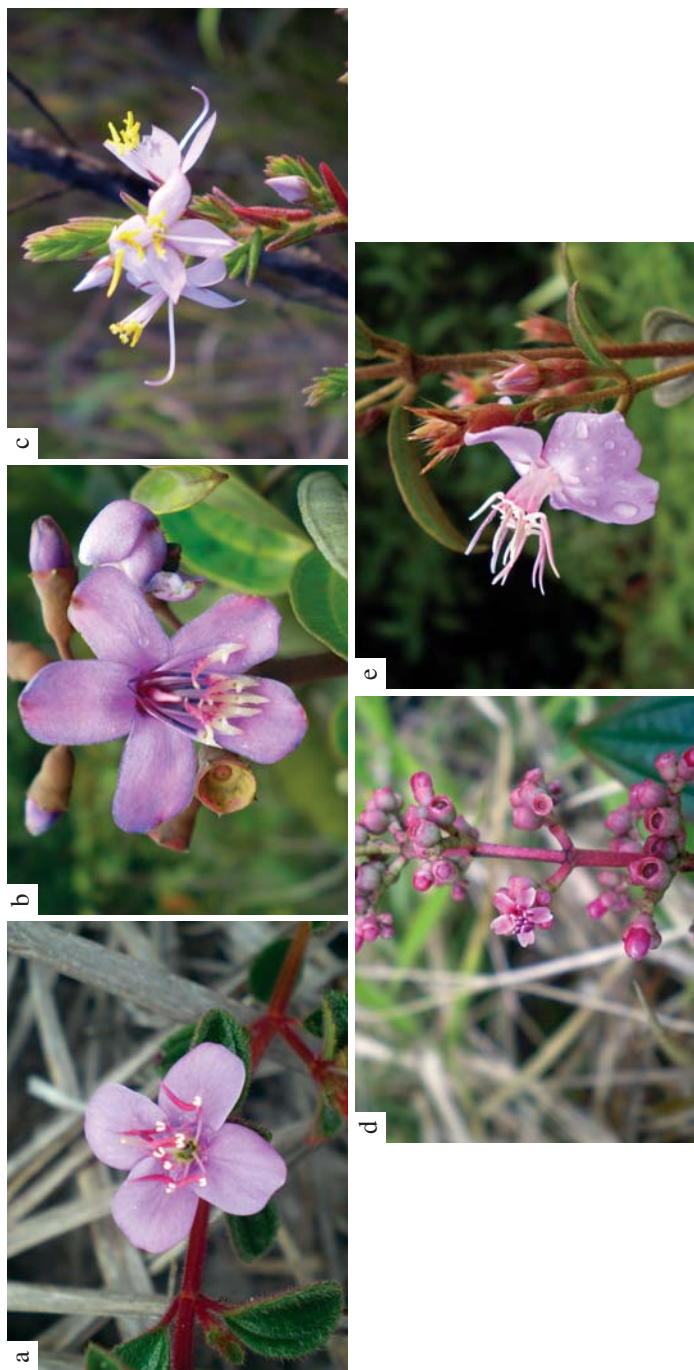


Fig. 1. Flores de algunas especies de Melastomataceae estudiadas. **a.** *Comolia microphylla*. **b.** *Meriania urceolata*. **c.** *Marceia taxifolia*. **d.** *Miconia ciliata*. **e.** *Tibouchina fraterna*.

Tabla 1. Características cualitativas de especies de Melastomataceae estudiadas en la Gran Sabana, estado Bolívar.

Especie	Comunidad	Forma de vida	Hercogamia	Hábito
<i>Clidemia pustulata</i> DC.	Matorral	Arbusto	Ausente	Leñoso
<i>C. sericea</i> D.Don	id	Hierba perenne	id	Herbáceo
<i>Comolia microphylla</i> Benth.	Arbustal Riworiwo	Sufrútice	id	id
<i>Macairea parvifolia</i> Benth.	id	Arbusto	Presente	Leñoso
<i>Marcetia taxifolia</i> (St.Hil.) DC.	Matorral	Hierba perenne	Ausente	Herbáceo
<i>Meriania sclerophylla</i> (Naudin) Triana	Herbazal	Arbusto	Presente	Leñoso
<i>M. urceolata</i> Triana	Arbustal Mareman	Árbol	id	id
<i>Miconia alata</i> (Aubl.) DC.	Matorral	Arbusto	id	id
<i>M. albicans</i> (Sw.) Triana	id	id	Ausente	id
<i>M. aplostachya</i> (Bonpl.) DC.	id	id	id	id
<i>M. ciliata</i> (Rich.) DC.	id	Hierba perenne	id	Herbáceo
<i>M. ibaguensis</i> (Bonpl.) Triana	id	Arbusto	id	Leñoso
<i>Miconia</i> sp.	id	id	id	id
<i>Microlicia benthamiana</i> Triana ex Cogn.	Herbazal - Arbustal Riworiwo	Sufrútice	id	Herbáceo
<i>Tibouchina fraterna</i> N.E.Brown	Herbazal - Arbustal Mareman	Arbusto	id	Leñoso
<i>Tococa guianensis</i> Aubl.	Matorral	id	id	id
<i>T. nitens</i> (Benth.) Triana	Arbustal Mareman	Hierba perenne	id	Herbáceo

Sistema reproductivo y relación polen/óvulo

De las 17 especies de Melastomataceae estudiadas, se encontró que *Meriania urceolata*, *M. aplostachya* y *Miconia* sp. son agamospermas, es decir, que producen frutos y semillas asexualmente (Tabla 2). *Clidemia pustulata*, *C. sericea*, *Comolia microphylla*, *Macairea parvifolia*, *Miconia albicans*, *M. ibaguensis*, *Miconia ciliata*, *Microlicia benthamiana* y *Tibouchina fraterna* también pueden producir frutos y semillas asexualmente, aunque en menor proporción (Tabla 2). En este sentido, *Clidemia pustulata*, *C. sericea*, *Miconia albicans*, *M. ciliata*, *M. ibaguensis* y *Microlicia benthamiana* pueden ser consideradas agamospermas facultativas (Tabla 2). En *Comolia microphylla* y *Tibouchina fraterna* la proporción de frutos y de semillas producidas de flores previamente emasculadas es muy baja comparada con la producida a partir de fertilización cruzada (Tabla 3).

Tococa guianensis es la única especie autoincompatible, dado que sólo produjo frutos por fertilización cruzada (Tabla 3). *Marcetia taxifolia* y *Tococa nitens* son autocompatibles, mientras que *Comolia microphylla*, *Macairea parvifolia*, *Meriania sclerophylla*, *Miconia alata* y *Tibouchina fraterna* resultaron ser parcialmente autocompatibles (Tabla 3), y por tanto, no autógamas, es decir, que requieren de un agente para que se realice la fertilización. En *Miconia ciliata* no se obtuvieron frutos en las pruebas de autofertilización manual, probablemente

Tabla 2. Número de flores emasculadas (Fl), frutos producidos (Fr) y semillas sanas totales (Se) producidas por Agamosperma (AG) de especies de Melastomataceae en la Gran Sabana.

Especie	Nº Fl	Nº Fr	% Fr/Fl	Nº Óv/Fl	Nº Se	% Se/Óv	Sist Rep Fr	Sist Rep Se
<i>Clidemia pustulata</i>	55	6	10,91	206,30	1077	9,49	AG Fac	AG Fac
<i>C. sericea</i>	43	18	41,86	166,92	1122	15,63	id	id
<i>Comolia microphylla</i>	36	2	5,56	43,76	34	2,16	Sexual	id
<i>Macairea parvifolia</i>	68	4	5,88	49,07	164	4,92	id	Sexual
<i>Marcetia taxifolia</i>	39	0	0,0	118,45	0	0,0	id	id
<i>Mertania sclerophylla</i>	33	0	0,0	180,42	0	0,0	id	id
<i>M. urceolata</i>	25	17	68,00	721,28	806	4,47	AG	AG
<i>Miconia alata</i>	55	0	0,0	105,92	0	0,0	Sexual	Sexual
<i>M. albicans</i>	89	29	32,58	39,66	514	14,56	AG Fac	AG Fac
<i>M. aplostachya</i>	33	32	96,97	56,15	798	43,07	AG	AG
<i>M. ciliata</i>	41	3	0,73	104,39	214	5,00	AG Fac	AG Fac
<i>M. ibaguensis</i>	85	17	20,00	126,71	965	8,96	id	id
<i>Miconia</i> sp.	23	12	52,17	57,92	207	15,54	AG	AG
<i>Microlicia benthamiana</i>	47	6	12,77	66,94	248	7,88	AG Fac	AG Fac
<i>Tibouchina fraterna</i>	34	1	2,94	78,77	31	1,16	Sexual	id
<i>Tococa guianensis</i>	30	0	0,0	187,34	0	0,0	id	Sexual
<i>T. nitens</i>	21	0	0,0	239,83	0	0,0	id	id

Óv = número promedio de óvulos

Sist Rep Fr = resultado del test estadístico sobre el sistema reproductivo considerando producción de frutos

Sist Rep Se = resultado del test estadístico sobre el sistema reproductivo considerando producción de semillas

AG Fac = agamosperma facultativa

Tabla 3. Número de flores polinizadas (Fl), frutos producidos (Fr) y semillas sanas totales (Se) producidas por las pruebas reproductivas de especies sexuales de Melastomataceae de la Gran Sabana.

Especie	Nº Fl			Nº Fr			% Fr/Fl			Nº			Nº Se			% Se/Óv			Sist Rep	
	PA	AF	FC	PA	AF	FC	PA	AF	FC	Óv/Fl	PA	AF	FC	PA	AF	FC	FR	SE		
<i>Comolia microphylla</i>	49	33	20	0	14	13	0,0	42,4	65,0	43,76	0	305	417	0,0	21,1	47,7	PAC	PAC		
<i>Macleaya parvifolia</i>	242	59	34	9	4	0	3,7	6,8	0,0	49,07	281	133	0	2,4	4,6	0,0	PAC	PAC		
<i>Marcetia taxifolia</i>	72	72	46	0	46	30	0,0	63,9	65,2	118,45	0	3918	1514	0,0	45,9	27,8	AC	AC		
<i>Meriania sclerophylla</i>	104	25	26	0	8	8	0,0	32,0	30,8	180,42	0	1426	1559	0,0	31,6	33,2	PAC	PAC		
<i>Miconia alata</i>	75	50	43	0	21	23	0,0	42,0	53,5	105,92	0	820	1341	0,0	15,5	29,4	PAC	PAC		
<i>Tibouchina fraterna</i>	148	5	6	0	2	1	0,0	40,0	16,7	78,77	0	82	7	0,0	20,8	1,5	PAC	PAC		
<i>Tococa guianensis</i>	32	17	17	0	0	11	0,0	0,0	64,7	187,34	0	0	1579	0,0	0,0	49,6	AI	AI		
<i>T. nitens</i>	47	14	20	0	13	10	0,0	92,9	50,0	239,83	0	700	1005	0,0	20,9	21,0	AC	AC		

Óv = número promedio de óvulos

PA = polinización automática, AF = autofertilización manual, FC = fertilización cruzada

AC = autocompatible, AI = autoincompatible, PAC = parcialmente autocompatible

Sist Rep Fr = resultado del test estadístico sobre el sistema reproductivo considerando producción de frutos

Sist Rep Se = resultado del test estadístico sobre el sistema reproductivo considerando producción de semillas

debido a daños producidos durante la manipulación de las flores dado que son muy pequeñas, no obstante, se produjeron frutos por fertilización cruzada (Tabla 3). En *Clidemia sericea*, *Meriania urceolata*, *Miconia aplostachya* y *Miconia* sp. hubo formación de frutos por autofertilización manual, aunque no fue posible realizar fertilizaciones cruzadas.

El número de óvulos por flor fue variable para las especies analizadas, desde 39,7 hasta 721,3 óvulos/flor (Tabla 4), mientras que el número de granos de polen por flor fue alto para todas las especies estudiadas (Tabla 4). La relación polen/óvulo (P/O) fue relativamente alta, variando desde 116,1 en *Miconia albicans* hasta 6934,6 en *Tibouchina fraterna* (Tabla 4).

Asignación de biomasa floral

La asignación de biomasa a la flor y a los verticilos para las especies estudiadas se señala en la Tabla 5. *Meriania sclerophylla*, *M. urceolata* y *Tococa nitens* mostraron los mayores pesos florales. Las relaciones biomasa de androceo/biomasa de gineceo (masc/fem) y biomasa de androceo/biomasa total de la flor (masc/total fl), fueron mayores para la especie *Tococa guianensis* (Tabla 5); no obstante, no se encontró una tendencia clara respecto a los demás parámetros evaluados. En general, los menores valores de biomasa de corola/biomasa total de la flor se encontraron en la tribu Miconieae y los mayores en Microlicieae, Melastomeae y Meranieae, mientras que los valores de biomasa de gineceo/biomasa total de la flor fueron mayores para las especies de la tribu Miconieae.

Eficiencia reproductiva natural

La producción de flores por inflorescencia y de frutos por infrutescencia fue variable para las distintas especies estudiadas (Tabla 6); no obstante, en general, las especies de Melastomataceae presentaron altos valores de producción natural de frutos por flor, es decir, una alta eficiencia reproductiva natural. Los mayores valores de eficiencia reproductiva natural se encontraron en *Clidemia sericea*, *Comolia microphylla*, *Marcetia taxifolia* y *Tococa guianensis* (Tabla 6).

Miconia alata, *M. albicans*, *M. aplostachya* y *M. ciliata*, con el mayor número de flores por inflorescencia, presentaron comparativamente una baja eficiencia reproductiva natural, lo que indica alta proporción de flores-frutos abortada. Cabe destacar que esta tendencia no se observa en *Miconia* sp. la cual presentó una alta eficiencia reproductiva natural asociada a una alta producción de flores por inflorescencia (Tabla 6).

Tabla 4. Producción promedio de estambres, polen y óvulos, y relación P/O de especies de Melastomataceae de la Gran Sabana.

Especie	Nº Óvulos/Flor		Nº Estambre/Flor		Nº Polen/Antera		Nº Polen/Flor		Relación P/O
	X	DE	X	DE	X	DE	X	DE	
<i>Clidemia pustulata</i>	206,32	31,15	9,82	0,71	35 963,33	3810,07	353 001,70	37 398,12	1711,11
<i>C. sericea</i>	166,92	35,41	7,84	0,55	14 496,67	2693,03	113 658,67	21 116,15	680,93
<i>Comolia microphylla</i>	43,76	9,12	8,00	0,26	31 110,00	1814,22	124 440,00	5622,24	2843,56
<i>Macairea parvifolia</i>	49,07	5,10	7,98	0,14	10 852,50	1686,84	86 604,62	6730,49	1764,92
<i>Marceia taxifolia</i>	118,45	33,11	7,99	0,10	18 540,00	2443,78	74 167,30	16 123,42	626,14
<i>Meriania sclerophylla</i>	180,42	20,21	10,02	0,20	192 715,00	16 095,78	965 502,15	308 501,53	5351,41
<i>M. urceolata</i>	721,28	85,82	10,11	0,52	188 990,00	9421,94	955 533,44	256 040,39	1324,77
<i>Miconia albicans</i>	39,66	3,74	10,01	0,17	920,00	221,06	4604,14	1359,16	116,08
<i>M. alata</i>	105,92	11,57	9,97	0,22	16 136,67	659,61	78 174,62	13 736,20	738,05
<i>M. aplostachya</i>	56,15	9,84	10,00	0,19	13 990,00	1653,75	69 950,00	10 620,67	1245,77
<i>M. ciliata</i>	104,39	17,84	9,99	0,10	26 406,67	5493,42	130 585,95	22 959,40	1250,94
<i>M. ibaguensis</i>	126,71	15,85	9,98	0,24	37 476,67	4480,34	187 008,57	25 165,47	1475,86
<i>Miconia</i> sp.	57,92	6,12	10,04	0,49	16 140,00	3866,81	81 022,80	27 298,09	1398,85
<i>Microlicia benthiana</i>	72,65	2,83	9,41	0,68	8456,66	759,93	39 788,62	15 436,81	547,68
<i>Tibouchina fraterna</i>	77,48	1,82	9,96	0,28	53 945,00	5283,46	537 292,20	28 128,33	6934,59
<i>Tococa guianensis</i>	187,34	33,94	9,93	0,26	49 203,33	5412,08	488 589,10	53 741,98	2608,03
<i>T. nitens</i>	239,83	37,16	10,00	0,14	15 820,00	14 475,02	579 100,00	89 766,83	2414,63

\bar{X} = promedio, DE = desviación estándar

Tabla 5. Asignación de biomasa (medida como peso seco en g) a los verticilos florales y relaciones de biomasa de especies de Melastomataceae en la Gran Sabana.

Especie	Cáliz		Corola		Androceo		Gineceo		Flor		Masc/		Fem/		Corola/	
	\bar{X}	DE	\bar{X}	DE	\bar{X}	DE	\bar{X}	DE	\bar{X}	DE	Masc/	Fem/	Masc/	Fem/	Tot Fl	Corola/
<i>Clidemia pustulata</i>	3,22	0,99	1,49	0,30	1,37	0,24	2,30	0,36	9,21	1,89	0,60	0,15	0,25	0,25	0,15	0,16
<i>C. sericea</i>	0,78	0,23	0,12	0,05	0,45	0,10	0,64	0,15	1,98	0,54	0,70	0,23	0,32	0,32	0,23	0,06
<i>Comolia microphylla</i>	1,11	0,30	0,93	0,27	0,69	0,11	0,35	0,07	3,09	0,75	1,97	0,22	0,11	0,11	0,22	0,30
<i>Macairea parvifolia</i>	0,93	0,21	1,53	0,33	1,20	0,17	0,78	0,16	4,42	0,87	1,54	0,27	0,18	0,18	0,27	0,35
<i>Marcetia taxifolia</i>	0,42	0,08	0,69	0,12	0,76	0,07	0,44	0,08	2,31	0,36	1,73	0,33	0,19	0,19	0,33	0,30
<i>Meriania sclerophylla</i>	28,90	6,30	17,50	3,94	8,30	1,23	3,52	0,68	58,22	12,15	2,36	0,14	0,06	0,06	0,14	0,30
<i>M. urceolata</i>	28,80	5,83	22,31	3,26	11,19	1,14	4,72	0,43	67,01	8,64	2,37	0,17	0,07	0,07	0,17	0,33
<i>Miconia alata</i>	0,45	0,14	0,22	0,04	0,44	0,06	0,48	0,07	1,59	0,31	0,92	0,28	0,31	0,31	0,28	0,14
<i>M. albicans</i>	0,56	0,10	0,47	0,07	0,53	0,07	0,57	0,10	2,14	0,34	0,93	0,25	0,27	0,27	0,25	0,22
<i>M. aplostachya</i>	0,73	0,13	0,17	0,04	0,34	0,55	0,65	0,13	2,26	0,87	0,52	0,15	0,29	0,29	0,15	0,08
<i>M. ciliata</i>	0,55	0,08	0,63	0,06	0,53	0,04	0,77	0,09	2,45	0,27	0,69	0,22	0,31	0,31	0,22	0,26
<i>M. ibaguensis</i>	0,77	0,24	0,34	0,07	0,87	0,22	0,68	0,21	2,66	0,73	1,28	0,33	0,26	0,26	0,33	0,13
<i>Miconia</i> sp.	0,54	0,09	0,26	0,05	0,63	0,07	0,29	0,05	1,72	0,27	2,17	0,37	0,17	0,17	0,37	0,15
<i>Microlicia benthamiana</i>	0,80	0,11	1,87	0,29	1,05	0,17	0,38	0,08	4,10	0,66	2,76	0,26	0,09	0,09	0,26	0,46
<i>Tibouchina fraterna</i>	7,71	0,13	4,03	0,64	4,65	0,05	3,26	0,52	19,64	1,82	1,43	0,24	0,17	0,17	0,24	0,21
<i>Tococa guianensis</i>	6,98	1,29	7,79	1,45	15,65	1,39	4,35	0,74	34,76	4,87	3,60	0,45	0,13	0,13	0,45	0,22
<i>T. nitens</i>	18,96	6,59	33,50	4,06	17,73	1,40	12,22	2,36	82,41	12,01	1,45	0,22	0,15	0,15	0,22	0,41

 \bar{X} = promedio, DE = desviación estándar

Masc = masculino, Fem = femenino

Tot Fl = total floral

Tabla 6. Eficiencia natural (Ef Nat) en la formación de frutos en especies de Melastomataceae de la Gran Sabana.

Especie	N° Fl/Inflor		N° Fr/Infrut		Ef Nat %
	\bar{X}	DE	\bar{X}	DE	
<i>Clidemia pustulata</i>	6,82	2,92	2,35	2,39	34,46
<i>C. sericea</i>	12,34	6,45	12,06	7,12	97,73
<i>Comolia microphylla</i>	1,12	0,32	0,92	0,40	82,14
<i>Macairea parvifolia</i>	28,73	19,48	4,23	3,39	14,72
<i>Marcetia taxifolia</i>	1,00	0,00	0,75	0,45	75,00
<i>Meriania sclerophylla</i>	35,03	11,70	10,42	9,41	29,75
<i>M. urceolata</i>	24,11	9,21	13,72	7,40	56,91
<i>Miconia alata</i>	744,05	369,60	167,56	99,25	22,52
<i>M. albicans</i>	280,82	140,83	35,85	19,82	12,77
<i>M. aplostachya</i>	125,06	46,86	58,63	29,96	46,88
<i>M. ciliata</i>	125,07	40,71	31,76	17,18	25,39
<i>M. ibaguensis</i>	81,48	30,37	41,51	23,30	50,95
<i>Miconia</i> sp.	312,57	192,82	255,70	147,58	81,81
<i>Microlicia benthamiana</i>	1,18	0,39	0,71	0,46	60,17
<i>Tibouchina fraterna</i>	12,39	6,13	3,32	2,63	26,80
<i>Tococa guianensis</i>	56,18	43,99	46,26	29,16	82,34
<i>T. nitens</i>	11,28	4,86	3,68	2,58	32,62

\bar{X} = promedio, DE = desviación estándar; Fl = flores, Fr = frutos, Inflor = inflorescencia, Infrut = infrutescencia

DISCUSIÓN

Sistema reproductivo

Los estudios de reproducción en la familia Melastomataceae revelan gran diversidad de sistemas reproductivos entre los que destaca amplia representación de especies agamospermas (Baumgratz & da Silva 1986/1988; Renner 1989; Goldenberg & Shepherd 1998; Melo *et al.* 1999; Goldenberg & Varassin 2001), y auto-compatibles (Renner 1983, 1984, 1986/1987, 1990; Goldenberg & Varassin 2001; Gross 1993; Melo *et al.* 1999; Andrade *et al.* 2007). Las especies autocompatibles frecuentemente se han asociado con el hábito herbáceo (Bawa 1974; Kress 1983; Ramírez & Brito 1990; Ramírez & Seres 1994; Jaimes & Ramírez 1999) y se ha señalado como estrategia reproductiva común en hábitats perturbados (Bawa 1974), así como en plantas de estados sucesionales tempranos (Cruden 1977). Más de la mitad de las especies analizadas en este estudio son arbustos y hierbas, que se desarrollan en una comunidad caracterizada por vegetación secundaria y baja densidad poblacional. De acuerdo a lo anterior, la incidencia de autocompatibilidad encontrada podría estar determinada por el tipo de hábitat donde se desarrollan las especies estudiadas, asociado a la condición hercógama que evita la autodeposi-

ción del polen y promueve el entrecruzamiento. La autoincompatibilidad en *Tococa guianensis* podría estar relacionada con la necesidad de mantener la variabilidad genética en esta especie. La selección del sistema de autoincompatibilidad promueve mayor recombinación y, por tanto, la producción de una descendencia con alta capacidad de adaptación al ambiente (Levin 1975; Grant 1981). De lo anterior destaca que la autocompatibilidad es un sistema reproductivo frecuente en esta familia y que la autoincompatibilidad es relativamente común en representantes de la tribu Miconieae, como fue señalado por Goldenberg & Shepherd (1998).

La agamosperma es un fenómeno poco común, señalado como frecuente en algunas familias de plantas, entre las que cabe mencionar Asteraceae, Poaceae, Rosaceae, Clusiaceae y Melastomataceae (Renner 1989; Richards 1990; Goldenberg & Shepherd 1998; Melo *et al.* 1999), que parecen estar preadaptadas a la agamosperma mostrando, por ejemplo, altos niveles de poliploidía e hibridización. La predisposición a la agamosperma no necesariamente está limitada a fenómenos cromosómicos o fisiológicos; mecanismos de polinización no específicos pueden también conducir a la formación de semillas asexuales (Richards 1990). La presente investigación indica que la agamosperma es una estrategia común entre los miembros de las Melastomataceae en la Gran Sabana. Similarmente, Renner (1983, 1990) ha reportado aproximadamente 20 especies agamospermas de Melastomataceae en el Neotrópico, además de otros autores (Goldenberg & Shepherd 1998; Melo *et al.* 1999; Goldenberg & Varassin 2001). En este estudio, de las seis especies agamospermas facultativas, caracterizadas por una fracción importante de frutos y semillas producidos en flores emasculadas, *Comolia microphylla* y *Tibouchina fraterna* mostraron resultados contradictorios una vez aplicado el test estadístico; son sexuales de acuerdo a la producción de frutos, y agamospermas facultativas por la producción de semillas, lo que podría sugerir que se encuentran en el rango del espectro del sistema reproductivo. Aunque la producción de frutos por fertilización cruzada en estas especies es alta, la fracción de semillas/óvulo producida por esta prueba es mayor a la que se produce por la prueba para detectar agamosperma, por lo que podrían ser consideradas más hacia la condición sexual que hacia la agamosperma facultativa.

En la agamosperma facultativa, la reproducción sexual y asexual coexisten en la misma población, individuo o incluso semillas (Richards 1990). Los organismos agamospermos pueden surgir por cruces y se pueden establecer ciclos sexuales y agámicos en la población, donde estarán algunos individuos sexuales y otros agamospermos (Richards 1990). Probablemente, algunos individuos de las especies agamospermas facultativas en este estudio se encontraban en la fase sexual y otros en la fase agámica los cuales produjeron cierta proporción de frutos sin polinización en la población. El potencial para producir frutos agámicos representa una ventaja para estas especies ya que podrán reproducirse y producir plantas adaptadas a ambientes particulares, como las zonas perturbadas donde crecen, pobres en nutrientes y caracterizados por una baja densidad poblacional.

En las especies agamospermas y agamospermas facultativas analizadas los fru-

tos y semillas producidos en el tratamiento de autopolinización automática podrían tratarse de frutos producidos sin la intervención del polen, ya que estas especies tienen la capacidad de producir frutos a partir de flores emasculadas. No obstante, se ha reportado autopolinización en *Monochaetum* y *Centradenia* (Almeda 1977, 1978, citado en Renner 1989), por la liberación de polen por efecto de lluvias y vientos fuertes que ocasionan movimientos mecánicos de las anteras, o por el contacto de las anteras con el estigma al final de la antesis, como ha sido reportado para *Monolena trichopoda* (Warner 1981, citado por Renner 1989).

De acuerdo con Goldenberg & Shepherd (1998), la mayoría de las especies agamospermas en las Melastomataceae pertenece a la tribu Miconieae. Estos autores encontraron que de 100 especies de Melastomataceae analizadas, 39 son agamospérmicas y que 87,2% de éstas pertenecen a la tribu Miconieae. Aún cuando en el presente estudio existe poca representación de especies por tribu que permita establecer conclusiones filogenéticas, se puede evidenciar una mayor tendencia a la agamosperma como sistema reproductivo en las Miconieae. En este sentido, la agamosperma en las especies analizadas en este estudio parece ser más un carácter relacionado con la taxonomía y filogenia que con el hábitat o hábito de la planta, como fue señalado por Goldenberg & Shepherd (1998).

Relación polen/óvulo (P/O)

La mayoría de las especies de Melastomataceae estudiadas presentaron alta relación polen/óvulo, lo que las cataloga como xenógamas y xenógamas facultativas, de acuerdo al criterio de Cruden (1977). Sin embargo, esta caracterización no se ajusta a los sistemas reproductivos establecidos en el presente trabajo. La alta relación polen/óvulo en especies con reproducción sexual autoincompatibles y autocompatibles, puede ser una consecuencia de la condición no autógena y/o la presencia de autoincompatibilidad parcial de las especies autocompatibles y la autoincompatibilidad en *Tococa guianensis*. Además, la probabilidad de que ocurra autopolinización en las Melastomataceae es baja debido a que las anteras porcidas no pueden liberar polen a menos que sea mediada por un vector apropiado (Renner 1989). En este sentido, todas las especies analizadas requieren de un agente polinizador para que se efectúe la liberación de polen (polinización por vibración), lo cual indica alto grado de especialización. Estos atributos le confieren, en términos generales, la condición xenógama, y en consecuencia podrían estar asociados con los altos valores de la relación polen/óvulo en Melastomataceae no agamospermas.

En el caso de las especies agamospermas, altos valores de la relación polen/óvulo no se corresponden con un sistema reproductivo agamospérmico. Renner (1989) reporta que las anteras de varias especies agamospermas neotropicales contienen muy pocos granos de polen (*Clidemia novemnervia* y *Macairea theresiae*). En el presente estudio, las especies agamospermas *Meriana urceolata*, *Miconia aplostachya* y *Miconia* sp., presentaron altos valores de la relación polen/óvulo, aunque ligeramente menores que las especies agamospermas facultativas y las

sexuales. La alta producción de polen por óvulo en las especies agamospermas parece sugerir que el desarrollo de la agamospermia y la reducción del número de granos de polen por antera y polen por flor no ocurren simultáneamente.

Hercogamia

La posición relativa de las anteras y estigmas no tiene relación con la estrategia reproductiva de las especies de Melastomataceae estudiadas. La hercogamia se presentó en especies autocompatibles y agamospermas, mientras que la condición no-hercógama está presente en todos los tipos de estrategias reproductivas. La hercogamia es considerada una estrategia floral que promueve la polinización cruzada y evita la interferencia polen-estigma (Lloyd & Webb 1986; Webb & Lloyd 1986; Bertin 1993). La alta incidencia de especies no-hercógamas en Melastomataceae sugiere que la dehiscencia poricida de las anteras parece ser suficiente para evitar la interferencia polen-estigma, debido a que el polen sólo es expuesto fuera de las anteras por la acción vibratoria de polinizadores específicos. De aquí que el carácter no autógeno encontrado en las especies no agamospermas indica que la presencia de anteras poricidas puede contribuir a evitar la autopolinización.

Biomasa floral

Los modelos evolutivos sobre la asignación de recursos en plantas predicen que el aumento en la autofertilización podría favorecer una disminución en el tamaño de la flor, lo cual resulta de una asignación reducida a la función masculina y a las estructuras de atracción (Charlesworth & Charlesworth 1987). Estas tendencias fueron encontradas por varios autores (Schoen 1982; Cruden & Lyon 1985; Morgan & Barrett 1989; Ritland & Ritland 1989). La mayor relación de biomasa de androceo/biomasa de gineceo y biomasa de androceo/biomasa total de la flor encontrada en este estudio en la especie autoincompatible *Tococa guianensis* concuerdan con las teorías planteadas respecto a la asignación sexual que postulan que la inversión en estructuras florales para atraer polinizadores es menor en plantas hermafroditas que frecuentemente se autofertilizan que en las especies que regularmente se entrecruzan (Charlesworth & Charlesworth 1987; Lloyd 1987). En contraste, los sistemas reproductivos de autocompatibilidad, autocompatibilidad parcial y agamospermia encontrados en las especies estudiadas no muestran tendencias claras con relación a la asignación de biomasa floral. Entre las especies agamospermas, *Miconia aplostachya* tiene flores con baja asignación masculina relativa, alta asignación femenina y muy baja asignación de biomasa a la corola. Estos caracteres concuerdan con los encontrados en especies autóginas (Valerio & Ramírez 2003), que presentan como rasgo principal la independencia de polinizadores y alta producción de frutos y semillas autónomamente, de acuerdo con los modelos de asignación de biomasa (Charlesworth & Charlesworth 1987). Sin embargo, esta tendencia no ocurre en todas las especies agamospermas estudiadas. Aparentemente, diferentes niveles de desarrollo de la agamospermia podrían explicar sólo en algunos casos la diversidad de tendencias encontradas. Por ejemplo, en

las especies agamospermas con caracteres florales que corresponden con una producción de frutos y semillas autónoma, la variación simultánea de caracteres florales (reducción de biomasa del androceo y de la corola y aumento relativo de la biomasa del gineceo) y la agamospermia, parecen confirmar la condición agamosperma como sistema reproductivo.

Cabe destacar que, en general, los pétalos en las especies analizadas de la tribu Miconieae son más pequeños comparados con los de las otras tribus. En este sentido, los estambres con colores llamativos, característicos de esta familia de plantas, podrían jugar un papel determinante como elementos de atracción en este grupo de especies, incrementando la posibilidad de atraer polinizadores. En algunas especies agamospérmicas se requiere del estímulo de la polinización para el desarrollo asexual de las semillas (Richard 1990), por lo que probablemente es una estrategia de las especies con pétalos pequeños, conjuntamente con inflorescencias vistosas, para incrementar la atracción visual y garantizar la visita de los polinizadores. Esto parece tener mayor importancia en los representantes de la tribu Miconieae, comparados con las especies de Merianieae, Melastomeae y Microlicieae estudiadas cuyas flores son de mayor tamaño.

Eficiencia reproductiva natural

La producción de frutos en las especies de Melastomataceae estudiadas es altamente variable e independiente del sistema reproductivo. Las plantas hermafroditas autocompatibles deberían producir mayor porcentaje de frutos que las plantas hermafroditas autoincompatibles (Sutherland & Delph 1984). Sin embargo, todas las especies autocompatibles presentaron bajos niveles de producción de frutos, lo que podría estar relacionado con la limitación de polinizadores. En contraste, *Tococa guianensis*, especie autoincompatible, mostró uno de los más altos niveles de producción de frutos y semillas, lo que parece sugerir que sus polinizadores son efectivos. De hecho, se ha reportado que alta producción de flores favorece la aptitud femenina incrementando la producción de frutos o la calidad de las semillas producidas (Sutherland & Delph 1984). Por otra parte, la tendencia observada de menor eficiencia reproductiva en especies con mayor producción de flores por inflorescencia ha sido reportada por varios autores quienes señalan que plantas hermafroditas alógamas tienden a presentar baja relación fruto-flor (Willson & Burley 1983; Sutherland & Delph 1984; Sutherland 1986a, b, 1987). Por el contrario, una mayor producción de flores por inflorescencia puede incrementar la probabilidad de producción de frutos en algunas especies de Melastomataceae, como en el caso de *Miconia* sp. Además, la variación observada también puede estar relacionada con el costo de los frutos (Ramírez 1992).

La alta eficiencia reproductiva encontrada en *Clidemia sericea* y en *Miconia* sp., así como la producción de frutos obtenidos a partir de flores emasculadas, sugieren que probablemente la condición agámica, asociada a la independencia de polinizadores promueve alta producción de frutos. Sin embargo, otras especies agamospermas presentan baja producción de frutos, en la cual factores extrínse-

cos pueden ser responsables de estos resultados. Por ejemplo, la baja eficiencia reproductiva natural encontrada en la especie agamospérmica facultativa *Miconia albicans*, puede ser debida al ataque de insectos a las yemas florales que llegan a formar agallas en la inflorescencia (O. Hokche, obs. pers.), lo que se traduciría en menor número de frutos por infrutescencia.

Los resultados de este estudio muestran que las Melastomataceae exhiben una diversidad de mecanismos reproductivos y que la agamosperma es una estrategia común entre especies estudiadas de esta familia que crecen bajo condiciones oligotróficas donde la producción de semillas en forma agámica podría garantizar una descendencia adaptada a este tipo de ambiente.

AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece al Laboratorio de Biología Reproductiva de Angiospermas, Instituto de Biología Experimental, Universidad Central de Venezuela (UCV), por facilitar las instalaciones para el desarrollo de la parte experimental de este trabajo. Al Postgrado en Botánica de la Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. A E. Raimúndez por suministrar los datos referentes a número de flores/inflorescencia, frutos/infrutescencia y semillas/fruto. A los árbitros por sus comentarios y sugerencias. Este trabajo forma parte de la tesis doctoral del primer autor.

BIBLIOGRAFIA

- Abrahamson, W.G. & H. Caswell. 1982. On the comparative allocation of biomass, energy and nutrients in plants. *Ecology* 63: 982-991.
- Almeda, F. & L.J. Dorr. 2006. *Miconia amilcariana* (Melastomataceae: Miconieae), a new species from the Venezuelan Andes with notes on the distribution and origin of dioecy in the Melastomataceae. *Proc. California Acad. Sci.* 57: 549-555.
- Andrade, P.M., E.R. Forni-Martins & F.R. Martins. 2007. Reproductive system of *Eriocnema fulva* Naudin (Melastomataceae), an endemic species of Minas Gerais state, SE Brazil. *Braz. J. Biol.* 67(2): 313-319.
- Baumgratz, J.F.A. & N.M.F. Silva. 1986/1988. Ecología da polinização e biología da reprodução de *Miconia stenotaschya* DC. (Melastomataceae). *Rodriguesia* 64/66 (38/40): 11-23.
- Bawa, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28: 85-92.
- Bawa, K.S., D.R. Perry & J.H. Beach. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Amer. J. Bot.* 72: 331-345.
- Bertin, R.L. 1993. Incidence of monoecy and dichogamy in relation to self-fertilization in Angiosperms. *Amer. J. Bot.* 80: 557-560.

- Charlesworth, D. & B. Charlesworth. 1987. The effect of investment in attractive structures on allocation to male and female functions in plants. *Evolution* 41: 948-968.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-Ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- Cruden, R.W. & D.L. Lyon. 1985. Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia* 66: 299-306.
- Ellison, A.M., J.S. Denslow, B.A. Loiselle & B. Brenés M. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology* 74: 1733-1749.
- Gibbs, P. 1990. Self-incompatibility in flowering plants: a neotropical perspective. *Revista Brasil. Bot.* 13: 125-136.
- Goldenberg, R. & G.J. Shepherd. 1998. Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in cerrado vegetation. *Pl. Syst. Evol.* 211: 13-29.
- Goldenberg, R. & I.G. Varassin. 2001. Sistemas reproductivos de espécies de Melastomataceae da Serra do Japi, Jundiá, São Paulo, Brasil. *Revista Brasil. Bot.* 24(3): 283-288.
- Grant, V. 1981. *Plant speciation*. 2nd ed., Columbia University Press, Columbia, New York.
- Gross, C.L. 1993. The breeding system and pollinators of *Melastoma affine* (Melastomataceae); a pioneer shrub in tropical Australia. *Biotropica* 25: 468-474.
- Hickman, J.C. & L.F. Pitelka. 1975. Dry weight indicates energy allocation in ecological strategy analysis of plants. *Oecologia* 21: 117-121.
- Huber, O. 1986. La vegetación de la cuenca del Río Caroní. *Interciencia* 11: 301-310.
- Huber, O. 1990. Savannas and related vegetation types of the Guayana shield region in Venezuela. In: *Las sabanas americanas. Aspectos de su biogeografía, ecología y utilización* (Sarmiento, G., ed.), pp. 57-97. Fondo Editorial *Acta Ci. Venez.*
- Huber, O. 1994. Vegetación. In: *Ecología de la altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana) I* (Dezseo, N., ed.). *Sci. Guianae* 4: 95-118.
- Huber, O. 1995. Geographical and physical features. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1: Introduction (Steyermark, J.A., P.E. Berry & B.K. Holst, eds.), pp. 1-61. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis; Timber Press, Portland.
- Jaimes, I. & N. Ramírez. 1999. Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: the importance of life form, habitat, and pollination specificity. *Pl. Syst. Evol.* 215: 23-36.
- Judd, W.S., Ch.S. Campbell, E.A. Kellogg & P.F. Stevens. 1999. *Plant Systematics. A Phylogenetic Approach*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Kress, W.J. 1983. Self-incompatibility in central American *Heliconia*. *Evolution* 37: 735-744.

- Levin, D.A. 1975. Pest pressure and recombination systems in plants. *Amer. Nat.* 190: 437-451
- Lloyd, D.G. 1965. Evolution of self-compatibility and racial differentiation in *Leavenworthia* (Cruciferae). *Contr. Gray Herb.* 195: 3-134.
- Lloyd, D.G. 1987. Allocations to pollen, seeds and pollination mechanisms in self-fertilizing plants. *Funct. Ecol.* 1: 83-89.
- Lloyd, D.G. & C.J. Webb. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. *New Zealand J. Bot.* 24: 135-162.
- Melo, G.F., I.C. Machado & M. Luceño. 1999. Reproducción de tres especies de *Clidemia* (Melastomataceae) en Brasil. *Revista Biol. Trop.* 47: 359-363.
- Morgan, M.T. & S.C.H. Barrett. 1989. Reproductive correlates of mating system in *Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms (Pontederiaceae). *J. Evol. Biol.* 2: 183-203.
- Ramírez, N. 1992. Las características de las estructuras reproductivas, niveles de aborto y semillas producidas. *Acta Ci. Venez.* 43: 167-177.
- Ramírez, N. 1993. Reproductive biology in a tropical shrubland of Venezuelan Guayana. *J. Veg. Sci.* 4: 5-12.
- Ramírez, N. & Y. Brito. 1990. Reproductive biology of a tropical Palm Swamp community in the Venezuelan Llanos. *Amer. J. Bot.* 77: 1260-1271.
- Ramírez, N. & A. Seres. 1994. Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. *Pl. Syst. Evol.* 190: 129-142.
- Renner, S.S. 1983. The widespread occurrence of anther destruction of *Trigona* bees in Melastomataceae. *Biotropica* 15: 257-267.
- Renner, S.S. 1984. Pollination and breeding systems in some central Amazonian Melastomataceae. *Proc. 5th Int'l Symp. Pollination, INRA publ.*: 275-280.
- Renner, S.S. 1986/1987. Reproductive biology of *Bellucia* (Melastomataceae). *Acta Amazon.* 16/17: 197-208.
- Renner, S.S. 1989. A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76: 469-518.
- Renner, S.S. 1990. Reproduction and evolution in some genera of neotropical Melastomataceae. *Mem. New York Bot. Gard.* 55: 143-152.
- Renner, S.S. 1993. Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nordic. J. Bot.* 13(5): 519-540.
- Richards, A.J. 1990. *Plant Breeding Systems*. George Allen & Unwin, Londres.
- Ritland, C. & K. Ritland. 1989. Variation of sex allocation among eight taxa of the *Mimulus guttatus* species complex (Scrophulariaceae). *Amer. J. Bot.* 76: 1731-1739.
- Ruiz-Zapata, T. & M.T.K. Arroyo. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221-230.
- Schoen, D.J. 1982. Male reproductive effort and breeding system in an hermaphroditic plant. *Oecologia* 53: 255-257.

- Sobrevila, C. & M.T.K. Arroyo. 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. *Pl. Syst. Evol.* 140: 19-37.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. Third edition. W.H. Freeman and Company, New York.
- Sutherland, S. 1986a. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants? *Evolution* 40: 117-128.
- Sutherland, S. 1986b. Floral sex ratios, fruit-set, and resource allocation in plants. *Ecology* 67: 991-1001.
- Sutherland, S. 1987. Why hemaphroditic plants produce many more flowers than fruits: Experimental tests with *Agave mckelveyana*. *Evolution* 4: 750-759.
- Sutherland, S. & L.F. Delph. 1984. On the importance of male fitness in plants: Patterns of fruit-set. *Ecology* 65(4): 1093-1104.
- Valerio, R. & N. Ramírez. 2003. Depresión exogámica y biología reproductiva de *Talinum paniculatum* (Jacq.) Gaertner (Portulacaceae). *Acta Bot. Venez.* 26: 111-124.
- Webb, C.J. & D.G. Lloyd. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II. Herkogamy. *New Zealand J. Bot.* 24: 163-178.
- Willson, M.F. & N. Burley. 1983. *Mate choice in plants*. Princeton University Press, Princeton.
- Wurdack, J.J. 1973. Melastomataceae. In: *Flora de Venezuela* (Lasser, T., ed.), pp. 1-819. Instituto Botánico. Dirección de Recursos Naturales Renovables. Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas.