

**ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE DOS
ESPECIES DE *CHAMAECRISTA* MOENCH
(CAESALPINIOIDEAE – LEGUMINOSAE)**

**Aspects of the reproductive biology of two *Chamaecrista* Moench species
(Caesalpinioideae – Leguminosae)**

Elena RAIMÚNDEZ-URRUTIA¹ y Omaira HOKCHE D.²

¹Departamento de Biología de Organismos, División de Ciencias Biológicas, Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela
eraimundez@usb.ve

²Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Herbario Nacional de Venezuela, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela
omaira.hokche@ucv.ve

RESUMEN

Debido al escaso conocimiento sobre la biología reproductiva del género *Chamaecrista* (Caesalpinioideae – Leguminosae), se estudiaron las especies herbáceas *Ch. serpens* y *Ch. nictitans* subsp. *patellaria* var. *paraguariensis* a fin de generar información de base sobre sus sistemas reproductivo y de apareamiento, considerando la relación polen/óvulo, la asignación de biomasa floral, la eficiencia natural en la producción de frutos y semillas y la eficacia reproductiva. Los resultados indican que ambas especies son parcialmente auto-compatibles y parcialmente autógamas. Sin embargo, la alta relación polen/óvulo y la asignación de biomasa principalmente a la función de atracción y a la función masculina en ambas especies reflejan la necesidad de la visita de polinizadores, los cuales parecen ser altamente efectivos en las poblaciones estudiadas dada la alta eficiencia natural en la producción de frutos y semillas y la alta eficacia reproductiva mostrada por ambas especies.

Palabras clave: Asignación de biomasa, Caesalpinioideae, *Chamaecrista*, eficiencia reproductiva natural, índice polen/óvulo, sistema reproductivo

ABSTRACT

Due to the scant knowledge about the reproductive biology of the genus *Chamaecrista* (Caesalpinioideae – Leguminosae), the two herbaceous species *Ch. serpens* and *Ch. nictitans* subsp. *patellaria* var. *paraguariensis* were studied in order to produce basic information about their breeding and mating systems, considering the pollen/ovule ratio, floral biomass allocation to floral functions, natural efficiency in fruit and seed production and reproductive efficacy. The results show that both species are partially self-compatible and partially autogamous. Nevertheless, the high pollen/ovule ratio and the biomass allocation mainly to attraction and male functions showed the necessity of the visit of pollinators, which seem to be quite effective in the studied populations due to the high natural efficiency in fruit and seed production and the high reproductive efficacy showed by both species.

Key words: Breeding system, Caesalpinioideae, *Chamaecrista*, floral biomass allocation, pollen/ovule ratio, natural reproductive efficiency

INTRODUCCIÓN

El género *Chamaecrista* Moench conforma junto con los géneros *Senna* Mill. y *Cassia* L. s.s. la subtribu Cassiinae, reunidos anteriormente en el género *Cassia* de acuerdo a la clasificación propuesta por Benthams (Irwin & Barneby 1982). La subtribu Cassiinae pertenece a la subfamilia Caesalpinioideae, familia Leguminosae, y comprende seis secciones con 265 especies de las cuales 239 son nativas del continente americano (Irwin & Barneby 1982; Herendeen 2000; Quiñones 2005). *Chamaecrista* tiene distribución pantropical (Irwin & Barneby 1982), siendo las regiones del este y centro-oeste de Brasil su centro de diversidad, donde está representado por 232 especies aproximadamente (Irwin & Barneby 1982; Conceição *et al.* 2001). En Venezuela se ha descrito la presencia de 28 especies (Stergios *et al.* 2008), con amplia distribución en sabanas, arbustales, bosques y ambientes perturbados (Barneby 1998).

El género *Chamaecrista* incluye principalmente formas herbáceas y arbustivas, con hojas alternas y estípulas en la base, inflorescencias básicamente racemosas, de una a pocas flores hermafroditas, levemente zigomorfas. Cáliz formado por cinco sépalos, frecuentemente desiguales. Corola irregular de cinco pétalos, amarillos o con tonalidades rojizas, los dos abaxiales desiguales en largo o asimétricamente incurvados y resupinados; el pétalo más largo frecuentemente protege al androceo o se interpone entre éste y el pistilo, el cual diverge oblicuamente debido a la presencia de enantiofilia. Androceo de (2-) 5-10 estambres, iso- o heteromórficos, con anteras basifijas, más largas que el filamento y de dehiscencia poricida. Fruto una legumbre comprimida, elásticamente dehiscente, de textura papirácea a coriácea, con valvas que se enrollan una vez abiertas (Irwin & Barneby 1982; Barneby 1998; Quiñones 2005).

Varias especies de *Chamaecrista* tienen valor agronómico siendo utilizadas para la fijación de nitrógeno y recuperar suelos pobres o degradados, otras han demostrado gran valor nutricional como forrajeras, e incluso algunas han sido empleadas como fuente de polen para abejas (Faría *et al.* 1989, 2003; Hacker *et al.* 2001).

Las flores de las especies de la subtribu Cassiinae no producen néctar como recompensa y la polinización es llevada a cabo por abejas grandes capaces de vibrar para liberar el polen de las anteras ("buzz pollination") (Faegri & van der Pijl 1979; Buchmann 1983). Se ha propuesto que la autoincompatibilidad es el mecanismo reproductivo más frecuente, basado en el tipo de estigma húmedo común entre las especies de esta subtribu, generalizándose la idea para toda la subfamilia Caesalpinioideae (Arroyo 1981; Carvalho & Oliveira 2003). Sin embargo, Arroyo (1981) señala que la autoincompatibilidad se ha perdido en numerosas ocasiones en representantes herbáceos de la familia, llegando incluso a formas autógamas y cleistógamas en grupos anuales. No obstante, son muy escasos los estudios experimentales del sistema reproductivo de las especies de esta subfamilia (Fenster 1991; Carvalho & Oliveira 2003; Laporta 2005; Costa *et al.* 2007).

El presente estudio aporta información sobre los sistemas reproductivo y de apareamiento, y su relación con la asignación de biomasa floral, el índice polen/óvulo, la eficiencia en la producción de frutos y semillas, y la eficacia reproductiva en dos especies herbáceas de *Chamaecrista*, a fin de incrementar el conocimiento reproductivo del género y de la subtribu Cassiinae para ayudar a comprender los procesos evolutivos en el grupo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y taxa analizados

Chamaecrista serpens (L.) Greene se estudió en una sabana inarbolada ubicada al sureste de Calabozo (estado Guárico, 8°56' Lat. N, 67°25' Long. O, 74 m snm), mientras que *Ch. nictitans* (L.) Moench subsp. *patellaria* (Collad.) Irwin & Barneby var. *paraguariensis* (Chodat & Hassl.) Irwin & Barneby se estudió en las zonas de borde de un bosque nublado ubicado en los Altos de Pipe (estado Miranda, 10° Lat. N, 66° Long. O, 1700 m snm).

Las dos especies tienen antesis diurna, con estambres heteromórficos respecto al tamaño y ofrecen únicamente polen como recompensa, siendo polinizadas por insectos de las familias Halictidae y Anthophoridae (E. Raimúndez-Urrutia & O. Hokche, obs. pers.).

Sistema reproductivo y de apareamiento

Para determinar los sistemas reproductivo y de apareamiento se utilizó un programa de cruces controlados siguiendo la metodología descrita por Ruiz-Zapata & Arroyo (1978) y Sobrevila & Arroyo (1982). Para esto, se seleccionaron al menos cinco individuos de cada una de las especies, en los cuales se aislaron flores previamente a la antesis.

La prueba de autopolinización (AP) consistió en polinizar flores recién abiertas con polen proveniente de la misma flor o de flores del mismo individuo. En la prueba de polinización cruzada (PC), las flores previamente emasculadas se polinizaron con polen de individuos distantes de la misma especie. En ambas especies se utilizó conjuntamente el polen de los dos tipos de anteras para realizar estas pruebas. Para la prueba de polinización automática (PA) se utilizaron yemas florales no manipuladas y aisladas de agentes externos hasta la formación de frutos y semillas. La prueba de agamospermia (AG) se realizó en flores aisladas en las cuales los estambres fueron eliminados en estado de yema. Posterior a cada una de las pruebas, las flores se mantuvieron aisladas hasta la formación de frutos y se cuantificó el número de frutos y de semillas viables en caso de haberse formado.

Para establecer la condición de autocompatibilidad se consideró la relación entre el número promedio de semillas por flor producido por AP y el número promedio de semillas por flor producido por PC (Ruiz-Zapata & Arroyo 1978). Valores iguales a 1 indican que la planta es autocompatible, entre 1 y 0 indican

que la autocompatibilidad es incompleta, e iguales a 0 indican autoincompatibilidad (Ruiz-Zapata & Arroyo 1978). La condición de autogamia se estableció mediante la relación entre el porcentaje de frutos por flor producido por PA y el porcentaje de frutos por flor producido por AP (Ruiz-Zapata & Arroyo 1978; Suárez *et al.* 2004). Valores iguales a 1 indican autogamia completa, valores entre 1 y 0 indican autogamia parcial, y valores iguales a 0 se obtienen en plantas autocompatibles que previenen mecánicamente la autogamia (Ruiz-Zapata & Arroyo 1978).

Relación polen/óvulo

El número de granos de polen por flor se estimó utilizando el método descrito por Lloyd (1965). Se suspendieron cinco anteras de diferentes yemas florales en una solución de anilina en lactofenol y glicerina 3:1. Posteriormente, con ayuda de un hematocitómetro y directamente al microscopio óptico, se cuantificó el número de granos de polen en tres preparaciones, considerando cinco repeticiones de cada una. El número de granos de polen por flor se calculó multiplicando el número promedio de granos de polen por antera por el número promedio de anteras (estambres) por flor. Esta determinación se realizó por separado en los estambres largos y en los estambres cortos, posteriormente, se consideró la sumatoria para obtener el total de granos de polen por flor. La relación polen/óvulo se estimó dividiendo el número promedio total de granos de polen por flor entre el número promedio de óvulos por flor.

Asignación de biomasa floral

La biomasa, considerada como peso seco, se utilizó como un estimado de la asignación de recursos a las diferentes partes florales puesto que es un buen indicador de la distribución de energía (calorías) (Hickman & Pitelka 1975; Abrahamson & Caswell 1982; Ramírez 1992). Para esto se utilizaron 10 flores de cada especie, preservadas en alcohol isopropílico 70%. Los distintos verticilos de estas flores fueron separados y secados durante 10 días a 40°C hasta alcanzar peso constante y, posteriormente, pesados en una balanza analítica. Las medidas de biomasa se utilizaron para estimar la asignación relativa al androceo (estambres), gineceo (pistilo) y atracción (corola). Además, se calcularon las siguientes relaciones: biomasa de androceo/biomasa de gineceo (relación entre la función masculina y la femenina), 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).

Se utilizó el módulo de cálculo de probabilidad del programa STATISTICA for Windows 4.0 para contrastar los valores promedio de asignación de biomasa entre los verticilos florales en cada especie; esta opción permite obtener el valor de significancia para la diferencia entre los dos promedios comparados basado en una prueba de *t*.

Eficiencia reproductiva natural y eficacia reproductiva

Se colectaron inflorescencias e infrutescencias provenientes de un mínimo de cinco individuos de cada especie. Las inflorescencias se preservaron en alcohol isopropílico al 70%, mientras que las infrutescencias se guardaron en seco en bolsas de papel, en forma individual. El número de flores por inflorescencia y el de frutos por infrutescencia se cuantificó por contaje directo. El número de óvulos por flor se determinó en disección directa bajo el microscopio estereoscópico de flores en anthesis o yemas bien desarrolladas; mientras que el número de semillas totales por fruto fue contado en frutos maduros. Se distinguió entre semillas bien formadas y semillas abortadas (mal formadas y/o aplastadas).

La eficiencia reproductiva natural es un parámetro de eficiencia real que representa la proporción de semillas por óvulo por inflorescencia que se forma en condiciones de polinización natural, y está referido a la inflorescencia como unidad reproductiva (Ramírez 1992). El cálculo de la eficiencia reproductiva natural se hizo utilizando los valores promedio de cada una de las estructuras reproductivas de la siguiente forma:

$$\frac{(\text{semillas totales por fruto} - \text{semillas abortadas por fruto}) \times \text{frutos por infrutescencia}}{\text{óvulos por flor} \times \text{flores por inflorescencia}}$$

El valor obtenido se multiplicó por cien para expresarlo en forma porcentual.

La eficacia reproductiva se estableció como la relación entre la producción de frutos a flor en forma natural y la producción de frutos a flor después del tratamiento de PC (considerada la máxima producción de frutos que puede alcanzar la planta) (Ruiz-Zapata & Arroyo 1978; Sobrevila & Arroyo 1978). De esta forma, la eficacia reproductiva es una medida de la actividad de los polinizadores en condiciones naturales.

RESULTADOS

Sistema reproductivo y de apareamiento, y relación polen/óvulo

Las especies de *Chamaecrista* estudiadas produjeron frutos y semillas siguiendo los tratamientos de AP y PC (Tabla 1). Los índices de autoincompatibilidad calculados señalan que las dos especies son parcialmente autocompatibles. El valor del índice para la especie *Ch. serpens* fue el doble que para *Ch. nictitans* subsp. *patellaria* var. *paraguariensis*. Estas especies también produjeron frutos por la prueba de PA (Tabla 1). Las relaciones entre los valores de frutos producidos por polinización automática y los producidos por autopolinización controlada indican que ambas son parcialmente autógamas, es decir que ocurrió cierta deposición de polen propio de forma autónoma sobre el estigma. Aunque ambos valores del índice fueron bajos, para la especie *Ch. nictitans* subsp. *patellaria* var. *paraguariensis* fue más del doble que el de *Ch. serpens*.

Tabla 1. Resultados de las pruebas controladas para determinar el sistema reproductivo y de apareamiento en especies de *Chamaecrista*.

Especies	N° de flores polinizadas			N° de frutos formados			% frutos/flor			N° promedio semillas/flor	Índice autoincomp. reproduct.	Sistema	Índice autogam. apaream.		
	PA	AP	PC	PA	AP	PC	PA	AP	PC						
<i>C. nictitans</i>	123	28	31	9	11	28	7,32	39,29	90,32	2,21	7,07	0,31	PAC	0,19	PPA
<i>C. serpens</i>	130	37	33	5	19	26	3,80	51,35	78,79	3,05	4,49	0,68	PAC	0,07	PPA

PA = polinización automática, AP = auto-polinización, PC = polinización cruzada, PAC = parcialmente auto-compatible, PPA = parcialmente autógrama o con polinización automática

Ambas especies produjeron valores altos y similares de granos de polen por flor (Tabla 2). Se observó mayor producción de granos de polen en las anteras largas que en las cortas, con valores similares para las dos especies. Sin embargo, el índice polen/óvulo para la especie *Ch. nictitans* subsp. *patellaria* var. *paraguariensis* fue aproximadamente una vez y media menor que para *Ch. serpens* como resultado de la mayor producción de óvulos por flor en la primera. A pesar de esta diferencia, ambas relaciones polen/óvulo pueden considerarse altas de acuerdo al criterio de Cruden (1977), lo que las cataloga como especies xenógamas.

Tabla 2. Número de granos de polen por flor e índice polen/óvulo en especies de *Chamaecrista*.

Especies	N° de estambres por flor		N° de granos de polen por antera (NGA)		N° de granos de polen por flor (EL * NGA + EC * NGA)	N° de óvulos por flor	Índice polen/óvulo
	EL	EC	EL	EC			
	\bar{X}	\bar{X}	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$		
<i>C. nictitans</i>	4,99	4,41	3587 ± 922	1813 ± 355	25894	14,33 ± 1,71	3692,96
<i>C. serpens</i>	6,28	3,72	3880 ± 942	1777 ± 276	30976	9,33 ± 0,97	6062,88

EL = estambres largos; EC = estambres cortos; \bar{X} = promedio; DE = desviación estándar

Asignación de biomasa floral

La asignación de biomasa floral a cada verticilo y el peso total de las flores se señala en la Tabla 3. Los resultados muestran que en ambas especies hubo mayor asignación de biomasa a la corola y al androceo, y que la asignación al gineceo fue menor (*Ch. nictitans* subsp. *patellaria* var. *paraguariensis*: corola > androceo $p < 0,001$; corola > gineceo $p < 0,001$; androceo > gineceo $p < 0,001$; *Ch. serpens*: corola < androceo $p < 0,01$; corola > gineceo $p < 0,01$; androceo > gineceo $p < 0,001$). Las relaciones de biomasa entre las funciones florales muestran mayor asignación a la función masculina con respecto a la femenina en ambas especies (Tabla 3). En *Ch. nictitans* subsp. *patellaria* var. *paraguariensis* se observó una alta inversión en atracción, seguida por la inversión en función masculina, mientras que en *Ch. serpens* las proporciones fueron similares entre las funciones, siendo ligeramente mayor la asignación de biomasa a la función masculina.

Tabla 3. Asignación de biomasa floral (g) y relaciones de biomasa entre funciones floral en especies de *Chamaecrista* (N = 10).

Especies	Corola $\bar{X} \pm DE$ (10 ⁻³)	Androceo $\bar{X} \pm DE$ (10 ⁻³)	Gineceo $\bar{X} \pm DE$ (10 ⁻³)	Total* $\bar{X} \pm DE$ (10 ⁻³)	Relaciones de biomasa			
					Masculina Femenina	Masculina Total	Femenina Total	Atracción Total
<i>C. nictitans</i>	1,55 ± 0,18	0,77 ± 0,08	0,43 ± 0,06	3,69	1,79	0,21	0,12	0,42
<i>C. serpens</i>	0,49 ± 0,06	0,61 ± 0,09	0,44 ± 0,04	1,84	1,39	0,33	0,24	0,27

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

* Valor calculado con la suma de los valores promedio de los verticilos florales

Eficiencia reproductiva natural y eficacia reproductiva

El número promedio de las estructuras reproductivas producido por cada una de las especies se señala en la Tabla 4. La eficiencia reproductiva natural para *Ch. nictitans* subsp. *patellaria* var. *paraguariensis* fue de 65,6% y para *Ch. serpens* de 65,7%. La eficacia reproductiva para ambas especies fue de 94%.

Tabla 4. Número promedio de estructuras reproductivas en especies de *Chamaecrista*.

Especies	Número de flores/inflorescencia		Número de frutos/infrutescencia		Número de óvulos/flor		Número de semillas/fruto		Número de semillas abortadas/fruto	
	$\bar{X} \pm DE$	N	$\bar{X} \pm DE$	N	$\bar{X} \pm DE$	N	$\bar{X} \pm DE$	N	$\bar{X} \pm DE$	N
<i>C. nictitans</i>	1,47 ± 0,57	224	1,25 ± 0,54	200	14,3 ± 1,71	100	11,3 ± 2,20	100	0,27 ± 0,68	100
<i>C. serpens</i>	1,02 ± 0,14	158	0,75 ± 0,59	198	9,33 ± 0,97	100	8,95 ± 1,50	100	0,62 ± 1,25	100

 \bar{X} = promedio; DE = desviación estándar; N = número

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en las dos especies de *Chamaecrista* estudiadas apoyan las ideas propuestas por Arroyo (1981) acerca de la evolución del sistema reproductivo en las Caesalpinioideae y, específicamente, entre los grupos herbáceos, pues en ambas se encontró autocompatibilidad. Se ha reportado alta frecuencia de autoincompatibilidad en los grupos leñosos y baja frecuencia en los grupos herbáceos, presentándose esta tendencia tanto en las especies tropicales como en las de zonas templadas y en todos los niveles taxonómicos dentro de la familia Leguminosae (Arroyo 1981). La asociación entre autocompatibilidad y forma de vida herbácea también ha sido establecida en otros grupos de plantas (Ramírez & Brito 1990; Ramírez 1993; Ramírez & Seres 1994; Jaimes & Ramírez 1999).

Tanto en *Ch. nictitans* subsp. *patellaria* var. *paraguariensis* como en *Ch. serpens* se encontró autocompatibilidad parcial, lo que representa una estrategia reproductiva mixta (Richards 1997). Se ha señalado que la autoincompatibilidad es el mecanismo reproductivo más común en la subfamilia Caesalpinioideae y que se ha perdido en numerosas ocasiones en los representantes herbáceos de la familia (Arroyo 1981; Carvalho & Oliveira 2003); no obstante, esto no ha sido deter-

minado para el género *Chamaecrista*. Los resultados aquí obtenidos parecen sugerir que ha ocurrido un cambio en el sistema reproductivo entre autocompatibilidad y autoincompatibilidad en las poblaciones estudiadas de estas especies, pero no permiten establecer en qué dirección.

Arroyo (1981) señala que el tipo de ambiente en el que se desarrollan muchas especies herbáceas tropicales, como sabanas y áreas abiertas altamente perturbadas e inestables, puede ser una presión selectiva fuerte que favorezca la pérdida de la autoincompatibilidad. *Chamaecrista serpens* se estudió en una sabana inarbolada sometida a fuegos recurrentes y presentó mayor frecuencia de autocompatibilidad que *Ch. nictitans* subsp. *patellaria* var. *paraguariensis*, la cual fue estudiada en un ambiente que puede considerarse más estable.

Las dos especies también produjeron frutos y semillas por autogamia, pero en una baja proporción, lo cual es difícil de explicar ya que las anteras son poricidas, el estigma presenta una cámara estigmática que dificulta la penetración del grano de polen y la enantiofilia disminuye aún más la probabilidad de deposición autónoma del polen. Sin embargo, en otras familias con anteras poricidas como Melastomataceae, se ha reportado autopolinización automática 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 (Almeda 1977, 1978; Warner 1981, citados por Renner 1989).

Se ha encontrado que, aunque la autogamia es frecuente en muchas leguminosas, en poblaciones naturales se mantienen altos niveles de entrecruzamiento (Arroyo 1981; Fenster 1991, 1995; Fenster & Galloway 2000; Costa *et al.* 2007). En las especies de *Chamaecrista* estudiadas, la baja capacidad de producción de descendencia autógena hace que dependan de un agente para el transporte del polen entre plantas, lo que es común con otras especies de Cassiinae autocompatibles, incluso pertenecientes a este mismo género (Fenster 1995; Fenster & Galloway 2000; Laporta 2005; Costa *et al.* 2007). En las poblaciones estudiadas, el servicio de los polinizadores parece ser adecuado, realizando un transporte de polen eficiente entre individuos, ya que se obtuvieron altos valores de eficiencia natural en la producción de frutos y semillas y de eficacia reproductiva.

La alta cantidad de polen producido por flor en las especies estudiadas puede deberse a la presencia de dos tipos de anteras que, además, tienen dehiscencia poricida. Esta forma de liberación del polen se ha asociado con polinizadores muy específicos, generalmente abejas grandes que requieren gran cantidad de recompensa (Faegri & van der Pijl 1979; Buchmann 1983). En muchas especies de la subtribu Cassiinae se ha señalado especialización funcional de las anteras, en la que unas sirven para la "polinización" produciendo el polen para la fertilización de los óvulos y otras para la "alimentación" de los polinizadores con polen que actúa como recompensa (Faegri & van der Pijl 1979; Buchmann 1983; Gottsberger & Silverbauer-Gottsberger 1988; Wolfe & Estes 1992; Laporta 2005). La dualidad funcional de las anteras ha sido interpretada como una característica que promueve el entrecruzamiento (Faegri & van der Pijl 1979; Buchmann 1983); sin

embargo, no existen datos para el género *Chamaecrista*.

Otra característica presente en las flores de *Chamaecrista* asociada con la promoción del entrecruzamiento es la enantiofilia que se señala como un mecanismo que actúa en el mismo sentido que la hercogamia recíproca, evitando la deposición de polen de la propia flor sobre el estigma y ha sido reportada en varias familias de plantas (Dulberger 1981; Webb & Lloyd 1986; Fenster 1995; Jesson & Barrett 2002).

Los índices polen/óvulo estimados en las dos especies estudiadas concuerdan con la necesidad de la visita de polinizadores para que ocurra la polinización. Los valores obtenidos de este índice son superiores a los reportados por Cruden (1977) para el grupo de plantas xenógamas. Una alta producción de polen también ha sido observada en otras Cassiinae, como *Senna corymbosa* (Lam.) Irwin & Barneby, *Cassia didymobotrya* Fresen. y *C. auriculata* L., sugiriéndose que responde al doble propósito que cumple el polen en estas especies: asegurar el servicio de los polinizadores con la única recompensa que ofrecen y producir suficiente polen para la fertilización cruzada (Dulberger 1981; Laporta 2005). Sin embargo, una alta producción de polen también ha sido asociada con el tipo de polinización por vibración, que requiere de grandes cantidades para que ocurra una deposición efectiva sobre el estigma (Dulberger 1981; Laporta 2005).

La asignación de biomasa floral a las distintas funciones en estas dos especies también apoya que la mayor parte de la descendencia se produzca vía entrecruzamiento. Los modelos evolutivos sobre la asignación de recursos en plantas predicen la disminución de biomasa masculina y de corola, principalmente, en la medida que aumenta la seguridad de la transferencia del polen, es decir desde plantas xenógamas obligadas hasta plantas altamente autógamas (Schoen 1982; Cruden & Lyon 1985). En este sentido, la asignación de biomasa tanto a la función de atracción como a la de producción de polen en las dos especies analizadas fue considerable, de acuerdo a la necesidad de atracción y recompensa de polinizadores, lo que también se observó en la relación entre las funciones sexuales, favoreciendo a la masculina.

En conclusión, las dos especies de *Chamaecrista* estudiadas presentan características florales, relación polen/óvulo y asignación de biomasa floral, asociadas con sistemas reproductivos que promueven el entrecruzamiento, aunque con una estrategia reproductiva mixta, pues resultaron parcialmente autocompatibles y parcialmente autógamas. En las poblaciones estudiadas la actividad de los polinizadores parece ser eficiente en el transporte de polen, reflejada en los altos valores de eficiencia y eficacia reproductiva obtenidos.

BIBLIOGRAFÍA

- Abrahamson, W.G. & H. Caswell. 1982. On the comparative allocation of biomass, energy and nutrients in plants. *Ecology* 63: 982-991.
- Arroyo, M.T.K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae.

- In: *Advances in Legume Systematics* (Polhill, R.M. & P.H. Raven, eds.), pp. 723-769. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Barneby, R.C. 1998. *Chamaecrista*. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 4: Caesalpiniaceae–Ericaceae (Berry, P.E., B.K. Holst & K. Yatskievych, eds.), pp. 1-121. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Buchmann, S.L. 1983. Buzz pollination in Angiosperms. In: *Handbook of experimental pollination biology* (Jones, C.E. & R.J. Little, eds.), pp. 73-113. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Carvalho, D.A. & P.E. Oliveira. 2003. Biología reproductiva e polinização de *Senna sylvestris* (Vell.) H.S. Irwin & Barneby (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Revista Brasil. Bot.* 26: 319-328.
- Conceição, A.S., L.P. Queirós & G.P. Lewis. 2001. Novas espécies de *Chamaecrista* Moench (Leguminosae–Caesalpinioideae) da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Sitientibus Série Ciências Biológicas* 1: 112-119.
- Costa, C.B.N., S.M. Lambert, E.L. Borba & L.P. Queirós. 2007. Post-zygotic reproductive isolation between sympatric taxa in the *Chamaecrista desvauxii* complex (Leguminosae–Caesalpinioideae). *Ann. Bot.* 99: 625-635.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding system 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.
- Dulberger, R. 1981. The floral biology of *Cassia didymobotrya* and *C. auriculata* (Caesalpinioideae). *Amer. J. Bot.* 68: 1350-1360.
- Faegri, K. & L. van der Pijl. 1979. *The principles of pollination biology*. Pergamon Press, Oxford.
- Faría, S.M. de, G.P. Lewis, J.I. Sprent & J.M. Sutherland. 1989. Occurrence of nodulation in the Leguminosae. *New Phytol.* 111: 607-619.
- Faría, S.M. de, J.F. Moreira, F.C. Cordeiro & R.L. Machado. 2003. Obtenção de estirpes de rizóbio para leguminosas florestais (aproximação de 2004). Seropédica: Embrapa Agrobiologia. Comunicado Técnico 61.
- Fenster, C.B. 1991. Gene flow in *Chamaecrista fasciculata* (Leguminosae). I. Gene dispersal. *Evolution* 45: 398-409.
- Fenster, C.B. 1995. Mirror image flowers and mating system in *Chamaecrista fasciculata* (Leguminosae). *Amer. J. Bot.* 82: 46-50.
- Fenster, C.B. & L.F. Galloway. 2000. Population differentiation in an annual legume: genetic architecture. *Evolution* 54: 1157-1172.
- Gottsberger, G. & I. Silverbauer-Gottsberger. 1988. Evolution of flower structures and pollination in neotropical Cassiinae (Caesalpinaceae) species. *Phyton* 28: 293-320.
- Hacker, J.B., W. Shilin, Y. Zhaoyang & B.C. Pengelly. 2001. Selecting *Chamae-*

- crista* spp. for stabilisation and forage in southern China. *Trop. Grasslands* 35: 96–113.
- Herendeen, P.S. 2000. Structural evolution in the Caesalpinioideae (Leguminosae). In: *Advances in Legume Systematics* (Herendeen, P.S. & A. Bruneau, eds.), pp. 45–64. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Hickman, J.C. & L.F. Pitelka. 1975. Dry weight indicates energy allocation in ecological strategy analysis of plants. *Oecologia* 21: 117–121.
- Irwin, M.S. & R.C. Barneby. 1982. The American Cassiinae. A synoptical revision of Leguminosae tribe Cassieae subtribu Cassiinae in the New World. *Mem. New York Bot. Gard.* 35: 1–918.
- Jaimes, I. & N. Ramirez. 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.
- Jesson, L.K. & S.C.H. Barret. 2002. Experimental tests of the function of mirror-image flowers. *Biol. J. Linn. Soc.* 85: 167–179.
- Laporta, C. 2005. Floral biology and reproductive system of enantiostylous *Senecio corymbosa* (Caesalpinaceae). *Revista Biol. Trop.* 53: 49–61.
- Lloyd, D.G. 1965. Evolution of self-incompatibility and racial differentiation in *Leavenworthia* (Cruciferae). *Contr. Gray Herb. Harvard Univ.* 195: 3–133.
- Quiñones, L.M. 2005. Leguminosae Subfamilia Caesalpinioideae. In: *Estudios en Leguminosas colombianas* (Forero, E. & C. Romero, eds.). pp. 301–328. Acad. Colombia Ci. Exact. Fis. Nat. Bogotá.
- 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. & 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. 1989. A survey of reproductive biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76: 469–518.
- Richards, A.J. 1997. *Plant Breeding Systems*. 2 ed. Chapman and Hall. London.
- Ruiz-Zapata, T. & M.T.K. Arroyo. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous 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.
- Stergios, B., B.B. Klitgaard & K.M. Redden. 2008. Caesalpinaceae. In: *Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela* (Hokche, O., P.E. Berry &

- O. Huber, eds.), pp. 295-309. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser. Caracas.
- Suárez, L.H., W.L. González & E. Gianoli. 2004. Biología reproductiva de *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae) en una población de Aucó (centro-norte de Chile). *Revista Chilena Hist. Nat.* 77: 581-591.
- 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.
- Wolfe, A.D. & J.R. Estes. 1992. Pollination and the function of floral parts in *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae). *Amer. J. Bot.* 79: 314-317.