

CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS DE LA LEGUMINOSA NATIVA PROMISORIA FORRAJERA *Trifolium polymorphum* POIR. (FABACEAE, FABOIDEAE)

Speroni, G.¹ e Izaguirre, P.¹

Recibido: 16/12/02 Aceptado: 13/06/02

RESUMEN

Se presenta la caracterización biológica de *Trifolium polymorphum* Poir., promisorio forrajero nativo, con características productivas y biológicas valiosas como modelo por su anfiscarpia entre ambos modos reproductivos. Tiene buena adaptación a las condiciones climáticas y edáficas de la región, alta persistencia en el tapiz, gran plasticidad y, aunque es baja la producción vegetativa, responde en forma significativa a la fertilización con fósforo. Se describen y discuten aspectos biológicos, organológicos, ecológicos y productivos. Los primeros derivados de la doble estrategia reproductiva, que tiene como consecuencia la abundante producción de semillas subterráneas en forma autógama y conduce a la homogeneidad genética de sus descendientes y la menor producción de semillas aéreas, pero con fuerte impacto en la dispersión de las poblaciones.

PALABRAS CLAVE: *Trifolium polymorphum*, anfiscarpia, forrajero, pasturas, biología reproductiva.

SUMMARY

BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE PROMISSORY FORAGE NATIVE LEGUME *Trifolium polymorphum* POIR. (FABACEAE, FABOIDEAE)

The biological characterization of *Trifolium polymorphum* Poir., a promissory native forage is presented and taken as a model for its amphicarpic between both reproductive modes. Its esteemed productive and biological characteristics, as well as the good adaptation to climatic and edaphic conditions of the region, high persistency in the sward and plasticity are shown; in spite of its low vegetative production, the response to phosphoric fertilization is significantly high.

Biological, organological, ecological and productive aspects are also described and discussed. The first of them derived from the reproductive double strategy which develops into high subterranean autogamic seed production, leading to genetical homogeneity of their offspring and the lower aerial seed production with a high impact on population dispersion.

KEY WORDS: *Trifolium polymorphum*, amphicarpic, forage, pasture, reproductive biology.

¹Laboratorio de Botánica, Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Agronomía. Av. E. Garzón 780, 12900 Montevideo, Uruguay.
E-mail: speronig@fagro.edu.uy; prizag@fagro.edu.uy

INTRODUCCIÓN

Trifolium polymorphum (“trébol rosado”, “clavel del campo”, “trébol del campo”, “trébol criollo”, “trébol polimorfo”) es un componente pratense nativo, cuya área de distribución natural abarca Uruguay, la estepa pampeana virgen en las Provincias de Buenos Aires, Entre Ríos, Córdoba, Chaco, Santa Fe (Burkart 1987, Izaguirre, 2001) y en las Provincias de Corrientes, La Pampa, Río Negro y Misiones (Argentina) (Rossow, 1999), el Estado de Rio Grande do Sul (Brasil), Paraguay y Chile central (Burkart 1987, Izaguirre, 2001). En nuestro país ha sido colectada en casi todo el territorio, encontrándose tanto en lugares bajos con alto contenido de humedad en el suelo, como en lugares altos y pedregosos con baja disponibilidad de agua. Se trata de una especie muy bien adaptada a la vegetación de pradera y también a los herbívoros que en ella habitan. Estas características, sumadas a la buena calidad de forraje que produce y la excelente palatabilidad, la posicionan como una de las especies nativas consideradas forrajeras promisorias.

La condición anficárpica (producción de frutos aéreos y subterráneos en la misma planta) la convierte en un interesante objeto de estudio desde el punto de vista de la biología reproductiva. En este sentido se han iniciado los estudios en el Laboratorio de Botánica de la Facultad de Agronomía, con el fin de interpretar el significado biológico, ecológico y evolutivo de la anficarpia como estrategia de vida de una leguminosa perenne, adaptada a la vegetación de pradera, en vistas al desarrollo de un plan de manejo para la especie en campo natural, así como también a su domesticación y posterior mejoramiento con fines forrajeros.

El presente trabajo tiene como objetivo reunir información referente a las características biológicas (ciclo de vida, modo de reproducción, polinización, producción de semillas), organológicas, ecológicas y productivas de la especie, que se describen a continuación.

Hábito de crecimiento y ciclo de vida

Han sido citadas para Uruguay 15 especies del género *Trifolium* (Izaguirre, 1995), siendo 12 de ellas cultivadas y subespontáneas y 3 nativas: *T. polymorphum* con su variedad *grandiflorum*, *T. argentinense* y *T. riograndense* con su variedad *pseudocalyculatum*.

T. polymorphum es una especie perenne estolonífera, con raíz napiforme y reservante, tallos tendidos radicantes de hasta 40 cm de longitud y 5 a 15 cm de alto (Izaguirre & Beyhaut, 1998) (Fig. 1, a). Las hojas trifolioladas poseen folíolos de hasta 1,5 cm de longitud y se presentan como subglabras a muy vellosas, hasta lanosas. Las colectas

realizadas en territorio uruguayo permiten observar una gran variabilidad dentro de la especie en lo que se refiere a desarrollo vegetativo de las plantas y características del indumento.

Por el hábito de crecimiento estolonífero coloniza importantes superficies en tapices bajos, pero necesita del pastoreo para su supervivencia pues es eliminada por competencia entre los pastos altos (Rosengurtt, 1943, 1946).

Comienza a vegetar en marzo-abril, representando un importante componente forrajero en los meses de invierno. Al finalizar la floración aproximadamente en diciembre, su parte aérea desaparece durante el verano, permaneciendo la gruesa raíz de reserva bajo el suelo.

Características organológicas y biológicas

T. polymorphum es una especie anficárpica (del griego *anfi*, ambos; *carpo*, fruto), es decir, produce dos tipos de frutos, aéreos y subterráneos, derivados de dos tipos diferentes de flores respectivamente (Fig. 1, a). Existe una treintena de especies anficárpicas en el mundo (Fevereiro-Barbosa, 1987) y esta condición se presenta en varios géneros de leguminosas como *Vicia*, *Amphicarpa*, *Vigna*, *Trifolium* (Rivals, 1953) y *Macroptilium* (Fevereiro-Barbosa, 1987). Dentro de las leguminosas nativas se han reconocido dos especies anficárpicas pertenecientes al género *Trifolium*: *T. polymorphum* y *T. argentinense*, pero es posible que las citas se incrementen en la medida que las colectas de plantas sean realizadas en adelante teniendo en cuenta este aspecto.

Las flores aéreas de *T. polymorphum* son rosadas, con corola papilionácea, están agrupadas en cabezuelas largamente pedunculadas y son producidas por lo general desde octubre a noviembre. Son casmógamas y fructifican hasta diciembre, desarrollando legumbres ovoides a alargadas, 2-4 seminadas.

Las flores subterráneas son producidas en manojos geotrópicamente positivos, insertos en los nudos de los estolones, desde los meses de invierno. Presentan marcadas modificaciones morfológicas con respecto a la tipología floral de las aéreas (Speroni, 2000), que son el resultado de la adaptación a la vida subterránea. Son flores incoloras, con cáliz engrosado en forma de capuchón, que protege a los verticilos internos más delicados durante la penetración en el suelo (Fig. 1, b). La corola se asemeja al tipo papilionáceo de las flores aéreas, pero con una reducción del número a 3 piezas y pérdida evidente de la coloración. El pétalo externo de mayor tamaño se asemeja al estandar de las corolas papilionáceas, mientras que los dos pétalos internos, simétricos, son homólogos a las alas de este tipo de corolas (Fig. 1, d). Los pétalos internos que forman la quilla en la corola papilionácea han desaparecido. La

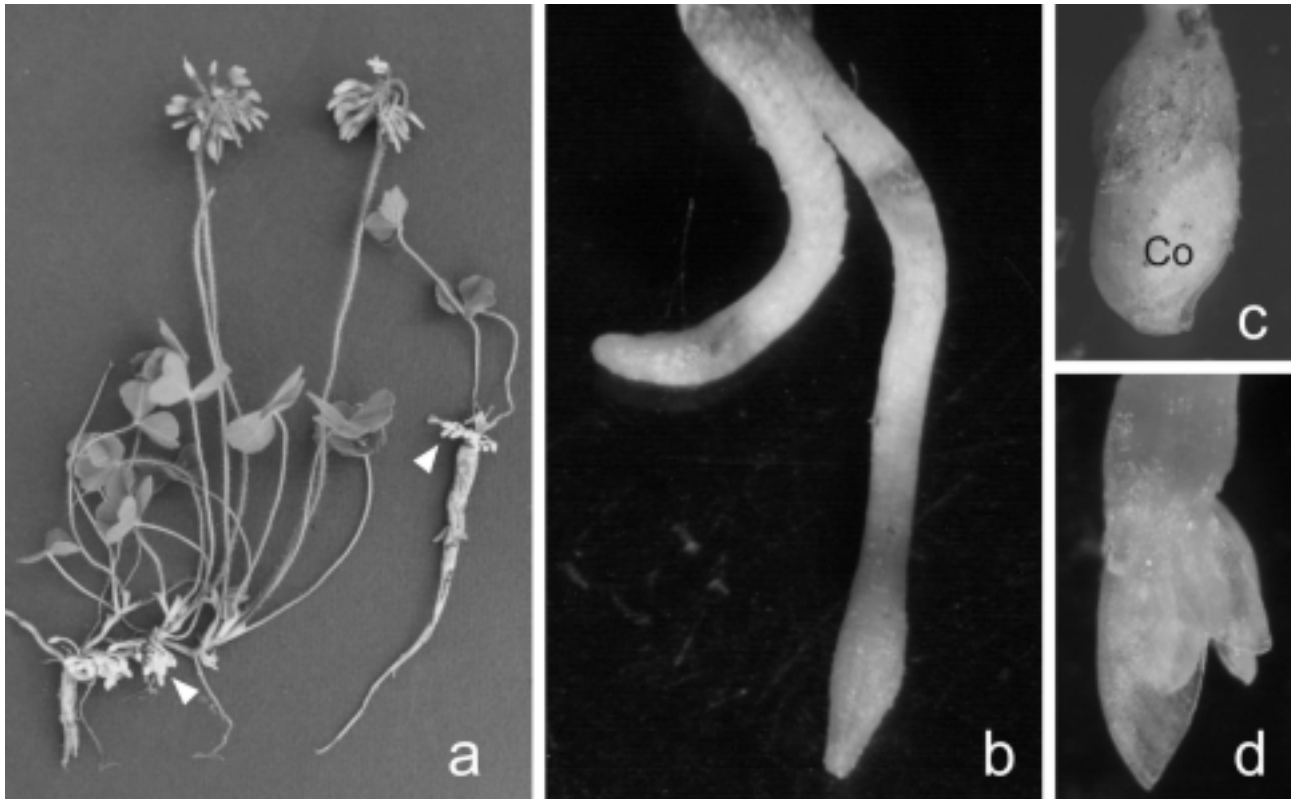


Figura 1. *Trifolium polymorphum*. a) Planta con flores aéreas y subterráneas (flechas). b) Detalle de 2 flores subterráneas con el cáliz cubriendo totalmente a la flor. c) Flor subterránea con corola visible (Co). d) Flor subterránea con cáliz removido, mostrando los tres pétalos de la corola.

función de protección que ofrece la quilla a los verticilos fértiles y el papel que cumple como pieza orientadora y plataforma de aterrizaje para los visitantes florales, deja de tener sentido en una flor subterránea donde la protección de la flor es lograda por piezas más resistentes como el cáliz y la actividad de los polinizadores no es evidentemente necesaria. El número de estambres también está reducido a 3, que se desarrollan logrando un íntimo contacto entre anteras y estigma. El fruto subterráneo es una legumbre globosa que aloja 2 semillas que maduran desde setiembre a diciembre.

Modo de reproducción

Dentro de la familia de las Leguminosas, las Papilionoideae son reportadas como predominantemente autocompatibles y herbáceas (Arroyo, 1981; Shivanna y Owen, 1989). Sin embargo, las especies del hemisferio Norte pertenecientes a la tribu Trifolieae, presentan mayor porcentaje de autoincompatibilidad que otras tribus her-

báceas (Arroyo, 1981). Dentro del género *Trifolium* se han citado especies autoincompatibles y autocompatibles y según datos presentados por Arroyo (1981), de 28 especies de este género estudiadas, 17 resultaron autoincompatibles (60,71%).

Las flores aéreas de *T. polymorphum* son casmógamas (del griego *casmo*, abertura; *gamia*, unión) y presentan características comunes a las flores polinizadas por insectos. La corola papilionácea de simetría bilateral, la coloración de la misma en diferentes tonalidades de rosado, que se intensifica hacia la base de los pétalos, el perfume intenso y la presencia de nectario en la base del ovario, son características que captan la atención de los insectos y los orientan para llegar a la recompensa que ofrecen las flores a sus potenciales polinizadores: el néctar. Estas flores fueron citadas como alógamas (Coll y Zarza, 1992); sin embargo, falta información sobre la obtención de estos datos. En el trabajo realizado sobre biología reproductiva de *T. polymorphum* (Speroni, 2000) en una

población ubicada en el Departamento de Lavalleja (Uruguay), se observó que el estigma presenta actividad de esterazas desde tempranas etapas del desarrollo floral y permanece receptivo hasta que se produce la antesis o apertura de la flor. La dehiscencia de las anteras ocurre en estos casos antes de la antesis de la flor, por lo cual el polen, que contiene la célula precursora de los gametos masculinos, puede alcanzar el estigma de la propia flor, sin que se haya producido el transporte hacia otras flores. En los estudios de desarrollo de saco embrionario y formación del gameto femenino con cortes seriados a nivel de ovarios, se observó que había formación de cigoto previo a la antesis de la flor, en algunos óvulos seccionados (Speroni, 2000; Speroni e Izaguirre, 2001). También se registró producción de semillas en cabezuelas que fueron aisladas con bolsas de papel para evitar la llegada de polen foráneo (Speroni, 2000). Todos estos datos permiten concluir que existen procesos de autogamia en la población estudiada en este trabajo, pero resulta necesario extender este tipo de estudios a diferentes poblaciones de la especie y analizar con más detalle la biología de la flor.

Las flores subterráneas son cleistógamas (del griego *cleisto*, cerrado; *gamia*, unión), es decir que la polinización y consecuente fecundación, se producen con la flor cerrada y por lo tanto las semillas producidas son el resultado de un proceso de autogamia. A este respecto, según Uphof (1938), existen especies con cleistogamia ecológica, donde la producción de flores cleistógamas o casmógamas está condicionada por factores ecológicos. Se trata de especies donde las condiciones climatológicas, edáficas, de disponibilidad de nutrientes, etc, afectan el modo reproductivo de las flores. Pero en otros casos, la cleistogamia no depende de factores externos sino heredados, como es el caso de las especies anficárpicas, donde se forman flores casmógamas aéreas y cleistógamas

subterráneas, las cuales según Uphof (1938) presentan marcadas modificaciones en la morfología, como fuera descrito en párrafos anteriores para *T. polymorphum*.

Estudios sobre la biología reproductiva de estas flores (Speroni, 2000; Speroni e Izaguirre, 2001) confirmaron los procesos de autogamia y detectaron modificaciones funcionales que la favorecen, como la ausencia de dehiscencia de las anteras y la germinación de los tubos polínicos atravesando la pared de la antera hacia el estigma de la propia flor. Si bien la pared del saco polínico presenta endotecio, éste parece haber perdido su funcionalidad para la apertura de la antera.

La posibilidad de desarrollo de sacos embrionarios apomícticos fue descartada, al no encontrarse hasta ahora evidencias en los estudios embriológicos.

Polinización

Las Papilionoideas constituyen una subfamilia polinizada principalmente por himenópteros, a quienes se les atribuye un rol muy importante en la evolución de la misma (Leppik, 1966). Dentro de *Trifolium* se han encontrado abejas cumpliendo el rol de polinizadores, así como también abejorros del género *Bombus* (especialmente en el hemisferio norte) y *Xylocopa* (Arroyo, 1981).

En las observaciones sistemáticas realizadas en las flores aéreas de una población de *T. polymorphum* del Departamento de Lavalleja (Speroni, 2000) para registrar tipo de visitante floral, actividad del mismo y posible rol como polinizador, se encontraron los insectos que se detallan en el Cuadro 1. Fueron principalmente coleópteros que utilizaban la cabezuela como refugio y fuente de alimento, por lo que resultan sumamente destructivos para la planta. Si bien podían tocar los verticilos fértiles al comer las flores, el costo energético para la flor es muy alto. Si se piensa en los coleópteros como posibles polinizadores, son insectos

Cuadro 1. Visitantes florales observados en flores aéreas de *Trifolium polymorphum* de una población ubicada entre los cerros Del Cuervo y Arequita (Dpto. Lavalleja). Se realizaron observaciones sistemáticas de 10 minutos en 3 parches en los horarios: 7:00, 9:00, 11:00, 13:00, 15:00, 17:00, 19:00 y 21:00 hs, durante 2 días.

Orden	Familia	Especie
Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Temnodachrys</i> sp
	Chrysomelidae	s/identificar
	Curculionidae	s/identificar
Lepidoptera		s/identificar

tos que favorecerían la autogamia o la geitonogamia, dado que suelen permanecer largo tiempo sobre la misma flor o sus traslados son muy cortos, permaneciendo dentro de la cabezuela. El vuelo hacia otras cabezuelas se observó en muy pocas oportunidades.

La morfología de las flores aéreas de *T. polymorphum* parece adaptada a la polinización por abejas: la simetría bilateral, orientando la llegada del insecto, la coloración más intensa hacia la base de los pétalos, reforzando la señal de la flor e indicando la ubicación de la recompensa floral y el perfume, actuando como atractivo floral. Si bien se han observado abejas (*Apis mellifera*) visitando flores de *T. polymorphum* en algunas poblaciones silvestres, en los ensayos de campo donde coexistía con plantas de *T. repens* y *T. pratense*, las abejas sólo visitaban estas dos últimas especies.

En los trabajos sobre polinización se ha hecho especial énfasis en las adaptaciones florales en relación al polinizador (síndromes florales). Sin embargo, Frankel y Galum (1977) citan especies como *Vicia sativa*, *Medicago hispida* y *Trifolium fragiferum* donde, si bien hay una adaptación a la entomofilia, se trata de especies autógamas. En los últimos años, los trabajos sobre polinización han tendido a demostrar que la especialización no es lo más frecuente en los sistemas de polinización y que es difícil predecir el tipo de polinizador por medio de los síndromes florales (Waser *et al.*, 1996; Herrera, 1996). Frankel y Galum (1977) sugieren que muchas veces las adaptaciones estructurales a la alogamia pueden ser remanentes evolutivos en especies que adquieren un nuevo sistema reproductivo. Herrera (1996) señala que las características florales que presenta actualmente una especie, pueden haber evolucionado respecto a otros aspectos de su biología reproductiva y no necesariamente en relación al polinizador que presentan en la actualidad. En estos casos la morfología floral sería más una exaptación que una adaptación.

Muchas leguminosas autocompatibles poseen un sistema mecánico de polinización denominado “tripping”, que consiste en la presencia de una cutícula estigmática que impide la temprana germinación de los granos de polen sobre el estigma de la misma flor. Al quebrarse esta cutícula por un impacto mecánico (realizado en general por un polinizador visitante), permite que el polen se adhiera al estigma y germine y el visitante además trae, en su cuerpo, polen de otras flores que ha visitado. Esta es una forma mecánica de favorecer la polinización cruzada en especies autocompatibles. El género *Trifolium* se caracteriza por presentar tripping de tipo valvular (Leppik, 1966), donde los estambres y el estigma emergen de la quilla por la pre-

sión del visitante y luego retornan a la posición inicial, por lo que estas flores necesitan repetidas visitas. En las especies *T. repens* y *T. pratense* se demostró que las papilas estigmáticas están cubiertas por una cutícula, por debajo de la cual se encuentra una secreción lipídica. Cuando la cutícula es quebrada por un polinizador, esta secreción lipídica es liberada y favorece la adherencia de los granos de polen (Leduc *et al.*, 1990; Heslop-Harrison y Heslop-Harrison, 1983). Al observar la germinación de los tubos polínicos de *T. polymorphum* en el microscopio de fluorescencia, ésta fue constatada a nivel del estigma. Esto indica que puede existir una estructura estigmática similar a la observada en *T. repens* y *T. pratense* y que, si bien presenta autocompatibilidad, a la vez posee una barrera mecánica del tipo “tripping” que favorece la fecundación cruzada.

Es necesario ampliar las observaciones de campo a más poblaciones de *T. polymorphum* para dilucidar el rol de los visitantes florales en el sistema reproductivo de la especie.

Producción de semillas

La producción de semillas en las flores aéreas y subterráneas de *T. polymorphum* es muy diferente numéricamente. Si bien aún no se ha llevado adelante una cuantificación, ni se han realizado análisis estadísticos, la producción de semillas subterráneas parece ser notoriamente mayor que la producción de semillas aéreas, generando las plantas importantes bancos de semillas en el suelo.

Entre las causas que provocan la baja producción de semillas aéreas se han detectado factores extrínsecos e intrínsecos. Dentro de los primeros, la herbivoría es uno de ellos. Como fuera observado por Rosengurt (1943), las inflorescencias son muy apetecidas por el ganado. Trabajos de campo (Speroni, 2000) han detectado además la herbivoría de insectos, especialmente coleópteros, que se alimentan de las partes florales e incluso ovíponen dentro del ovario de la flor, alimentándose luego sus larvas de los primordios seminales. Entre las causas intrínsecas se detectaron alteraciones en los procesos meióticos de formación de micrósporas, reduciéndose el número de granos de polen que alcanzan el desarrollo completo en los sacos polínicos (Speroni, 2000). Así mismo, las pruebas de viabilidad de polen dieron valores muy variables ($34\% \pm 23$), utilizando la reacción fluorocromática (FCR) desarrollada por Heslop-Harrison (1970, en Shivanna y Ragaswamy, 1992) con diacetato de fluoresceína (FDA) como colorante (Cuadro 2).

Cuadro 2. Test de viabilidad de los granos de polen de flores aéreas utilizando FCR y FDA como colorante. Se observaron las muestras en microscopio de fluorescencia Olympus Vanox AH-3, con filtro para el rango de excitación del azul (B). Cada muestra corresponde a una flor.

Muestra	Granos Contados	Viabiles	No viables
1	505	308 60,99%	197 39,01%
2	519	424 81,70%	95 18,30%
3	219	57 26,03%	162 73,97%
4	418	184 44,02%	234 55,98%
5	423	46 10,87%	377 89,13%
6	787	86 10,93%	701 89,07%
7	363	204 56,20%	159 43,80%
8	289	171 59,17%	118 40,83%
9	270	69 25,56%	201 74,44%
10	241	74 30,71%	167 69,29%
11	168	11 6,55%	157 93,45%
12	373	33 8,85%	340 91,15%
13	249	45 18,07%	204 81,93%
14	684	283 41,37%	401 58,63%
Total			

Viabilidad media: 34,36%
DS: 23,43

El ovario de las flores subterráneas aloja 2 óvulos (menor número que el de las aéreas) y todos ellos se desarrollan generalmente en forma exitosa como semillas. Además las flores subterráneas no están sometidas a presión de predación, ya que no se encontró ninguna flor, fruto o semilla que presentara síntomas significativos de la misma (Speroni, 2000). El ambiente en que se desarrollan estas flores es más constante en cuanto a sus condiciones ambientales, lo que permite mayor estabilidad para los procesos de esporogénesis, gametogénesis, fecundación y desarrollo embrionario (Plitman, 1973). Permite además la inoculación de las semillas producidas con cepas de *Rhizobium* genéticamente adaptadas al genotipo, al suelo y al medio ambiente donde se desarrollan.

Todas estas características favorecen el desarrollo y producción de semillas subterráneas, generando una resiembra rápida y segura en el mismo lugar que ocupa la planta madre. Pero si pensamos en la semilla, como una de las novedades evolutivas más importantes de las plantas terrestres, que permite la dispersión de la especie para colonizar nuevos ambientes, evita el ataque de enemigos naturales (frecuentes en la cercanía de la planta madre) y

restringe la competencia entre la descendencia durante la germinación (Willson, 1992), las semillas subterráneas de *T. polymorphum* estarían en una posición desventajosa por tener una dispersión muy restringida y la competencia de la descendencia durante la germinación sería muy alta. En cambio como ventajas se destacarían las condiciones más estables del suelo en que están inmersas, con menores alteraciones físicas (ausencia de fotoperíodo, constancia de temperatura, etc.) y químicas (falta de pasaje por el rumen y el aparato digestivo de herbívoros) que provoquen una latencia más prolongada que en otras leguminosas. Así la germinación de estas semillas podría darse en una forma más escalonada, evitando en parte, la competencia entre plantas hermanas.

Consideraciones ecológicas

T. polymorphum es una especie pratense y sus características vegetativas y su estrategia de vida son un claro reflejo de adaptación a este tipo de vegetación y a los herbívoros que en ella habitan. Por tratarse de una especie estolonífera, largamente perenne por sus raíces reservantes, las plantas persisten vegetativamente de año

a año, aún sin la necesidad de regenerarse por semillas. Los meristemas de renuevo de los órganos vegetativos, ubicados en los estolones, están libres del horizonte de cosecha de los rumiantes y otros herbívoros, favoreciendo la persistencia durante la época de desarrollo vegetativo.

T. polymorphum es una especie que por el desarrollo horizontal de los tallos estoloníferos y la escasa altura alcanzada, desaparece por competencia entre las especies pratenses de alto porte que son eliminadas por el pastoreo. Esto favorece ampliamente su permanencia en el tapiz herbáceo.

Esto se suma a la condición anficárpica de la especie, por la que la producción de semillas subterráneas crea importantes bancos de semillas en el suelo, que no se ven afectados en forma significativa por las variaciones climáticas bastante frecuentes de los diferentes años.

Ya la adaptación de las gramíneas a las condiciones pratenses y su coevolución con los herbívoros ha sido probada. Esta leguminosa también se comporta en consonancia por tener otras características biológicas que la posicionan como una de las que están mejor equipadas para prosperar en el ecosistema que habita.

Características agronómicas

T. polymorphum es un importante integrante de las praderas naturales, tanto por su buena adaptación como por su calidad y palatabilidad. Durante el invierno representa un importante componente forrajero, especialmente para el ganado lanar, por su bajo porte, en suelos no roturados, generalmente fertilizados. Aunque de baja producción vegetativa, análisis realizados por el Laboratorio de Nutrición del INIA, revelan valores de proteína del 22% (Coll y Zarza, 1992). En estudios llevados adelante en la Provincia de Corrientes (Argentina) se pudo constatar que en campos pastoreados puede alcanzar un 10% de cobertura, cifra que puede elevarse de 30 a 60% cuando se fertiliza con fósforo el terreno donde crece (Fernández *et al.*, 1988). En Uruguay se observó que, en potreros de campo natural fertilizados con fósforo y mantenidos muy bajos durante el verano, se origina una pastura con alta proporción de *T. polymorphum* a partir de otoño (Coll y Zarza, 1992).

Es una leguminosa de gran adaptabilidad y plasticidad frente a diferentes condiciones de suelos: húmidos y húmedos de planicies serranas anegadas con pH 7; fértiles y secos con pH 5; profundos y húmidos muy fértiles y permeables con pH 6,5; pobres y blanquecinos, impermeables, escasos en materia orgánica con pH 4,5; arcillosos, impermeables y secos con pH 5; así como arenosos y permeables, planos y altos con pH 4,75 (Izaguirre, 2001).

Esta característica la diferencia de la otra especie anficárpica, *T. argentinense*, la cual se restringe a suelos uliginosos, hasta inundados y que no se sobrepone a la transformación de las praderas (Burkart, 1952), por lo cual no ha sido aún objeto de estudios especiales.

Las características climáticas de la zona de distribución natural, con períodos de abundantes lluvias y también largos períodos de sequía, temperaturas medias entre 15 y 25 °C, parecen ser ideales para su desarrollo.

La buena producción de semillas subterráneas y la acumulación de reservas en las raíces le han permitido a la especie sobrevivir aún en suelos con alto riesgo de sequía y con pastoreo continuo, intenso y selectivo de ovinos (Coll y Zarza, 1992).

La alta persistencia en el terreno, la buena calidad de su forraje, la amplia distribución que presenta en nuestro territorio y la época especial de su producción vegetativa, cuando otros forrajes son más escasos, son cualidades muy valoradas al momento de evaluar especies forrajeras (Coll y Zarza, 1992).

CONSIDERACIONES FINALES

La especie *T. polymorphum* constituye un interesante objeto de estudio, tanto por su potencial económico como promisorio forrajero nativo, así como también por las características biológicas que posee y que justifican su estudio como fuente de conocimiento básico para interpretar la biología de la reproducción en plantas. La condición anficárpica con flores aéreas donde se detectaron procesos de autogamia y baja producción de semillas y flores subterráneas autóгамas con abundante producción de semillas en el mismo lugar que ocupa la planta madre, genera una estructura poblacional que tiende a la homogeneidad genética de la misma. La producción de semillas aéreas, aunque en baja cantidad, en forma autógamma y/o eventualmente alógama, puede tener un impacto importante en la movilidad genética de la especie, tanto por la dispersión de sus semillas como por el modo de polinización de las flores. La descendencia proveniente de cruza-mientos alógamos introduce variabilidad en las poblaciones y asegura la persistencia en el tiempo, por la adaptabilidad lograda de nuevos genotipos. La producción de semillas en las flores aéreas es trascendente para las poblaciones en el largo plazo, como forma de mantener la diversidad genética y la capacidad de adaptación a cambios ambientales.

A partir de los trabajos realizados, quedan varias interrogantes planteadas sobre esta especie: las flores aéreas ¿son predominantemente autóгамas o alógamas?,

¿necesitan de un polinizador efectivo?, ¿podemos pensar en diferentes modos de reproducción para los dos tipos de flores?, ¿puede la planta regular dos tipos reproductivos diferentes?, ¿cómo es la estructura genética de las poblaciones?. Para poder responder estas preguntas es necesario seguir avanzando en los estudios sobre la biología de *T. polymorphum*, conocer su variabilidad y llegar a caracterizar a una de las especies promisorias que encierra nuestra flora.

AGRADECIMIENTOS

Al Programa de Desarrollo en Ciencias Básicas (PEDECIBA) de la Universidad de la República, en el marco del cual se realizó el trabajo de Tesis para obtener el título de Magíster en Biología, Opción Botánica, de la primera de las autoras. A la Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC) por el apoyo económico otorgado para la ejecución de dicha tesis. Al Prof. Agreg. Carlos Bentancour, del Dpto. Producción Vegetal de la Facultad de Agronomía de Montevideo, por la identificación de los visitantes florales.

BIBLIOGRAFÍA

- ARROYO, M. T. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In: Polhill, R. & P. Raven (Eds.). *Advances in Legume Systematics*. 2: 723-769. Roy. Bot. Gard., Kew.
- BURKART, A. 1952. Las Leguminosas argentinas silvestres y cultivadas. Ed. ACME. Buenos Aires. 569 pp.
- BURKART, A. 1987. Flora Ilustrada de Entre Ríos. III. Colección del INTA. 6. Buenos Aires.
- COLL, J. y A. ZARZA. 1992. Leguminosas nativas promisorias. Trébol polimorfo y babosita. Boletín de Divulgación N° 22. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA). Uruguay.
- FERNÁNDEZ, J. G., C. A. BENITEZ, R. M. PICIO y O. R. PALLARES. 1988. Leguminosas Forrajeras Nativas del Este de la Provincia de Corrientes. Serie Técnica N° 26. INTA. Argentina.
- FEVEREIRO-BARBOSA, V.P. 1987. *Macroptilium* (Benth) Urban do Brasil (Leguminosae-Faboideae-Phaseoleae-Phaseolinae). Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro 23: 109-180.
- FRANKEL, R. y E. GALUM. 1977. *Pollination Mechanisms, Reproduction and Plant Breeding*. Springer-Verlag. 281 pp.
- HERRERA, C. M. 1996. Floral Traits and Plant Adaptation to Insect Pollinators: A Devil's Advocate Approach. In: Lloyd, D. G. & S. C. H. Barrett (Eds.). *Floral Biology. Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. :65-87. Chapman & Hall.
- HESLOP-HARRISON, J. y Y. HESLOP-HARRISON. 1983. Pollen-stigma interactions in the Leguminosae: the organization of the stigma in *Trifolium pratense* L. *Ann. Bot.* 51: 571-583.
- IZAGUIRRE, P. 1995. Especies indígenas y subespontáneas del género *Trifolium* L. (Leguminosae) en el Uruguay. Serie Técnica N° 58, Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA). Uruguay.
- IZAGUIRRE, P. 2001. *Trifolium polymorphum* Poir. In: *Grassland and Pasture Crops*. <http://www.fao.org/WAICENT/FAOINFO/AGRICULT/AGP/AGPC/doc/pasture/pasture.htm>
- IZAGUIRRE, P. y R. BEYHAUT. 1998. Las Leguminosas en Uruguay y regiones vecinas. Parte I. Papilionoideae. Ed. Hemisferio Sur. Uruguay.
- LEDUC, N., G.C. DOUGLAS, M. MONNIER y V. CONNOLLY. 1990. Pollination in vitro: effects on the growth of pollen tubes, seed set and gametophytic self-incompatibility in *Trifolium pratense* L. and *T. repens* L. *Theor. Appl. Genet.* 80: 657-664.
- LEPPIK, E. E. 1966. Floral evolution and pollination in Leguminosae. *Ann. Bot. Fennici* 3: 299-308.
- PLITMAN, U. 1973. Biological flora of Israel 4. *Vicia sativa* ssp. *amphicarpa* (Dorh.) Aschers. & Graebn. *Israel J. Bot.* 22: 178-194.
- RIVALS, P. 1953. Sur quelques Légumineuses géocarpes et amphicarpes. *Rev. Int. de Bot. Appl.* 33: 244-249.
- ROSENGURTT, B. 1943. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay. 3ª Contribución. La estructura y el pastoreo de las praderas en la región de Palleros. Flora de Palleros. Barreiro y Ramos S.A. Uruguay.
- ROSENGURTT, B. 1946. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay. 5ª Contribución. Normas usuales de manejo de praderas naturales en J. Jackson. Flora de J. Jackson. Imprenta Rosgal. Uruguay.
- ROSSOW, R. A. 1999. *Trifolium* L. In: F. O. ZULOAGA y O. MORRONE (Eds). *Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina II. Fabaceae-Zygophyllaceae (Dicotyledoneae)*. Missouri Botanical Garden Press: 734-737.
- SHIVANNA, K. R. y S. J. OWENS. 1989. Pollen-pistil interactions (Papilionoideae). In: C.H. Stirton y J.L. Zarucchi (Eds.). *Advances in Legume Biology*. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 29: 157-182.
- SHIVANNA, K. R. y N. S. RANGASWAMY. 1992. *Pollen Biology. A Laboratory Manual*. Springer-Verlag. 119 pp.
- SPERONI, G. 2000. Aspectos de la Biología Reproductiva de *Trifolium polymorphum* Poir. (Fabaceae, Papilionoideae). Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Opción Botánica. Programa de Desarrollo en Ciencias Básicas. Uruguay.

SPERONI, G. y P. IZAGUIRRE. 2001. Morfología y Esporogénesis en Flores Aéreas y Subterráneas de la Especie Anficárpica *Trifolium polymorphum* (Fabaceae, Papilionoideae). Bol. Soc. Argent. Bot. 36 (3-4): 253-265.

UPHOF, J. C. TH. 1938. Cleistogamic flowers. Bot. Rev. 4: 21-49.

WASER, N. M., L. CHITTKA, M. V. PRICE, N. M. WILLIAMS y J. OLLERTON. 1996. Generalization in pollination systems and why it matters. Ecology 77 (4): 1043-1060.

WILLSON, M. F. 1992. The Ecology of Seed Dispersal. In: Fenner, M. (Ed.). Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities. :61-85. CAB International.