

## FENOLOGÍA, BIOLOGÍA FLORAL Y DE POLINIZACIÓN DE ESPECIES DE LA FAMILIA VOCHYSIACEAE EN LA GUAYANA VENEZOLANA

Phenology, floral and pollination biology of species of Vochysiaceae family in Venezuelan Guayana

Leyda RODRÍGUEZ R.<sup>1</sup> y Elio SANOJA<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Herbario Nacional de Venezuela, Apartado postal 2156. Caracas 1010 A. Caracas, Venezuela. leyda.rodriguez@ucv.ve.

<sup>2</sup>Universidad Experimental de Guayana, Centro de Investigaciones Ecológicas de Guayana, calle Chile, Urb. Chilemex, Puerto Ordaz, estado Bolívar. eliosanoja@cantv.net

### RESUMEN

Se caracterizaron la fenología reproductiva, la biología floral y de polinización de nueve especies de *Qualea*, *Ruizterania* y *Vochysia* en la Guayana venezolana. Se estimó la abundancia de estructuras reproductivas en cada población. Se describieron la morfología y otros atributos florales, y cuantificaron las dimensiones de varias estructuras de la flor. Se hicieron observaciones de los visitantes durante la antesis. Un grupo de especies produce flores y frutos durante todo el año y otro en un período anual (estacional). La antesis es diurna y la longevidad entre 12 y 15 horas en todas las especies. Las flores estudiadas de *Qualea* y *Ruizterania* son hercógamas y enantioestílicas, y las de *Vochysia* exhiben presentación secundaria de polen. Los polinizadores efectivos son abejas de las familias Anthophoridae y Apidae. Los atributos florales determinan el comportamiento de los polinizadores y las zonas de transporte de polen de éstos. Se discuten las implicaciones de la fenología, la enantioestilia y la presentación secundaria de polen.

**Palabras clave:** Árboles, enantioestilia, Guayana, polinización, presentación de polen, *Qualea*, *Ruizterania*, *Vochysia*, Vochysiaceae

### ABSTRACT

The reproductive phenology, floral and pollination biology of nine species of *Qualea*, *Ruizterania* and *Vochysia* in the Venezuelan Guayana were characterized. The abundance of reproductive structures was estimated in each population. Floral morphology and another attributes were described, and dimensions of floral structures were quantified. Observations of the visitors during the antesis were made. A group of species produces flowers and fruits throughout the year and other species flowering and fruiting in an annual period (seasonal). All the species display diurnal antesis and floral longevity between 12 and 15 hours. The flowers of *Qualea* and *Ruizterania* are hercogamous and enantiostylous and flowers of *Vochysia* exhibit secondary pollen presentation. The effective pollinators are Anthophoridae and Apidae bee species. The floral attributes determine the behavior and the body zones of transport of pollen by the pollinators. The implications of enantioestily and the secondary pollen presentation are discussed.

**Key words:** Enantiostily, Guayana, pollination, pollen presentation, *Qualea*, *Ruizterania*, tree, *Vochysia*, Vochysiaceae

## INTRODUCCIÓN

La familia Vochysiaceae está constituida por aproximadamente 230 especies generalmente arbóreas (Warming 1875; Hutchinson 1968). Incluye los géneros *Callisthene*, *Erisma*, *Qualea*, *Ruizterania*, *Salvertia* y *Vochysia* de distribución neotropical, y *Erismadelphus* y *Korupodendron* presentes en África centro-occidental (Stafleu 1948, 1953, 1954; Kawasaki 1998; Litt & Cheeck 2002). En Venezuela se encuentran *Erisma*, *Qualea*, *Ruizterania* y *Vochysia*, principalmente en los estados Amazonas y Bolívar. La mayoría de las especies de Vochysiaceae forma parte de bosques lluviosos guyaneses y amazónicos, varias están asociadas a cursos de agua y otras crecen en ambientes sabaneros. Algunas especies de *Qualea*, *Ruizterania* y *Vochysia* se encuentran en catingas, cerrados y bosques montanos (Stafleu 1948, 1953, 1954; Kawasaki 1998).

Las Vochysiaceae son generalmente utilizadas por la demanda de su madera desde hace varias décadas en la región Guayano-Amazónica (Brasil, Colombia, Guayana Francesa, Guyana, Surinam y Venezuela) (Stafleu 1948, 1953, 1954; Silva *et al.* 1985; Sanoja 1992; Sibile & Rodríguez 1996). En Venezuela *Erisma uncinatum* es la especie más explotada de esta familia, ocupando el primer lugar en el estado Bolívar, y destacando por su importancia económica (MARN 1999).

Las Vochysiaceae confieren al dosel del bosque una fisionomía particular por ser la mayoría de sus especies árboles emergentes y por las formas características de sus copas (Sanoja 1992). Muchas forman agregaciones aisladas, constituyendo parches característicos que son fácilmente observables durante la etapa de floración (L. Rodríguez, obs. pers.). Oldeman (1986) ha señalado para esta familia floración gregaria, por lo general, con dos momentos de floración anual (Sanoja 1992). Oliveira & Gibbs (1994) y Leão & Yared (1995) encontraron que la floración de varias especies de Vochysiaceae ocurre principalmente en la época de menor precipitación, extendida hasta el inicio de las lluvias, y que la mayoría de las especies liberan las semillas al final de la época seca.

Los estudios de biología floral sobre la base de las características morfológicas florales, la organización de la inflorescencia, disposición de las flores, dehiscencia de las anteras, hora de anthesis, longevidad floral, recompensa floral y disposición espacial de estambres y estigma (hercogamia y dicogamia) contribuyen a interpretar la biología de polinización (Webb & Lloyd 1986; Ramírez *et al.* 1990). La enantiostilia es un tipo de hercogamia recíproca entre dos formas florales de una especie (Webb & Lloyd 1986; Barrett *et al.* 2000; Jesson & Barrett 2002). La presencia de flores enantiostílicas se ha señalado en varias familias de angiospermas (Browsers 1975; Dulberger 1981; Barrett *et al.* 2000; Jesson & Barrett 2002). En Vochysiaceae esta condición ha sido indicada en *Salvertia convallariodora* (Oliveira 1996a), *Callisthene fasciculata*, *C. major*, *Qua-*

*lea chordata*, *Q. dichotoma*, *Q. multiflora*, *Q. parviflora* (Oliveira 1996b) y *E. uncinatum* (Rodríguez & Sanoja 2004).

Muchas especies de angiospermas tienen el mecanismo de presentación secundaria de polen, es decir está disponible para los polinizadores en una estructura diferente de las anteras (Howell *et al.* 1993; Erbar & Leins 1995; Castro *et al.* 2008) y ha sido referida en algunas especies de *Vochysia* (Oliveira & Gibbs 1994; Oliveira 1996b; Santos *et al.* 1997), así como en *Salvertia convallariodora* (Oliveira 1996a).

En especies de Vochysiaceae de Costa Rica y Brasil se ha señalado la polinización por abejas grandes como antofórides, euglosinas, *Eulaema* y *Bombus* (Bawa *et al.* 1985; Oliveira & Gibbs 1994; Oliveira 1996a, 1996b; Santos *et al.* 1997). En Venezuela es escaso el conocimiento de la polinización de Vochysiaceae (Aymard & Ortega 1983; Rodríguez & Sanoja 2004). El presente trabajo tiene como finalidad caracterizar la fenología reproductiva, la biología floral y la biología de polinización en especies de Vochysiaceae en la Guayana venezolana, información fundamental en la interpretación de las relaciones evolutivas de la familia y como aporte al conocimiento ecológico de plantas de la región Guayano-Amazónica.

## MATERIALES Y MÉTODOS

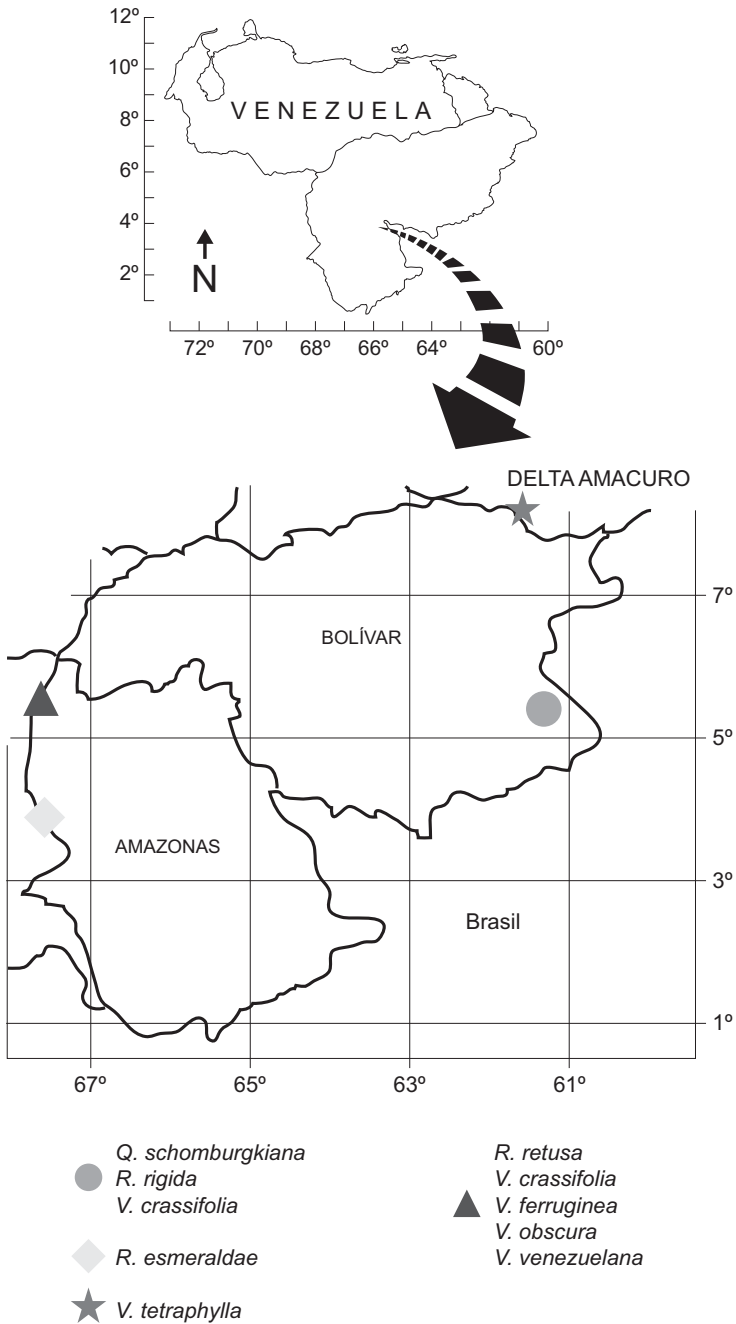
### Localidades de estudio

La investigación se llevó a cabo en localidades de los estados Amazonas, Bolívar y Delta Amacuro. En la Fig. 1 se presenta la ubicación geográfica de las localidades de estudio para las especies analizadas. En la Tabla 1 se indican las especies estudiadas y se resumen algunas características del ambiente.

### Fenología reproductiva y biología floral

Se hicieron observaciones de campo utilizando como referencia inicial la información fenológica de muestras del Herbario Nacional de Venezuela (VEN), lo cual permitió determinar momentos reproductivos de las poblaciones. Se registró la presencia o ausencia de floración y/o fructificación en 10 individuos por especie en cada una de las poblaciones. La periodicidad de las observaciones se presenta en la Tabla 2. Para comparar la intensidad de floración y fructificación se asignó el valor 3 cuando más de 70% de los individuos de la población se encontraba en fase reproductiva, el valor 2 entre 50 y 70%, 1 para menos de 30% y cero cuando todos los individuos estaban en fase vegetativa.

La biología floral se determinó usando como referencia a Ramírez *et al.* (1990), registrándose las siguientes observaciones de campo: 1- Color de las flores, guías de néctar y ejes de la inflorescencia, 2- Disposición de las flores en la inflorescencia, 3- Sincronía funcional de los sexos en la antesis, 4- Duración de la antesis (observaciones periódicas en un mínimo de 10 flores), 5- Recompensa ofrecida a los polinizadores (presencia de néctar, resina y/o polen), 6- Unidad de polinización, estableciéndola de acuerdo con la organización de las flores en la



**Fig. 1.** Ubicación geográfica de las localidades de estudio para las especies analizadas.

**Tabla 1.** Especies estudiadas, localidades y algunas características de las áreas de estudio.

Especies	Localidad	Coordenadas geográficas	Tipo de ambiente
<i>Vochysia tetraphylla</i> (Mey.) DC.	Sector Río Grande, Unidad de manejo forestal N° 2, Reserva Forestal Imataca, límites de los estados Delta Amacuro y Bolívar. Gran Sabana, carretera El Dorado-Santa Elena de Uairén, Parque Nacional Canaima, estado Bolívar: A orillas del río Kamá	8°6'35" Lat. N 61°41'24" Long. O	Vegetación arbustiva con inundación estacional, ambiente perturbado por explotación forestal, suelo arcilloso
<i>Qualea schomburgkiana</i> Warm.		5°28'15" Lat. N 61°16'07" Long. O	Vegetación arbustiva, escasa, suelo arenoso, rocoso
<i>Ruizterania rigida</i> (Stafl.) Marc.-Berti	A orillas del río Kawi	5°24'54" Lat. N 61°13'09" Long. O	Bosque de galería, suelo arenoso, rocoso, perturbado por actividad turística
<i>V. crassifolia</i> Warm.	A orillas de Quebrada Pacheco	5°09'37" Lat. N 61°05'59" Long. O	Vegetación arbustiva, gramínea, suelo arenoso, rocoso, perturbado por quemas y por la carretera
<i>R. esmeraldae</i> (Standl.) Marc.-Berti	Carretera a Santa Bárbara del Orinoco, a 12 km de San Fernando de Atabapo, estado Amazonas. Carretera Puerto Ayacucho-Samariapo, estado Amazonas	3°50' Lat. N 67°47' Long. O	Arbustal, suelo arenoso
<i>R. retusa</i> (Spruce ex Warm.) Marc.-Berti	Aproximadamente a 35 km de Puerto Ayacucho	5°20' Lat. N 67°45' Long. O	Borde de carretera, vegetación perturbada por establecimiento de poblados
<i>Vochysia crassifolia</i> Warm.	Entrada a la comunidad de Pinta ò, aproximadamente a 15 km de Puerto Ayacucho	5°15' Lat. N 61°15' Long. O	Borde de carretera, suelo rocoso, arenoso por actividad de poblaciones cercanas
<i>V. ferruginea</i> Mart.	Entrada a la comunidad de Pinta ò, aproximadamente a 15 km de Puerto Ayacucho	5°35' Lat. N 67°35' Long. O	Vegetación de galería, borde de carretera, vegetación perturbada por poblaciones cercanas
<i>V. obscura</i> Warm	Aproximadamente a 80 km de Puerto Ayacucho	5°15' Lat. N 67°40' Long. O	Vegetación de borde, perturbado por la carretera, suelo no rocoso
<i>V. venezuelana</i> Stafl.	Aproximadamente a 15 km de Puerto Ayacucho	5°20' Lat. N 67°40' Long. O	Vegetación boscosa en sabana, inundación estacional, suelo arenoso
	Campamento turístico Canturama, aproximadamente a 16 km de Puerto Ayacucho	5°5' Lat. N 67°46' Long. O	Vegetación de borde, perturbada por actividad turística, suelo no rocoso

inflorescencia y al comportamiento de los polinizadores, 7- Dimensiones florales en antesis ( $n = 30$ ), utilizando un vernier. La morfología de las inflorescencias se interpretó de acuerdo a Weberling (1989).

**Tabla 2.** Momentos de observación de la fenología reproductiva de las especies estudiadas.

Especies	Años de observación			
	1996	1997	1998	1999
<i>Qualea schomburgkiana</i>	agosto, diciembre	enero, abril, septiembre, diciembre	febrero, junio, septiembre	-
<i>Ruizterania esmeraldae</i>	-	-	enero, abril, diciembre	marzo
<i>R. retusa</i>	diciembre	abril, agosto	enero, abril, diciembre	marzo
<i>R. rigida</i>	agosto, diciembre	enero, abril, septiembre, diciembre	febrero, junio, septiembre	-
<i>Vochysia crassifolia</i> [GS]	agosto, diciembre	enero, abril, septiembre, diciembre	febrero, junio, septiembre	-
<i>V. crassifolia</i> [PA]	diciembre	abril, agosto	enero, abril, diciembre	marzo
<i>V. ferruginea</i>	diciembre	abril, agosto	enero, abril, diciembre	marzo
<i>V. obscura</i>	diciembre	abril, agosto	enero, abril, diciembre	marzo
<i>V. tetraphylla</i>	-	junio, noviembre, diciembre	febrero, marzo, junio, diciembre	-
<i>V. venezolana</i>	diciembre	abril, agosto	enero, abril, diciembre	marzo

GS = población Gran Sabana; PA = población Puerto Ayacucho

### Biología de polinización

La observación de los agentes visitantes a las flores se realizó a diferentes horas del día durante la antesis, por cuatro días consecutivos. Los insectos visitantes se capturaron con una malla de barrido y se determinaron la longitud del cuerpo, la presencia y/o ausencia de polen y su posición en el cuerpo del insecto. A fin de discriminar entre visitantes y polinizadores efectivos, se observó el comportamiento de los insectos en la flor, verificando si el lugar donde se encuentra la carga de polen hacía contacto con el estigma, y se comparó el polen encontrado en el cuerpo de los insectos con el de la especie de planta visitada. Los especímenes capturados fueron depositados en el Museo de Entomología de la Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay.

### Análisis de los datos

Los valores promedios de las variables relativas a las dimensiones florales fueron comparadas entre especies mediante un análisis de varianza de una vía (ANOVA) a un nivel de significancia de  $p < 0,05$ , utilizando el programa Statistics para Windows, versión 4.1. Del mismo modo, se comparó el largo promedio del cuerpo del polinizador de cada especie. Este programa también se utilizó para realizar el análisis de correlación entre el largo de la flor y el tamaño de los polinizadores. Previo al análisis, los datos fueron transformados para ajustarlos a una distribución normal.

## RESULTADOS

### Fenología reproductiva

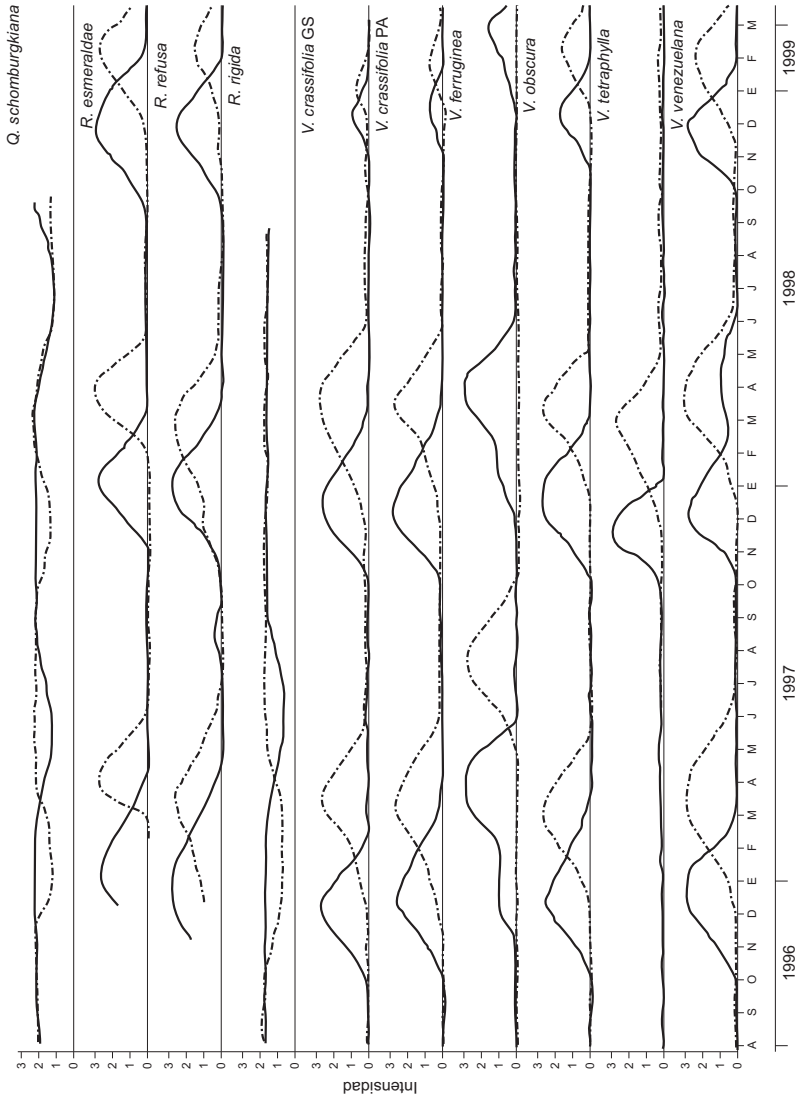
El comportamiento fenológico de las especies estudiadas se muestra en la Fig. 2. *R. rigida* y *Q. schomburgkiana* se caracterizaron por presentar yemas florales, flores abiertas, frutos maduros e inmaduros durante los dos años y medio de estudio con un número relativamente bajo de inflorescencias por individuo y, por lo general, una sola flor abierta por inflorescencia. Durante el tiempo de observación se detectaron en variaciones en cuanto a la cantidad de individuos con yemas, flores abiertas y frutos inmaduros y/o maduros.

En el resto de las especies el proceso reproductivo es estacional, en la mayoría la floración comenzó en noviembre y finalizó en enero. La fructificación y la liberación de diásporas ocurrió entre marzo y abril (Fig. 2). *V. ferruginea* se encontró en floración en abril de 1997 y marzo-abril de 1998, liberando las semillas hacia el mes de agosto. El período de mayor floración de este grupo de especies se caracterizó por mostrar cerca de 90% de los individuos de la población en etapa reproductiva, varias inflorescencias por individuo, inflorescencias con muchas flores, botones florales coloreados y/o varias flores abiertas. La abundancia de yemas florales permite señalar que la floración (desde que son visibles las yemas florales hasta que se han desarrollado en flores) puede durar aproximadamente entre mes y medio y dos meses. Algunos individuos de *R. retusa* y *V. venezolana* florecieron en abril de 1998 (fuera del período de mayor floración), considerándose este evento como escaso.

### Morfología de las inflorescencias

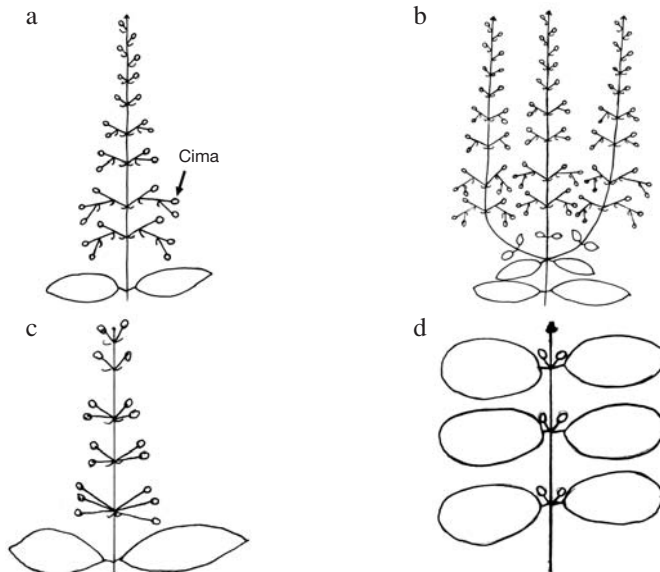
Las inflorescencias de las especies estudiadas están formadas por unidades cimosas organizadas en un eje de crecimiento indeterminado (tirso). Las cimas muestran el mayor número de flores en la región basal del eje y el menor hacia la región apical (Fig. 3a-c). En algunas especies de *Vochysia* se pueden originar ejes secundarios del eje principal (Fig. 3b). La floración en cada cima y/o en cada rama comienza de abajo (base) hacia arriba (ápice) pudiéndose encontrar flores abiertas a diferentes niveles de la inflorescencia. En la base de estas inflorescencias se observan hojas asimiladoras, que disminuyen de tamaño hacia el ápice (Fig. 3b). En *R. retusa* el tamaño de las hojas de la inflorescencia fue, la mayoría de las veces, similar al tamaño de las hojas asimiladoras (Fig. 3d).

En las especies estudiadas las inflorescencias son laterales y/o terminales. En *Qualea schomburgkiana* y en las especies de *Ruizterania* el eje de las cimas se ha reducido por lo que las flores nacen en un mismo punto, de manera que la inflorescencia tiene apariencia racemosa (Fig. 3c), siendo la flor del centro la primera en abrir. En *Q. schomburgkiana*, *R. esmeraldae* y *R. rigida* el eje de la inflorescencia puede morir después de finalizado el período reproductivo. En *R. retusa* la inflorescencia se forma en una unidad de crecimiento fértil, constituida por dos a tres nudos en los cuales se observa una flor en la axila de cada hoja (Fig. 3d); posteriormente, continúa su crecimiento vegetativo.



**Fig. 2.** Intensidad de floración y fructificación de las poblaciones estudiadas de Vochysiaceae. — = Floración; - - - = Fructificación; GS = población Gran Sabana; PA = población Puerto Ayacucho.

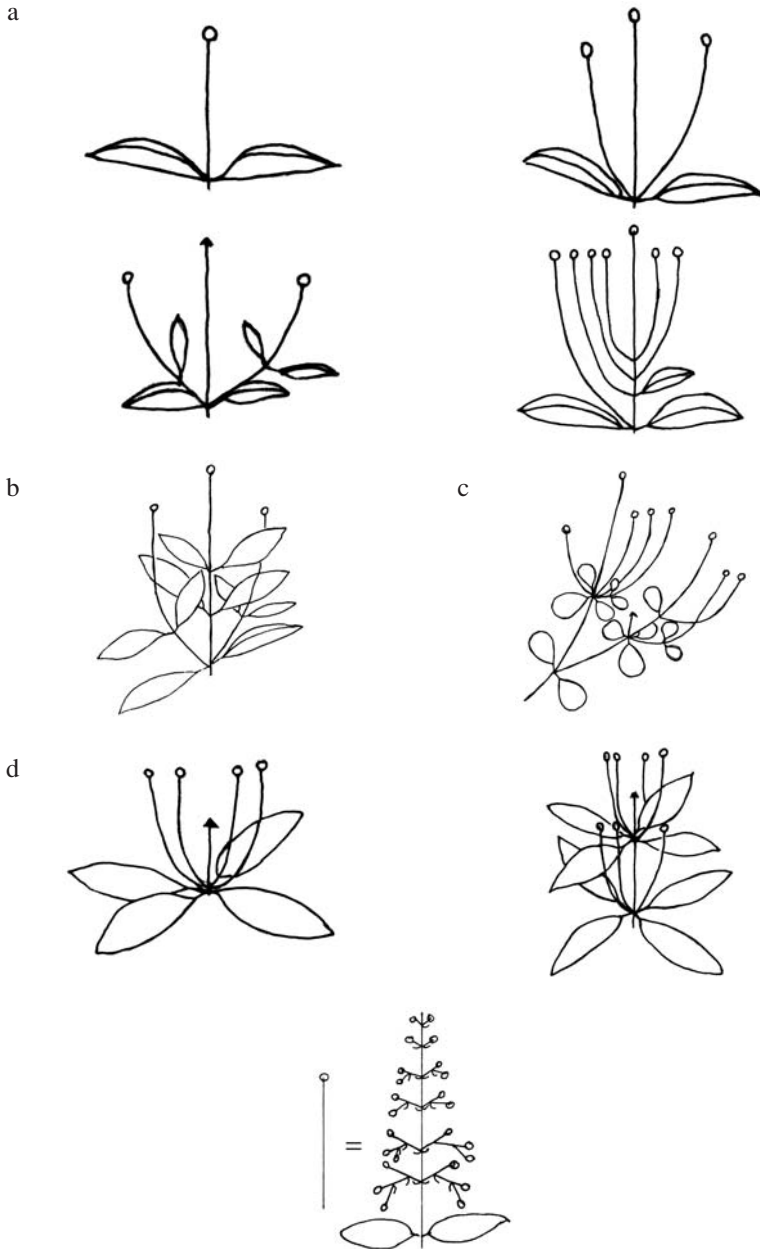




**Fig. 3.** Esquemas de las inflorescencias en Vochysiaceae. **a-b.** *Vochysia*. **c.** *Qualea* y *Ruizterania*. **d.** *R. retusa*.

Las inflorescencias de las especies estudiadas de *Vochysia* están formadas por uno o varios ejes verticales similares, que alcanzan prácticamente la misma altura (Fig. 4a-d). En ambas poblaciones de *V. crassifolia* el eje principal presenta una región de ramificación donde surgen ramas floríferas decusadas hasta aproximadamente un tercio del largo total (Fig. 4a). En la misma planta también se pueden encontrar inflorescencias no ramificadas. En *V. obscura*, *V. venezolana* y *V. tetraphylla* la inflorescencia está formada por un sólo eje sin ramificación (Fig. 4b, c, d). En *V. obscura* y *V. venezolana* son terminales de ramas muy cercanas entre sí (Fig. 4b, c) y en *V. tetraphylla* son laterales, y se forman hasta cuatro por nudo en hojas apicales (Fig. 4d); en esta última especie predominan las inflorescencias en un sólo nudo de cada rama, aunque algunas veces se pueden encontrar en dos nudos contiguos.

El largo promedio de las inflorescencias se muestra en la Tabla 3. Las más largas fueron las de *V. venezolana*, *V. crassifolia* (población Puerto Ayacucho) y *V. obscura*; las más cortas fueron las de *Q. schomburgkiana*, *R. esmeraldae* y *R. retusa*, siendo esta diferencia estadísticamente significativa ( $F_{(11,323)} = 134,07$ ,  $p = 0,01$ ). Igualmente, se encontró variación significativa en el número de flores abiertas por inflorescencia por día entre las especies ( $F_{(10,283)} = 41,42$ ,  $p = 0,01$ ) (Tabla 3). La menor cantidad de flores abiertas por inflorescencia se encontró en *Qualea* y *Ruizterania*. Las inflorescencias de las especies estudiadas de *Vochysia* presentaron una cantidad intermedia de flores abiertas por día.



**Fig. 4.** Esquemas de inflorescencias de *Vochysia*. **a.** *V. crassifolia*. **b.** *V. obscura*. **c.** *V. venezolana*. **d.** *V. tetraphylla*. Eje terminado en círculo representa inflorescencia y en flecha crecimiento vegetativo del tallo.

**Tabla 3.** Atributos de inflorescencias y flores de las especies estudiadas de Vochysiaceae.

Especie	Inflorescencia			Flor			Hercogamia vertical (cm) $\bar{X}$ (DE) n
	Largo (cm) $\bar{X}$ (DE) n	Nº flores abiertas x día $\bar{X}$ (DE) n	Color	Aroma	Hora antesis (h)	Longevidad en horas	
<i>Q. schomburgkiana</i>	5,92 (2,03) 31	1,19 (0,40) 26	Blanco, amarillo, rojo vino	Si	4:30-6:00	15	0,41 (0,16) 26
<i>R. esmeraldae</i>	6,48 (2,01) 26	1,23 (0,50) 30	Blanco, amarillo, rosado	Si	5:30-6:00	15	0,43 (0,20) 15
<i>R. retusa</i>	2,57 (1,22) 25	1,09 (0,29) 22	Blanco, amarillo, rosado	Si	5:00-6:00	13	0,36 (0,43) 12
<i>R. rigida</i>	10,63 (3,66) 30	1,23 (0,43) 30	Blanco, amarillo, rojizo	Si	5:00-6:00	15	0,33 (0,25) 11
<i>V. crassifolia</i> [GS]	13,43 (3,20) 30	3,68 (1,37) 19	Amarillo	Intenso	8:00-9:00	24	0,0
<i>V. crassifolia</i> [PA]	24,26 (7,27) 30	4,04 (1,49) 23	Amarillo	Intenso	6:00-7:00	12	0,0
<i>V. ferruginea</i>	24,26 (7,27) 30	-	Amarillo	Si	6:00	12	0,0
<i>V. obscura</i>	18,28 (4,52) 25	3,95 (1,94) 23	Amarillo	No	7:00-8:00	12	0,0
<i>V. tetraphylla</i>	13,55 (2,63) 30	3,20 (1,44) 24	Amarillo	Si	6:00	12	0,0
<i>V. venezuelana</i>	32,63 (9,80) 35	3,96 (1,44) 33	Amarillo	No	6:00-6:30	12	0,0
	$F_{(11,323)} = 134,07$ $p = 0,001$	$F_{(10,283)} = 41,42$ $p = 0,001$					$F_{(3,103)} = 3,5173$ $p = 0,0098$
							$F_{(4,102)} = 65,71$ $p = 0,001$

GS = población Gran Sabana; PA = población Puerto Ayacucho; Mn = distancia mínima entre el estigma y la presentación del polen en el estilo, justo debajo del estigma. Para todas las especies de *Vochysia* la desviación estándar es cero y el número de observaciones (n) es de 50;  $\bar{X}$  = media; DE = desviación estándar

### Atributos florales

Las flores tienen como rasgo característico cáliz gamosépalo con cinco lóbulos, uno de ellos más desarrollado, forma un espolón, se prolonga hacia delante y envuelve al resto de los verticilos florales en la yema.

Se encontraron dos modos de antesis; uno en las flores de las especies de *Qualea* y *Ruizterania*, donde el sépalo más grande se separa y deja al descubierto al pétalo, que comienza a desplegarse hasta quedar completamente distendido, y el estambre se ubica al lado del estilo (presentación primaria de polen). El otro, en las flores de *Vochysia*, en las que el sépalo mayor, mientras se va desplegando, se inclina hacia atrás y rompe en la base el filamento estaminal; al finalizar la antesis quedan expuestos los pétalos, el estilo y el estambre con la antera dehiscente adosada al estilo; posteriormente, el estambre cae dejando todo el polen en la parte superior del estilo, exhibiendo un tipo de presentación secundaria de polen.

En el momento de la antesis, las flores de las especies estudiadas tenían abundante néctar en el espolón, la antera dehiscente y el estigma receptivo (adicogamia). El néctar es la recompensa más importante, se ubica en el espolón; sin embargo, se observaron algunos insectos que usaban además, el polen. La antesis de las flores es diurna, en horas de la mañana (4:30-8:00 h), y la longevidad en general es de aproximadamente 12-15 horas, con la excepción de *V. crassifolia*, población Gran Sabana, en la que alcanza 24 h (Tabla 3).

En *Q. schomburgkiana* la distensión completa del pétalo ocurre entre 4:30 y 6:00 h. Las flores muestran signos de marchitez aproximadamente a las 18:00 h, evidenciados por la aparición de manchas marrón oscuro en el pétalo, posteriormente éste se arruga, los bordes se tocan y forma una capucha que persiste por varios días en la planta hasta desprenderse. La antesis de las tres especies de *Ruizterania* ocurre entre las 5:30-6:00 h, y la marchitez se detecta por la aparición de manchas marrones en el pétalo, el cual permanece distendido hasta la caída, al día siguiente. Las poblaciones de *Vochysia* presentaron algunas diferencias en la hora de la apertura floral. Así, en la población de *V. crassifolia* de Puerto Ayacucho la antesis ocurrió más temprano (6:00-7:00 h) que en la población de la Gran Sabana (8:00-9:00 h).

En las especies estudiadas de *Vochysia*, los pétalos se desprenden aproximadamente a las 16:00 h, momento para el cual los polinizadores han removido todo el polen del estilo, con la excepción de *V. crassifolia* población Gran Sabana, en cuyas flores se pudo encontrar polen a la mañana siguiente.

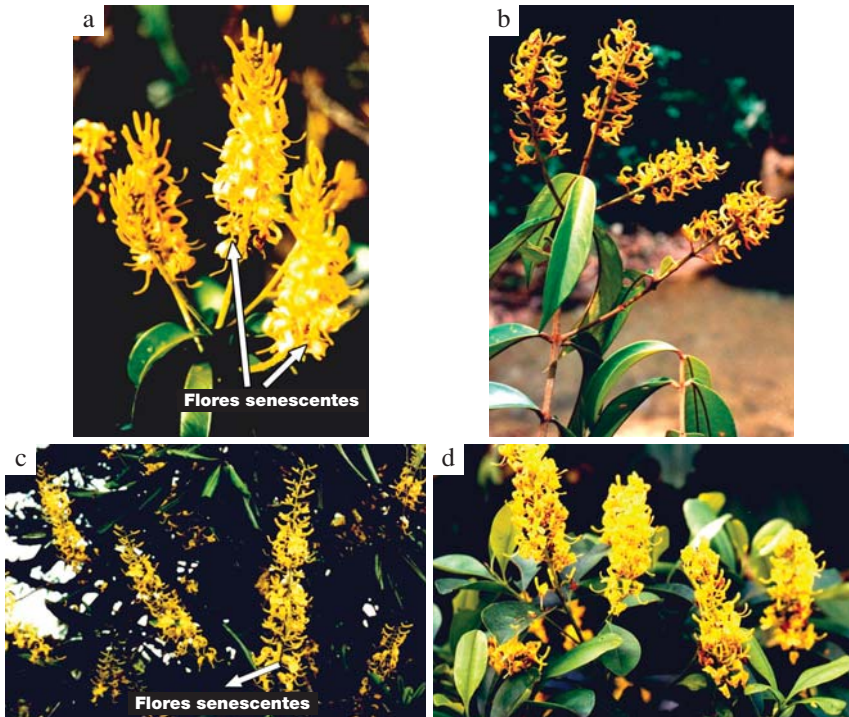
Los colores de las flores de las especies analizadas se indican en la Tabla 3. *Q. schomburgkiana*, *R. rigida*, *R. esmeraldae* (Fig. 5a, b, c) y *R. retusa* exhiben guías de néctar en el centro del pétalo, con tonos amarillos y anaranjados y orientadas hacia la base de la flor. El estambre y el estilo son verde pálido, en *R. retusa* y en *R. rigida* pueden mostrar tonos rosados. En las especies de *Vochysia* las yemas florales y las flores abiertas son completamente amarillas (Fig. 6).

La presencia de aroma es característica de las flores de las especies estudiadas, con la excepción de *V. obscura* y *V. venezolana*. El aroma es dulce y agrada-



**Fig. 5.** Flores e inflorescencias. **a.** *Qualea schomburgkiana* con flores senescentes. **b.** *Ruizterania rigida*. **c.** *R. esmeraldae*, se muestran flores enantiostílicas.

ble; en *V. ferruginea* y *V. tetraphylla* recuerda el olor del azúcar en cocción o la miel. En *Q. schomburgkiana*, las especies de *Ruizterania*, *V. ferruginea* y *V. tetraphylla* el aroma se percibe en la corola; en ambas poblaciones de *V. crassifolia* se detectó aroma en el sépalo espolonado, incluso en yemas florales próximas a la antesis. Los aromas más intensos fueron registrados en las flores de *Q. schomburgkiana*, *R. esmeraldae* *R. retusa*, *R. rigida* y *V. crassifolia*.



**Fig. 6.** Inflorescencias y flores de especies de *Vochysia*. **a.** *V. crassifolia* (población Gran Sabana). **b.** *V. ferruginea*. **c.** *V. venezolana*. **d.** *V. obscura*. Foto c: Cortesía de Ricarda Riina.

En todas las especies las flores senescentes pueden permanecer por varios días en las inflorescencias; esta característica es más marcada en individuos del género *Vochysia*. En las flores de las tres especies de *Ruizterania*, al día siguiente de la antesis, el estilo se estira y se curva en la zona apical dejando el estigma hacia abajo y se torna blanquecino. En *R. rigida* el filamento del estambre se torna rosado intenso y puede estar algunos días en la flor fertilizada. El pétalo senescente puede permanecer en la flor hasta el segundo día de la antesis y luego se desprende.

En las especies de *Vochysia* las flores senescentes pueden mantenerse en la flor por varios días sin cambios de color (Fig. 6), excepto en *V. crassifolia* que puede exhibir una mancha blanca en el sépalo mayor, y en *V. tetraphylla* donde el espolón se torna marrón con tonos rojizos. Al día siguiente de la apertura, las flores senescentes se pueden diferenciar de las flores en antesis, debido a que las primeras se observan más inclinadas hacia abajo (*V. tetraphylla*) y además porque el estilo se torna marcadamente más curvo a medida que pasan los días (*V. crassifolia*, *V. obscura* y *V. venezolana*).

### Morfología floral

En las especies de *Vochysia* las flores tienen un sólo plano de simetría (monosimétricas, zigomorfas), mientras que en las de *Qualea* y *Ruizterania* son asimétricas, esto último por encontrarse el estambre fuera del plano de simetría y, además, por torsión de la corola con respecto al cáliz.

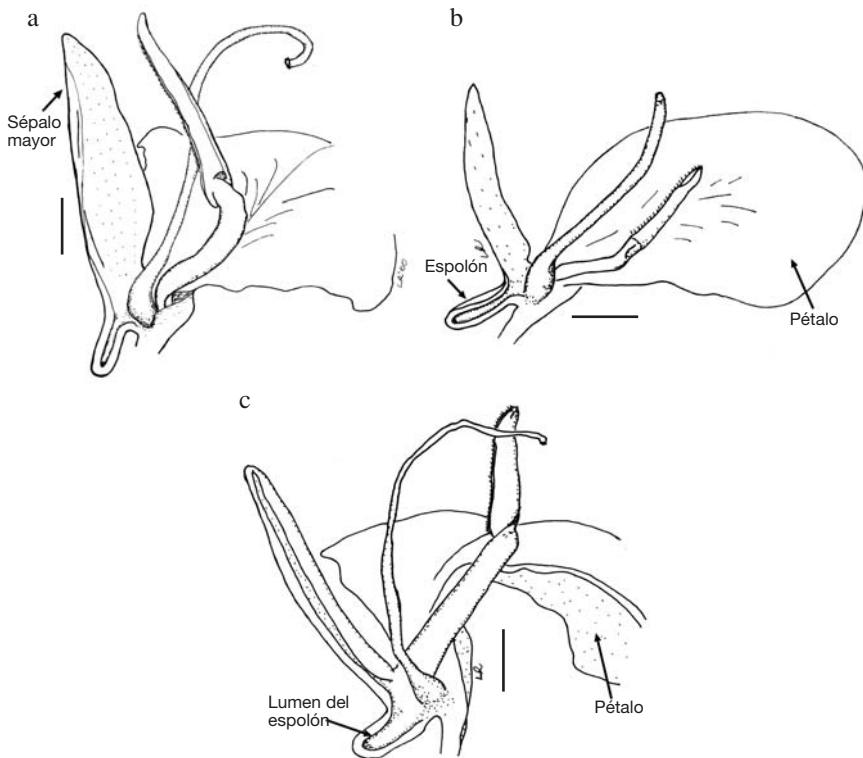
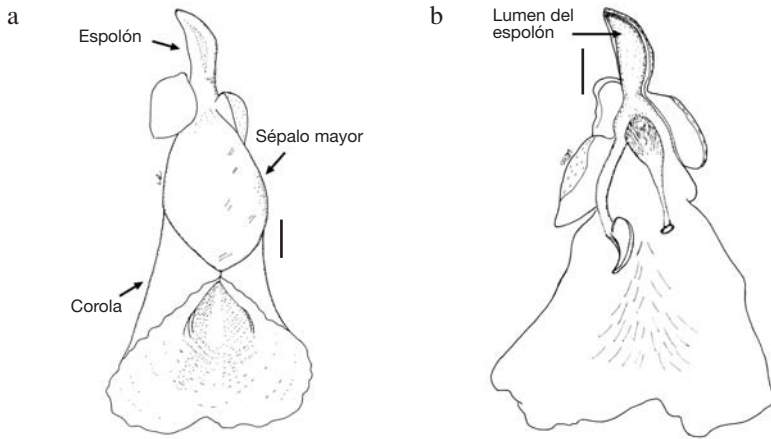
El sépalo mayor de *Q. schomburgkiana* presenta consistencia membranosa y está orientado de manera cóncava hacia la corola, el espolón es recto con una pequeña curvatura y está orientado hacia arriba (Fig. 7a, b). En las especies de *Ruizterania* el sépalo mayor es recto, canaliculado y se encuentra orientado de manera oblicua hacia afuera y es más agudo en su extremo distal (Fig. 8). El espolón es recto con una curvatura en el ápice y es más ancho en *R. esmeraldae* que en las demás. En las especies de *Vochysia* el sépalo mayor es canaliculado, encorvado, petaloideo, orientado hacia afuera y más largo que los pétalos (Fig. 9a, c, e, g, i). El espolón es curvo hacia arriba en *V. crassifolia* (Fig. 9a, b) y en *V. ferruginea* (Fig. 9c, d), recto lateral en *V. obscura* (Fig. 9e, f) y recto hacia arriba en *V. tetraphylla* (Fig. 9g, h) y en *V. venezolana* (Fig. 9i, j).

La corola de *Q. schomburgkiana* tiene un pétalo obcordado y forma un pseudotubo (Fig. 7a), en las especies de *Ruizterania* es orbiculado, como una plataforma enfrente del sépalo modificado (Fig. 8). Las especies de *Vochysia* presentan tres pétalos ubicados en la base del estilo (Fig. 9), de los cuales los dos laterales son del mismo tamaño y menores que el pétalo central.

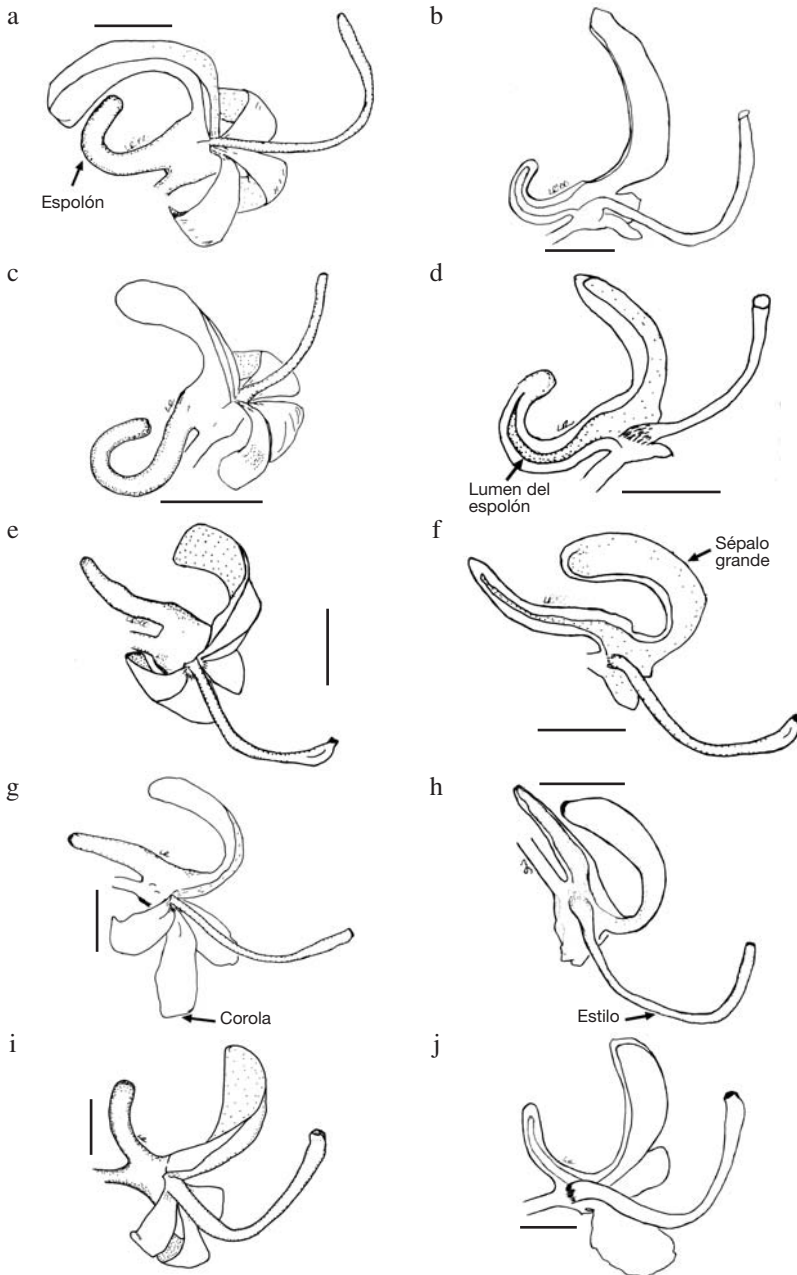
En *Q. schomburgkiana* el estambre y el estilo están inclusos dentro de la corola y alcanzan la misma altura pero se separan espacialmente en el plano horizontal (hercogamia) (Fig. 7b). En las especies de *Ruizterania* el estilo se aleja del estambre y se curva distalmente, manteniendo separado el estigma de la antera tanto en el plano horizontal como en el vertical. La antera forma un ángulo entre 60 y 90° con el filamento y está orientada hacia el pétalo (Fig. 8).

La cuantificación de la hercogamia de estas especies se presenta en la Tabla 3. Los mayores valores de hercogamia horizontal se encontraron en *Q. schomburgkiana* y *R. esmeraldae*; sin embargo, no son estadísticamente diferentes a la hercogamia encontrada en *R. retusa* y *R. rigida*. Las especies de *Ruizterania* mostraron además, hercogamia vertical cuyo valor fue mayor y estadísticamente diferente en *R. rigida* (Tabla 3). Estas especies hercógamas son también enantiomórficas, particularmente enantiofilicas, debido a que en algunas flores el estilo está del lado derecho y en otras del lado izquierdo. Ambos morfos se pueden encontrar en el mismo individuo, e incluso en la misma inflorescencia. En *Q. schomburgkiana* y *R. rigida* se determinó que los morfos florales se encuentran en proporción 1:1 en la población.

En algunas de las especies de *Vochysia* estudiadas, el estilo se curva y es más ensanchado en la región apical, esto es particularmente más acentuado en *V. obscura* y *V. venezolana* (Fig. 9f, j). La distancia entre el polen y el estigma en las especies de *Vochysia* es mínima, debido a la deposición del primero en la región apical del estilo durante la antesis de la flor.







**Fig. 9.** Esquemas de flores de *Vochysia*. **a-b.** *V. crassifolia*. **c-d.** *V. ferruginea*. **e-f.** *V. obscura*. **g-h.** *V. tetraphylla*. **i-j.** *V. venezuelana*. A la derecha corte longitudinal, mostrando el lumen del espolón. Escala = 0,5 cm.

### Dimensiones florales

Las dimensiones florales largo, ancho, profundidad, así como largo y ancho del espolón se detallan en la Tabla 4. Las más grandes y profundas son las de *Q. schomburgkiana*. El análisis de varianza determinó que existen diferencias significativas en cuanto a las dimensiones florales entre las especies. Cabe destacar que entre las dos poblaciones de *V. crassifolia*, no existen diferencias significativas respecto al largo y ancho de la flor, pero sí en cuanto a la profundidad de la flor y largo del espolón (Tabla 4).

**Tabla 4.** Dimensiones florales de las especies estudiadas de Vochysiaceae.

Especie	Flor			Espolón	
	Largo	Ancho	Profundidad	Largo	Ancho
	$\bar{X}$ (DE) n	$\bar{X}$ (DE) n	$\bar{X}$ (DE) n	$\bar{X}$ (DE) n	$\bar{X}$ (DE) n
<i>Q. schomburgkiana</i>	5,93 (0,38) 31	4,02 (0,49) 27	1,48 (0,13) 31	0,98 (0,11) 30	0,40 (0,10) 31
<i>R. esmeraldae</i>	2,99 (0,37) 20	3,72 (0,73) 20	0,86 (0,11) 30	0,60 (0,84) 30	0,36 (0,07) 30
<i>R. retusa</i>	2,99 (0,52) 26	3,66 (0,68) 26	0,98 (0,22) 30	0,68 (0,09) 30	0,24 (0,04) 30
<i>R. rigida</i>	3,39 (0,33) 30	3,33 (0,52) 30	0,94 (0,12) 30	0,64 (0,08) 30	0,28 (0,05) 30
<i>V. crassifolia</i> GS	2,35 (0,26) 30	1,95 (0,46) 19	0,71 (0,11) 25	0,47 (0,06) 20	0,13 (0,02) 30
<i>V. crassifolia</i> PA	2,45 (0,19) 20	1,76 (0,33) 20	0,80 (0,75) 30	0,54 (0,06) 30	0,15 (0,02) 30
<i>V. ferruginea</i>	1,50 (0,12) 20	1,49 (0,20) 18	0,72 (0,18) 20	0,51 (0,07) 30	0,12 (0,02) 30
<i>V. obscura</i>	1,86 (0,19) 20	1,55 (0,17) 10	1,08 (0,11) 25	0,83 (0,13) 25	0,15 (0,02) 30
<i>V. tetraphylla</i>	2,33 (0,20) 30	1,64 (0,49) 30	0,98 (0,75) 30	0,78 (0,05) 30	0,17 (0,01) 30
<i>V. venezolana</i>	2,34 (0,27) 30	2,42 (0,31) 29	1,12 (0,13) 30	0,84 (0,08) 30	0,25 (0,03) 30
	$F_{(12,324)} = 465,21$	$F_{(12,296)} = 170,52$	$F_{(12,348)} = 80,48$	$F_{(12,353)} = 136,12$	$F_{(12,363)} = 144,4$
p	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01

Medidas en cm.  $\bar{X}$  = media; DE = desviación estándar; GS = población Gran Sabana; PA = población Puerto Ayacucho

### Biología de polinización

Las especies estudiadas se observó diversidad de agentes florales, principalmente en horas de la mañana. Los agentes visitantes para cada especie de planta se presentan en la Tabla 5 y se indica el estatus de polinizador o visitante de acuerdo a su comportamiento en la flor.

**Tabla 5.** Algunas características de los visitantes florales de las especies de Vochysiaceae estudiadas.

Especie	Visitantes florales			Largo promedio del polinizador (cm)
	ORDEN	Largo (cm)	Estatus	
	Familia Especie			
<i>Q. schomburgkiana</i>	HYMENOPTERA			
	Apidae			
	<i>Euglossa</i> sp. 1	1,0	p	1,28

Tabla 5. Continuación...

Especie	Visitantes florales			Largo promedio del polinizador (cm)	
	ORDEN	Largo (cm)	Estatus		
	Familia Especie				
		<i>Euglossa</i> sp. 2 ( <i>Euglossa</i> )	1,1	p	
		<i>Euglossa</i> sp. 3	1,1	p	
		<i>Euglossa</i> sp. 4 ( <i>Glossura</i> )	0,9	p	
		<i>Euglossa</i> sp. 5	1,2	p	
		<i>Eulaema</i> ( <i>Apeulaema</i> ) <i>nigrita</i>	1,7	p	
		<i>Eulaema</i> ( <i>Eulaema</i> ) <i>quadrifasciata</i>	2,0	p?	
		<i>Trigona</i> ( <i>Trigona</i> ) <i>corvina</i>	0,6	v	
		LEPIDOPTERA			
		Especie 3 NI	1,3	v	
<i>R. esmeraldae</i>		HYMENOPTERA			
		Anthophoridae			
		<i>Epicharis</i> sp. 1	1,8	p	2,03
		<i>Bombus</i> sp.	2,1	p	
		<i>Bombus medius</i>	2,2	p	
		Apidae			
		<i>Paratrigona</i> sp. 1	0,3	v	
		<i>Paratrigona impunctata</i>	0,4	v	
		<i>Trigona</i> sp. 1	0,6	v	
<i>R. retusa</i>		HYMENOPTERA			
		Anthophoridae			2,0
		<i>Centris</i> ( <i>Melacentris</i> ) <i>dimidiata</i>	2,0	p	
		Apidae			
		<i>Trigona</i> sp. 1	0,6	v	
		Halictidae			
		<i>Augochloropsis</i> sp.	0,7	v	
		Vespidae			
		<i>Myschocyttarus</i> sp.	1,2	v	
<i>R. rigida</i>		HYMENOPTERA			
		Anthophoridae			1,42
		<i>Epicharis</i> sp. 1	1,8	p	
		Apidae			
		<i>Euglossa ignita</i>	1,0	p	
		<i>Euglossa</i> sp. 1	1,1	p	
		<i>Euglossa</i> sp. 4	1,0	p	
		<i>Euglossa</i> sp. 5	1,3	p	
		<i>Eulaema</i> ( <i>Apeulaema</i> ) <i>nigrita</i>	1,7	p	
		<i>Eulaema</i> ( <i>Eulaema</i> ) <i>quadrifasciata</i>	2,5	p	
		<i>Melipona</i> sp. 1	1,0	p	
		Aves*			
		Colibrí	NM	v	
<i>V. crassifolia</i> [GS]		HYMENOPTERA			
		Anthophoridae			1,52

Tabla 5. Continuación...

Especie	Visitantes florales		Largo (cm)	Estatus	Largo promedio del polinizador (cm)
	ORDEN	Familia			
<i>V. crassifolia</i> [PA]		Especie			
		<i>Ceratina</i> sp. 1	1,0	p	
		Apidae			
		<i>Euglossa</i> sp. 1	1,0	p	
		<i>Eulaema (Apeulaema) nigrita</i>	1,9	p	
		Halictidae			
		<i>Augochloropsis</i> sp.	0,7	p	
		Scoliidae			
		<i>Campsomeris</i> sp.	3,0	p	
		LEPIDOPTERA			
		Especie 4 NI	1,3	v	
		Especie 5 NI	4,0	v	
		HYMENOPTERA			
		Anthophoridae			1,69
		<i>Centris</i> sp. 1	1,2	p	
	<i>Centris</i> sp. 2	2,0	p		
	<i>Centris</i> sp. 3	1,0	p		
	<i>Centris</i> sp. 4	2,3	p		
	<i>Xylocopa</i> sp. 1	2,7	p		
	<i>Xylocopa</i> sp. 2	3,3	p		
	<i>Xylocopa fimbriata</i>	3,0	p		
	Apidae				
	<i>Apis mellifera</i>	1,0	p		
	<i>Melipona</i> sp. 2	1,0	p		
	<i>Paratrigona impunctata</i>	0,4	p		
	<i>Trigona</i> sp. 1	0,7	v		
	Halictidae				
	<i>Augochloropsis</i> sp.	0,7	p		
	Vespidae				
	<i>Brachygastra moebiana</i>	0,6	v		
	<i>Polybia</i> sp. 1	1,6	v		
	<i>Polybia</i> sp. 2	0,8	v		
	DIPTERA				
	Calliphoridae	0,8	v		
<i>V. ferruginea</i>		HYMENOPTERA			
		Anthophoridae			1,72
		<i>Centris</i> sp. 1	1,2	p	
		<i>Epicharis (Haploepicharis) fasciata</i>	2,2	p	
		<i>Paratetrapedia</i> sp.	0,7	p	
		<i>Xylocopa</i> sp. 2	3,2	p?	
		<i>Xylocopa</i> sp. 3	2,3	p	
		Apidae			
		<i>Trigona williana</i>	0,7	p	

Tabla 5. Continuación...

Especie	Visitantes florales			Largo promedio del polinizador (cm)
	ORDEN Familia Especie	Largo (cm)	Estatus	
<i>V. obscura</i>	Vespidae			
	<i>Polystes</i> sp. 1	2,0	v	
	HYMENOPTERA			
	Anthophoridae			1,26
	<i>Xylocopa</i> sp. 2	3,2	p	
	<i>Xylocopa</i> sp. 3	2,0	p	
	Apidae			
	<i>Paratrigona</i> sp. 1	0,4	p	
	<i>Trigona</i> sp. 1	0,6	p	
	<i>Trigona</i> sp. 2	0,7	p	
<i>V. tetraphylla</i>	Halictidae			
	<i>Augochloropsis</i> sp.	0,7	p	
	Vespidae			
	<i>Brachygastra</i> sp.	0,7	v	
	Syrphidae		v	
	HYMENOPTERA			
	Anthophoridae			1,1
	<i>Epicharis</i> sp. 1	2,0	p	
	<i>Ceratina (Calloceratina) chloris</i>	1,1	p	
	<i>Xylocopa (Megaxylocopa) frontalis</i>	2,5	p	
<i>V. venezolana</i>	Apidae			
	<i>Paratrigona impunctata</i>	0,4	p	
	<i>Nanotrigona mellaria</i>	0,5	p	
	<i>Trigona</i> sp. 1	0,5	p	
	<i>Trigona williana</i>	1,0	p	
	Halictidae			
	<i>Augochloropsis</i> sp.	0,8	p	
	Vespidae			
	<i>Polybia</i> sp. 1	0,8	v	
	LEPIDOPTERA			
Especie 6 NI	1,0	v		
Aves*				
Colibrí 1	--	v		
Colibrí 2	--	v		
<i>V. venezolana</i>	HYMENOPTERA			
	Anthophoridae			1,6
	<i>Centris</i> sp. 1	1,4	p	
	<i>Centris</i> sp. 2	2,0	p	
	<i>Centris</i> sp. 4	2,3	p	
	<i>Centris (Melacentris) dimidiata</i>	2,0	p	
<i>Epicharis</i> sp. 2	1,7	p		

Tabla 5. Continuación...

Especie	Visitantes florales		Largo promedio del polinizador (cm)
	ORDEN Familia Especie	Largo (cm) Estatus	
	<i>Epicharis</i> sp. 3	1,6 p	
	<i>Xylocopa</i> sp. 2	3,2 p	
	Apidae		
	<i>Trigona</i> sp. 1	0,7 p	
	<i>Trigona williana</i>	0,8 p	
	Halictidae		
	<i>Augochloropsis</i> sp.	0,7 p	
	Sphecidae		
	<i>Sphex</i> sp.	2,3 v	
	Vespidae		
	<i>Polybia</i> sp. 2	0,8 v	
	LEPIDOPTERA		
	Especie 7 NI	0,8 v	

p = polinizador; v = visitante; GS = población Gran Sabana; PA = población Puerto Ayacucho;

\* corresponde a la categoría de Clase; NM = no medido; NI = no identificada

*Q. schomburgkiana* y *R. rigida* son polinizadas por varias especies de *Euglossa*, las cuales se detectaron visitando las flores en casi todos los períodos de observación (Tabla 6). Dichas abejas comienzan a llegar a las flores con mayor frecuencia entre las 7:30-10:00 h y aún más temprano cuando el día está soleado, y en menor cantidad al mediodía y en la tarde. Estas abejas fueron observadas en diferentes meses del año, pero su frecuencia fue relativamente baja (3 a 5 visitas en la mañana), con días sin visitas. Las especies de abejorros *Eulaema nigrita* y *E. quadrifasciata* se pudieron ver desde las 6:30 h en varias flores, sobre todo en ramas. Estos apídes no se observaron en agosto de 1996, enero de 1997 y junio de 1998 (Tabla 6).

Un lepidóptero visitó las flores de *Q. schomburgkiana* desde las 5:45 h, y se retiraba con la luz del sol (6:30 h), pudiendo persistir por más tiempo en días nublados (7:30 h). Esta mariposa busca el néctar desde el exterior de la flor debido a que su tamaño, un poco mayor que el diámetro del pseudotubo, no favorece el contacto con la antera ni con el estigma; no se encontró polen de esta planta depositado en su cuerpo.

Las especies de abejorros *Bombus medius*, *Epicharis* sp. 1 y *Centris (Melacentris) dimidiata*, y las abejas *Augochloropsis* sp., *Trigona* sp. 1, *Paratrigona* sp. 1 y *Paratrigona impunctata* (Tabla 5) visitaron a *R. esmeraldae* y *R. retusa* desde las 7:00 h. Los abejorros acuden continuamente a las flores y van de una flor a otra. Sin embargo, no se detectó más de un ejemplar en una planta y hubo intervalos de tiempo donde no se observaron visitas a flores de varios individuos cercanos.

Las especies de *Vochysia* presentaron mayor diversidad de visitantes y frecuencia de visitas que las demás *Vochysiaceae* estudiadas, incluso sobre una mis-

**Tabla 6.** Visitantes y polinizadores de *Qualea schomburgkiana* y *Ruizterania rigida* en diferentes épocas durante dos años.

Especie	1996			1997			1998		
	Agosto	Enero	Mayo	Septiembre	Febrero	Junio	Septiembre		
<i>Q. schomburgkiana</i>	<i>Trigona</i> sp.	<i>Trigona corvina</i>	<i>Euglossa</i> sp. 3	<i>Trigona</i> sp.	<i>Eulaema nigrita</i>	No se	<i>Eulaema nigrita</i>		
	<i>Euglossa</i> sp. 1	Lepidoptera	<i>Euglossa</i> sp. 4	<i>Euglossa</i> sp. 3	<i>Euglossa</i> sp. 3	observaron	<i>Euglossa</i> sp. 4		
		Especie 3 NI	Lepidoptera	<i>Eulaema</i>		visitantes			
		<i>Euglossa</i> sp. 2	Especie 3 NI	<i>quadrifasciata</i>					
		<i>Euglossa</i> sp. 3	Abejorro NI						
<i>R. rigida</i>	<i>Trigona</i> sp.	<i>Euglossa ignita</i>	<i>Euglossa</i> sp. 3	<i>Melipona</i> sp.1	<i>Eulaema nigrita</i>	<i>Trigona</i> sp. 1	<i>Eulaema nigrita</i>		
	<i>Euglossa</i> sp. 1	<i>Euglossa</i> sp. 1	<i>Euglossa</i> sp. 4	<i>Eulaema nigrita</i>	<i>Eulaema</i>	Colibrí NI	<i>Epicharis</i> sp.		
	Colibrí NI	<i>Melipona</i> sp. 1	Abejorro NI	<i>Euglossa</i> sp. 3	<i>quadrifasciata</i>				
					Abejorro NI				

NI = no identificado

ma planta. Dichas especies, en general, son polinizadas por abejorros de los géneros *Centris*, *Epicharis* y *Xylocopa* y por abejas como *Apis mellifera*, *Augochloropsis*, *Melipona* y *Trigona* (Tabla 5). La mayor cantidad de agentes florales visitan las flores entre las 7:00 h y 10:00 h, mientras que en horas de la tarde la actividad de los polinizadores es esporádica. Entre las 10:00 y 12:00 h los insectos han removido casi todo el polen y posiblemente también el néctar.

Las poblaciones de *V. crassifolia* mostraron diferentes patrones de visitas y visitantes, presentando la de Puerto Ayacucho mayor variedad de agentes florales que la de Gran Sabana (Tabla 5). En esta última los visitantes variaron de un año de observación a otro. En este sentido, en 1996 una especie de *Augochloropsis* y una de *Euglossa* visitaron de manera esporádica las flores, en intervalos de una hora o más y no se detectó más de un insecto al mismo tiempo en las flores. En diciembre de 1997 se observaron *Augochloropsis* sp., *Campsomeris* sp. y *Eulaema nigrita*, esta última desde las 8:30 h, realizando tres visitas hasta las 9:15 h. A las 11 de la mañana acudieron *Augochloropsis* sp. y *Ceratina* sp. y a las 13:30 h *Campsomeris* sp. En dos días consecutivos no se detectaron insectos en horas de la tarde. A primeras horas de oscuridad (18-19 h), un lepidóptero acudió a las flores, sin embargo no fue detectado en observaciones nocturnas posteriores.

En diciembre de 1996 *Xylocopa* sp. 2 visitó las flores de *V. venezuelana* desde las 6:00 h. En un mismo individuo se detectaron entre 2 y 15 insectos que pueden estar posados en la flor por aproximadamente un segundo. A esta hora las flores están en proceso de apertura y el estambre se encuentra todavía adosado al estilo, mientras que el sépalo mayor no se ha distendido completamente. De este modo, los abejorros facilitan la caída del estambre y aceleran la apertura de la flor.

*Q. schomburgkiana* y las especies de *Ruizterania* son visitadas por abejas de los géneros *Trigona* y *Paratrigona* (Tabla 5). Las primeras recolectan polen y el néctar por fuera del espolón, lo perforan y algunas veces lo destruyen casi en su totalidad, y las segundas se posan en la antera para recolectar polen; no obstante, por su tamaño relativamente pequeño no hacen contacto con el estigma.

En varias especies de *Vochysia* se observaron diferentes avispas y mariposas, las cuales no se posan en el estilo al momento de recolectar el néctar de las flores. Hubo también visitas de colibríes, particularmente tres especies diferentes en *V. tetraphylla*, sin embargo su comportamiento como polinizadores no parece ser importante, debido que tomaban el néctar por debajo del estilo, e incluso perforando el espolón.

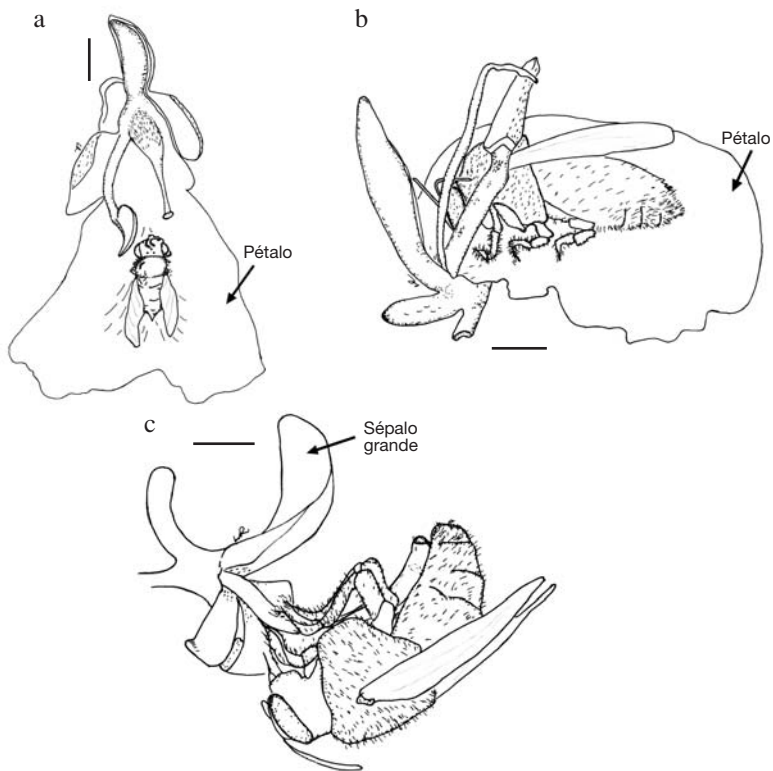
### **Relación entre la morfología floral y la polinización**

Los polinizadores de *Q. schomburgkiana*, *R. esmeraldae*, *R. retusa* y *R. rigida* alcanzan la recompensa almacenada en el espolón orientados por las guías de néctar presentes en el pétalo de las flores. En *Q. schomburgkiana* deben introducirse en el pseudotubo (Fig. 7a, 10a), viéndose obligados a hacer contacto con el estambre y el estigma. De este modo el polen se deposita en la región lateral en el segundo y tercer par de patas, en insectos relativamente pequeños (euglosas) o



en la región frontal en insectos de mayor tamaño.

En las flores de las especies estudiadas de *Ruizterania* los insectos aterrizan en el pétalo (Fig. 10b) y se desplazan hacia la base del estambre y el pistilo en búsqueda de néctar. En ese movimiento rozan la antera y el polen se deposita en la región dorsal del tórax y en la inserción de las alas. Las euglosas presentan un tamaño pequeño respecto a la altura de los órganos sexuales, pero llegan a tocarlo en el momento de iniciar el vuelo. En *Vochysia* los polinizadores se posan en el estilo de la flor para tomar el néctar que se encuentra en el espolón o para recolectar polen (Fig. 10c), quedando este adherido a la zona ventral del tórax y al tercer par de patas.



**Fig. 10.** Modos de polinización en géneros de Vochysiaceae. **a.** *Qualea*. **b.** *Ruizterania*. **c.** *Vochysia*. Escala = 0,5 cm.

Al analizar la relación entre las dimensiones florales y el largo de los polinizadores se encontró una correlación significativa con el largo del estambre ( $r = 0,79$ ,  $p = 0,01$ ;  $n = 258$ ;  $r^2 = 0,62$ ) y con el largo del estilo ( $r = 0,72$ ;  $p = 0,01$ ;  $n = 255$ ;  $r^2 = 0,52$ ). En la Tabla 5 se presenta el largo del polinizador promedio y el largo particular de cada agente visitante capturado. El análisis de varianza mos-

tró que no hay diferencias significativas respecto al largo promedio del polinizador de las diferentes especies estudiadas ( $F_{(9,59)} = 1,32638$ ,  $p = 0,243179$ ). En las Vochysiaceae estudiadas se destaca la polinización por abejas medianas (1-1,5 cm de largo) y relativamente grandes ( $> 1,5$  cm de largo), en particular se podría decir que existe una estrecha relación entre la morfología de las flores de *Ruizterania* y los abejorros (1,5-2,5 cm de largo) que efectúan la polinización. Los insectos relativamente más pequeños, entre 0,4 y 0,7 cm, de los géneros *Augochloropsis*, *Nanotrigona*, *Paratrigona* y *Trigona*, recolectores de polen, son excluidos de la polinización de las flores de *Ruizterania* y *Vochysia*. En el grupo de insectos recolectores de néctar, cuyo tamaño varía entre 1 y 3,3 cm destacan *Melipona* sp., *Epicharis* sp., *Centris* sp. y *Xylocopa* sp. Asimismo, flores relativamente grandes como las de *Q. schomburgkiana* y *R. rigida* son polinizadas eficientemente por abejas medianas (1-1,3 cm) como las euglosas y por abejorros como *Eulaema nigrita*, *E. quadrifasciata* y *Epicharis* sp., con tamaños relativamente mayores (2-3 cm).

## DISCUSIÓN

### Fenología reproductiva

El periodo de floración extendido de *Q. schomburgkiana* y *R. rigida* podría estar relacionado con la polinización por abejas del género *Euglossa* lo cual concuerda con lo encontrado por Janzen (1971) y Frankie *et al.* (1974) quienes han señalado una estrecha relación entre esta estrategia de floración y el comportamiento de abejas del grupo de las Euglossinae y Anthophoridae. Este tipo de floración ha sido señalado en otras especies leñosas de la Gran Sabana (Ramírez *et al.* 1988) por lo que podría ser también, efecto de condiciones ambientales particulares de esa región, y ha sido interpretado por algunos autores (Rathcke & Lacey 1985; Van Schaik *et al.* 1993) como un mecanismo para disminuir la geitonogamia y favorecer que polinizadores de especies autoincompatibles visiten a más de un individuo de una población, incluso a distancias relativamente grandes, incrementándose de esta manera, el número de fertilizaciones cruzadas y, por ende, el intercambio genético.

La floración estacional de las especies *R. esmeraldae*, *R. retusa*, *Vochysia crassifolia* (ambas poblaciones), *V. ferruginea*, *V. obscura*, *V. tetraphylla* y *V. venezuelana*, con un máximo al comienzo del período de menor precipitación (época seca) coincide con otros árboles tropicales donde Frankie *et al.* (1974) y Borchert (1983) han interpretado que cambios hídricos estacionales son cruciales para el inicio de la floración. Esta estrategia concuerda con resultados obtenidos para algunas Vochysiaceae de Brasil (Oliveira & Gibbs 1994; Leão & Yared 1995; Oliveira 1996a; Santos *et al.* 1997) y Venezuela (Rodríguez & Sanoja 2004). La floración durante la época seca favorece la maduración de los frutos al final del período, lo que coincide con condiciones adecuadas para la dispersión de las diásporas por el viento y más favorables para la germinación y establecimiento de las plántulas al inicio del período de lluvias (abril, mayo).

Características del período de floración extendido en cuanto a número de flores por individuo, atracción y relación con sus polinizadores contrastan con las de un período de floración más corto. En este último Igran parte de los recursos de la reproducción se invierten en mayor exhibición de estructuras reproductivas, destinadas a la atracción de polinizadores, aumentando así la probabilidad de polinizaciones efectivas y de transferencia de polen entre individuos de una población, o de poblaciones cercanas. Esto se refleja en las yemas florales coloreadas que exhiben las especies de *Vochysia*, así como las yemas y el eje morado oscuro en *E. uncinatum* (Rodríguez & Sanoja 2004), que incrementan la atracción para sus flores relativamente pequeñas, y tendrían el mismo efecto de los hipsófilos en especies de bromelias y algunas euforbiáceas, entre otras. Este fenómeno de floración parece ser común en las angiospermas y ha sido objeto de muchas reflexiones y modelos matemáticos, resaltándose el intercambio de polen entre individuos como su mayor ventaja y el incremento de la geitonogamia como la desventaja más relevante (Waser 1978; Rathcke & Lacey 1985; Schmid-Hempel & Speiser 1988; Klinkhamer *et al.* 1989; Van Schaik *et al.* 1993).

La floración de *V. ferruginea*, desfasada respecto al resto de las especies de *Vochysia* estudiadas, podría ser una consecuencia de presiones selectivas que actuarían reduciendo la competencia por polinizadores. Esto se reflejaría en una disminución del gasto de polen y se minimizaría la probabilidad de hibridaciones, resultado del intercambio de polen interespecífico, como ha sido señalado por Gentry (1974), Opler *et al.* (1975), Waser (1978), Rathcke & Lacey (1985), Van Schaik *et al.* (1993) e incrementaría el aislamiento reproductivo (Gentry 1974, 1990).

### Biología floral

La combinación de los atributos florales de las Vochysiaceae estudiadas, tales como disposición de las flores en la inflorescencia, color, forma, olor, hora de anthesis y longevidad floral coinciden con atributos relacionados con polinización por abejas relativamente grandes (Proctor & Yeo 1973; Faegri & van der Pijl 1971; Gottsberger 1996; Dafni & Neal 1997).

Las flores de Vochysiaceae han sido consideradas zigomorfas por varios autores (Stafleu 1948, 1953; Marciano-Berti 1969, 1982; Sanoja 1992; Oliveira & Gibbs 1994; Oliveira 1996b; Kawasaki 1998). Sin embargo, las de las especies estudiadas de *Qualea* y *Ruizterania* y las de *E. uncinatum* (Rodríguez & Sanoja 2004) muestran el estambre fuera del plano de simetría del perianto (asimétricas). Las flores de *Vochysia* mantienen la condición zigomorfa (monosimétricas), característica que ha sido señalada también en *Salvertia convallariodora* (Oliveira 1996a). La presencia del estambre fuera del plano de simetría ha sido señalada para *Callisthene* y en algunas especies brasileñas de *Qualea* (Stafleu 1953; Oliveira 1996b).

La enantioestilia es una característica de varias especies de Vochysiaceae y ha sido indicada en *Salvertia convallariodora* (Oliveira 1996a), *Callisthene fasciculata*, *C. major*, *Qualea cordata*, *Q. dicotoma*, *Q. multiflora* y *Q. parviflora* (Oli-

veira 1996b). De acuerdo con Endress (1999), las flores asimétricas en muchos casos son enantioestílicas (enantiomorfias), lo que se cumple en las Vochysiaceae, en cuyas flores el estilo se aleja del eje floral en sentido opuesto al del estambre.

La enantioestilia en *Q. schomburgkiana*, *R. esmeraldae*, *R. retusa* y *R. rigida* se postula que promueve precisión en el mecanismo de polinización, favoreciendo economía de polen y su transporte entre morfos recíprocos, promoviendo el entrecruzamiento como se ha indicado en otras especies de angiospermas con esta condición (Browsers 1975; Dulberger 1981; Webb & Lloyd 1986; Barrett *et al.* 2000; Jesson & Barrett 2002; Jesson *et al.* 2003). En este sentido, la enantioestilia disminuye la interferencia entre el polen y el estigma de una misma flor (Webb & Lloyd 1986) al reducir la ocupación de sitios estigmáticos por polen propio no compatible, teniendo gran significado en especies autoincompatibles como *Q. schomburgkiana* (Rodríguez 2001). En *Q. schomburgkiana* y *R. rigida* este dimorfismo floral, junto con el bajo número de flores abiertas por planta por día, constituyen una estrategia efectiva para promover el entrecruzamiento. En *R. rigida*, especie que puede producir frutos por autofertilización (Rodríguez 2001), la enantioestilia disminuiría la producción de frutos con polen propio (geitonogamia), como fue señalado para *Cassia didymobotrya* (Dulberger 1981).

En estudios de comportamiento, Giurfa *et al.* (1999) y Lehrer (1999) han determinado la preferencia de las abejas por formas simétricas. Dado esto, y si la asimetría de las flores está íntimamente relacionada con el incremento de la eficiencia en el transporte de polen por los polinizadores (Endres 1999), entonces las flores asimétricas deberán mantener en su morfología algunos rasgos simétricos perceptibles por sus polinizadores (Neal *et al.* 1998; Guirfa *et al.* 1999; Lehrer 1999). Esto parece cumplirse en las flores asimétricas de las Vochysiaceae estudiadas. En *Q. schomburgkiana*, los órganos que determinan la asimetría se encuentran incluso, de manera que sus polinizadores probablemente detectan una forma monosimétrica. Esto se observó en *E. uncinatum* (Rodríguez & Sanoja 2004). En las especies de *Ruizterania*, donde los órganos sexuales responsables de la asimetría están expuestos, el pétalo es lo suficientemente grande y con guías de néctar simétricas que, en conjunto, serían percibidas por los insectos. Cabe señalar que todos los atributos florales (simetría, color, aroma, recompensa ofrecida) contribuyen a mantener la atracción de los polinizadores, así como la eficiencia de los mismos en el transporte de polen entre los individuos de una población.

La presentación secundaria del polen en las flores de *Vochysia* parece ser común en el género, ya que ha sido señalada en otras especies (Oliveira & Gibbs 1994; Oliveira 1996b; Santos *et al.* 1997). Este mecanismo favorece una posición específica de los polinizadores para tomar el néctar del espolón, debido a que la presentación del polen en el estilo de la flor va a asegurar que sólo aquellos insectos que se posen en él serán transportadores de polen. De este modo, a medida que el estilo es más largo mayor será la exclusión de insectos de proboscis corta. La presentación secundaria de polen ha sido interpretada como una manera de mantener precisión en la polinización asegurando un lugar adecuado para el polen

(Howell *et al.* 1993; Erbar & Leins 1995), aun cuando, como en las especies de *Vochysia*, aumenta la interferencia polen-estigma por reducción de la hercogamia.

Howell *et al.* (1993) han señalado que la presentación secundaria de polen tiene ventajas adaptativas, incluso existiendo el riesgo que ocasiona la exposición del polen fuera de la antera y el de la disminución de la hercogamia. Esto tendería a reducir el tiempo en el cual se exhibe el polen, por lo que presiones selectivas podrían favorecer la eficiencia en la recolección y transporte de polen. Así, las amplias exhibiciones florales de las especies de *Vochysia*, podrían estar relacionadas también con la necesidad de atraer polinizadores efectivos que realicen el transporte de polen de una manera rápida para evitar la pérdida de viabilidad por exposición a las condiciones ambientales.

En las Vochysiaceae estudiadas la morfología floral, la hercogamia, la enantiofilia y la presentación secundaria de polen promueven la deposición de polen en una zona específica del cuerpo de los insectos polinizadores. Estas diferencias en el transporte de las cargas de polen por los insectos favorecen que especies simpátricas se sirvan de los mismos polinizadores (Ramírez 1992; Sakai *et al.* 1999). La relación entre *Q. schomburgkiana* y la polinización por euglosas está estrechamente ligada a la morfología de la flor, en la cual la hercogamia y enantiofilia son relevantes. Pareciera que existe adaptación de las flores a sus polinizadores, los cuales son constantes en sus visitas. La separación entre el estambre y el estilo, así como el pseudotubo que forma el pétalo, favorecen el paso de abejas del tamaño de las euglosas.

En las especies de *Ruizterania* la posición casi perpendicular del estilo y el estambre con respecto a la corola, así como la orientación de la antera hacia el pétalo (plataforma de aterrizaje para los polinizadores) facilitan la deposición de polen en la región dorsal de abejas relativamente grandes. Las variaciones en la morfología floral en grupos taxonómicamente cercanos se han relacionado con diferencias en el espectro de polinizadores y con deposición diferencial de polen; esto ha sido señalado para varias especies de *Cordia* (Opler *et al.* 1975), *Trichostema* (Spira 1980), *Bauhinia* (Hokche & Ramírez 1990), *Cleome* (Ruiz-Zapata 1994), Scrophulariaceae (Kampny 1995), varias Bignoniaceae (Gentry 1990), algunas Genisteae (Fabaceae) (López *et al.* 1999) y Zingiberaceae (Sakai *et al.* 1999).

La modificación de las flores senescentes como el cambio de color en las de *Q. schomburgkiana* y *Ruizterania* y de orientación en las de *Vochysia* y *E. uncinatum* (Rodríguez & Sanoja 2004), constituyen otra característica de la biología floral de las Vochysiaceae estudiadas. El cambio de color se puede interpretar como una condición adaptativa estrechamente relacionada con mantener y enaltecer la atracción de los polinizadores (Cruzan *et al.* 1986; Harder & Thomson 1989; Weiss 1991; Jones & Cruzan 1999). El cambio de orientación de las flores de *Vochysia* podría indicar a los polinizadores que la flor no ofrece más recompensa. En estas especies las elevadas exhibiciones florales serían reforzadas con la presencia de flores senescentes, con partes florales (cáliz y estilo) que no se desprenden ni cambian de color.

### Biología de polinización

Aun cuando el tamaño promedio de los polinizadores de las especies estudiadas no varió significativamente, se puede decir que en Vochysiaceae existe heterogeneidad (amplio intervalo de variación) con respecto al largo de sus polinizadores. Dicha heterogeneidad se refleja en los bajos coeficientes de correlación obtenidos entre el largo de los polinizadores y los atributos florales evaluados. Con la excepción de *E. uncinatum* (Rodríguez & Sanoja 2004) y *R. esmeraldae*, en cuyas flores se observa cierta relación entre estos parámetros (flores grandes polinizadas por insectos grandes, flores pequeñas por insectos pequeños), el resto de las especies son polinizadas por insectos de diferentes tamaños. De modo que, para las especies estudiadas de Vochysiaceae, no sólo el tamaño de la flor sino también su morfología, son importantes para determinar el tamaño de los polinizadores de una especie particular.

La interacción de las euglosas con *Q. schomburgkiana* y *R. rigida* parece ser bastante estrecha, dada la constancia con la cual visitan las flores durante diferentes momentos del día y del año. Este comportamiento de las euglosas ha sido señalado por Janzen (1971) y Ackerman *et al.* (1982) en otras especies de plantas con floración extensa como la de estas dos especies de Vochysiaceae. Esta relación estrecha entre fenología y polinizadores tiene características adaptativas, dado que se favorece el ahorro de energía, al no invertir en gran cantidad de flores como atracción a polinizadores (Janzen 1971).

La diferencia en cuanto a la cantidad de especies visitantes, así como de polinizadores de las dos poblaciones de *Vochysia crassifolia* pareciera estar influenciada por las características particulares de cada localidad. Así, condiciones ecológicas diferentes (altitud, temperatura, precipitación, tipos de vegetación) (Huber 1989, 1995) determinarían diferencias en las especies polinizadoras, número de visitantes e intensidad de la polinización. A este respecto, Ramírez (1989) encontró en un arbustal en Gran Sabana una frecuencia relativamente baja de especies visitantes y cargas de polen relativamente escasas.

Este estudio resalta la polinización de la familia Vochysiaceae por abejas de las familias Apidae y Anthophoridae. Las abejas son un grupo de polinizadores muy importantes en árboles tropicales (Frankie *et al.* 1974; Frankie 1976; Bawa *et al.* 1985; Bawa 1990; Kress & Beach 1994), en particular las dos familias de abejas encontradas en las Vochysiaceae. Asimismo, se ha señalado también la importancia de abejas medianas y grandes en la polinización, dado que tienen habilidad para forrajear a grandes distancias, manteniendo así el flujo de polen entre individuos alejados y la estructuración genética de una población particular (Janzen 1971; Frankie *et al.* 1976; Bawa *et al.* 1985).

El comportamiento agresivo y territorialista en el forrajeo exhibido por abejas solitarias como *Centris* y *Xylocopa* y que fue observado en especies estudiadas de *Vochysia*, ha sido indicado por Frankie *et al.* (1976) como promotor del entrecruzamiento debido a que obliga a los insectos a visitar a otros árboles de la población.

El presente estudio enfatiza el carácter melitófilo de las Vochysiaceae que había sido referido fuera de Venezuela para algunas de sus especies, tales como *V. ferruginea* en Costa Rica (Bawa *et al.* 1985) y algunas especies brasileñas de *Vochysia* y de *Qualea* en Brasil (Oliveira & Gibbs 1994; Oliveira 1996b; Santos *et al.* 1997). En Venezuela se ha documentado que *V. lehmannii* es visitada por abejorros del género *Xylocopa* (Aymard & Ortega 1983) y *E. uncinatum* polinizada por abejas de las familias Apidae y Anthophoridae (Rodríguez & Sanoja 2004). Los resultados indican que *Xylocopa* parece ser polinizador importante de especies venezolanas de *Vochysia*, lo que contrasta con las especies brasileñas, en las cuales no se ha reportado la visita de este tipo de abeja pero predominan varias especies de *Epicharis* (Oliveira & Gibbs 1994; Oliveira 1996b; Santos *et al.* 1997). Las avispas, colibríes y mariposas no se consideran polinizadores importantes, puesto que visitaron las flores en busca de néctar, y no hicieron contacto con la antera y el estigma.

## AGRADECIMIENTOS

A Fundacite Guayana y Universidad Nacional Experimental de Guayana (UNEG) por financiar el proyecto Biología reproductiva de árboles de la familia Vochysiaceae, con énfasis en *Erismia uncinatum* Warm. (1997-2000) y al Postgrado en Botánica, Laboratorio de Morfoanatomía Vegetal, Universidad Central de Venezuela (UCV), en particular a la Prof. Marcia Escala, por facilitar las instalaciones para desarrollar la parte experimental de este trabajo. Al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad Central de Venezuela (CDCH-UCV) y al Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (FONACIT) por las becas de post-grado otorgadas al primer autor. A Dumas Conde, Domingo Ramos, Oscar Buriticá, Damelis Rodríguez, Amalio Vásquez†, Omaira Hokche, Javier Raimúndez, María Alejandra Rodríguez, Sabrina Jiménez y Alexandría Jiménez por su invaluable colaboración en el campo. A los dueños del campamento Turístico Kamá en la Gran Sabana por facilitar el estudio de *Q. schomburgkiana*. A Marcos Gaiani (Instituto de Zoología Agrícola, Facultad de Agronomía, UCV), Danuncia Urbán y P. Moure (Departamento de Zoología de la Universidade Federal do Paraná, Brasil), por la identificación de los insectos polinizadores.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ackerman, J.D., M.R. Mesler, K.L. Lu & A.M. Montalvo. 1982. Food-foraging behaviour of male Euglossini (Hymenoptera: Apidae): Vagabonds or trapliners? *Biotropica* 14: 241-248.
- Aymard, G. & F.J. Ortega. 1983. Ciclo de vida ecológico de *Vochysia lehmannii* Hieron. (Vochysiaceae) I. Biología Floral. VII Congreso Venezolano de Botánica. Libro de Resúmenes, Guanare.
- Barrett, S.C.H., L.K. Jesson & A.M. Baker. 2000. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants. *Ann. Bot.* 85: 253-265.

- Bawa, K.S. 1990. Plant pollinator interactions in tropical rain forest. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 21: 399-422.
- Bawa, K.S., D.R. Perry, S.H. Bullock, R. Coville & M.H. Grayum. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees II. Pollination systems. *Amer. J. Bot.* 72: 346-356.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15: 81-89.
- Browers, K.A.W. 1975. The pollination ecology of *Solanum rostratum* (Solanaceae). *Amer. J. Bot.* 62: 633-638.
- Castro, S., P. Silveira & L. Navarro. 2008. How does secondary pollen presentation affect the fitness of *Polygala vayredae* (Polygalaceae)? *Amer. J. Bot.* 95: 706-712.
- Cruzan, M., P. Neal & M.F. Wilson. 1986. Floral display in *Phyla incisa*: consequences for male and female reproductive success. *Evolution* 42: 505-515.
- Dafni, A. & P.R. Neal. 1997. Size and shape in floral advertisement: measurement, concepts and implications. *Acta Hort.* 437: 121-140.
- Dulberger, R. 1981. The floral biology of *Cassia didymobotrya* and *C. auriculata* (Caesalpinaceae). *Amer. J. Bot.* 68: 1350-1360.
- Dulberger, R. & R. Ornduff. 1980. Floral morphology and reproductive biology of four species of *Cyanella* (Tecophilaeaceae). *New Phytol.* 86: 45-56.
- Endress, P.K. 1999. Symmetry in flowers: diversity and evolution. *Int. J. Plant Sci.* 160(S6): S3-S23.
- Erbar, C. & P. Leins. 1995. Portioned pollen release and the syndromes of secondary pollen presentation in the Campanulales-Asterales- complex. *Flora* 190: 323-338.
- Faegri, K. & L. van der Pijl. 1971. *Principles of pollination ecology*. Pergamon Press. New York.
- Frankie, G.W. 1976. Pollination of widely dispersed trees by animals in Central America, with an emphasis on bee pollination systems. In: *Tropical trees. Variation, breeding and conservation* (Burley, J. & B.T. Styles, eds.), pp. 151-159. Academic Press. Oxford.
- Frankie, G.W., H.G. Baker & P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881-919.
- Frankie, G.W., P.A. Opler & K.S. Bawa. 1976. Foraging behaviour of solitary bees: implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. *J. Ecol.* 64: 1049-1057.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- Gentry, A.H. 1990. Evolutionary patterns in neotropical Bignoniaceae. *Mem. New York Bot. Gard.* 55: 118-129.
- Giurfa, M., A. Dafni & P. Neal. 1999. Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems. *Int. J. Plant Sci.* 160(S6): S41-S50.



- Gottsberger, G. 1996. Floral Ecology. Report on the years 1992 (1991) to 1994 (1995). *Progr. Bot.* 57: 368-415.
- Harder, L.D. & J.D. Thompson. 1989. Evolutionary options for maximising pollen dispersal of animal-pollinated plants. *Amer. Nat.* 133: 323-344.
- Hokche, O. & N. Ramírez. 1990. Pollination ecology of seven species of *Bauhinia* L. (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 559-572.
- Howell, G.J., A.T. Staler & R.B. Knox. 1993. Secondary pollen presentation in Angiosperms and its biological significance. *Austral. J. Bot.* 41: 417-438.
- Huber, O. 1989. Shrublands of the Venezuelan Guayana. In: *Tropical Forests* (Holm-Nielsen, L.B., I.C. Nielsen & H. Balslev, eds.), pp. 271-285. Academic Press. New York.
- Huber, O. 1995. Geographical and physical features. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1: Introduction (Steyermark, J.A., P.E. Berry & B.K. Holst, Gen. eds.), pp. 1-61. Timber Press. Oregon.
- Hutchinson, J. 1968. *The genera of the flowering plants. Dicotyledons. II*. Oxford University Press. London.
- Janzen, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171: 203-205.
- Jesson, L.K. & S.C.H. Barrett. 2002. Solving the puzzle of mirror-image flowers. *Nature* 417: 707.
- Jesson, L.K., S.C.H. Barrett & D. Day. 2003. A theoretical investigation of the evolution and maintenance of mirror-image flowers. *Amer. Nat.* 161: 916-931.
- Jones, C.E. & M.B. Cruzan. 1999. Floral morphological changes and reproductive success in deer weed (*Lotus scoparius*, Fabaceae). *Amer. J. Bot.* 86: 273-277.
- Kampny, C.M. 1995. Pollination and flower diversity in Scrophulariaceae. *Bot. Rev.* 61: 350-366.
- Kawasaki, M.L. 1998. Systematics of *Erisma* (Vochysiaceae). *Mem. New York Bot. Gard.* 81: 1-40.
- Klinkhamer, P.G., P.J. de Jong & G.J. de Bruyn. 1989. Plant size and pollinator visitation in *Cynoglossum officinale*. *Oikos* 54: 201-204.
- Kress, W.J. & J.H. Beach. 1994. Flowering plant reproductive systems. In: *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical forest* (Mc Dade, L.A., K.S. Bawa, H.A. Hespeneide & G.S. Hartshorn, eds.), pp. 161-182. University Chicago Press, Chicago.
- Leão, N.V.M. & J.A.G. Yared. 1995. Fenofases reproductivas de seis espécies da família Vochysiaceae que ocorrem na Floresta Nacional do Tapajós, Pará. II Congreso Latinoamericano de Ecología. Libro de Resúmenes. Mérida, Venezuela.
- Lehrer, M. 1999. Shape perception in the honeybee: symmetry as a global framework. *Int. J. Plant Sci.* 160(S6): S51-S65.

- López, J. T., Rodríguez-Riaño, A. Ortega-Olivencia, J.A. Devesa & T. Ruiz. 1999. Pollination mechanisms and pollen-ovule ratios in some Genisteae (Fabaceae) from Southwestern Europe. *Pl. Syst. Evol.* 216: 23-47.
- Litt, A. & M. Cheek 2002. *Korupodendron songgweanum*, a new genus and species of Vochysiaceae from West-Central Africa. *Brittonia* 54: 13-17.
- Marcano-Berti, L. 1969. Un nuevo género de las Vochysiaceae. *Pittieria* 10: 3-16.
- Marcano-Berti, L. 1982. Nuevas especies de *Vochysia* (Vochysiaceae). *Pittieria* 10: 3-16.
- Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales (MARN). 1999. Anuario Estadísticas Forestales, año 1997. Serie N° 5 Caracas.
- Neal, P., A. Dafni & M. Giurfa. 1998. Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems: terminology, distribution and hypotheses. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 29: 345-373.
- Oldeman, R.A.A. 1986. On dyptero-vochysian tree strategies. C.R. Colloque International Sur l'arbre. 9-14 sep. 1985, pp 191-208. Naturalia Monspeliense.
- Oliveira, P.E. 1996a. Biología floral de *Salvertia convallariodora* (Vochysiaceae): una especie de cerrado polinizada por mariposas. *Revista Brasil. Bot.* 19: 49-53.
- Oliveira, P.E. 1996b. Reproductive biology evolution and taxonomy of the Vochysiaceae in central Brazil. Proceeding of the conference of reproductive biology 96. Royal Botanic Gardens. Kew. London.
- Oliveira, P. & P. Gibbs. 1994. Pollination biology and breeding systems of six *Vochysia* species (Vochysiaceae) in Central Brazil. *J. Trop. Ecol.* 10: 509-522.
- Opler, P.A., H.G. Baker & G.W. Frankie. 1975. Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica* 7: 234-247.
- Proctor, M. & P. Yeo. 1973. *The pollination of flowers*. W. Colins Songs & Co. London.
- Ramírez, N. 1989. Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la alta Guayana venezolana. *Biotropica* 21: 319-330.
- Ramírez, N. 1992. Especificidad de los sistemas de polinización en una comunidad arbustiva de la Guayana. *Ecotropicos* 5: 1-19.
- Ramírez, N., C. Gil, M. López, O. Hokche & Y. Brito. 1988. Caracterización florística y estructural de una comunidad arbustiva en la Guayana venezolana (Gran Sabana, estado Bolívar). *Acta Ci. Venez.* 39: 457-469.
- Ramírez, N., C. Gil, O. Hokche, A. Seres & Y. Brito. 1990. Biología floral de una comunidad arbustiva de la Guayana venezolana. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 383-397.
- Rathcke, B. & E. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- Rodríguez, L. 2001. Aspectos de la biología de algunas especies de la familia

- Vochysiaceae en la Guayana venezolana. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- Rodríguez, L. & E. Sanoja. 2004. Aspectos de la biología reproductiva de *Erisma uncinatum* Warm. (Vochysiaceae), la primera especie maderable del estado Bolívar, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 27(1): 23-33.
- Ruiz-Zapata, T. 1994. Biología reproductiva y taxonomía del género *Cleome* L. (Capparidaceae) en Venezuela. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- Sakai, S., M. Kato & T. Inoue. 1999. Three pollination guilds and variation in floral characteristics of Bornean Gingers (Zingiberaceae and Costaceae). *Amer. J. Bot.* 86: 646-658.
- Sanoja, E. 1992. Essai d'application de l'architecture végétale à la systématique. L'exemple de la famille des Vochysiaceae. Tesis Doctoral. Université Montpellier II. Montpellier
- Santos, M.L. A., De Paula & P.E. Oliveira. 1997. Biología floral de *Vochysia cinnamomea* Pohl (Vochysiaceae) em cerrados do Triângulo Mineiro, MG. *Revista Brasil. Bot.* 20: 127-132.
- Schmid-Hempel, P. & B. Speiser. 1988. Effects of inflorescence size on pollination in *Epilobium angustifolium*. *Oikos* 53: 98-104.
- Sibile, A.M. & M. Rodríguez. 1996. *Manual de identificación de especies forestales de la Sub-Región Andina*. Organización Internacional de las Maderas Tropicales. Asociación Editorial Stella. Lima.
- Silva, J.N.M., J.O.P. Cavalho, do C.A. Lopes & L.H. Montagner. 1985. Regeneração natural de *Vochysia maxima* Ducke em floresta secundária no planalto de Tapajós, Belterra-PA. *Boletim de Pesquisa Florestal. EMPBRAPA* (10/11): 1-37.
- Spira, T.P. 1980. Floral parameters, breeding systems and pollinator type in *Trichostema* (Labiatae). *Amer. J. Bot.* 67: 278-284.
- Stafleu, F.A. 1948. A monograph of the Vochysiaceae. I. *Salvertia* & *Vochysia*. *Recueil. Trav. Bot. Néerl.* 3: 395-540.
- Stafleu, F.A. 1953. A monograph of the Vochysiaceae III. *Qualea*. *Récueil. Trav. Bot. Néerl.* 2: 142-217.
- Stafleu, F.A. 1954. A monograph of the Vochysiaceae IV. *Erisma*. *Récueil. Trav. Bot. Néerl.* 6: 459-480.
- Van Schaik, C.P., J.W. Terborgh & J. Wright. 1993. The phenology of tropical forest: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377.
- Waser, N.M. 1978. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia* 36: 223-236.
- Warming, E. 1875. Vochysiaceae. In: Martius. *Fl. Bras.* Reprinted 1967 13: Pars 1.
- Webb, C.J. & D.G. Lloyd. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in Angiosperms II. Herkogamy. *New Zealand J. Bot.* 24: 163-178.

- 
- Weberling, F. 1989. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Weiss, M.R. 1991. Floral colours changes as cues for pollinators. *Nature* 354: 227-229.