

Producción y costo de frutos y semillas entre modos de polinización en 232 especies de plantas tropicales

Nelson Ramírez

Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Dpto. Botánica, Apdo. 20513, Caracas, Venezuela.

(Revisado 14-X-1994. Aceptado 28-X-1994)

Abstract: The levels of seeds set and of aborted seeds, ovules and flowers-fruits were determined in 232 Venezuelan plant species, and compared with type of pollination. Flower-fruit abortion was similar among pollination modes, but ovule abortion and seeds set were significantly different among pollination modes. The lowest levels of aborted ovules and the highest levels of seeds set occurred in wind-, butterfly-, and beetle-pollination. The number of seeds per fruit was lower in wind-, butterfly-, and beetle-pollinated plants compared with bat-pollinated plants. Fruit and flower weight were significantly higher in bat-pollinated species than in the other pollination modes. These results are interpreted on the basis of the biomass assigned to flowers, fruits, and seeds, as well as particular characteristics of the pollination modes.

Key words: Plant reproduction, ecology, pollination.

En algunas plantas la producción de frutos y semillas está limitada por la actividad de los polinizadores (*e.g.* Bierzychudek 1981, Stephenson 1981, Snow 1982, 1986), mientras que en otras no hay evidencias de limitación por polinizadores (*e.g.* Lloyd 1980, Zimmermann 1980). Ambas pautas parecen ocurrir independientemente del modo de polinización. Sutherland (1986) encontró que el promedio de frutos producidos por flor no era diferente entre especies polinizadas por el viento, insectos, aves y murciélagos, y sugirió que el modo de transferencia del polen no tiene importancia si la aptitud femenina no está limitada por polen.

Sin embargo, si la aptitud femenina se evalúa por la relación semilla/óvulo en lugar de la simple producción de frutos, podría variar entre síndromes de polinización. Las limitaciones de polen pueden ser consideradas de acuerdo al número de óvulos y demandas energéticas de la progeñe, expresada por el número de miem-

bros de la camada, biomasa asignada a semilla individual y semillas totales por fruto. Si el número de óvulos por flor es grande, la cantidad de granos de polen requeridos sobre los estigmas es mayor comparada a especies con pocos óvulos por flor. En algunas especies con numerosos óvulos el número de semillas por fruto está relacionado con la intensidad de polinización (Snow 1986).

Este trabajo evalúa la producción de frutos y semillas de acuerdo a los modos de polinización asociada a la biomasa asignada a las estructuras reproductivas, medidos como biomasa seca y en relación al número de las estructuras reproductivas.

MATERIAL Y METODOS

Áreas de estudio: Las plantas consideradas en este trabajo proceden de cinco localidades

con diferentes características climáticas, edáficas y biológicas. De acuerdo a Huber & Alarcon (1988) estas áreas geográficas pertenecen a los siguientes tipos de vegetación: 1. Bosque Ombrófilo Montano Siempreverde (Parque Nacional Henri Pittier), 2. Arbustal Ombrófilo y Esclerófilo Perennifolio (Parque Nacional Canaima), 3. Bosque Ombrófilo Submontano Semicaducifolio Estacional (Arboretum Escuela de Biología), 4. Sabana Arbustiva con Matas, Bosque de Galería (Estación Biológica de los Llanos) y 5. Arbustal Xerófilo Litoral (CANES, Litoral Central Venezolano). Detalles sobre las áreas de estudio están reseñadas en el Cuadro 1.

METODOS

La producción de frutos y semillas, niveles de aborto, así como el número y biomasa asignada a las estructuras reproductivas fueron evaluadas en 232 especies de plantas de 79 familias y 154 géneros. En este estudio, los morfos de las especies distílicas fueron considerados como especies individuales. La lista de especies y sus respectivas medidas aparecen en Ramírez (1993).

Polinización: Las observaciones y captura de los polinizadores se realizaron en períodos de 5 a 15 min. por especie de planta. En algunos casos el tiempo de observación fue prolongado a 30 min, debido a la ausencia de agentes visitantes. La frecuencia de observación fue de cinco veces al día en cada especie. Esta metodología fue repetida durante tres a cinco días consecutivos o alternos (intermensual) e interanual en cada período de estudio de campo. Los

agentes visitantes fueron capturados con mallas de barrido en el caso de insectos y con mallas de neblina en el caso de aves y murciélagos.

Posteriormente se determinó el número de cargas de polen (número de especies de plantas) y la posición sobre el cuerpo del animal. La correspondencia entre la carga de polen encontrada y la especie de planta visitada fue establecida por comparaciones de los granos de polen. En este sentido, se pudo discriminar entre agente visitante y polinizador. La designación de polinizador fue establecida de acuerdo al comportamiento observado y corroborado cuando la posición de la carga de polen sobre el cuerpo del animal hacía contacto con el estigma de las flores. En el caso de aves y murciélagos, las cargas de polen fueron recolectadas en plastilina o cubre-objetos (murciélagos) momentos después de la captura. Además, la posición de la carga sobre el pico, boca, pelaje o plumaje del animal, fue determinada repitiendo la experiencia con el animal capturado sobre las flores que visitaba. Posteriormente, todos los agentes visitantes fueron preparados adecuadamente para su identificación.

Una prueba adicional para confirmar la anemofilia fue empleada en aquellas especies con este síndrome. Las flores de plantas hermafroditas fueron emasculadas, y en el caso de plantas monoicas, las flores masculinas fueron descartadas, todo esto en estado de yemas. Posteriormente estas flores fueron cubiertas con bolsas de "tul" para permitir el paso libre del viento y evitar la actividad de posibles polinizadores. Transcurrido el tiempo adecuado para el desarrollo de los frutos, se cuantificó la proporción de frutos y semillas, comparando con controles naturales.

CUADRO 1

Características de las áreas de estudio

Localidad	Coordenada	Elevación	Temperatura ^{°C}	Precipitación
Litoral Central	10°36'N, 67°02'W	5-100m	26.3	558mm
Rancho Grande	10°21'N, 67°41'W	1 000-1 400m	ca.20	1 834mm
Caracas	10°30'N, 66°53'W	1 100m	18.0-24.0	1 000-2 200mm
Calabozo	8°56'N, 67°25'W	75m	27.0-28.0	1 200-1 300mm
Gran Sabana	5°35'N, 66°53'W	1 350m	19.9-21.4	2 428mm

Un total de siete categorías fueron establecidas: a. Anemofilia (polinización por el viento). 2. Cantarofilia (polinización por escarabajos). 3. Miofilia (polinización por dípteros). 4. Melitofilia (polinización por abejas y avispas). 5. Falenofilia (polinización por mariposas diurnas y nocturnas: polillas y esfíngidos). 6. Ornitofilia (polinización por aves: Colibríes y otros pájaros). 7. Quiropterofilia (polinización por murciélagos).

Estructuras reproductivas y niveles de aborto: el número de flores y frutos por inflorescencia fue determinado por conteos directos en 50-100 inflorescencias de un número de diez individuos por especie, ambos en o previo a la antesis, y más tarde en el estado de frutos maduros. La proporción de flores bisexuales, estaminadas y pistiladas fue también determinada. El nivel de flores y frutos abortados fue determinado calculando la proporción de flores femeninas y bisexuales por inflorescencias que no producen frutos maduros.

El número de óvulos por flor fue calculado disectando 50-100 flores en antesis o en yemas bien desarrolladas, procedentes de la base, medio y ápice de la inflorescencia. El número de semillas por fruto fue determinado por conteo directo de 50-100 frutos. La proporción de óvulos abortados fue obtenida dividiendo el número promedio de semillas por fruto (incluidas las semillas abortadas) por el número promedio de óvulos por flor. El número promedio de semillas abortadas por fruto dividido por el número promedio de semillas por fruto da la proporción de semillas abortadas; las semillas sin embrión, malformadas, reducidas en tamaño o aplastadas fueron consideradas abortadas.

La producción de semillas se define aquí como la proporción de semillas bien desarrolladas por óvulos por inflorescencia. Esto fue determinado multiplicando el número promedio de semillas sanas por fruto por el número promedio de frutos por infrutescencia y dividiendo esto por el número total de óvulos por inflorescencia. Esta medida da un valor menor pero más adecuado de la eficiencia reproductiva comparada con la proporción de frutos producidos.

La asignación de biomasa a flores, frutos y semillas fue estimada como el peso seco. El peso seco de flores, semillas y frutos fue medido en 20-40 repeticiones. Estas fueron secadas a 40°C por 2-4 semanas o hasta peso constante.

Las flores fueron recolectadas en antesis, removiéndose el pedicelo.

Posteriormente se estimaron relaciones de la asignación de biomasa de frutos a flores a nivel individual y a nivel de inflorescencia. Ambas medidas expresan el cambio de biomasa que ocurre desde la condición floral a la fase final de frutos producidos. Una expresión del costo de empaquetamiento de las semillas, relación pericarpo semilla, fue calculada entre el peso del pericarpo (peso fruto-peso semillas por fruto) dividido entre el peso semilla por fruto. Esta medida da información de la inversión de biomasa en pericarpo (materna) relativa a la inversión de biomasa en progenie.

Los resultados de una submuestra demostraron que el peso del fruto, peso de la semilla y el peso de la flor están significativamente correlacionados con sus respectivos valores calorimétricos. Por lo tanto el peso seco de estas estructuras reproductivas puede ser considerado en términos energéticos (Ramírez 1990).

Estadística: Las características reproductivas de las especies de plantas fueron analizadas entre mecanismos de polinización por análisis de varianza (ANOVA) de una sola vía (Sokal & Rohlf 1981). Debido a que los datos no tenían una distribución normal, los valores fueron transformados por la ecuación $\sqrt{X+1}$, donde X es el valor de la variable. Este tipo de transformación generalmente hace las varianzas independientes de las medias (Sokal & Rohlf 1969). Dado que los datos son transformados en forma proporcional a su valor real, el significado biológico de los resultados no cambia en relación a los datos originales. Los valores de las proporciones de semillas, óvulos y flores-frutos abortados, y la proporción de semillas formadas por óvulos por inflorescencias, fueron normalizados por la fórmula $\arcsen \sqrt{p}$ (Sokal & Rohlf 1981), donde p representa la proporción de unidades reproductivas abortadas o la proporción de semillas formadas por óvulos por inflorescencia. La transformación de arcoseno acorta ambas colas de la distribución de los datos, reduce el ámbito de variación y por consecuencias hace las varianzas homogéneas entre los grupos comparados, además previene que la varianza sea una función de la media (Sokal & Rohlf 1981). Este tipo de transformación mantiene proporcionalidad entre los valores originales y

los transformados, por lo tanto los resultados de los análisis estadísticos tienen el mismo significado biológico que los datos originales. La prueba de "Student-Newman-Keuls" (Sokal & Rohlf 1969) fue empleada para comparar medias; las medias fueron ordenadas de manera secuencialmente creciente, y las pruebas se hicieron entre pares de medias adyacentes.

RESULTADOS

Niveles de aborto y semillas producidas: Los porcentajes de semillas y flores-frutos abortados no varían significativamente de acuerdo al modo de polinización (Cuadro 2). En contraste, el porcentaje de óvulos abortados y el porcentaje de semillas formadas varían significativamente de acuerdo al modo de polini-

CUADRO 2

Valores promedio de las características reproductivas, niveles de semillas, óvulos y flores-frutos abortados, y niveles de semillas formadas relativo a los modos de polinización. La última columna muestra los resultados del análisis de varianza. Los números entre paréntesis bajo los promedios corresponden a la desviación standard

Variable	Modos de Polinización							
	Anemofilia	Cantarofilia	Falenofilia	Melitofilia	Miofilia	Ornitofilia	Quiropterofilia	F _{6,219} (P<)
	X (DS)	X (DS)	X (DS)	X (DS)	X (DS)	X (DS)	X (DS)	
	(N=8)	(N=11)	(N=22)	(N=153)	N=16)	(N=12)	(N=5)	
Peso Fruto (gr)	0.05 (0.08)	1.94 (3.04)	0.97 (3.58)	0.75 (3.12)	5.40 (9.46)	0.18 (0.17)	17.99 (21.59)	12.605 (0.0001)
Peso Semilla (gr)	0.03 (0.06)	0.64 (1.81)	0.01 (0.01)	0.02 (0.07)	1.78 (7.12)	0.02 (0.04)	0.25 (0.39)	2.236 (0.0409)
Peso Semilla/ Fruto (gr)	0.04 (0.07)	1.16 (2.05)	0.07 (0.16)	0.19 (0.64)	2.52 (7.09)	0.07 (0.07)	2.88 (1.52)	5.044 (0.0001)
Relación Peric./Semilla	11.70 (13.96)	0.75 (0.88)	11.77 (13.11)	2.77 (6.80)	4.12 (6.17)	1.92 (1.22)	5.32 (6.67)	6.346 (0.0001)
No. Semillas/ Fruto	1.48 (1.04)	18.28 (39.53)	9.45 (18.13)	49.48 (163.76)	146.73 (235.70)	180.28 (437.86)	250.07 (362.81)	2.879 (0.0101)
No. Semillas Abortivas/ Fruto	0.07 (0.09)	0.75 (2.39)	0.32 (0.61)	5.88 (27.29)	0.65 (1.04)	14.69 (34.66)	4.85 (8.64)	0.701 (N.S.)
No. Ovulos/ Flor	1.99 (1.72)	34.85 (71.34)	11.12 (19.56)	81.15 (267.33)	211.71 (299.19)	349.32 (961.96)	288.56 (409.65)	2.362 (0.0312)
Peso Flor (gr)	0.001 (0.001)	0.101 (0.277)	0.065 (0.213)	0.021 (0.051)	0.011 (0.957)	0.029 (0.033)	0.879 (0.967)	22.901 (0.0001)
Relación Peso Fruto/ Peso Flor	69.40 (90.56)	151.67 (229.18)	25.97 (31.11)	113.12 (578.35)	556.82 (1189.40)	10.05 (10.14)	45.98 (80.18)	1.744 (N.S.)
Relación Peso Semillas/Fruto Peso Flor	33.64 (64.56)	69.58 (70.73)	3.07 (3.99)	32.62 (103.69)	281.71 (957.34)	4.00 (3.66)	6.53 (6.08)	2.365 (0.0310)
	(N=12)	(N=12)	(N=22)	(N=153)	(N=16)	(N=12)	(N=5)	F _{6,224} (P<)
No. Flores/ Inflorescencia	176.46 (162.46)	351.68 (471.29)	26.33 (36.63)	44.11 (98.99)	79.43 (152.31)	33.94 (34.70)	16.09 (20.56)	10.250 (0.0001)

Continúa...

No. Frutos/ Infrutescencia	100.33 (121.96)	193.01 (347.41)	9.63 (10.21)	15.08 (67.83)	6.86 (9.95)	8.23 (8.49)	1.23 (1.06)	7.477 (0.0001)
No. Ovulos/ Inflorescencia	279.31 (435.65)	2162.95 (5130.04)	103.98 (144.59)	1548.06 (5486.05)	1651.56 (2375.87)	4855.67 (12110.42)	547.16 (337.56)	1.178 (N.S.)
No. Semillas/ Infrutescencia	96.53 (115.14)	1513.20 (4680.19)	22.74 (21.88)	286.05 (1259.04)	68.32 (146.07)	977.74 (2726.61)	189.84 (273.34)	1.731 (N.S.)
Peso Fruto/ Infrutescencia (gr)	3.59 (12.65)	599.12 (2045.62)	0.85 (1.76)	1.08 (3.06)	2.28 (5.67)	0.95 (1.09)	15.79 (18.59)	3.310 (0.0038)
Peso flores/ Inflorescencia (gr)	0.15 (0.30)	11.12 (37.53)	0.24 (0.50)	0.29 (0.67)	0.34 (0.98)	0.58 (0.64)	5.52 (5.19)	3.439 (0.0029)
Relación Peso Fruto/ Infrutescencia Peso Flores/ Inflorescencia	30.64 (49.59)	35.08 (33.49)	9.93 (15.33)	15.51 (64.20)	10.51 (13.57)	2.78 (2.79)	4.87 (4.28)	0.609 (N.S.)
% Semillas Abortadas	2.38 (5.15)	0.20 (1.07)	5.16 (10.37)	6.96 (5.95)	4.16 (9.54)	8.03 (8.42)	5.02 (2.84)	1.797 (N.S.)
% Ovulos Abortados	3.33 (11.23)	12.65 (16.33)	8.81 (6.24)	23.48 (12.09)	32.67 (23.31)	22.26 (12.39)	28.26 (8.16)	2.949 (0.0086)
% Flores-Frutos Abortados	46.62 (13.93)	52.30 (9.85)	52.25 (8.99)	61.50 (11.65)	80.86 (10.12)	65.76 (6.72)	65.25 (15.75)	1.927 (N.S.)
% Semillas producidas	43.68 (13.82)	34.97 (9.24)	35.96 (7.86)	23.36 (8.74)	8.58 (8.79)	21.30 (4.76)	25.49 (14.19)	3.339 (0.0036)

N.S.= no significativo

CUADRO 3

Resultados estadísticos de la prueba de Newman-Keuls entre los valores promedios de las variables que difieren significativamente entre modos de polinización

Variable	Modos de polinización						
Peso fruto	AN =	ORN =	MEL =	FAL =	CANT =	MIOF <	QUIR
Peso semilla	FAL* =	MEL* =	ORN* =	AN =	QUIR =	CANT =	MIOF*
Peso semilla/fruto	AN* =	ORN* =	FAL* =	MEL* =	CANT =	MIOF =	QUIR*
Relación Pericarpio/ semilla	CANT* =	ORN* =	MEL* =	MIOF* =		AN =	FAL*
No. semillas/ fruto	AN* =	FAL* =	CANT* =	MEL =	MIOF =	ORN =	QUIR*
No. ovulos/Flor	AN* =	FAL* =	CANT* =	MEL* =	MIOF =	QUIR =	ORN*
Peso flor	AN =	MIOF =	MEL =	ORN =	FAL =	CANT <	QUIR
Relación Peso semilla/Fruto	FAL =	ORN =	QUIR =	MEL =	AN =	CANT <	MIOF
No. flores/inflorescencia	QUIR* =	FAL* =	ORN* =	MEL* =	MIOF* =	AN =	CANT*
No. frutos/ infrutescencia	QUIR* =	MIOF* =	ORN* =	FAL* =	MEL* =	AN =	CANT*
Peso fruto/infrutescencia	FAL* =	ORN* =	MEL* =	MIOF* =	AN* =	QUIR =	CANT*
Peso flores/infrutescencia	AN* =	FAL* =	MEL* =	MIOF* =	ORN* =	QUIR =	CANT*
% Ovulos abortados	AN* =	FAL* =	CANT* =	ORN* =	MEL* =	QUIR =	CANT*
% Semillas producidas	MIOF <	ORN =	MEL =	QUIR <	CANT =	FAL <	AN

AN= Anemofilia; CANT= Cantarofilia; FAL= Falenofilia; MEL= Melitofilia; MIOF= Miofilia; ORN= Ornitofilia; QUIR= Quiropterofilia

* y < muestra diferencia significativa a P< 0.05, excepto los casos subrayados

zación. Las especies polinizadas por dípteros tienen mayores niveles de óvulos abortados comparadas con plantas polinizadas por el viento, mariposas, escarabajos, aves y abejas (Cuadro 3). En especies polinizadas por el viento, escarabajos y mariposas, el porcentaje de semillas formadas es mayor que en los otros modos de polinización; las plantas polinizadas por dípteros presentaron el menor nivel de producción de semillas (Cuadro 3).

Estructuras reproductivas: De las variables analizadas, 13 difieren significativamente en relación al mecanismo de polinización (Cuadro 2). En especies quiropterófilas el peso del fruto, peso flor, peso semilla por fruto y número de semillas por fruto son significativamente mayores comparados con todos los otros o algunos de los modos de polinización (Cuadro 3). Además, en especies polinizadas por escarabajos los promedios de biomasa asignada y número de frutos por infrutescencia y flores por inflorescencia fueron significativamente mayores a los otros modos de polinización (Cuadro 3). En especies polinizadas por dípteros, el peso semilla y la relación peso semilla por fruto/peso flor fueron mayores que los otros modos de polinización (Cuadro 3).

DISCUSION

La similitud en el promedio de flores-frutos abortados de acuerdo a los modos de polinización concuerda con los resultados de Sutherland (1986), quien supone que si la aptitud femenina no está limitada por polen, entonces el modo de transferencia de polen no tiene importancia y no debería haber diferencias en el promedio de frutos producidos entre especies con diferentes mecanismos de polinización. Sin embargo, los niveles de óvulos abortados y semillas producidas por óvulos por inflorescencia difieren significativamente entre modos de polinización en la muestra analizada. Aparentemente, el modo de polinización puede afectar la producción de semillas en asociación con aquellas características florales específicas de los diferentes modos de polinización.

La hipótesis de la selección sexual propone que la aptitud masculina está limitada por el acceso a la femenina, y que la aptitud femenina está limitada por los recursos para la madura-

ción (Bateman 1948, Willson 1979, Charnov 1982, Willson & Burley 1983). La carga de polen requerida para producir frutos en especies uniovuladas es menor (Armstrong & Irvine 1989) que en especies con numerosos óvulos (Snow 1986). En el presente estudio, las mayores proporciones de semillas formadas ocurren en especies anemófilas, cantarófilas y falenófilas. Estos resultados pueden estar asociados al menor número de óvulos por flor en estas especies, comparados a especies melitófilas, ornitófilas, miófilas y quiropterófilas.

En estos grupos el incremento en los requerimientos de polen aumenta con los niveles de óvulos abortados. Las diferencias significativas entre las proporciones de óvulos abortados y la producción de semillas formadas pueden ser atribuidas a los requerimientos de polen (número de óvulos por flor) y biomasa asignada a las semillas. Los requerimientos de un determinado número de granos de polen para la producción de frutos en algunas especies (Bertin 1982, Snow 1982, McDade 1983) permiten sugerir que la cantidad de óvulos abortados y la proporción de semillas formadas dependen de la calidad, intensidad y efectividad de los modos de polinización.

Las diferencias entre los niveles de óvulos abortados y semillas formadas entre los modos de polinización pueden también ser explicadas por la aptitud femenina. La hipótesis de recursos limitados propone que la producción de frutos y semillas puede estar limitada por los recursos disponibles (Bookman 1983, 1984, Stephenson & Bertin 1983, Willson & Burley 1983). La mayor asignación de biomasa a estructuras reproductivas en especies con elevados niveles de óvulos abortados sugiere que la producción de estructuras reproductivas costosas afecta negativamente la eficiencia reproductiva (Ramírez 1992). En este sentido, la máxima eficiencia en la relación semilla/óvulo es alcanzada no sólo reduciendo el número de semillas por fruto sino también el costo individual (peso semilla) y total de la camada (peso semilla por fruto) en especies anemófilas, mientras que los mayores niveles de óvulos abortados ocurren en especies miófilas con elevado número de óvulos por flor y elevado costo total de la camada por fruto.

Además de las explicaciones anteriores, los mayores niveles de semillas producidas en especies anemófilas, cantarófilas y falenófilas

pueden ser asociadas a características particulares de cada modo de polinización:

- 1) La polinización por el viento es comunmente considerada como ineficiente (Faegri & van der Pijl 1979, Percival 1979, Cruden 1977). En este trabajo, las especies anemófilas mostraron la mayor proporción de semillas producidas, lo cual concuerda con lo señalado por McKone (1985). La baja proporción de óvulos abortados en especies anemófilas está relacionada con dos caracteres particulares de estas plantas. Muchas especies anemófilas tienen pocos óvulos por flor (Cronquist 1968, Faegri & van der Pijl 1979, en este trabajo) y las especies anemófilas frecuentemente asignan mayor cantidad de recursos a la función masculina, comparadas con especies polinizadas por insectos (Goldman & Willson 1986, Schoen & Stewart 1986, pero ver Lloyd 1984). Ambos caracteres en conjunto parecen maximizar la eficiencia en la producción de semillas, porque el número mínimo de granos de polen requeridos sobre los estigmas para la producción de frutos es menor que en especies con numerosos óvulos.
- 2) En especies cantarófilas, el comportamiento de los polinizadores y la especialización floral parecen promover la elevada eficiencia reproductiva. Los coleópteros permanecen largos períodos en la flor o inflorescencia, y el comportamiento de los escarabajos está condicionado por el comportamiento de la flor o inflorescencia. Esta pauta parece afectar la conducta del polinizador y así el transporte efectivo de polen (Thien 1974, Gottsberger 1977, Beach 1982, Young 1986). En este sistema de polinización, parece que la alta proporción de semillas formadas son dependientes de la eficiencia de polinización asociada a las características específicas de las flores e inflorescencias: mayor relación en la organización de las flores en la inflorescencia-frutos en la infrutescencia.
- 3) En especies falenófilas, la baja proporción de óvulos abortados puede estar condicionada por la estructura floral característica de especies polinizadas por mariposas. En este caso, el estigma recibe directamente el polen transportado específicamente sobre la pro-

boscis de los lepidópteros (Barrows 1976, Cruden *et al.*, 1976, Courtney 1983, Grant & Grant 1983, pero ver Tepedino 1983, Adrienne *et al.* 1985).

Estos tres grupos contrastan con las especies melitófilas, miófilas, ornitófilas y quiropterófilas. Algunas características particulares de estos grupos permiten explicar la menor producción de semillas: 1) la ineficiencia de los dípteros para transportar polen y su comportamiento casual (Leppik 1977, Ackerman & Mesler 1979, Faegri & van der Pijl 1979; 2) el carácter de recolectoras de polen (Faegri & Van der Pijl 1979), consumo de polen (Schmidt & Johnson 1984) o un comportamiento de robo de néctar (Roubik 1982) de las abejas; 3) la variación en las cargas de polen depositadas sobre los estigmas en plantas polinizadas por colibríes (Snow 1982, Feinsinger *et al.* 1986) y 4) el carácter derrochador de polen de los murciélagos polinizadores (Ramírez *et al.* 1984), son algunas de las posibles causas asociadas a la menor eficiencia reproductiva de estas especies, principalmente relacionado con el elevado número de óvulos por flor.

En conclusión la combinación de las características morfológicas asociadas con los modos de polinización, número y biomasa asignada a frutos y semillas determinan parte de la eficiencia reproductiva de las plantas: bajo costo y número de las estructuras reproductivas promueve mayor nivel de semillas producidas en especies con polinización por viento, mariposas y coleópteros.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a P. Berry por los comentarios y sugerencias. Este trabajo fue parcialmente financiado por el Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico (C.D.C.H.) de la U.C.V. y por el CONICIT Proyecto S1-2569. Agradezco a la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales (SVCN) y al Centro de Adiestramiento Naval de la Escuela de Sub-Oficiales (CANES) por permitirme realizar los diversos trabajos de campo en sus áreas de vegetación. Este trabajo no hubiera sido concluido sin la especial colaboración de J.E. Ramírez (Tratamiento Estadístico, Ministerio de Energía y Minas). A mis estudiantes, ex-estudiantes y ayudantes de

investigación por su colaboración en la recopilación de la información de campo y en el trabajo de laboratorio: M. López, A. Seres, N. Zamora, Y. Abad, M. Cuberos, O. Hokche, E. Reimundez, L. Suárez, Y. Brito, I. Bastidas y J.L. Pérez. Gracias a la Fundación May por financiarme una estadía en el Missouri Botanical Garden durante la cual se preparó esta publicación.

RESUMEN

Los niveles de semillas abortadas, óvulos abortados, flores-frutos abortados y semillas formadas fueron determinados en 232 especies de plantas venezolanas y comparadas con el tipo de polinización. El aborto de flores-frutos fue similar entre modos de polinización, pero el aborto de óvulos y la producción de semillas sí fueron estadísticamente diferentes entre modos de polinización. Los menores niveles de óvulos abortados y mayores niveles de semillas producidas ocurrieron en plantas polinizadas por viento, mariposas y escarabajos. El número de semillas por fruto fue mas bajo en plantas polinizadas por el viento, mariposas y escarabajos comparada con plantas polinizadas por murciélagos. El peso fruto y el peso flor fueron significativamente mayores en especies polinizadas por murciélagos que en los otros modos de polinización. Estos resultados son interpretados sobre la base de la biomasa asignada a flores, frutos y semillas, así como también en relación con las características particulares de los modos de polinización.

BIBLIOGRAFIA

- Ackerman, J.D. & M.R. Mesler. 1979. Pollination biology of *Listera cordata* (Orchidaceae). Amer. J. Bot. 66: 820-824.
- Adrienne, B., B. Venables & E.M. Barrows. 1985. Skippers: pollinators or nectar thieves? J. Lepidop. Soc. 39: 299-312.
- Armstrong, J.E. & A.K. Irvine. 1989. Flowering, sex ratios, pollen-ovule ratios, fruit set, and reproductive effort of a dioecious tree, *Myristica insipida* (Myristicaceae), in two different rain forest communities. Amer. J. Bot. 76: 74-85.
- Barrows, E.M. 1976. Nectar robbing and pollination of *Lantana camara* (Verbenaceae). Biotropica 8: 132-135.
- Bateman, A.J. 1948. Intrasexual selection in *Drosophila*. Heredity 2: 349-368.
- Beach, J.H. 1982. Beetle pollination of *Cyclanthus bipartitus* (Cyclanthaceae). Amer. J. Bot. 69: 1074-1081.
- Bertin, R.I. 1982. Floral biology, hummingbird pollination and fruit production of trumpet creeper (*Campsis radicans*) (Bignoniaceae). Amer. J. Bot. 69: 122-134.
- Bierzzychudek, P. 1981. Pollination limitation of plant reproductive effort. Amer. Nat. 117: 838-840.
- Bookman, S.S. 1983. Costs and benefits of flower abscission and fruit abortion in *Asclepias speciosa*. Ecology 64: 264-273.
- Charnov, E.L. 1982. On sex allocation and selfing in higher plants. Evol. Ecol. 1: 30-36.
- Courtney, S.P. 1983. Butterflies as pollinators: reply to Tepedino. Oikos 41: 145-146.
- Cronquist, A. 1968. The evolution and classification of flowering plants. Houghton Mifflin, Boston.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios. A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution 32: 32-46.
- Cruden, R.W., S. Kinsman, R. Stochouse & V.B. Linhart. 1976. Pollination, fecundity, and the distribution of moth-flowered plants. Biotropica 8: 204-210.
- Faegri, K. & L. van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. Third edition. Pergamon, Oxford.
- Feinsinger, P., K.G. Murray, S. Kinsman & H. Busby. 1986. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. Ecology 67: 449-464.
- Goldman, D.A. & M.F. Willson. 1986. Sex allocation in functionally hermaphroditic plant: A review and critique. Bot. Rev. 52: 157-194.
- Gottsberger, G. 1977. Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. Plant Syst. Evol. Suppl. 1: 211-226.
- Grant, V. & K.A. Grant. 1983. Hawkmoth pollination of *Mirabilis longiflora* (Nyctaginaceae). Proc. Nat. Acad. Sci. 80: 1298-1299.
- Huber, O. & C. Alarcon. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela. O. Todtmann (Ed.). Editorial Arte, Caracas, Venezuela.
- Leppik, E.E. 1977. Floral evolution in relation to pollination ecology. In Verghese (ed.). International Broscense Monograph. Today & Tomorrow's Printers and Publishers, New Delhi.

- Lloyd, D.G. 1980. Sexual strategies in plants. 1. An hypothesis of serial ajustement of maternal investment during one reproductive session. *New Phytol.* 86: 69-79.
- Lloyd, D.G. 1984. Gender allocations in outcrossing cosexual plants, p. 277-300. *In* R. Dirzo & J. Sarukhan (eds.). *Plant population biology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- McDade, L.A. 1983. Pollination intensity and seed set in *Trichanthera gigantea* (Acanthaceae). *Biotropica* 15: 122-124.
- McKone, M.J. 1985. Reproductive biology of several bromegrasses (*Bromus*): Breeding system, pattern of fruit maturation, and seed set. *Amer. J. Bot.* 72: 1334-1339.
- Percival, M.S. 1979. *Floral Biology*. Pergamon, Oxford.
- Ramírez, N. 1990. El efecto de algunas características de las plantas en la producción de frutos y semillas. Tesis Doctoral, Universidad Central de Venezuela, Post-Grado en Botánica. Caracas.
- Ramírez, N. 1992. Las características de las estructuras reproductivas, niveles de aborto y semillas producidas. *Acta Cient. Venezolana* 43: 167-177.
- Ramírez, N., C. Sobrevila, N. Xena. de Enrech, & T. Ruiz-Zapata. 1984. Floral biology and breeding system of *Bauhinia unguolata* L. (Leguminosae), A bat-pollinated tree in Venezuelan "Llanos". *Amer. J. Bot.* 71: 273-280.
- Roubik, D.W. 1982. The ecological impact of nectar-robbing bee and pollinating humming birds on a tropical shrub. *Ecology* 63: 354-360.
- Schmidt, J.O. & B.E. Johnson. 1984. Pollen feeding preference of *Apis mellifera*, a polylectic bee. *Southwestern Entomol.* 9: 41-47.
- Schoen, D.J. & S.C. Stewart. 1986. Variation in male reproductive investment and male reproductive success in white spruce. *Evolution* 40: 1109-1120.
- Snow, A. 1982. Pollination intensity and potential seed set in *Passiflora vitifolia*. *Oecologia* 55: 231-237.
- Snow, A. 1986. Pollination dynamics in *Epilobium canum* (Onagraceae): Consequences for gametophytic selection. *Amer. J. Bot.* 73: 139-151.
- Sokal, R.R. & J. Rohlf. 1981. *Biometry*. W.H. Freeman & Company, San Francisco.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- Stephenson, A.G. & R.I. Bertin. 1983. Male competition, female choice and sexual selection in plants. p. 109-149. *In* L. Real (ed.), *Pollination Biology*. Academic, Nueva York.
- Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: What controls fruit-flower ratios in plants? *Evolution* 40: 117-128.
- Tepedino, V.J. 1983. Pollen carried for long periods by butterflies: Some comments. *Oikos* 41: 144-145.
- Thien, L.B. 1974. Floral biology of *Magnolia*. *Amer. J. Bot.* 61: 1037-1045.
- Willson, M.F. 1979. Sexual selection in plants. *Amer. Nat.* 113: 777-790.
- Willson, M.F. & N. Burley. 1983. Mate choice in plants: tactics, mechanisms, and consequences. Princeton University, Princeton, Nueva Jersey.
- Young, H.J. 1986. Beetle pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *Am. J. Bot.* 73: 931-944.
- Zimmerman, M. 1980. Reproduction in *Polemonium*: competition for pollinators. *Ecology* 61: 497-501.