

**CRECIMIENTO DE TUBOS POLÍNICOS Y EFICIENCIA
REPRODUCTIVA EN ACACIA GLOMEROSA BENTH.
(MIMOSOIDEAE)**

**Pollen tube growth and reproductive output in *Acacia glomerosa* Benth.
(Mimosoideae)**

María Angélica TAISMA

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

RESUMEN

En tres árboles de una población natural de *Acacia glomerosa* se estudiaron las siguientes variables de la reproducción sexual: número de flores por inflorescencia, de estambres por flor, de políades por estambre, de polen por políade, de pistilos con políades viables y no viables, y número de tubos polínicos por políade viable (TPP). También se analizó el número de frutos por inflorescencia, de semillas por fruto y de óvulos por ovario. Se encontró que el cociente polen/óvulo fue 3699,14, el de semillas/óvulo de 0,81 (seed-set) y el de frutos/flores por glómulo 0,08 (fruit-set). Estos dos últimos cocientes indican que del total de óvulos que produce una planta sólo 6,5% (seed-set \times fruit-set \times 100) pasan a semillas en polinización natural. Tanto el cociente polen/óvulo elevado, como el porcentaje de óvulos que pasan a semillas bajo, son congruentes con los resultados de la mayoría de las especies alógamas. El estudio de los estigmas en polinización natural revela que 35% no fueron polinizados, y de los que fueron polinizados cerca de 39% contenían políades no viables. Estos resultados pueden indicar que los polinizadores en la población son escasos, por no haberse encontrado diferencias significativas entre los tres árboles estudiados. Una moderada esterilidad de las políades y/o de los pistilos podría estar limitando la fructificación. Los resultados de este estudio muestran que cuando los estigmas reciben una políade viable un alto porcentaje de granos de polen fecundan los óvulos del ovario. Esto hace que el número de semillas que contienen los frutos desarrollados sea elevado (ca. 80% de los óvulos del ovario pasan a semilla).

Palabras clave: *Acacia*, Mimosoideae, políade, tubo polínico, P/O, eficiencia reproductiva

ABSTRACT

Three trees of a natural population of *Acacia glomerosa* were studied. The following sexual reproduction variables were measured: number of flowers by inflorescence, number of stamens per flower, number of polyads per stamen, number of pollen per polyad, number of gynoecia with viable and no viable polyads, and numbers of pollen tubes per viable polyad growing at the styles (TPP). The number of fruits per inflorescence, number of seeds per fruit and number of ovules per ovary were also measured. It was found that the pollen/ovule ratio was 3699.14, the seeds/ovule ratio was 0.81 (seed-set), and the fruits/flower ratio per head was 0.08 (fruit-set). These two last ratios show that the total of ovules that produces a plant, only 6.5% (seed-set \times fruit-set \times 100) becomes seeds in natural pollination. Not only

the high pollen/ovule ratio, but also the low percentage of ovules that becomes seeds, are coherent with the results of the most of the allogame species. The study of the stigmas in natural pollination reveals that 35% were not pollinated, and from those which were pollinated about 39% contained no viable polyads. These results might indicate that the pollinators in the population are limited, without finding important differences among the three trees studied. The moderate sterility of the polyads or the gynoecias, are both factors limiting the fruit-set. When the stigmas receive a viable polyad, a high percentage of pollen grain fertilizes the ovules of the ovary. This increases the number of seeds in the ripe fruits (*ca.* 80% of the ovules of ovary becomes a seed).

Key words: *Acacia*, fruit-set, Mimosoideae, P/O, pollen tube, polyad, seed-set

INTRODUCCIÓN

El género *Acacia* (Mimosoideae-Fabaceae) incluye cerca de 1300 especies distribuidas en América, Australia, África y Asia (Maslin *et al.* 2003). Estudios de la biología reproductiva en este género indican que es generalmente autoincompatible (Segdley *et al.* 1992; Tandon *et al.* 2001; Kenrick 2003) y que los principales polinizadores son abejas (Arroyo 1981; Bernhardt *et al.* 1984; Baranelli *et al.* 1995; Ganeshkumar *et al.* 1997; Tandon *et al.* 2001; Kenrick 2003; Casiva *et al.* 2004; Solomon-Rajú *et al.* 2006)

El género *Acacia* comparte con el resto de las Mimosoideae una baja eficiencia en la producción natural de frutos (Arroyo 1981; Ramírez & Berry 1995; Solomon-Rajú & Rao 2002). Las dos hipótesis principales que explican porqué muchas angiospermas hermafroditas producen más flores y óvulos que frutos y semillas son: 1) la producción de frutos y semillas está limitada por los recursos maternos y 2) las plantas usualmente reciben una cantidad de polen menor a la necesaria para la fertilización de los óvulos (Willson 1979; Bawa & Webb 1984; Sutherland & Delph 1984; Sutherland 1986, 1987).

La relación polen/óvulo de las flores (P/Of) se ha utilizado como una estimación de la probabilidad de que un número suficiente de granos de polen alcance un estigma receptivo y estaría relacionada con el sistema reproductivo (Cruden 1977, 2000). En general, las especies xenógamas tienden a tener altas relaciones P/Of mientras que las especies autógamias tienen menores valores de esta relación (Cruden 1977, 2000). Una de las excepciones a esta generalización se ha encontrado en especies cuyo polen es dispersado en políadas. En Asclepiadaceae, Orchidaceae y Mimosoideae (Leguminosae) las relaciones P/Of pueden ser excepcionalmente bajas comparadas con lo esperado en especies xenógamas (Wyatt *et al.* 2000; Pacini & Hesse 2002; Seijó & Solís 2003; Taisma 2007). En Mimosoideae el polen es liberado, en la mayoría de las especies, en unidades permanentemente compuestas, de entre 4 y hasta 52 mónadas, que reciben el nombre general de políadas (Guinet 1981; Niezgoda *et al.* 1983; Guinet & Rico 1988; Guinet & Grimes 1997; Caccavari & Dome 2000; Panicker & Sreedevi 2004). Se han reportado correlaciones significativas entre el número de granos de polen por flor y el número de óvulos por

ovario en algunas Mimosoideae (Kenrick & Knox 1982; Seijó & Solís 2003; Taisma 2007), así como una relación cercana a 1 entre el número de granos de polen por políade y el número de óvulos por ovario (Seijó & Solís 2003; Gassama-Dia *et al.* 2003; Taisma 2007). Algunos autores sugieren que, en esta subfamilia, el número de granos de polen por políade y el número de óvulos por ovario pueden haberse ajustado durante la evolución, de tal manera que una unidad de dispersión de polen (políade) sea suficiente para completar la fertilización de todos los óvulos del ovario (Kenrick & Knox 1982; Schoen & Dubuc 1990; Uma Shaanker & Ganeshiah 1990) lo que optimizaría el esfuerzo reproductivo (Seijó & Solís 2003). Sin embargo, son muy pocos los estudios que han cuantificado la proporción de granos de polen que producen tubos polínicos en políades viables. En el género *Faidberhia* (Mimosoideae), Gassama-Dia *et al.* (2003) encontraron que 15% de los granos de polen en la políade no producen tubos polínicos.

Puede haber una correlación entre el número de tubos polínicos por políade, el número de óvulos fertilizados en el ovario y la producción de frutos. Ganeshiah *et al.* (1985) sugieren que en *Leucaena leucocephala* (Mimosoideae), la baja cosecha de frutos tiene que ver con que sólo los ovarios en los que se fertiliza un número suficiente de óvulos inician y maduran frutos.

Este estudio propone determinar la relación de tubos polínicos producidos por políade / número promedio de óvulos en el ovario (TP/O) como una medida más precisa de eficiencia de la unidad de dispersión de polen. Por otra parte, se cuantifica la eficiencia natural en la deposición de políades, el porcentaje de tubos polínicos por políade, las relaciones polen/óvulo (P/Of) y semilla/óvulo (S/O), así como la eficiencia natural en la producción de frutos como aportes al conocimiento de la biología reproductiva de *Acacia glomerosa* Benth. y de la subfamilia Mimosoideae.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie de estudio

Acacia glomerosa Benth. (Mimosoideae, Fabaceae) es un árbol espinoso de hasta 4 m de altura. Las flores blancas, hermafroditas, ligeramente aromáticas, se organizan en unidades de inflorescencias del tipo glomérulo con antesis sincrónica. La población estudiada está ubicada en el sector Las Cumaraguas, carretera Aroa-Cocorote, estado Yaracuy (10°26' N, 68°54' W). La vegetación corresponde a un bosque seco premontano a 300 m snm. Los árboles estudiados formaban parte de una población de 5 árboles cuya distancia mínima de separación era de aproximadamente 10 m.

Producción natural de flores, óvulos por ovario, frutos y semillas

En 100 glomérulos en antesis de tres árboles, colectados al azar, se cuantificó el número de flores, y en una flor de cada glomérulo se contó el número de estambres y el número de óvulos del ovario. En 50 infrutescencias, colectadas al

azar de los tres árboles, se midieron las siguientes variables: número de frutos, número de semillas por fruto y número de óvulos no fertilizados en cada fruto. Esto permitió conocer el cociente polen/óvulo, el número de flores por inflorescencia que formó fruto (fruit-set) y el número de óvulos que formó semillas (seed-set).

Se seleccionaron al azar y marcaron 10 glomérulos florales en estado de preantesis en cada uno de los tres árboles estudiados, los cuales se colectaron 72 h después del marcaje y se fijaron en una solución alcohol: ácido acético (3:1) hasta su traslado al laboratorio. Los glomérulos se lavaron con agua destilada y se clarificaron en una solución de NaOH 8N por 24h. Una vez clarificados, se lavaron con agua destilada y se tiñeron con azul de anilina, preparado según la técnica de Martin (1959). Todos los gineceos y entre 5-10 anteras de cada flor, se colocaron por separado en portaobjetos, se cubrieron con glicerina fenolada y se sometieron a presión leve con un cubreobjetos. El número total de gineceos y androceos observados fue 321. Las preparaciones se observaron utilizando un microscopio Nikon Labophot-2 de epifluorescencia con filtros UV-A y UVB y se registraron con un sistema fotográfico Nikon P-III.

En las anteras se calculó el número de políades y el número de granos de polen por políade, y en los pistilos el número de estigmas con políades y el número de óvulos en los ovarios. Se realizó un Análisis de Varianza de una vía para determinar si el número de estigmas con políades por inflorescencia fue independiente del árbol estudiado. Se determinó la viabilidad o inviabilidad de las políades a través de la fluorescencia emitida por el polen. Cuando la políade presentó fluorescencia de los granos de polen se consideró viable y cuando ninguno de los granos de polen en la políade mostró fluorescencia se consideró no viable (Abdulbaki 1992). Los tubos polínicos en el estilo se identificaron por la fluorescencia característica que emite la calosa en puntos discontinuos del tubo (Faegri & Iversen 1989; Abdulbaki 1992; Fernando & Cass 1997; Aronne *et al.* 2001). Esto permitió saber el número de tubos polínicos producidos por políade, la distribución de frecuencias en la muestra según el número de tubos polínicos y la relación entre el número de tubos polínicos por políade y el número de óvulos por ovario. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa Statistica for Windows 4.3. 1993.

RESULTADOS

VARIABLES REPRODUCTIVAS

Como valor medio, los glomérulos florales presentaron 17,51 (DE = 4,36; n = 100) flores, las flores 131,41 (DE = 12,09; n = 100) estambres, los estambres 8 políades, las políades 16 granos de polen (128 granos de polen) y los ovarios 4,57 (DE = 2,17; n = 100) óvulos. El cociente polen/óvulo por flor fue 3 699,14 (DE = 209,47; n = 100) y el de granos de polen por políade 3,50.

Polinización Natural

De los 321 pistilos analizados pertenecientes a los glomérulos florales de cada uno de los árboles 208 (64,80 %) presentaron políades (Fig. 1a, b). La media de estigmas con políades por inflorescencia fue de 11,01 (DE = 3,21; n = 30). No se encontraron diferencias significativas en el número de estigmas con políades entre los glomérulos florales de los distintos árboles ($F_{(2,311)} = 0,2311$; $p = 0,8675$). De los pistilos con políades, 127 presentaron políades viables (61,05%) y el resto (81) inviables (38,94%) (Fig. 1c). Las políades viables presentaron siempre tubos polínicos en los estilos (Fig. 1d). El número de tubos polínicos por políade indica que 50% de los estilos contenía de 9-11 tubos polínicos y cerca de 40% de 6-8 tubos polínicos, es decir, casi 90% de los pistilos tenían 6 o más tubos polínicos.

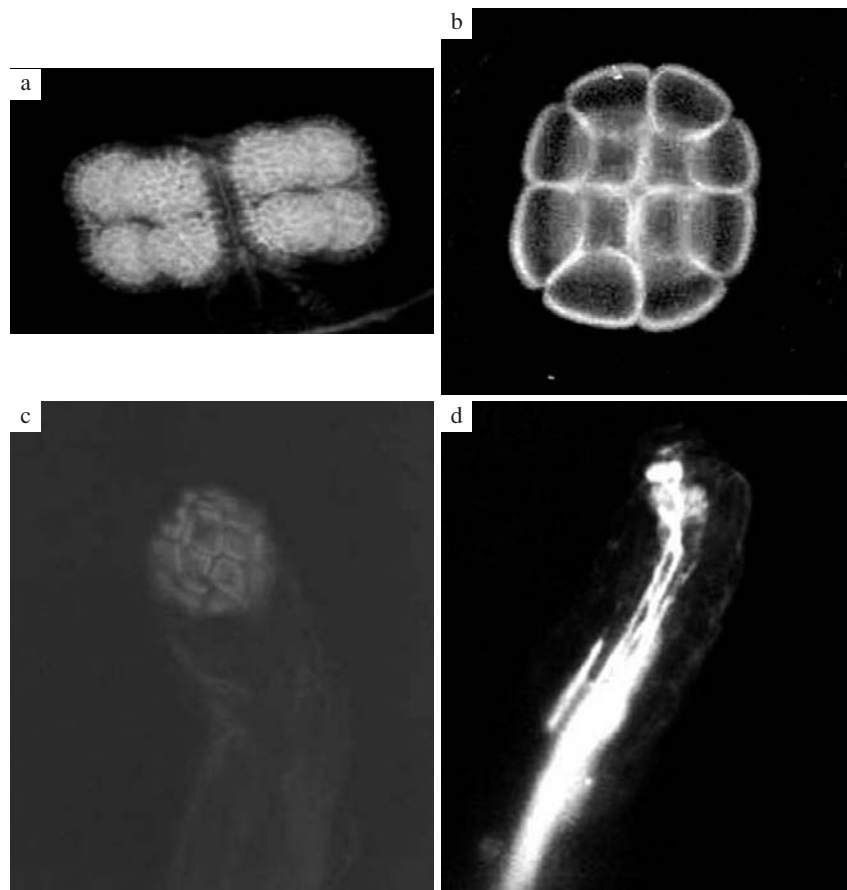


Fig. 1. a. Políades de *Acacia glomerosa* en anteras intactas (4×). b. Detalle (20×). c. Políade no viable depositada sobre un estigma (10×). d. Tubos polínicos viables creciendo a través del estilo (10×).

Producción natural de frutos y semillas

La media del número de frutos por infrutescencia fue de $1,42 \pm 0,18$ ($n = 50$) y la de semillas por fruto de $3,71 \pm 1,45$ ($n = 42$). El porcentaje medio de fructificación fue de 8,10%. El número de óvulos que originan semillas en polinización natural, o éxito reproductivo pre emergente de *Acacia glomerosa* es de 0,06 ($n = 42$), es decir, solo el 6% de los óvulos pasan a ser semillas.

DISCUSIÓN

Algunos estudios sugieren que la relación entre el número de granos de polen por políade y de óvulos por flor se ha ajustado durante la evolución y es cercana a 1 en Mimosoideae (Wyatt *et al.* 2000; Seijó & Solís 2003). En este estudio se ha encontrado que en *A. glomerosa* es de 3,50, es decir, hay cerca de cuatro veces más granos de polen en la políade que los necesarios para fertilizar todos los óvulos del ovario. Adicionalmente, se encontró que el número de tubos polínicos en cada políade fue variable y nunca alcanzó el máximo potencial de 16. La mayoría de las políades viables observadas contuvieron entre 6 y 11, lo que es suficiente para fertilizar todos los óvulos del ovario, obteniéndose una relación promedio tubos polínicos/óvulos mínima de 1,31 y máxima de 2,40.

Algunos estudios han cuantificado la producción de tubos polínicos por políade en especies de Mimosoideae. Kenrick & Knox (1985) reportaron que en las políades 70% de los granos de polen eran viables en *Acacia retinoides*, mientras que en *Faidherbia albida* (Gassama-Dia *et al.* 2003) se encontró que 85% de los granos de polen de las políades fueron viables. Por tanto, incluyendo los resultados de esta investigación, se observa que en la mayoría de la Mimosoideae estudiadas un porcentaje de los granos de polen en la políade no produce tubos polínicos viables. Siendo así, la relación entre el número de tubos polínicos por políade y óvulos del ovario (TPP/O) sería más significativa que la relación granos de polen/políade/óvulos.

Generalmente, el número de granos de polen depositados en el estigma de una flor excede el número de óvulos en el ovario, básicamente, porque los tubos polínicos compiten hasta llegar al óvulo (Uma Shaanker & Ganeshaiiah 1990; Erbar 2003). Un indicador de la magnitud de la competencia entre tubos polínicos puede ser la relación del número de granos de polen depositados sobre el estigma / el número de óvulos en el ovario (Erbar 2003). En el caso de *A. glomerosa* y de otras Mimosoideae esta relación es muy baja, lo que podría significar poca competencia entre tubos polínicos que, en su mayoría, alcanza el ovario y fertilizaría los óvulos. Los resultados de este estudio y los de Gassama-Dia *et al.* (2003) en *Faidherbia albida* indican que la relación entre tubos polínicos del estilo y óvulos del ovario es cercana a 1, lo que apoyaría la hipótesis de que en Mimosoideae los gineceos funcionan como módulos fijos en que todos los óvulos o ninguno son fertilizados (Seijó & Solís 2003).

Eficiencia reproductiva

La eficiencia en la producción de frutos de *Acacia glomerosa* en condiciones naturales fue baja, cerca de 8%. Por el contrario, la relación número de semillas y óvulos fue elevada lo cual indica que cerca de 80% de los óvulos en el ovario son fertilizados y producen semillas. La baja eficiencia en la producción natural de frutos y la alta relación del número de semillas con respecto a los óvulos en *A. glomerosa* se ajustan a lo encontrado en otras Mimosoideae (Arroyo 1981; Tandon *et al.* 2001; Solomon-Rajú *et al.* 2006; Gassama-Dia *et al.* 2003; Kenrick 2003). Todo señala, en general, que cuando una políade viable es depositada en el estigma se producen suficientes tubos polínicos para fertilizar la mayoría de los óvulos en el ovario, por lo que el número de semillas, en relación a los óvulos, es elevado. Si el número de óvulos fertilizados es un factor determinante en la iniciación de los frutos de Mimosoideae, como sugieren Ganeshiaiah *et al.* (1985), y éste es alto en estas especies, entonces, la baja eficiencia en la producción de frutos característica del género *Acacia*, y de las Mimosoideae en general, debe responder a otros factores.

En Mimosoideae la escasa fructificación, respecto al número de las flores que se producen, ha sido atribuida a la limitación de recursos (Ramírez & Berry 1995). Sin embargo, algunos estudios en el género *Acacia* indican que la eficiencia en la producción de frutos incrementó de menos de 5% en condiciones naturales a 30-80% con polinizaciones controladas (Tandon *et al.* 2001; Solomon-Rajú & Rao 2002). Siendo así, aunque el costo elevado de los frutos puede modular la eficiencia reproductiva natural en Mimosoideae, los resultados de este estudio sugieren que la eficiencia en la deposición de las políades en los estigmas puede afectar de manera importante el número final de frutos por infrutescencia. Los resultados aquí mostrados de *A. glomerosa* indican que sólo 39,56% de los pistilos observados contenía políades viables depositadas en el estigma, lo que reduce en esa misma proporción el número máximo potencial de frutos por infrutescencia.

El cociente polen/óvulo encontrado en *A. glomerosa* es comparable a los de especies de Mimosoideae xenógamas (Baranelli *et al.* 1995; Seijó & Solís 2003) y generalmente polinizadas por insectos. El género *Acacia* parece ser básicamente entomófilo, siendo los principales polinizadores abejas generalistas y mariposas, aunque en algunos casos se ha demostrado polinización por otros insectos y aves (Segdley *et al.* 1992; Ganeshkumar *et al.* 1997; Stone *et al.* 1998; Solomon-Rajú 2002; Stone *et al.* 2003; Solomon-Rajú *et al.* 2006). Algunos estudios sugieren que la eficiencia en la polinización natural en especies del género *Acacia* puede ser baja y muy dependiente de las condiciones ecológicas locales (Janzen 1974; Stone *et al.* 1998; Casiva *et al.* 2004) así como de la disposición espacial de los individuos, la sincronía en la antesis y el tipo de recompensa floral (Stone *et al.* 2003). Observaciones no sistemáticas durante la realización de este estudio indicaron que las flores aromáticas de *A. glomerosa* fueron visitadas por abejas, insectos que polinizan todas las especies de *Acacia* (Stone *et al.*

2003). Se requieren estudios detallados de polinización para determinar si la falta de políades en los estigmas de *A. glomerosa* obedeció a la deficiencia de los polinizadores o a otros factores ecológicos como competencia inter-específica por el servicio de los polinizadores, calidad de la recompensa o asincronía en la floración, factores todos que han sido reportados como importantes para explicar la baja eficiencia reproductiva en el género (Kenrick 2003; Stone *et al.* 2003).

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue parcialmente financiado por el proyecto Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad Central de Venezuela (CDCH-UCV) 03-33-5217. La autora agradece la colaboración logística y de campo de Roberto Morales y Juan José Camejo.

BIBLIOGRAFÍA

- Abdulbaki, A.A. 1992. Determination of pollen viability in tomatoes. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 117: 473-476.
- Aronne, G., D. Cavuoto & P. Eduardo. 2001. Classification and counting of fluorescent pollen using an image analysis system. *Biotech. Histochem.* 76: 35-40.
- Arroyo, M.T.K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In: *Advances in Legume Systematics* (Polhill, R.M & P.H. Raven, eds.) vol. 2, pp. 7-34. Royal Botanical Gardens. Kew.
- Baranelli, J.L., A.A. Cocucci & A.M. Anton. 1995. Reproductive biology in *Acacia caven* (Mol.) Mol. (Leguminosae) in the central region of Argentina. *Bot. J.Linn. Soc.* 119(1): 65-76.
- Bawa, K.S. & C.J. Webb. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *Amer. J. Bot.* 71: 736-751.
- Bernhardt, P., J. Kenrick & R.B. Knox. 1984. Pollination biology and the breeding system of *Acacia retinodes* (Leguminosae: Mimosoideae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 17-29.
- Caccavari, M. & E. Dome. 2000. An account of morphological and structural characterization of american mimosoideae pollen. Part I: tribe Acacieae. *Palynology* 24: 231-248.
- Casiva, P.V., J.C. Vilardi, A.M. Cialdella & B.O. Saidman. 2004. Mating system and population structure of *Acacia aroma* and *A. macracantha* (Fabaceae). *Amer. J. Bot.* 91: 58-64.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- Cruden, R.W. 2000. Pollen grains: why so many?. *Plant Syst. Evol.* 222: 143-165.
- Erbar, C. 2003. Pollen tube transmitting tissue: place of competition of male

- gametophytes. *Int. J. Plant Sci.* 164: 265-277.
- Faegri, K. & J. Iversen. 1989. *Textbook of pollen analysis*. Willey (eds.). Winchester.
- Fernando, D.D. & D.D. Cass. 1997. Developmental assessment of sexual reproduction in *Butomus umbelatus* (Butomaceae): male reproductive component. *Ann. Bot.* 80: 449-456.
- Ganeshaiyah, K.N., R. Uma Shaanker & G. Shivashankar. 1985. Stigmatic inhibition of pollen grain germination-its implication for frequency distribution of seed number in pods of *Leucaena leucocephala* (Lam) de Wit. *Oecologia* 70 (4): 568-572.
- Ganeshkumar, M., G. Srinivasan, M. Mohanasundaram & K. Gunathilagaraj. 1997. Attraction of insects to *Acacia mellifera* flowers. *Insect Environ* 3: 13.
- Gassama-Dia, Y.K., D. Sané & M. N'Doye. 2003. Reproductive biology of *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. *Silva Fennica* 37 (4): 429-436.
- Guinet, P.h. 1981. Mimosoideae: the Characters of their Pollen Grains. In: *Advances in Legume Systematics* (Polhill, R.M & P.H. Raven, eds.). pp. 835-858. Royal Botanical Garden, Kew.
- Guinet, P.h. & Grimes J.W. 1997. A summary of pollen characteristics of some new world members of *Pithecellobium* complex. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 74: 151-161.
- Guinet, P. & L. Rico. 1988. Pollen characters in the genera *Zygia*, *Marmaroxylon* and *Cojoba* (Leguminosae, Mimosoideae, Ingeae): a comparison with related genera. *Pollen Spores* 30: 313-328.
- Janzen, J. 1974. Swollen-Thorn Acacias of Central America. *Smithsonian Contributions to Botany*. N° 13. pp: 1-131.
- Kenrick, J. 2003. Review of pollen-pistil interactions and their relevance to the reproductive biology of *Acacia*. *Austr. J. Bot.* 16: 119-130
- Kenrick, J. & R.B. Knox. 1982. Function of the polyad in reproduction of *Acacia*. *Ann. Bot.* 50: 721-727.
- Kenrick, J. & R.B. Knox. 1985. Self-incompatibility in the nitrogen-fixing tree, *Acacia retinodes*: quantitative cytology of pollen tube growth. *Theor. App. Gen.* 69: 481-488.
- Kenrick, J., V. Kaul & E.G. Williams. 1986. Self-incompatibility in *Acacia retinodes*: site of pollen-tube arrest in the nucellus. *Planta* 169: 245-250.
- Maslin, B.R., J.T. Miller & D.S. Seiger. 2003. Overview of the generic status of *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae). *Austr. Syst. Bot.* 16: 1-18.
- Martin, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes by means of fluorescence. *Stain Technol.* 34: 125-128.
- Niezgoda, C.J., S.M. Feuer & L.I. Nevling. 1983. Pollen ultrastructure of the tribe Ingeae (Mimosoideae- Leguminosae). *Amer. J. Bot.* 70: 650-667.
- Pacini, E. & M. Hesse. 2002. Types of pollen dispersal units in Orchids, and their consequences for germination and fertilization. *Ann. Bot.* 89(6): 653-664.
- Panicker, K.T.C. & P. Sreedevi. 2004. Studies in the pollen morphology of Mimosaceae monad, tetrad and octad taxa. *J. Palynol.* 40 : 9-21.

- Ramírez, N. & P. Berry. 1995. Producción y costo de frutos y semillas relacionados a las características de las inflorescencias. *Biotropica* 27: 90-205.
- Schoen, D.J. & M. Dubuc. 1990. The evolution of inflorescence size and number: a gamete packaging strategy in plants. *Am. Nat.* 135: 841-857.
- Sedgley, M., J. Harbard, R.M.M. Smith, R. Wickneswari & A.R. Griffin. 1992. Reproductive biology and interspecific hybridization of *Acacia mangium* and *A. auriculiformis* A.Cunn. ex Benth. (Leguminosae: Mimosoideae). *Austr. J. Bot.* 40(1): 37-48.
- Seijó, J.G. & V.G. Solís. 2003. The cytological origin of the polyads and their significance in the reproductive biology of *Mimosa bimucronata*. *Bot. J. Linn. Soc.* 144(3): 343.
- Solomon-Rajú, A.J. & S.P. Rao. 2002. Pollination ecology and fruiting behaviour in *Acacia sinuata* (Lour.) Merr. (Mimosaceae), a valuable non-timber forest plant species. *Curr. Sci.* 82(12): 1466-1471.
- Solomon-Rajú, A.J., S.P. Rao & K.H. Jonathan. 2006. Andromonoecy, insect pollination and fruiting behaviour in *Acacia caesia* (L.) Willd. (Mimosaceae) in the Eastern Ghat. *Curr. Sci.* 91(7): 939-943.
- Stone, G.N., P. Willmer & A. Rowe. 1998. Partitioning of pollinators during flowering in an African *Acacia* community. *Ecology* 79(8): 2808-2827.
- Stone G.N., Raine N.E., Prescott N. & Willmer P.G. 2003. Pollination ecology of acacias (Fabaceae, Mimosoideae). *Austr. Syst. Bot.* 16: 103-118.
- Sutherland, S. & L.F. Delph. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. *Ecology* 65: 1093-1104.
- Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratio in plants? *Evolution* 40: 117-128.
- Sutherland, S. 1987. Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental tests with *Agave mckelveyana*. *Evolution* 41: 750-759.
- Taisma, M.A. 2007. Morfometría de unidades de inflorescencia, flores y políades en especies de la tribu Ingeae (Mimosoideae). *Acta Bot. Venez.* 30(1): 227-247.
- Tandon, R., K.R. Shivanna & H.Y. Mohan Ram. 2001. Pollination biology and the breeding system of *Acacia senegal*. *Bot. J. Linn. Soc.* 135(3): 251-262.
- Uma Shaanker, R. & K.N. Ganeshaiyah. 1990. Pollen grain deposition patterns and stigma strategies in regulating seed number per pod in multi-ovulated species. In: *Reproductive Ecology of Tropical forest plants*. (Bawa, K.S. & M. Hadley, eds.). pp. 165-177. Man and the Biosphere Series. Unesco.
- Willson, M.F. 1979. Sexual selection in plants. *Am. Nat.* 131: 723-738.
- Wyatt, R., S.B. Broyles & S.R. Lipow. 2000. Pollen-ovule ratios in Milkweeds (Asclepiadaceae): an exception that probes the rule. *Syst. Bot.* 25: 171-180.