

Estrategia reproductiva de una hierba perenne: *Hypoxis decumbens* (Hypoxidaceae)

Elena Raimúndez U. y Nelson Ramírez¹

¹ Centro de Botánica Tropical, Instituto de Biología Experimental, Universidad Central de Venezuela, Aptdo. 47114, Caracas, Venezuela. Fax 582 753 5897. E-mail: eraimund@strix.ciens.ucv.ve

Recibido 20-II-1997. Corregido 19-V-1998. Aceptado 13-V-1998.

Abstract: The reproductive strategy of *Hypoxis decumbens* L. (Hypoxidaceae), a perennial herb with hermaphroditic flowers, was studied to check the relations between reproductive system, life form, habitat, pollination system and other morphological and ecological features. The study was done in a secondary deciduous forest with a population of 150-200 plants. Controlled pollinations were done in twenty isolated plants. The results pointed out that *H. decumbens* is an autogamous species, with outbreeding depression apparently reflecting environmental adaptation of the autogamous genotypes. The main pollinators were generalist insects, like dipterans. It has functionally solitary and actinomorphic flowers, with well exposed floral parts, displayed approximately at the same height, and with inner and before anthesis dehiscence of the anthers. The biomass allocation was mainly to female structures, like fruits and seeds, which was reflected in a low male-female biomass ratio, and in high fruit and seed set. The pollen-ovule and the attraction-support biomass ratios were low, associated with autogamous species, which have reliable pollination. The dispersal unit is the seed and the dispersal syndrome is myrmecochory, with the infructescence prostrate over the soil, the fruit with gradual dehiscence and with lipid droplets and placental remains (also with lipid content) in the seed coat. This species has several structural and functional attributes that sustain a mixed mating system and, although the results indicate that most of the progeny is autogamous; it does not sacrifice the opportunity for out-crossing.

Key words: *Hypoxys decumbens*, perennial herb, mixed mating system, autogamy, outbreeding depression, pollination, fruit and seed set, biomass allocation.

El predominio del hermafroditismo entre las angiospermas (ca. 90% de las poblaciones de plantas), sugiere la existencia de amplias ventajas en reproducirse en forma paterna y materna simultáneamente (Lloyd 1982, Richards 1990). Entre éstas, la facilidad de encontrar pareja en ambientes recientemente colonizados o cuando la dispersión del polen es ineficiente, y compartir el gasto en estructuras de atracción en plantas polinizadas por animales (Solbrig 1976). Sin embargo, la aparente facilidad para la reproduc-

ción autógena que se presenta en las plantas co-sexuales se ve contrarrestada por la existencia de diferentes mecanismos que favorecen el entrecruzamiento o xenogamia, como son los sistemas de incompatibilidad, la dicogamia y la hercogamia (Jain 1976, Lloyd 1982, Wyatt 1983, Richards 1990). Así, el 80% de las especies hermafroditas presenta sistemas de autoincompatibilidad, lo que las obliga a entrecruzarse para obtener descendencia (Solbrig & Rollins 1977).

Estas dos posibilidades que se le presentan a las plantas cosexuales, autofertilizarse o entrecruzarse, están asociadas con una gran variedad de factores ecológicos, morfológicos y fisiológicos que, combinados, determinan y caracterizan el sistema reproductivo. Por ejemplo, el sistema reproductivo guarda correlación con la estabilidad ambiental. En los ambientes sometidos a continuas perturbaciones predominan las especies autógamas, mientras que hay mayor proporción de xenogamia en los ambientes más estables (Opler *et al.* 1980). Por otra parte, las plantas xenógamas muestran una mayor inversión en estructuras masculinas puesto que deben tener un sistema eficiente de polinización, que asegure la transferencia de polen, mientras que las plantas autógamas pueden dirigir los recursos hacia estructuras femeninas (Charnov 1979, Charlesworth & Charlesworth 1981, Lovett Doust & Cavers 1982, Brunet 1992). Además, la relación polen/óvulo, es menor a medida que es más eficiente la transferencia de polen (Cruden 1977). Unido al costo de producción de polen está el costo de producción de estructuras de atracción de los polinizadores, que es menor a medida que aumenta el grado de autogamia puesto que se reduce la dependencia de ellos. Todos los recursos no utilizados en atracción o en función masculina pueden ser utilizados en producción de semillas, o función femenina (Solbrig 1976, Schoen 1982, Cruden & Lyon 1985, Brunet 1992, Antos & Allen 1994). Otra asociación importante es entre forma de vida y sistema reproductivo, estando la autogamia frecuentemente asociada a plantas de vida corta, como hierbas anuales, y la xenogamia a plantas perennes, tanto hierbas como arbustos y árboles (Charlesworth 1992).

En *Hypoxis decumbens* L. (Hypoxidaceae) se presenta una combinación de varios de estos factores ecológicos y morfológicos. Su forma de vida es perenne, el hábitat en el que se desarrolla está sometido a perturbaciones continuas, y presenta flores hermafroditas, que pueden permitir la autogamia pero también pueden promover la xenogamia. Basados en esta combinación de factores, el objetivo del presente estudio fue caracterizar la estrategia reproductiva de *H.*

decumbens, y determinar las relaciones que se establecen entre el sistema reproductivo y la forma de vida, el ambiente, y los caracteres reproductivos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El trabajo se desarrolló en el Arboretum de la Escuela de Biología de la Universidad Central de Venezuela (Colinas de Bello Monte, Edo. Miranda; elevación aproximada 1 100 m s.n.m., 10° 30' N, 66° 53' W). El área presenta dos hectáreas de bosque deciduo secundario en estado sucesional, donde existe una población de *H. decumbens* de unos 150-200 individuos que forman parte del estrato herbáceo junto con gramíneas y dicotiledóneas de muy bajo porte.

Biología floral: Se siguió la metodología utilizada por Ramírez *et al.* (1990). Se determinó la disposición y organización de las flores, el tipo morfológico de la inflorescencia, la morfología floral, la estructura del perianto, el color floral principal y los colores adicionales de las partes, de acuerdo a Radford *et al.* (1974), Lepik (1977) y Küppers (1979). Se determinó la orientación de las flores con respecto al sustrato, y la longevidad floral, hora de antesis y producción de néctar. La unidad de polinización se caracterizó de acuerdo a la organización de la inflorescencia y al comportamiento de los polinizadores.

En diez flores en antesis, colectadas en plantas diferentes, se determinó: diámetro de la flor (dos medidas perpendiculares), diámetro del área reproductiva o área central (donde se posan los visitantes florales), altura de la flor (distancia entre la base de la flor y el ápice de la estructura floral más alta), distancia antera-estigma, tipo de dehiscencia de las anteras y tipo estigmático (Radford *et al.* 1974). El área estigmática se estimó por observación en cámara lúcida de 5 estigmas; para esto se pesó un área de papel conocida y se hizo la equivalencia con el peso del papel que representa el área estigmática, tomando en cuenta el aumento utilizado en la cámara.

Número y características del polen: En estigmas colectados una vez cerradas las flores se determinó la carga de polen; los estigmas se preservaron en alcohol 70% y luego se colorearon con azul de algodón y se prepararon para su observación al microscopio óptico. Se contó el número de granos de polen sin germinar y germinados para estimar el porcentaje de germinación.

Se determinó la forma, distribución y ornamentación de los granos de polen. Se estimó el área proyectada de los granos de polen con ayuda de un micrómetro ocular y el número de granos de polen que puede cubrir el área estigmática. El número de granos de polen por flor se estimó siguiendo el método descrito por Lloyd (1965).

Biología de polinización: Se capturaron los insectos que visitaban las flores durante tres períodos de observación de tres horas cada uno, en un promedio de 15 flores por período de observación. Los insectos capturados se ordenaron por especie. Se usaron los criterios de número de visitas, tamaño del animal, carga de polen y posición de ésta para designar los polinizadores. Cada espécimen de insecto capturado se consideró como una visita. Las especies con carga de polen se seccionaron y cada parte en la que se observó polen se colocó en una solución de glicerina al 50%, se agitó y se tomó una alícuota para determinar el número de granos de polen con ayuda de un hematocitómetro (Lloyd 1965).

Se midió la longitud de la proboscis o del aparato chupador en los insectos con polen en su cuerpo. Para ello se colocó la cabeza del insecto en una solución de KOH al 10% y se llevó a ebullición en baño de agua; se desprendió la proboscis y se midió su longitud con ayuda de un micrómetro ocular.

Sistema de apareamiento: Se determinó en 20 individuos, en los cuales se realizaron las pruebas sugeridas por Ruiz-Zapata & Arroyo (1978) y Sobrevila & Arroyo (1982). Las yemas florales próximas a abrir se aislaron con una malla plástica; una vez abiertas se realizó la prueba de polinización cruzada, polinizando con polen de otros individuos, y la prueba de

autopolinización, polinizando con polen de la propia flor. La presencia de autogamia se determinó en yemas florales no manipuladas y aisladas de agentes externos hasta la formación de frutos. La presencia de agamosperma se determinó en flores emasculadas en estado muy temprano de desarrollo de la yema. Posterior a cada una de las pruebas se verificó la formación de frutos y semillas viables.

La proporción de frutos por flor y de semillas por óvulo producida por polinización cruzada y autopolinización, y polinización automática y autopolinización se comparó estadísticamente por una prueba de G (Sokal & Rohlf 1981); si los valores de polinización cruzada y autopolinización no difieren significativamente la especie se considera autocompatible, y se considera autógena si los valores de autopolinización y de polinización automática no difieren significativamente. Se consideró el valor de 0,001 como límite superior para determinar la significancia del valor de probabilidad asociado al cálculo del estadístico G.

Eficiencia reproductiva natural: Se realizaron 100 conteos de flores por inflorescencia, óvulos por ovario, frutos por infrutescencia y semillas por fruto, para determinar la proporción de flores-frutos, óvulos y semillas abortados. Se estimó la variable semillas viables/óvulo/inflorescencia, de acuerdo a Ramírez (1992).

Asignación de biomasa y relación polen/óvulo: En 20 flores se determinó el peso seco del cáliz, la corola, el androceo y el gineceo (incluyendo hipanto). Estas medidas se utilizaron para la estimación de la inversión en estructuras masculinas (estambres) y femeninas (pistilo), de atracción (pétalos, sépalos) y soporte (receptáculo: gineceo + hipanto). Con el objetivo de estimar la inversión relativa de recursos a las distintas funciones florales se determinaron las relaciones de biomasa femenina/biomasa masculina, biomasa sexual/biomasa vegetativa, y biomasa de atracción/biomasa de soporte. Con la determinación del número de granos de polen por flor y número de óvulos por flor se calculó la relación polen/óvulo.

Características del fruto, las semillas y síndrome de dispersión: Se realizó la caracterización

morfológica y gravimétrica de frutos y semillas; se describió el color de los frutos (Küppers 1979) así como su tipo morfológico (Radford *et al.* 1974) y se realizaron medidas de peso seco en 20 frutos maduros. Se realizaron medidas de largo y ancho y de peso fresco y seco de 20 semillas. Se estimaron las variables peso fruto/peso flor y relación pericarpo/semilla.

Se determinó la dehiscencia del fruto y las características de las semillas, como porcentaje de agua o presencia de grasa (reacción con Sudán III) u otra recompensa, para establecer el síndrome de dispersión.

RESULTADOS

Biología floral: Las flores de *H. decumbens* se disponen en un racimo, donde se forman 1 o 2 flores, rara vez 3, dispuestas sobre escapos largos. La antesis floral comienza a las 8:00 a.m. y prosigue hasta aproximadamente las 11:00 a.m., cuando ya no se observó la apertura de nuevas flores; comienzan a cerrar aproximadamente a la 1:00 p.m. hasta las 2:30-3:00 p.m. La orientación de las flores es hacia arriba y no se percibió fragancia ni se observó producción de néctar.

El tipo floral correspondió al pleomórfico, mientras que el tipo estructural del perianto correspondió al actinomórfico. Las dos medidas perpendiculares que se le hicieron a las flores resultaron ser similares (0.868 ± 0.096 cm y 0.852 ± 0.069 cm, $t = 0.428$, g.l. 18, $p > 0.05$) y la altura de la flor fue 0.380 ± 0.045 cm. Los pétalos y los sépalos son de color amarillo ($A_{80}C_{00}M_{00}$) y de morfología similar, pudiendo considerarse como tépalos; el color de los estambres es muy cercano al color de los tépalos. El área estigmática varió entre 0.015 y 0.029 cm² ($X = 0.025 \pm 0.005$ cm²).

La dehiscencia de las anteras es longitudinal e introrsa. La distancia antera-estigma medida para ambos tipos de estambres mostró que la distancia de las anteras de los estambres largos al estigma es significativamente mayor que la distancia de las anteras de los estambres cortos al estigma (0.121 ± 0.035 cm y $0.078 \pm$

0.026 cm respectivamente, $t = 3.12$, g.l. 18, $p < 0.05$).

Número y características del polen: Las anteras de los estambres largos (3 estambres) presentan $X = 1\,250 \pm 214.48$ granos de polen por antera, mientras que las anteras de los estambres cortos (3 estambres) presentan $X = 1\,083.33 \pm 267.50$ granos de polen por antera, lo que indica que hay 3 750 granos de polen en las anteras de los estambres largos y 3 250 granos de polen en las anteras de los estambres cortos, en promedio. No existe diferencia significativa entre el número promedio de granos de polen producido por antera en los estambres largos y en los estambres cortos ($t = 1.88$, g.l. 28, $p > 0.05$). El número total de granos de polen por flor fue 7 000.

El polen es esférico, no agrupado y con pequeñas espículas ornamentando la exina. Su diámetro varió entre 68.75 y 112.5 mm ($X = 90.63 \pm 9.35$ mm), lo que resulta en una superficie promedio de 2.58×10^{-4} cm². El número promedio de granos de polen observado sobre los estigmas fue $X = 327.29 \pm 93.84$, el cual comprende los granos de polen no germinados ($X = 137.89 \pm 62.20$) y los germinados ($X = 190.82 \pm 73.38$). El porcentaje de germinabilidad fue de 58.05%. El número calculado de granos de polen/área estigmática fue 193.80. La proporción de granos de polen germinados a óvulos fue de 6.3:1.

Biología de polinización: La unidad de polinización resultó ser la flor puesto que únicamente abre una flor a la vez, muy raramente dos.

La presencia o ausencia de polen, su ubicación, cantidad, y las medidas de la proboscis de los polinizadores aparecen en el Cuadro 1. El mayor número de visitantes correspondió a los dípteros, aparentemente del género *Toxomerus* (Syrphidae), seguido de los himenópteros, y todos de pequeño tamaño. Las cargas de polen se ubicaron mayormente en la parte ventral del cuerpo del animal y en el tercer par de patas. Los polinizadores realizaron, en promedio, 2.44 visitas/hora y 0.49 visitas/flor/día, lo que equivale a 0.16 visitas/flor/hora. El diámetro reproductivo de la flor (0.460 ± 0.077 cm) y el tamaño de los

CUADRO 1

Presencia o ausencia de polen, ubicación, cantidad* y medida de la proboscis* de los insectos visitantes de las flores de *Hypoxis decumbens* L. **

Número de especímenes	Largo del cuerpo (cm)	Presencia de polen	Ubicación en el insecto	Cantidad (Número de granos de polen)	Largo de la proboscis (cm)
1	0.35	A	-	-	-
1	0.65	A	-	-	-
1	0.80	A	-	-	-
1	0.24	A	-	-	-
1	0.79	P	Tórax: dorsal ventral Abdomen: dorsal Partes bucales	Escaso Escaso Escaso Escaso	-
4	0.30	A	-	-	-
8	0.52	P	Patas delanteras	Escaso	0.19
4	0.47	P	Tórax: ventral Abdomen: ventral Patas delanteras Tercer par de patas Total	40 220 50 <u>870</u> 1180	0.19
5	0.38	P	Abdomen: ventral Tercer par de patas Total	80 <u>620</u> 700	0.13
1	0.37	A	-	-	-
1	0.33	P	Patas	Escaso	-
3	0.43	P	Tórax: dorsal ventral Abdomen: dorsal ventral Cabeza: dorsal Partes bucales Patas delanteras Tercer par de patas Total	Escaso 50 Escaso 230 Escaso Escaso 20 <u>680</u> 980	0.16

A= ausente; P= presente

* únicamente se realizó en aquellos insectos sobre los que se observó polen y/o de los que hubiera disponible más de un individuo.

** las muestras ya fueron enviadas a los especialistas para su identificación; cada número representa un espécimen o grupo de especímenes con características particulares, que según nuestro criterio los separa del resto.

¹Número de especímenes. Filas: 1-9 Díptera, 10 Hemiptera, 11-12 Hymenoptera.

dípteros (Cuadro 1) fueron similares, lo que a su vez está relacionado con la posición ventral de las cargas de polen en el cuerpo del animal.

Sistema de apareamiento: Todas las flores sometidas a polinización automática, autopolinización o polinización cruzada iniciaron y maduraron frutos, no así las emasculadas para la prueba de agamospermia, donde no se obtuvo formación de frutos (Cuadro 2).

CUADRO 2

Resultados de las pruebas controladas realizadas para la determinación de la presencia o ausencia de autoincompatibilidad, autogamia y/o agamospermia.

Tratamiento	Nº de flores	Nº de frutos	Nº frutos/flor	Nº semillas/flor	Nº semillas/óvulo
Polinización "automática"	63	63	1	22.05	0.73
Auto polinización	14	14	1	23.57	0.78
Polinización cruzada	29	29	1	17.34	0.58
Agamospermia	38	0	0	0	0

La proporción de semillas por óvulo producida por polinización automática no difirió significativamente de la producida por autopolinización ($G=4.59$, g.l. 1; $p>0.001$); estos resultados señalan que *H. decumbens* es una especie autógama. Sin embargo, la proporción de semillas por óvulo producida por autopolinización fue significativamente mayor que la producida por polinización cruzada ($G=55.06$; g.l. 1; $p<0.001$). Este resultado parece indicar una gran afinidad por el polen propio, mientras que hay rechazo del polen externo.

En esta especie parece existir deposición de polen propio sobre el estigma previo a la antesis. En yemas grandes, próximas a abrir, las anteras ya estaban abiertas y el estigma receptivo, luego las flores abrieron y quedaron expuestas para la visita de los polinizadores. Finalmente, cuando las flores cerraron, las anteras quedaron totalmente adosadas al estigma.

Eficiencia reproductiva natural: *H. decumbens* produce entre 1-3 flores/inflorescencia ($X=1.36 \pm 0.49$; $N=172$) a partir de las cuales se producen 1-3 frutos/infrutescencia ($X=1.21 \pm 0.59$; $N=134$); el aborto de flores-frutos fue de 11%. Esta especie produce entre 8-48 óvulos/ovario ($X=30.18 \pm 6.68$; $N=110$) a partir de los cuales se forman entre 1-48 semillas/fruto ($X=25.25 \pm 9.16$; $N=100$); el aborto de óvulos fue de 16% y el aborto de semillas fue del orden del 2% ($X=0.52 \pm 1.80$ semillas abortadas/fruto; $N=100$). Se estimó que se produce 73% de semillas normales/óvulo/inflorescencia.

Asignación de biomasa y relación polen/óvulo: Las medidas de peso seco de las partes florales como estimadores de la inversión en reproducción (estructuras masculinas y femeninas) y/o atracción, y las relaciones de biomasa entre ellas aparecen en la Cuadro 3. Se observó una mayor inversión en estructuras femeninas y en estructuras de soporte, mientras que fue baja la inversión en estructuras masculinas y de atracción.

La relación polen/óvulo fue baja (*sensu* Cruden 1977) (Cuadro 3), lo que cataloga a esta planta como autógama obligada o autógama facultativa.

Características del fruto, las semillas y síndrome de dispersión: Los frutos de *H. decumbens* son cápsulas dehiscentes, con dehiscencia inicial transversal en la parte superior del fruto, ligeramente por debajo de los sépalos, seguida de una dehiscencia loculicida y septífraga; los frutos jóvenes y maduros son de color verde ($A_{80}C_{40}M_{00}$ y $A_{80}C_{60}M_{40}$, respectivamente). Los valores de peso fresco y peso seco de la unidad de dispersión, la semilla, mostraron que posee un 62.12% de agua. La relación peso fruto/peso flor fue 3.63 y la relación pericarpio/semilla fue 0.6.

Los escapos florales de *H. decumbens* permiten que la infrutescencia baje a nivel del suelo y se prolongue por fuera de las hojas; esta forma postrada del fruto, con dehiscencia loculicida y septífraga progresiva, y la presencia de una película de grasa en la cubierta seminal

CUADRO 3

Peso seco promedio de las partes florales, relaciones de biomasa y relación polen/óvulo de Hypoxis decumbens (N= 10)

Verticilo floral	X	±	D.S. (g)
Cáliz	6.6 x 10 ⁻⁴		2.16 x 10 ⁻⁴
Corola	1.6 x 10 ⁻⁴		1.04 x 10 ⁻⁴
Androceo	1.2 x 10 ⁻⁴		8.82 x 10 ⁻⁵
Gineceo	8.2 x 10 ⁻⁴		2.05 x 10 ⁻⁴
Relaciones			
Biomasa femenina/biomasa masculina		6.67	
Biomasa sexual/biomasa vegetativa		1.15	
Biomasa de atracción/ biomasa de soporte		0.55	
Polen/óvulo		231.94	

señala que el síndrome de dispersión corresponde a mirmecocoría, o dispersión por hormigas.

DISCUSIÓN

Las características florales y el mecanismo de polinización de *H. decumbens* están íntimamente ligados al mecanismo de reproducción autógeno. Esta especie presenta una serie de características combinadas que facilitan la autopolinización autónoma, aunque también pueden promover la autopolinización por agentes externos y el entrecruzamiento. Este sistema mixto de reproducción también se ha encontrado en otras especies de plantas (Stewart *et al.* 1996, Pascarella 1997). En *H. decumbens* se presenta una mayor afinidad por el polen propio, con cierto rechazo del polen externo, reflejado en una mayor producción de semillas autopolinizadas que entrecruzadas. Este hecho podría considerarse como una “depresión por entrecruzamiento”, ya que una de las medidas de depresión es la reducción en el número de semillas que se producen. Este rechazo por el polen externo puede verse como una respuesta de una planta altamente adaptada a su ambiente, que evita la variación genética y promueve la fijación de dichos genotipos altamente adaptados

(Richards 1990). El fenómeno de depresión por fertilización cruzada no parece ser muy común, aunque ha sido reseñado en una leguminosa anual, donde los genotipos autógamos están altamente coadaptados a su ambiente (Parker 1992).

La dehiscencia introrsa de las anteras, la disposición de anteras y estigma aproximadamente a la misma altura, y las partes florales dispuestas en forma poco precisa favorecen la autogamia (Lloyd & Schoen 1992). Además, la dehiscencia de las anteras previa a la antesis y la sobreposición de anteras y estigma al momento de cerrar la flor contribuyen con la autopolinización autónoma. Otras características de esta especie que son propias de plantas que no dependen estrictamente de agentes externos para su reproducción son la presencia de inflorescencias pequeñas y la ausencia de otros atrayentes florales más especializados, como fragancia y néctar. La presencia de flores pequeñas reduce costos energéticos que pueden invertirse en una mayor producción de frutos y semillas (Solbrig 1976, Schoen 1982, Richards 1990). Otra característica floral que se observó en *H. decumbens*, y que se ha señalado que está relacionada con la autogamia, es la corta longevidad de las flores, lo que reduce la posibilidad de visitas de los polinizadores en plantas que

no dependen de este servicio para la producción de frutos y semillas (Primack 1985).

En *H. decumbens* se presenta autogamia tardía, donde al momento de cerrar las flores ocurren movimientos de las partes florales que ponen en contacto anteras y estigma, lo que se ha considerado como un mecanismo que asegura la formación de semillas en plantas autocompatibles que promueven la fertilización cruzada, es decir desarrollan un "seguro contra fallas" (Faegri & van der Pijl 1979). Además, la autofertilización previa a la fertilización cruzada podría verse como un seguro para producir cierta cantidad de progenie con características similares a las de la planta madre, que están adaptadas a las condiciones ambientales, o simplemente como un seguro que garantice cierta progenie (Richards 1990). La alta eficiencia reproductiva, junto con el alto índice de autogamia y los bajos valores de visitas florales, sugieren que la mayor proporción de progenie es formada vía autogamia.

Sin embargo, *H. decumbens* presenta características de atracción a polinizadores generalistas, que pueden facilitar la deposición de polen propio sobre el estigma durante la visita debido a la disposición hacia arriba de la flor (Faegri & van der Pijl 1979), asociado a la ubicación de polen principalmente en la parte ventral de los insectos, la cual hace contacto con el estigma. Las características morfológicas y funcionales permiten establecer que los dípteros son los principales polinizadores en *H. decumbens*: la frecuencia de visitas, la relación del tamaño del insecto con el tamaño del área reproductiva, las cargas de polen ventrales, y las flores poco profundas, de color amarillo, el cual es preferido por animales antófilos no especializados (Kevan 1978). Los dípteros son considerados ineficientes debido a que transportan cargas de polen bajas y tienen un comportamiento casual (Kearns 1992, Ramírez 1995). Esta característica particular en el transporte de polen permite que el entrecruzamiento pueda presentarse entre sucesivas visitas, mientras que promueve la autogamia ya que facilita la deposición de polen propio sobre el estigma durante su visita a las flores.

Cruden (1977) señala que la relación polen/óvulo está relacionada con el sistema de apareamiento de la planta. La relación polen/óvulo que presenta esta planta la cataloga como autógama obligada o autógama facultativa, de ambientes altamente perturbados o tempranos en la sucesión, que es lo que se observa en el caso de *H. decumbens*. La cantidad de polen sobre el estigma supera el número de óvulos en el ovario, aún tomando en cuenta el porcentaje de germinación del polen. Esto concuerda con lo señalado por Cruden (1977), que la relación polen/óvulo debe exceder el mínimo requerido y que de dos a siete granos de polen por óvulo son suficientes para maximizar la producción de semillas.

En uno de los escasos trabajos publicados sobre el género *Hypoxis*, Herndon (1988) señala que ciertas especies de este género producen tardíamente flores cleistógamas, que es la forma más radical de la autogamia. En *H. decumbens*, la presencia de autogamia previa a la antesis podría considerarse como una cleistogamia parcial porque, si bien no se presentan las características florales típicas de las flores cleistógamas (muy bajo número de granos de polen por antera y ausencia de atrayentes para los polinizadores) (Faegri & van der Pijl 1979, Lloyd & Schoen 1992), parecen actuar como tales bajo condiciones ambientales desfavorables para la antesis de las flores, como puede ser la falta de luz y/o calor solar. Durante el período de estudio se observó que en días nublados muchas de las flores no abrían y, si bien no se estudió la formación de frutos en esas flores, la alta eficiencia reproductiva de esta especie indica una alta proporción de fertilización, aún sin entrecruzamiento.

Los valores de biomasa sexual/biomasa floral vegetativa, biomasa de atracción/biomasa de soporte y biomasa femenina/biomasa masculina están de acuerdo al sistema de apareamiento encontrado en *H. decumbens*. La inversión en biomasa sexual no debe ser muy diferente a la inversión en biomasa floral vegetativa puesto que la seguridad de la polinización reduce la inversión prefertilización en estructuras sexuales, principalmente masculinas, con lo

que los recursos pueden dirigirse a otras funciones. Numerosos autores han señalado que en las especies altamente autógamias, la reducción de la inversión en estructuras masculinas y en estructuras de atracción a los polinizadores preferencialización (costo de apareamiento), debido a la seguridad de la polinización, se traduce en una mayor inversión en estructuras femeninas post-fertilización, es decir, frutos y semillas (Solbrig 1976, Lovett Doust & Cavers 1982, Cruden & Lyon 1985, Brunet 1992, Antos & Allen 1994).

De acuerdo a lo anterior, el alto grado de autogamia en *H. decumbens* explica la alta eficiencia reproductiva en la producción de frutos y semillas y los bajos niveles de aborto de flores-frutos, óvulos y semillas. La producción de frutos en esta planta es superior a la señalada por Sutherland (1986a) para plantas hermafroditas, plantas herbáceas perennes, plantas con frutos no costosos y plantas polinizadas por insectos; cabe señalar que los resultados de Sutherland (1986a) reflejan el promedio de producción de frutos para un total de 178 especies autocompatibles. En dicho trabajo se señala que la compatibilidad es el principal factor controlador de la producción de frutos en las plantas, siendo las plantas autocompatibles las que presentan los mayores valores.

Sutherland (1986b) encuentra que entre las plantas autocompatibles, aquéllas que tienen frutos menos costosos tienen una relación frutos a flor mayor. Esto concuerda también con lo propuesto por Ramírez (1993), donde se señala que el costo energético de los frutos afecta su producción. Una medida del costo de los frutos, relacionado con la proporción de frutos producidos, lo representa la relación peso fruto/peso flor, donde un gran incremento en el peso seco durante la transición de flor a fruto determina un menor porcentaje de fructificación, mientras que una pequeña ganancia en peso determina un mayor éxito en la producción de frutos. Una mayor similitud entre el costo del fruto y el costo de la flor sugiere un mayor balance energético entre los eventos pre- y post-fertilización (Herrera 1987). El valor de 3.63 g de fruto/g de flor en *H. decumbens* es muy inferior al valor promedio de 27.50 g de fruto/g de flor señalado

por Ramírez (1993) para las hierbas perennes de cinco comunidades tropicales; sin embargo, los resultados de la eficiencia en la producción de frutos y semillas en *H. decumbens* concuerdan con la conclusión por él propuesta de que los menores pesos de frutos y semillas, así como un peso flor relativamente alto en comparación al peso fruto y peso de las semillas por fruto, contribuyen con los bajos niveles de óvulos abortados en hierbas perennes.

La relación pericarpo/semilla es una medida relativa del costo de la inversión materna/progenie. El valor de esta relación para *H. decumbens* es muy bajo (cf. Ramírez 1993), lo que indica que la inversión en la producción de semillas es alta comparado con la inversión materna (pericarpo), pues existe una alta demanda de recursos por la progenie para maximizar la eficiencia (Uma-Shaanker *et al.* 1988, Ramírez & Berry 1993), es decir, la eficiencia en la producción de semillas se alcanza empaquetando muchas semillas de bajo peso por fruto.

La dispersión de estas plantas parece estar relacionada con las hormigas, aunque Herndon (1988) señala que no existe un mecanismo obvio de dispersión de *Hypoxis wrightii* y de *H. sessilis*. Sin embargo, la posición final postrada de la infrutescencia de *H. decumbens*, así como el mecanismo de dehiscencia gradual del fruto, que libera lentamente las semillas, junto con la presencia de una película lipídica en la cubierta seminal, sugieren un mecanismo de dispersión mirmecócoro. *H. decumbens* no presenta la estructura lipídica típica de las plantas dispersadas por hormigas como es el eleosoma, pero se observó la presencia de grasa en la cubierta seminal y residuos de placenta adheridos a la semilla, que puede servir para la captura de las semillas por las hormigas, y donde también se observaron gotas de grasa. Se ha reportado la presencia de este tipo de adaptaciones en otras especies de plantas dispersadas por hormigas, como en *Curculigo orchioides*, de la familia Liliaceae (Pijl 1982), en algunas especies presentes en un ecosistema semiárido (Escala & Xena de Enrech 1991), y en especies invasoras de áreas perturbadas en un bosque húmedo achaparrado (Escala & Xena de Enrech 1993). La presentación de la

recompensa para el agente dispersor de esta manera, no produciendo eleosomas, representa un ahorro energético que puede influir en la alta eficiencia reproductiva de esta planta.

En conclusión, en *H. decumbens* se confirma que las características reproductivas de una especie están combinadas para constituir su estrategia reproductiva. Si bien ésta no es estrictamente igual en especies que comparten ambientes semejantes, las plantas sometidas a continuas perturbaciones, tempranas en la sucesión, y que se desarrollan en sotobosque, tienen flores pequeñas asociado a pequeños polinizadores, y alto grado de autogamia, lo que determina la alta eficiencia en la producción de frutos y semillas, tal como ocurre en *H. decumbens*. Su sistema de apareamiento le permite independizarse de los factores externos impredecibles y dirigir mayor cantidad de recursos a la producción de frutos y semillas, sin sacrificar la oportunidad de entrecruzarse, aunque la alta adaptación al ambiente podría llevar a una "depresión por entrecruzamiento".

RESUMEN

Se estudió la estrategia reproductiva de *Hypoxis decumbens* L. (Hypoxidaceae), una hierba perenne con flores hermafroditas, para comprobar las relaciones que se establecen entre sistema reproductivo, forma de vida, ambiente, sistema de polinización y otros caracteres morfológicos y ecológicos. *H. decumbens* es una especie altamente autógena, que presenta depresión por entrecruzamiento debido a la adaptación de los genotipos autógamos a su ambiente. Los principales polinizadores fueron insectos generalistas como los dípteros. Presentó flores funcionalmente solitarias, actinomorfas, con las partes florales bien expuestas, todas a la misma altura, y anteras de dehiscencia introrsa. La asignación de biomasa fue básicamente hacia estructuras femeninas, como frutos y semillas, lo que se reflejó en una alta eficiencia reproductiva. La relación polen/óvulo fue baja, lo mismo que la relación biomasa de atracción/biomasa de soporte. La unidad de dispersión fue la semilla y el síndrome de dispersión asociado fue la mirmeocoría. En esta especie se presenta un sistema reproductivo mixto, y aunque la mayor proporción de progenie es autógena, no sacrifica la oportunidad de entrecruzarse.

REFERENCIAS

- Antos, J.A. & G.A. Allen. 1994. Biomass allocation among reproductive structures in the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis* - a functional interpretation. *J. Ecol.* 82: 21-29.
- Brunet, J. 1992. Sex allocation in hermaphroditic plants. *Trends Ecol. Evol.* 7: 79-84.
- Charlesworth, B. 1992. Evolutionary rates in partially self-fertilizing species. *Am. Nat.* 140: 126-148.
- Charlesworth, D. & B. Charlesworth. 1981. Allocation of resources to male and female functions in hermaphrodites. *Biol. J. Linn. Soc.* 15: 57-74.
- Charnov, E.L. 1979. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 76: 2480-2484.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- Cruden, R.W. & D.L. Lyon. 1985. Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia (Berl.)* 66: 299-306.
- Escala, M. & N. Xena de Enrech. 1991. Estudio morfoanatómico de semillas mirmeócoras en un ecosistema semiárido venezolano. *ORSIS* 6: 45-59.
- Escala, M. & N. Xena de Enrech. 1993. Morfoanatomía de diásporas mirmeócoras en áreas perturbadas de un bosque húmedo achaparrado (Cerro Copey, Isla Margarita). *Acta Biol. Venez.* 14: 39-51.
- Faegri, K. & L. van der Pijl. 1979. The principles of pollination biology. Pergamon, Oxford.
- Herndon, A. 1988. Ecology and systematics of *Hypoxis sessilis* and *H. wrightii* (Hypoxidaceae) in southern Florida. *Amer. J. Bot.* 75: 1803-1812.
- Herrera, J. 1987. Flower and fruit biology in southern Spanish mediterranean shrublands. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 74: 69-78.
- Jain, S.K. 1976. The evolution of inbreeding in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 469-495.
- Keams, C.A. 1992. Anthophilous fly distribution across an elevation gradient. *Am. Midl. Nat.* 127: 172-182.

- Kevan, P.G. 1978. Floral coloration, its colorimetric analysis, and significance in anthecology. *In* The pollination of flowers by insects, pp. 51-78. Linnean Society Symposium Series. Number 6. Academic, Londres.
- Küppers, H. 1979. Atlas de los colores. Editorial Blume, Barcelona, España.
- Leppik, E.E. 1977. Directional trend of floral evolution. *Acta Biotheor.* 18: 87-102.
- Lloyd, D.G. 1965. Evolution of self-compatibility and differentiation in *Leavenworthia* (Cruciferae). *Contr. Gray Herb.* 195: 3-134.
- Lloyd, D.G. 1982. Selection of combined versus separated sexes in seed plants. *Am. Nat.* 120: 571-585.
- Lloyd, D.G. & D.J. Schoen. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *Int. J. Plant Sci.* 153: 358-369.
- Lovett-Doust, J. & P.B. Cavers. 1982. Biomass allocation in hermaphrodite flowers. *Can. J. Bot.* 60: 2530-2534.
- Opler, P.A., H.G. Baker & G.W. Frankie. 1980. Plant reproductive characteristics during secondary succession. *Biotropica* (Suppl.) 12: 40-46.
- Parker, M.A. 1992. Outbreeding depression in a selfing annual. *Evolution* 46: 837-841.
- Pascarella, J.B. 1997. The mating system of the tropical understory shrub *Ardisia escallonioides* (Myrsinaceae). *Amer. J. Bot.* 84: 456-460.
- Pijl, L. van der. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin.
- Primack, R.B. 1985. Longevity of individual flowers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 15-37.
- Radford, A.E., W.C. Dickison, J.R. Massey & C.R. Bell. 1974. *Vascular Plant Systematics*. Harper & Row, Nueva York.
- Ramírez, N. 1992. Las características de las estructuras reproductivas, niveles de aborto y semillas producidas. *Acta Cient. Venez.* 43: 167-177.
- Ramírez, N. 1993. Producción y costo de frutos y semillas entre formas de vida. *Biotropica* 25: 46-60.
- Ramírez, N. 1995. Producción y costo de frutos y semillas entre modos de polinización en 232 especies de plantas tropicales. *Rev. Biol. Trop.* 43: 151-159.
- Ramírez, N., C. Gil, O. Hokche, A. Seres & I. Brito. 1990. Biología floral de una comunidad arbustiva tropical en la Guayana Venezolana. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 77: 383-397.
- Ramírez, N. & A. Seres. 1994. Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. *Pl. Syst. Evol.* 190: 129-142.
- Richards, A.J. 1990. *Plant breeding systems*. Unwin Hyman, Londres.
- 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* (Berl.) 53: 255-257.
- Sobrevila, C. & M.T.K. Arroyo. 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. *Pl. Syst. Evol.* 140: 19-37.
- Sokal y Rohlf, 1981. *Biometry*. W.H. Freeman, San Francisco, California.
- Solbrig, O.T. 1976. On the relative advantages of cross- and self-fertilization. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 63: 262-276.
- Solbrig, O.T. & R.C. Rollins. 1977. The evolution of autogamy of the mustard genus *Leavenworthia*. *Evolution* 31: 265-281.
- Stewart, H.M., S.C. Stewart & J.M. Canne-Hilliker. 1996. Mixed mating system in *Agalinis neoscotica* (Scrophulariaceae) with bud pollination and delayed pollen germination. *Int. J. Plant Sci.* 157: 501-508.
- Sutherland, S. 1986a. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants? *Evolution* 40: 117-128.
- Sutherland, S. 1986b. Floral sex ratios, fruit set, and resource allocation in plants. *Ecology* 67: 991-1001.
- Uma-Shaanker, R., K.N. Ganeshiah & K.S. Bawa. 1988. Parent-offspring conflict, sibling rivalry, and brood size patterns in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 177-205.
- Wyatt, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. *In* L. Real (ed.). *Pollination Biology*, pp. 51-95. Academic Press, San Francisco.