

## **Biología reproductiva e importancia de la polinización en *Cedrela lilloi***

Aschero, V.

Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas (LIEY, UNT),  
CC 34 (4107), Yerba Buena, Tucumán, Argentina.

Dirección Actual: CRICYT, CC 507, Av. Adrian Ruiz Leal s/n (5500), Mendoza, Argentina.

vaschero@cricyt.edu.ar

Los individuos de *Cedrela lilloi* portan flores unisexuales, es decir que sus flores son funcionalmente femeninas o masculinas aunque presentan vestigios no funcionales del otro sexo. A nivel inflorescencia, se observó separación temporal en la antesis de las flores de cada sexo: la antesis de las flores femeninas es intermedia a dos fases de antesis de flores masculinas. Esta asincronía de fases masculinas y femeninas entre las inflorescencias disminuye la probabilidad de autofecundación con polen del mismo individuo. Además, la producción de frutos y semillas fue mayor bajo polinización cruzada manual que bajo polinización autogama y natural. La separación temporal y espacial en los órganos sexuales funcionales y la influencia de la cantidad y calidad de polen en la producción de frutos y semillas, sugieren que la frecuencia de visitas y el comportamiento de los polinizadores serían factores importantes para la reproducción de la especie.

---

The *Cedrela lilloi* trees have unisexual flowers, they function both as male or female. Nevertheless, each particular flower presents only vestiges of one of the sexes. In inflorescences, anthesis of flowers of different sexes is temporarily separated: anthesis of female flowers occurs within two events of male flowers anthesis. This flowering pattern diminishes the probability of self pollination. Furthermore, fruit and seed production was higher with manual crossed pollination, than in the self and natural pollination treatments. Temporal and spatial separation of sexual organs and influence of quantity and quality of pollen in fruit and seed production suggest that frequency of visits and foraging behaviour of pollinators would be important factors for reproduction in this species.

## INTRODUCCION

Las flores en las Angiospermas presentan una gran diversidad de tamaño, formas y colores y cumplen la función de promover la reproducción sexual. La mayoría de las plantas presentan flores hermafroditas, es decir, que portan órganos femeninos y masculinos (Richards 1997). Si bien la presencia del gineceo y estambres en una misma flor predomina, existen presiones selectivas que tienden a modificar la distribución de los órganos sexuales de tal patrón hermafrodita. Esta divergencia se explicaría principalmente como una estrategia para evitar la depresión por endogamia, al fomentar la fecundación de los óvulos con polen proveniente de otros individuos. De este modo, incluso en plantas con flores hermafroditas, la presentación del polen y del estigma puede presentar separación espacial (hercogamia) o temporal (dicogamia), disminuyendo la probabilidad de autofecundación y promoviendo la polinización cruzada.

La calidad y la cantidad de polen depositado sobre el estigma para la fecundación de los óvulos, pueden limitar la producción de frutos y semillas. Para la mayoría de las plantas, los organismos responsables del proceso de polinización son los insectos (Proctor *et al.* 1996). El grado de dependencia de los polinizadores para la reproducción dependerá en parte de la distribución de sexos de la especie, siendo de mayor importancia en especies que presenten separación espacial o temporal en los órganos femeninos y masculinos.

Los estudios sobre el sistema reproductivo, la morfología y la fenología floral de las especies del género *Cedrela* son escasos y poco claros a pesar de la importancia económica de este género y del creciente interés en su producción y explotación sustentable. El objetivo de este trabajo es describir la expresión del sexo a nivel de flor e inflorescencia y la importancia de los polinizadores en la fructificación y producción de semillas en *Cedrela lilloi*.

### *La sexualidad de las flores en el tiempo y en el espacio*

La sexualidad de las flores en *Cedrela* spp. ha sido interpretada de modos diferentes. En una de las primeras revisiones del género, Smith (1960) describió las flores como hermafroditas. Digilio y Legname (1966) también describen como hermafroditas las flores de *C. lilloi*. Sin embargo, Pennington (1981) en la última revisión de la familia Meliaceae describió las flores de *Cedrela* spp. como funcionalmente unisexuales, a pesar de presentar vestigios de órganos femeninos y masculinos. Dado que los estudios citados se basan principalmente en material vegetal herborizado y por lo tanto colectado en determinado momento de la floración, sería necesario realizar el seguimiento del desarrollo de las flores a campo para descartar la presencia de dicogamia o hercogamia en la especie. Por otra parte, a pesar de que Pennington (1981) describe las flores como unisexuales, no existen en su trabajo datos sobre la expresión del sexo a nivel de la inflorescencia. En *Cedrela odorata* las flores son unisexuales y a nivel de inflo-

rescencia, la antesis de flores pistiladas se da previamente a la antesis de flores masculinas (Cintron 1990).

#### *La importancia de los polinizadores en Cedrela*

Existe una gran variación temporal y espacial en la producción de frutos y semillas en *C. lilloi* (Pacheco y Brown com. pers.). Dicha variación, podría explicarse en parte por fallas en la polinización. La poca cantidad de polen depositado en el estigma por falta de polinizadores o la calidad del polen depositado, podrían afectar la producción de frutos y semillas en esta especie. La limitación en la producción de semillas por insuficientes visitas de polinizadores a las flores, ha sido registrada en *Swietenia mahogany* de la familia Meliaceae (Mayhew y Newton 1998) y en otras especies (Parker 1997, Bierzychudek 1981, Galen 1985, Koptur 1984, Johnston 1991, Calvo 1993).

#### METODOS

El trabajo se realizó en Horco Molle, Tucumán. El área se ubica a 650 m s. n. m. sobre la ladera este de la Sierra de San Javier, a unos 15 km de la ciudad de San Miguel de Tucumán.

Para estudiar la sexualidad de las flores en el tiempo y el espacio a nivel de flor e inflorescencia, se escogieron cuatro individuos adultos de *Cedrela lilloi*. En ellos se marcaron dos inflorescencias por árbol y se observó cada dos días las flores abiertas durante todo el periodo de floración. Para describir la funcionalidad sexual de las flores, en el laboratorio se realizaron ex-

perimentos de viabilidad del polen, receptividad del estigma y contenido de óvulos en el ovario. Para evaluar la viabilidad del polen, se realizaron tinciones de una antera por flor con solución de Alexander (Kearns e Inouye 1993) y se observó a microscopio la presencia de granos de polen viable (aquellos teñidos) en un campo de observación. La receptividad del estigma fue evaluada utilizando el método de la actividad de la enzima peroxidasa que consiste en embeber el estigma en una gota de solución de  $H_2O_2$  sobre un portaobjetos y observar luego la presencia de burbujas sobre el estigma bajo lupa (la presencia de burbujas indica que el estigma está receptivo). Para observar la presencia de óvulos bajo lupa, se realizaron cortes transversales del ovario de cada una de las flores. En todas las flores recolectadas se analizó el contenido de óvulos y la presencia de polen en la antera bajo lupa. Algunas flores abiertas fueron colectadas y fijadas con la finalidad de analizar su morfología usando microscopía electrónica de barrido. Finalmente, para describir la sexualidad de la inflorescencia se registró la sexualidad de las flores en antesis a lo largo de la floración (la clasificación de las flores se realizó en base a las pruebas previamente descriptas).

Para determinar la importancia de los polinizadores, se realizaron distintos tratamientos de polinización manual en cuatro individuos de *Cedrela lilloi*: 1) auto-polinización: se excluyeron los polinizadores embolsando inflorescencias con tela de tul, de modo que sólo puede depositarse el polen de la misma inflorescencia; 2) gei-

tonogamia: se polinizaron manualmente las flores con polen del mismo individuo; 3) polinización cruzada: se polinizaron manualmente las flores con polen de los otros tres árboles; 4) polinización libre o control: las flores estuvieron disponibles a los polinizadores. Se marcaron inflorescencias con cables de color numerados para reconocerlas en el periodo de fructificación. Para cada uno de los tratamientos, se contó el número de flores presentes en cada una de las inflorescencias bajo estudio. En los tratamientos 2 y 3 las inflorescencias fueron embolsadas desde el comienzo de la floración. Una vez abiertas las flores, se retiraron las bolsas, se realizó el tratamiento y luego fueron embolsadas nuevamente hasta la cosecha de los frutos. En el laboratorio, se calculó para cada tratamiento el número de frutos en relación al número de flores funcionalmente femeninas que portaba cada inflorescencia y el número de semillas que contenía cada fruto.

### RESULTADOS

En cuanto a la sexualidad de las flores en el tiempo y el espacio, se determinó que son funcionalmente unisexuales, a pesar de poseer vestigios no funcionales de órganos del otro sexo (Fig. 1). En las flores pistiladas (femeninas), el pistilo es robusto, las anteras no producen polen y se observan, a simple vista, atrofiadas y oscuras (Foto 1). En las flores estaminadas (masculinas), el pistilo es esbelto, las anteras producen abundante polen viable y los óvulos se encuentran atrofiados o ausentes (Foto 2).

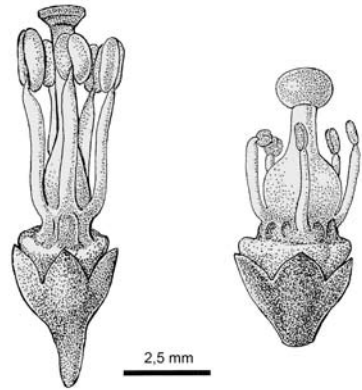


FIGURA 1. Esquema de flores estaminada y pistilada de *Cedrela lilloi*.

En cada inflorescencia de *C. lilloi* ocurrió un único periodo de ántesis de flores femeninas intermedio a dos periodos de ántesis de flores masculinas. La proporción de flores masculinas producidas en la inflorescencia en relación a las femeninas es  $4,03 \pm 1,07$ .

Entre las inflorescencias de un mismo individuo, se observó una marcada sincronía en la alternancia de las fases unisexuales, existiendo baja superposición temporal de los órganos femeninos y masculinos también a nivel individuo (Fig. 2). La sincronía de fases masculinas y femeninas entre las inflorescencias implica una disminución en la probabilidad de autofecundación con polen del mismo individuo.

En cuanto a la importancia de los polinizadores en *Cedrela lilloi*, se observó que la producción de frutos por inflorescencia y de semillas por fruto, fue mayor en el tratamiento de polinización cruzada ma-

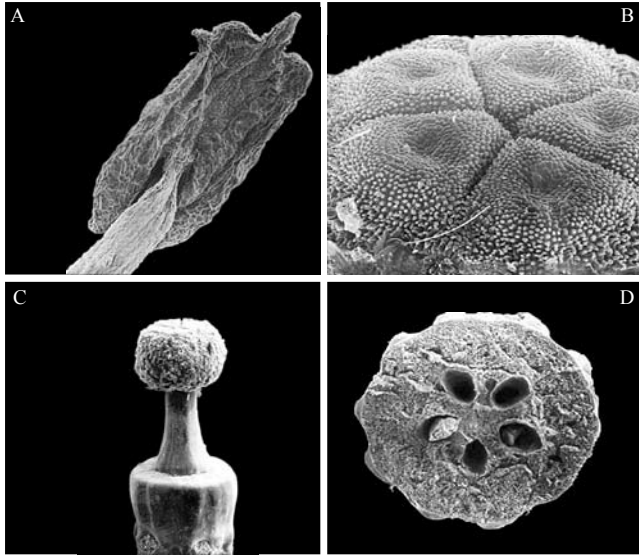


FOTO 1. Partes de la flor pistilada (femenina) de *Cedrela lilloi*. A - antera del estaminodio, B - superficie estigmática, C - gineceo, D - corte transversal del ovario.

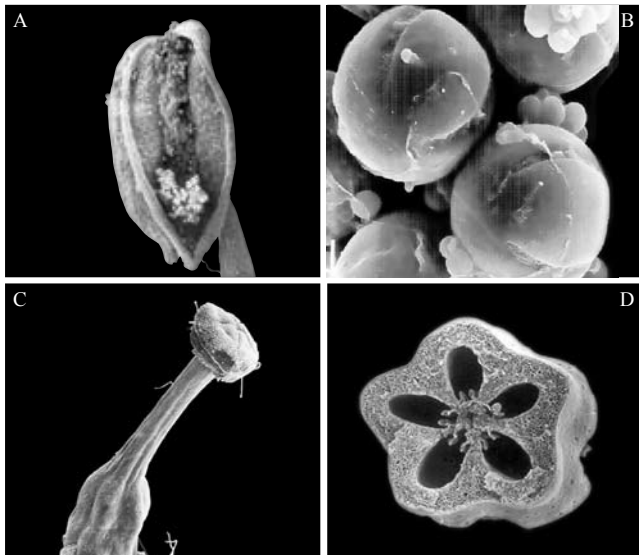


FOTO 2. Partes de la flor estaminada (masculina) de *Cedrela lilloi*. A- antera, B - polen, C - gineceo, D - corte transversal del ovario.

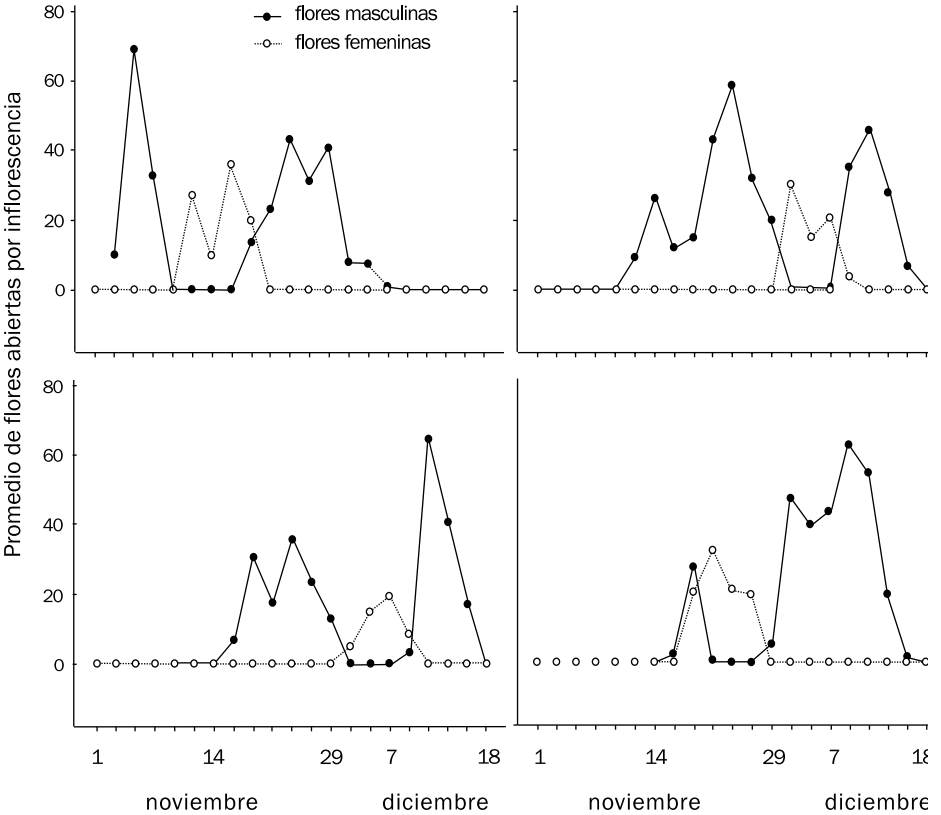


FIGURA 2. Alternancia temporal en la antesis de flores masculinas y femeninas en los cuatro individuos de *Cedrela lilloi* estudiados. Sólo se representan los días con datos de muestreo.

nual que en los tratamientos de autopolinización, geitonogamia y polinización libre ( $H = 13,83$  para fructificación,  $F = 14,6$  para contenido de semillas,  $P < 0,05$ ). Al excluir los insectos en el tratamiento de autopolinización, sólo el 1% de las flores en las inflorescencias produjeron frutos. En el tratamiento de polinización libre, el 2% de las flores fructificaron. La fructifi-

cación aumentó cinco veces bajo polinización cruzada con relación a la polinización con polen del mismo individuo (geitonogamia), de tal modo que un 20% de las flores en la inflorescencia se desarrollan como frutos (Tabla 1). El contenido de semillas por fruto alcanza los valores más bajos cuando la polinización se realiza exclusivamente con polen

TABLA 1. Producción de frutos y semillas bajo diferentes tratamientos de polinización en *Cedrela lilloi*. Entre paréntesis se indica el número de inflorescencias.

	Auto polinización	Geitonogamia	Polinización cruzada	Polinización libre
<b>Frutos - flores en la inflorescencia</b>	0,013 (72)	0,04 (4)	0,204 (12)	0,022 (86)
<b>Semillas por fruto</b>	22,74 ± 9,81	13 ± 9,54	39,73 ± 11,31	24,29 ± 9,64

del mismo individuo (geitonogamia). Si bien *C. lilloi* produjo frutos bajo geitonogamia, el número de semillas por fruto fue 67% menor con respecto al obtenido bajo polinización cruzada. Al excluir los insectos, el contenido de semillas por fruto no difiere del alcanzado bajo polinización libre. Esto sugiere que los polinizadores que visitaron las flores fueron escasos o poco eficientes en su servicio de polinización. En observaciones puntuales sobre las inflorescencias se pudieron identificar Coleópteros, Himenópteros, Lepidópteros, Dípteros y Tisanópteros. En total 25 especies de insectos visitaron las flores de *C. lilloi*, siendo las mariposas, polillas, abejas, abejorros y trips, los visitantes más comunes.

#### DISCUSION

La expresión del sexo en *Cedrela lilloi* a nivel individuo presenta separación espacial y temporal, existiendo una fase femenina intermedia a dos fases masculinas. La producción de frutos y semillas es dependiente de la acción de los polinizadores, especialmente de los insectos que tie-

nen un patrón de forrajeo que promueve el cruzamiento entre individuos.

El ciclo de floración donde la fase femenina se interpone entre dos fases masculinas se llama duodicogamia (Lloyd y Webb 1986) y ha sido registrado en algunas especies de Sapindaceae, Aceraceae, Hippocastaceae, Fagaceae, Annonaceae, Lauraceae y Rubiaceae (Stout 1928, de Jong 1976, Jaynes 1975, Rogstad 1994, Kubitzki y Kurz 1984, McDade 1986), pero nunca fue reportado para la familia Meliaceae. Dentro de esta familia, *C. lilloi* podría ser la única con esta disposición y dinámica temporal de las flores. La especie *Cedrela odorata* presenta protoginia, es decir, la antesis de las flores femeninas ocurre primero que la de las flores masculinas (Cintron 1990). No existen estudios específicos acerca de la disposición y dinámica temporal de las flores de *Cedrela balansae*.

La baja fructificación observada al excluir a los polinizadores y el efecto observado al agregar polen de otros individuos en el estigma, sugiere una importante influencia del comportamiento y abundancia de

los polinizadores en la producción de frutos y semillas. Considerando que tanto la abundancia como el tipo de polen depositado en el estigma afectan la producción de frutos y semillas, una alta abundancia de polinizadores con comportamiento de forrajeo que promueva el cruzamiento entre individuos sería importante para alcanzar altos niveles reproductivos en *Cedrela lilloi*.

#### BIBLIOGRAFIA

- Bierzychudek, P. 1981. Pollination limitation on plant reproductive effort. *American Naturalist* 117: 838-840.
- Calvo, R.N. 1993. Evolutionary demography of orchids: intensity and frequency of pollination and the cost of fruiting. *Ecology* 74: 1033-1042.
- Cintron, B.B. 1990. *Cedrela odorata* L. Cedro hembra, spanish cedar. En: Burns, R.M. y B.H. Honkala (Eds.). *Silvics of North America: 2. Hardwoods. Agric. Handb. 654*. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. pp. 250-257.
- de Jong, P.C. 1976. Flowering and sex expression in *Acer* L A biosystematic study. *Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen 76-2*: 1-201.
- Digilio, A.P. y P.R. Legname. 1966. Los árboles indígenas de la Provincia de Tucumán. *Opera Lilloana* 15. Tucumán, Argentina.
- Galen, C. 1985. Regulation on seed set in *Polemonium viscosum*: floral scents, pollination and resources. *Ecology* 66: 792-797.
- Jaines, R.A. 1975. Chestnuts. En: Janick J. y J.N. Moore (Eds.). *Advances in fruit breeding*. West Lafayette, Purdue University Press. pp. 490-504.
- Johnston, M.O. 1991. Pollen limitation of female reproduction in *Lobelia cardinalis* and *L. siphilitica*. *Ecology* 72: 1500-1503.
- Kearns, C.A. y D.W. Inouye. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado. 583 pp.
- Koptur, S. 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: breeding systems of neotropical *Inga* trees (Fabaceae: Mimosoideae). *Evolution* 38 (5): 1130-1143.
- Kubitzki, K. y D.H. Kurz. 1984. Synchronized dichogamy and dioecy in Neotropical Lauraceae. *Plant Systematics and Evolution* 147: 253-266.

- Lloyd, D.G. y C.J Webb. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms: Dicogamy. *New Zealand Journal of Botany* 22: 135-162.
- Mc Dade, L.A. 1986 Protandry, synchronized flowering and sequential phenotypic unisexuality in Neotropical *Pentagonia macrophylla* (Rubiaceae). *Oecologia* 68: 218-223.
- Mayhew, J.E. y A.C. Newton. 1998. The silviculture of Mahogany. CABI publishing, UK. 226 pp.
- Parker, I.M. 1997. Pollinator limitation of *Cytisus scoparius* (Scotch broom), an invasive exotic shrub. *Ecology* 78 (5): 1457-1470.
- Pennington, T.D. y B.T. Styles. 1975. A generic monograph of the Meliaceae. *Blumea* 22: 419-540.
- Proctor, M.; P. Yeo y A. Lack. 1996. The natural history of pollination. Timber Press, USA. 479 pp.
- Richards, A.J. 1997. Plant breeding systems. Chapman & Hall (Second edition). 529pp.
- Rogstad, S.H. 1994 The biosystematics and evolution of the *Polyalthia hypoleuca* species complex (Annonaceae) of Malesia. III. Floral ontogeny and breeding systems. *American Journal of Botany*. 81:145-154.
- Smith, C.E. 1960. A revision of *Cedrela* (Meliaceae). *Fieldiana: Botany* 29:294-341.
- Stout, A.B. 1928. Dichogamy in flowering plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 55:141-153.

