

**ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE ERISMA UNCINATUM WARM., (VOCHYSIACEAE), LA PRIMERA ESPECIE MADERABLE DEL ESTADO BOLÍVAR, VENEZUELA.**

Leyda RODRÍGUEZ R.<sup>1,2</sup> y Elio SANOJA<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Postgrado en Botánica, Instituto de Biología Experimental, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. <sup>2</sup>Dirección Actual: Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Herbario Nacional de Venezuela, Aptdo. Postal 2156, Caracas 1010-A. rodriguv@camelot.rect.ucv.ve.

<sup>3</sup>Centro de Investigaciones Ecológicas de Guayana, Universidad Nacional Experimental de Guayana, Calle Chile, Urb. Chilemex. Puerto Ordaz. Edo. Bolívar. eliosanoja@cantv.net.

**RESUMEN**

Se estudiaron aspectos de la estrategia reproductiva tales como biología floral, polinización y relación polen:óvulo de *Erisma uncinatum* Warm. (mureíllo), con la finalidad de generar información para el conocimiento, manejo y conservación de esta especie de interés forestal en Venezuela. El estudio se llevó a cabo en la Reserva Forestal Imataca, en los límites de los estados Bolívar y Delta Amacuro, en una porción de bosque intervenido por la explotación maderera. La floración se registró entre noviembre y diciembre. Las inflorescencias son terminales y tirsoideas. Las flores son asimétricas y enantiostílicas. Las características morfológicas de las flores y otras como color, olor, antesis diurna y recompensa ofrecida corresponden con un síndrome de polinización por abejas, siendo los principales polinizadores especies de las familias Anthophoridae y Apidae. Los altos valores de la relación polen:óvulo junto a las características morfológicas de las flores, permiten inferir que en esta especie predominan estrategias de fertilización cruzada.

**Palabras clave:** *Erisma*, enantiostilia, polinización por abejas, mureíllo, especie maderable, Vochysiaceae, Guayana.

**REPRODUCTIVE BIOLOGY ASPECTS OF ERISMA UNCINATUM WARM., (VOCHYSIACEAE), THE FIRST TIMBER-YIELDING SPECIES OF BOLÍVAR STATE, VENEZUELA.**

**ABSTRACT**

Aspects of reproductive strategy as floral biology, pollination and pollen:ovule ratios of *Erisma uncinatum* Warm.(mureíllo) were studied in order to increase the knowledge for the management and conservation of this Venezuelan forestry species. The study

was carried out in the Imataca Forestry Reservoir, Delta Amacuro and Bolívar States border, in a secondary forest portion. Flowering occurs between November and December. The inflorescences are terminal and tyrselike. The flowers are asymmetric and enantiostylous. This morphological features and others like color, odor, nectar and diurnal anthesis are related with a bee pollination syndrome. The flowers are visited, mainly, by Anthophoridae and Apidae bee species. The high pollen:ovule ratio and floral morphology suggest an outbreeding strategy.

**Key words:** *Erismia*, enantiostily, bee pollination, mureílo, timber species, Vochysiaceae, Guayana.

## INTRODUCCIÓN

El género *Erismia* forma, junto con el género africano *Erismadelphus*, la tribu *Erismiae* (Dumortier 1829; Stafleu 1954), la cual se diferencia de la otra tribu de la familia Vochysiaceae (*Vochysieae*) cuyo ovario es súpero y el fruto una cápsula dehiscente, por la presencia de un ovario ínfero unilocular y frutos alados tipo sámara. *Erismia* está formado por 16 especies arbóreas neotropicales (Kawasaki 1998), restringidas a la región guayano-amazónica (Stafleu 1954); sin embargo, colecciones recientes han permitido extender el límite geográfico del género hasta los bosques de Panamá y la costa atlántica de Brasil (Kawasaki 1998). Sus especies se encuentran en bosques siempreverdes de tierras bajas (50-500 m snm) y suelen ser árboles del dosel o emergentes (Stafleu 1954; Kawasaki 1998; Sanoja 1992). En Venezuela se encuentran seis especies distribuidas al sur del Río Orinoco, todas ellas presentes en el Estado Amazonas; *E. uncinatum* es la única presente en los estados Bolívar y Delta Amacuro. Esta especie es la de más amplia distribución en el género *Erismia*; se encuentra en bosques de tierra firme de Colombia, Venezuela, Guyana, Surinam, Guayana Francesa, Ecuador, Perú, Brasil y Bolivia (Kawasaki 1998).

En Venezuela, *E. uncinatum* es conocida comúnmente como mureílo, siendo utilizada en carpintería de interiores, mobiliario ligero y construcción de vigas y canoas. Ocupa el primer lugar en la producción de madera de rolas en el Estado Bolívar y el cuarto (6,66 %) del total nacional, después del pino caribe, el samán (*Samanea saman*) y el saqui-saqui (*Pachira quinata*) (MARN 1999). Aunque el mureílo es explotado del bosque natural desde hace más de veinte años, poco se conoce sobre su biología reproductiva. Varios autores han indicado la importancia del conocimiento de las estrategias reproductivas en árboles tropicales, y en particular sus implicaciones en el manejo y conservación de especies de interés (Bawa 1976; Ranjit & Jayanthi 1996). Este trabajo tiene como objetivo el estudio de la biología floral, biología de polinización y relación polen-óvulo de *E. uncinatum*, información necesaria para establecer un manejo más racional de las poblaciones. Si bien se conocen algunos aspectos de la biología reproductiva de la familia Vochysiaceae, los estudios se han realizado principalmente en algunas especies de *Vochysia* (Oliveira & Gibbs 1994; Santos et al. 1997) y de *Qualea* (Oliveira 1998), siendo escasos en *Erismia*. Por tal razón, este trabajo es una contribución al conocimiento de la biología reproductiva de *Erismia* y en general, de la familia Vochysiaceae.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Unidad de Manejo N° 2 de la Reserva Forestal Imataca, Estado Delta Amacuro, en las inmediaciones de Río Grande, límite con el Estado Bolívar (8° 06' 26'' Lat. N, 61° 40' 51'' Lat. O), a 290 m snm. El suelo es arcillo-arenoso bien drenado. La población está formada por individuos de hasta 35 m de alto, cuyas inflorescencias son terminales, por lo que flores y frutos sobresalen del follaje. Los individuos estudiados se encontraban en un bosque intervenido por la actividad forestal. Entre las especies acompañantes se pueden citar *Humiriastrum* sp. (Humiriaceae), *Parinari excelsa*, *P. rudolphii* (Chrysobalanaceae), *Sterculia pruriens* (Sterculiaceae), *Aspidosperma marcgravianum* (Apocynaceae), *Lecythis zapucajo* (Lecythidaceae), *Cedrelinga cataniformis* (Mimosaceae), *Manilkara bidentata* (Sapotaceae) y *Carapa guianensis* (Meliaceae). Los datos de la estación climática El Palmar del Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales, ubicada a 6 km del lindero SO de la Unidad, durante 15 años de registro, indican que en la zona de estudio la temperatura media anual es de 25,6 °C y la precipitación anual es de 1592,8 mm, con un máximo en los meses de junio y julio y un mínimo entre febrero y abril.

### **Fenología reproductiva y biología floral**

Para las observaciones de campo se utilizó como referencia inicial la información fenológica de muestras de herbario (VEN), lo cual permitió determinar momentos reproductivos de la población. Se hicieron observaciones en una población de 10 individuos, registrándose la presencia o ausencia de floración y/o fructificación desde junio de 1997 hasta enero de 1999. Los registros fueron bimensuales entre junio y octubre de 1997 y entre mayo y octubre de 1998. Desde noviembre hasta diciembre de 1997 las observaciones fueron semanales; a partir de enero hasta abril de 1998 y entre noviembre de 1998 y enero de 1999 las observaciones fueron mensuales.

La biología floral se determinó usando como referencia a Ramírez et al. (1990), considerándose 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 inflorescencia y al comportamiento de los polinizadores, 7- Dimensiones florales en antesis (n = 30), utilizando un vernier.

### **Biología de polinización**

La biología de polinización se determinó de la siguiente manera: el tiempo de observación de las flores comprendió diferentes horas del día durante la antesis, por cuatro días consecutivos. Los insectos visitantes se capturaron con una malla de barrido y se determinó la longitud del cuerpo, la presencia y/o ausencia de polen y su posición en el cuerpo del insecto. A fin de discriminar visitantes y polinizadores efectivos, se observó el comportamiento de los insectos en la flor y se comparó el polen encontrado en el cuerpo de los insectos con el de la especie de planta visitada, determinándose si el lugar donde se encuentra la carga de polen hacía contacto con el estigma.

### **Relación polen:óvulo**

El número promedio de granos de polen por flor se estimó usando cinco yemas florales, próximas a la antesis, separadas en cinco preparaciones. La antera de cada botón se suspendió en una solución acetolítica y, posteriormente, se colocó en 0,1 ml de una solución de anilina en lactofenol y glicerina 3:1. Se estimó la cantidad de granos de polen por antera mediante tres repeticiones de contajes en una cámara de Neubauer. Se promediaron los valores obtenidos de las cinco suspensiones. Se realizaron contajes del número de óvulos por flor mediante disección de cada ovario utilizando un microscopio estereoscópico. Finalmente, la relación polen:óvulo se obtuvo al dividir el número promedio de granos de polen por flor entre el número promedio de óvulos por flor.

## RESULTADOS

En noviembre de 1997 se registró la mayor cantidad de individuos (90%) en floración, observando abundante número de inflorescencias con flores abiertas. La mayor producción de frutos maduros ocurrió entre marzo y abril de 1998. Cabe destacar que entre noviembre de 1998 y enero de 1999 no se registró algún evento reproductivo.

Las inflorescencias de *E. uncinatum* son estructuras ramificadas con tres a cuatro órdenes de ramificación ([Fig. 1a, b](#)). Las flores están agrupadas en cimas simples (2-6 flores) a diferentes alturas de la inflorescencia, por lo que hay flores abiertas simultáneamente a diferentes niveles de la estructura completa ([Fig. 1b](#)).

Las flores tienen perianto zigomorfo, su rasgo más característico es el cáliz gamosépalo cuyo sépalo más desarrollado forma un espolón en la base, y su segmento libre y petaloideo envuelve las demás piezas florales en la yema. Este sépalo forma con el pétalo una cavidad, o garganta, donde se alojan el estambre y el pistilo ([Fig. 2a, b](#)). El espolón está enrollado en forma de caracol y ubicado frente al pétalo ([Fig. 1b](#)). Los ejes de la inflorescencia y las yemas florales son morados con indumento blanquecino; el pétalo es azul-violáceo con una discreta línea blanca en la base, hacia la garganta de la flor. El estambre es blanco, la antera amarilla, el estilo morado y el estigma crema. Las flores presentan un aroma agradable y están inclinadas levemente hacia abajo.

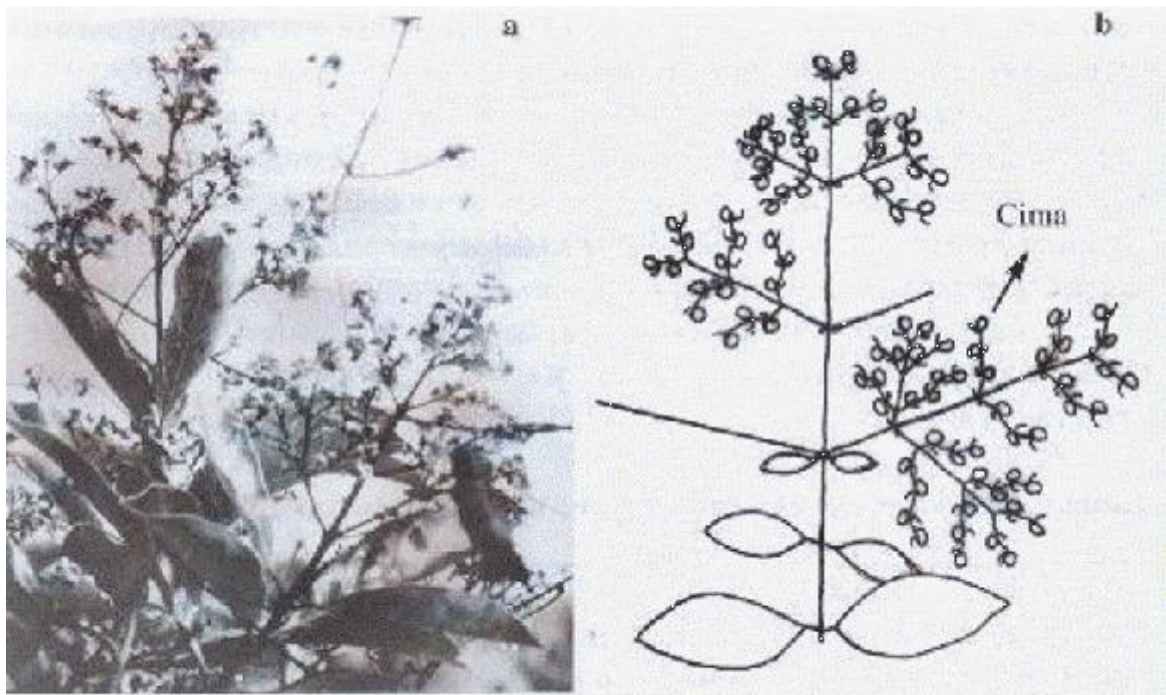


Fig. 1. Inflorescencia de *Erisma uncinatum*. a. Aspecto general. b. Dibujo esquemático.

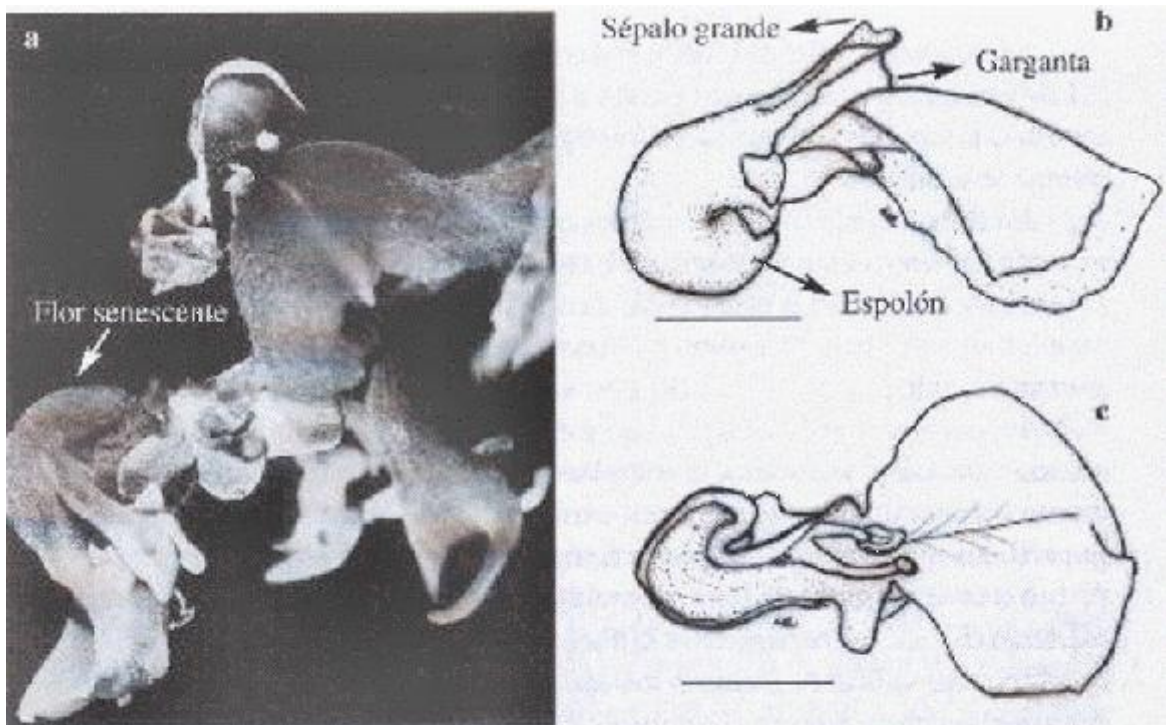


Fig. 2. Detalle de la morfología floral de *Erisma uncinatum*. a. Vista superior de la flor. b. Dibujo esquemático, c. Esquema de un corte longitudinal. Escala = 0,5 cm.

La antesis es diurna, a tempranas horas de la mañana (5:00-5:30), en cuyo momento las flores presentaron abundante néctar en el espolón, la antera dehiscente y el estigma receptivo. La marchitez se detectó por el desprendimiento del pétalo, aproximadamente entre las 5:30-6:00 pm.

El estigma alcanza la misma altura que la antera, pero se separa en el plano horizontal (hercogamia) y está ubicado en la región terminal del estilo. Las flores son enantiomórficas, particularmente enantioestilicas, es decir, algunas presentan el estilo del lado derecho y otras del izquierdo. Ambas formas florales se pueden encontrar en el mismo individuo, e incluso en la misma inflorescencia. Las dimensiones florales tales como largo, ancho, profundidad de la flor, distancia antera-estigma, así como largo y ancho del espolón y del pétalo se presentan en la [Tabla 1](#).

**Tabla 1.** Dimensiones florales de *Erismia uncinatum* (cm).

	Flor				Espolón		Pétalo	Estambre		Estilo
	L	A	P	H	L	A	L	A	L	L
X	1,32	0,99	0,87	0,14	0,43	0,27	1,05	1,15	0,36	0,33
(De)	(0,25)	(0,14)	(0,05)	(0,05)	(0,07)	(0,03)	(0,06)	(0,08)	(0,03)	(0,04)
n	30	30	30	20	30	30	17	17	21	21

L = Largo, A = Ancho, P = Profundidad, H = Hercogamia horizontal, X = Media, De = desviación estándar, n = Tamaño de muestra.

Los agentes polinizadores y visitantes de las flores se presentan en la [Tabla 2](#). Los insectos aterrizan en el pétalo e introducen la cabeza en la garganta, haciendo contacto con la antera y el estigma y depositando el polen en la región frontal de la cabeza.

En días despejados los visitantes comienzan a llegar cerca de las 6:30 am, momento desde el cual se observaron las especies de abejas *Paratetrapedia* sp. y *Trigona williana*, varias especies de avispa (*Brachygastra lecheguana*, *B. moebiana*, *Epipona tatua*, *Polystes* sp., *Synoeca surinama* y *S. virginea*) y algunas de mariposas. Entre las 9:00 y 11:00 am se observaron visitas de las especies *Apis mellifera*, *Centris* sp., *Ceratina* sp. y *Euglossa* sp. A partir del mediodía y en tiempo nublado y/o lluvioso, la abundancia y frecuencia de los agentes visitantes fueron comparativamente menores, observándose pocos individuos por especie en períodos relativamente largos de tiempo (dos a tres horas).

En esos períodos de baja actividad, las especies más frecuentes fueron *Paratetrapedia* sp. y *Brachygastra lecheguana*, seguidas de *Centris* sp., *Euglossa* sp. y *Trigona williana*. Durante los cuatro días consecutivos de observación se detectó el mismo grupo de especies visitantes. La mayor frecuencia y abundancia se observó entre las 7:00-11:00 am.

La especie de colibrí *Hylocharis* cf. *cianus* se pudo observar visitando las flores de manera intermitente a lo largo del día; esta ave introduce su pico dentro de la garganta de la flor.

**Tabla 2.** Dimensiones de polinizadores y visitantes de las flores de *Erisma uncinatum*.

ORDEN		
Familia		
Especie	Largo del cuerpo (cm)	Estatus
<b>HYMENOPTERA</b>		
<b>Anthophoridae</b>		
<i>Centris</i> sp. 1	0,8	P
<i>Centris</i> sp. 2	1,2	P
<i>Ceratina</i> sp.	0,8	P
<i>Paratetrapedia</i> sp.	0,68	P
<b>Apidae</b>		
<i>Apis mellifera</i>	1,2	P
<i>Euglossa</i> sp.	1,0	P
<i>Trigona williana</i>	0,7	V
<b>Vespidae</b>		
<i>Brachygastra lecheguana</i>	0,6	V
<i>B. moebiana</i>	0,7	V
<i>Epipona tatua</i>	1,1	V
<i>Polystes</i> sp.	1,3	V
<i>Synoeca surinama</i>	1,8	V
<i>S. virginea</i>	1,4	V
<i>S. septentriona</i>	1,4	V
<b>LEPIDOPTERA</b>		
Lepidoptera sp. 1	1,4	V
Lepidoptera sp. 2	1,2	V
<b>Aves*</b>		
<i>Hylocharis cyanus</i>		P?

P = Polinizador, V = Visitante, P? = Posible polinizador \* = Categoría de clase

Dado que individuos de la abeja *Paratetrapedia* sp. se observaron desde tempranas horas de la mañana, así como en los intervalos de menor actividad, durante todos los días de observación, se deduce que fue el polinizador más abundante y frecuente de *E. uncinatum*. Otras especies importantes son *Apis mellifera*, *Centris* sp, *Ceratina* sp. y *Euglossa* sp. Estas últimas vuelan muy rápido, revolotean enfrente de la flor, se posan, toman el néctar, se retiran y pueden volver al cabo de 15-20 minutos. Estas abejas aterrizan en el pétalo e introducen la cabeza en la garganta, de manera que el polen se deposita en la región frontal de la cabeza. Dicho comportamiento favorece una posición adecuada del insecto respecto de los órganos sexuales de la flor. Las especies de avispa

y la especie de abeja *Trigona williana* se posaban en cualquier parte de la flor, sobre el espolón e incluso en los ejes de la inflorescencia, para tomar el néctar.

Las flores tienen un número constante de dos óvulos por ovario. La cantidad de granos de polen por antera varió entre 1.416 y 2.750, con un valor promedio de 2.058 granos de polen por flor ( $n = 5$ ,  $DE = 641,46$ ) y una relación polen:óvulo de 1.029.

## DISCUSIÓN

La combinación de los atributos florales de *Erisma uncinatum*, tales como disposición de las flores en la inflorescencia, color, forma, olor, hora de antesis y longevidad floral, coinciden con los relacionados con una polinización por abejas y que se han señalado de manera general en la literatura (Proctor & Yeo 1973; Faegri & van der Pijl 1971; Dafni & Neal 1997).

La enantiostilia observada en *E. uncinatum* es compartida con otras especies de la familia Vochysiaceae, como *Salvertia convallariodora* (Oliveira 1996), *Callisthene fasciculata*, *C. major*, *Qualea cordata*, *Q. dicotoma*, *Q. multiflora* y *Q. parviflora* (Oliveira 1998), *Q. schomburgkiana*, *Ruizterania rigida*, *R. esmeraldae* y *R. retusa* (Rodríguez 2001). La enantiostilia, considerada como un tipo de hercogamia recíproca (Webb & Lloyd 1986), en *E. uncinatum* reduce la interferencia polen-estigma y promueve la transferencia de polen entre los dos morfos florales, privilegiando el entrecruzamiento, como se ha indicado en otras angiospermas con esta condición de las familias Caesalpiniaceae, Commelinaceae, Gesneriaceae, Haemodoraceae, Pontederiaceae, Solanaceae y Tecophilaeaceae (Bowers 1975; Dulberger 1981; Barrett et al. 2000; Jesson & Barrett 2002).

El carácter melitófilo de *E. uncinatum* es compartido con otros géneros y especies de la familia Vochysiaceae. Así, *Vochysia ferruginea* en Costa Rica, es visitada por abejas medianas y grandes (Bawa et al. 1985), y algunas especies brasileñas de *Vochysia* y de *Qualea* son polinizadas por abejas grandes de las familias Anthophoridae y Apidae (Oliveira & Gibbs 1994; Santos et al. 1997; Oliveira 1998). Es de notar que en *E. uncinatum*, las especies de avispas y la abeja pequeña *Trigona williana* son consideradas como visitantes, puesto que no presentaron una posición adecuada respecto a la morfología de la flor que favoreciera la deposición de polen en el cuerpo del insecto. Las abejas son polinizadores muy importantes en árboles tropicales (Frankie 1976; Frankie et al. 1976; Bawa et al. 1985; Bawa 1990; Kress & Beach 1994), en particular las abejas medianas y grandes, ya que por su habilidad para forrajear a grandes distancias, favorecen el flujo de polen entre árboles alejados, contribuyendo en la estructuración genética de las poblaciones (Janzen 1971; Frankie et al. 1976; Bawa et al. 1985).

Los resultados permiten indicar que el entrecruzamiento es la estrategia reproductiva predominante en *E. uncinatum*. Esto se fundamenta en las características morfológicas de la flor que no favorecen la autopolinización, en la alta diversidad genética, evidenciada en estudios moleculares preliminares (N. Xena, com. pers.) y en los altos valores encontrados en la relación polen:óvulo. Aun cuando no se pudieron realizar todas las pruebas que permitieran determinar el sistema genético de reproducción de esta especie, debido a las dificultades físicas que imponen los árboles para realizar este tipo de estudio, se sospecha que podría ser autoincompatible (Rodríguez 2001). Cabe



destacar, que la autoincompatibilidad genética es una característica de varias especies de la familia Vochysiaceae (Oliveira & Gibbs 1994; Oliveira 1998; Rodríguez 2001).

Considerando lo que precede, es necesario que las poblaciones de polinizadores de *E. uncinatum* persistan en el tiempo y el espacio, debido a que son indispensables para el ciclo reproductivo natural de esta importante especie. Las consideraciones de la biología reproductiva de *E. uncinatum* son fundamentales para el manejo racional y la conservación de esta especie puesto que la mayoría de sus poblaciones se encuentran en lotes boscosos y reservas forestales del Estado Bolívar, y están siendo sometidas a una alteración progresiva por la actividad forestal, cuyos efectos genéticos se desconocen.

## **AGRADECIMIENTOS**

Los autores agradecen a Fundacite-Guayana por financiar el proyecto "Biología reproductiva de árboles de la familia Vochysiaceae, con énfasis en *Erismia uncinatum* Warm." y al Postgrado en Botánica, Laboratorio de Morfoanatomía Vegetal, UCV, en particular a la Prof. Marcia Escala, por facilitar las instalaciones para desarrollar la parte experimental de este trabajo. A CODEFORSA por facilitar la estadía en la Reserva Forestal Imataca y por la atención recibida. A Amalio Vázquez, William Ribero, Germán Quijada y Giraldo Ruiz por su valiosa colaboración en el campo. A Marcos Gaiani del Instituto de Zoología Agrícola, Facultad de Agronomía, UCV, por facilitar las categorías taxonómicas de los insectos. Este trabajo constituye parte de los resultados de la Tesis Doctoral del primer autor.

## **BIBLIOGRAFÍA**

1. Barrett, S.C.H, L.K. Jesson & A.M. Baker. 2000. The evolution and function of stylar polymorfisms in flowering plants. *Ann. of Bot.* 85: 253-265.
2. Bawa, K.S. 1976. Breeding of tropical hardwoods: an evaluation of underlying bases, current status and future prospects. In: *Tropical trees, variation, breeding and conservation* (Burley J. & B.T. Styles, eds.), pp. 43-59. Academic Press. Oxford.
3. Bawa, K.S. 1990. Plant pollinator interactions in tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21: 399-422.
4. 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.
5. Bowers, K.A.W. 1975. The pollination ecology of *Solanum rostratum* (Solanaceae). *Amer. J. Bot.* 62: 633-638.
6. Dafni, A. & P.R. Neal. 1997. Size and shape in floral advertisement: measurement, concepts and implications. *Acta Hort.* 437: 121-140.
7. Dulberger, R. 1981. The floral biology of *Cassia didymobotrya* and *C. auriculata* (Caesalpinaceae). *Amer. J. Bot.* 68: 1350-1360.

8. Dumotier, B.C. 1829. Analyse des familles des plantes avec l'indication des principaux genres qui s'y rattachent. Vochysiaceae. J. Casterman, Tournay.
9. Faegri, K. & L. van der Pijl. 1971. Principles of pollination ecology. Pergamon Press, New York.
10. 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, ed.), pp. 151-159. Academic Press. Oxford.
11. 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.
12. Janzen, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. Science 171: 203-205.
13. Jesson, L.K. & S.C.H. Barrett. 2002. Solving the puzzle of mirror-image flowers. Nature 417: 707.
14. Kawasaki, M.L. 1998. Systematics of *Erisma* (Vochysiaceae). Mem. New York Bot. Gard. 81: 1-40.
15. 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. Hespenehede & G.S. Hartshorn, eds.), pp. 161-182. Univ. Chicago Press, Chicago.
16. MARN. 1999. Anuario Estadísticas Forestales, año 1997. Serie N° 5. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales, Caracas.
17. Oliveira, P. & P. Gibbs. 1994. Pollination biology and breeding systems of six *Vochysia* species (Vochysiaceae) in Central Brazil. J. Trop. Ecol. 10: 509-522.
18. Oliveira, P.E. 1996. Biología floral de *Salvertia convallariodora* (Vochysiaceae): una especie de cerrado polinizada por mariposas. Revista. Brasil. Bot. 19: 49-53.
19. Oliveira, P.E. 1998. Reproductive biology evolution and taxonomy of the Vochysiaceae in Central Brazil. Proceeding of the Conference of Reproductive Biology 96. Royal Botanic Gardens, Kew, London.
20. Proctor, M. & P. Yeo. 1973. The pollination of flowers. W. Collins Sons & Co. London.
21. Ramírez, N., C. Gil, O. Hokche, A. Seres e Y. Brito. 1990. Biología floral de una comunidad arbustiva de la Guayana venezolana. Ann. Missouri Bot. Gard. 77: 383-397.
22. Ranjit, R.J. & M. Jayanthi. 1996. Biology and conservation of endangered plants: The need to study breeding systems. Trop. Ecol. 37: 39-42.

23. Rodríguez R., 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.
24. Sanoja, E. 1992. Essai d'application de l'architecture végétale à la systématique. L'exemple de la famille des Vochysiaceae. Tesis Doctoral. Univ. Montpellier II.
25. 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.
26. Stafleu, F.A 1954. A monograph of the Vochysiaceae IV. *Erisma*. *Réc. Trav. Bot. Néerl.* 6: 459-480.
27. 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.