

DIAGNOSIS Y OBSERVACIONES SOBRE LA BIOLOGÍA DE *CATOSTEMMA LEMENSE*, NUEVA BOMBACACEAE DE VENEZUELA

Elio SANOJA

*Centro de Investigaciones Ecológicas de Guayana, CIEG-UNEG
Universidad Nacional Experimental de Guayana. Calle Chile,
Urb. Chilemex, Puerto Ordaz, Edo. Bolívar.
eliosanoja@cantv.net*

RESUMEN

Se presentan la diagnosis y algunos elementos sobre la biología de *Catostemma lemense* (Bombacaceae). *C. lemense* es una especie endémica de los bosques nublados de la Sierra de Lema y Ptari-tepui (Estado Bolívar) por encima de los 1200 m snm. Aunque frecuente en dichos bosques, todos los especímenes depositados en los herbarios son estériles. Se realizó el estudio cualitativo de su arquitectura desde la plántula hasta el árbol adulto, durante siete años se hizo el seguimiento de la fenología reproductiva, así como del crecimiento radial y de altura de varios individuos en diferentes etapas de desarrollo. Su unidad arquitectural es conforme al modelo de Massart, igual que las demás especies de *Catostemma*, sin embargo, parece ser la única de dicho género que no reitera su arquitectura para construir la copa adulta ni tampoco alcanza el dosel. Su fenología reproductiva fue casi nula durante siete años y posee las semillas más voluminosas conocidas en este género. Se discuten algunos aspectos sobre la ecología reproductiva y funcional de esta especie en el bosque.

Palabras clave: Arquitectura, Bombacaceae, *Catostemma*, *C. lemense*, crecimiento, biología reproductiva, Guayana, Sierra de Lema, Venezuela.

DIAGNOSIS AND OBSERVATIONS ON THE BIOLOGY OF *CATOSTEMMA LEMENSE*, NEW BOMBACACEAE OF VENEZUELA

ABSTRACT

A diagnosis and some architectural and ecological aspects of a new species of Bombacaceae from the Venezuelan Guayana are given. *Catostemma lemense* is an endemic and frequent tree of the Sierra de Lema and Ptari-tepui (Bolívar State) cloud forests upper 1200 m asl. Unfortunately all the herbaria specimens were sterile. A complete qualitative architectural analysis was done. For seven years, reproductive phenology survey was carried out and also the growth dynamic (radial and apical) on different tree stages. Like the others species of this genus, its architectural unity respects Massart's model, nevertheless it seems to be the only one that does not reiterate in the adult crown. *C. lemense* seems unable to attain the canopy and its reproductive phenology activity was very low during the seven years control. *C. lemense* possesses the greatest seeds of all *Catostemma* species. A discussion about this species' reproductive biology and a comparison with its relatives is attempted.

Key words: architecture, Bombacaceae, *Catostemma*, *C. lemense*, growth, Guayana, reproductive biology, Sierra de Lema, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

El género sudamericano *Catostemma* Benth. (Bombacaceae) está constituido por 15 especies arbóreas (Bakhuizen 1924; Ducke 1930; Robyns 1963; Paula 1969; Shepherd & Alverson 1981; Steyermark 1987; Alverson 1994; Alverson & Steyermark 1997). Éstas se encuentran restringidas a los bosques guayanoamazónicos (*C. digitata* en el medio Río Magdalena, Colombia), desde casi el nivel del mar hasta 1500 m snm. *Catostemma* es uno de los seis géneros arbóreos característicos de los bosques de las tres Guayanas (ter Steege & Zondervan 2000).

Algunas especies son utilizadas por su madera como *C. fragrans* en Guyana y Guayana Francesa, y *C. commune* en Venezuela (Chudnoff 1984; Alverson & Steyermark 1997; MARN 2000; ter Steege & Zondervan 2000).

Desde el punto de vista taxonómico, es notorio que varias especies de *Catostemma* hayan sido descritas a partir de especímenes provistos de fruto solamente (*C. milanezii* Paula, *C. albuquerquei* Paula, *C. marahuacense* Steyermark, *C. hirsutulium* Steyermark y *C. digitata* J.D. Shepherd & W.S. Alverson), y que todavía se desconozcan sus flores. Las claves existentes (Paula 1969; Steyermark 1987; Alverson & Steyermark 1997) son más bien regionales y sustentadas en la morfología foliar de las especies. Estos elementos evidencian que el género *Catostemma* es poco conocido.

Este trabajo presenta la diagnosis de *C. lemense*, así como algunos elementos de su arquitectura, crecimiento y ecología comparando, cuando fuese posible, con otras especies del género *Catostemma*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudiaron colecciones depositadas en los herbarios Nacional de Venezuela en Caracas (VEN), Regional de Guayana en Ciudad Bolívar (GUYN), Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Los Andes (MER), Universidad Experimental de Los Llanos en Guanare (PORT), Muséum National d'Histoire Naturelle en París (P), Universidad Nacional de Colombia en Bogotá (COL), Universidad de Antioquia (HUA), Jardín Botánico de Medellín (JAUM), Universidad Nacional de Colombia en Medellín (MEDEL), Jardín Botánico de Nueva York (NY), Nacional de Ecuador en Quito (QCNE) y ORSTOM en Cayena (CAY).

Todas las muestras de árboles de *Catostemma* colectadas por encima de los 1200 m snm de la Sierra de Lema se encontraban estériles y mostraban características vegetativas distintas a las otras especies conocidas. En vista de que algunos especímenes provenían de localidades relativamente accesibles, se efectuaron prospecciones donde L. Hernández había hecho sus colecciones (km 124-125 de la carretera El Dorado – Santa Elena de Uairén) con el fin de estudiar los árboles. Los tres individuos de mayor tamaño fueron visitados al menos tres veces al año, durante siete años, con el propósito de obtener material reproductivo para realizar la diagnosis de esta nueva especie.

Se estudió la arquitectura de la especie empleando la metodología de la escuela de Montpellier (Hallé & Oldeman 1970; Hallé *et al.* 1978; Edelin 1977, 1984), para lo cual se analiza la estructura y la dinámica de crecimiento del sistema caulinar, desde la plántula hasta los estados ontogenéticos más avanzados. En total se estudió la arquitectura de 18 individuos y se hizo el seguimiento de crecimiento en altura y diámetro de ocho individuos durante cinco años, las tasas de crecimiento por períodos menores no son consideradas en este trabajo.

El material de campo empleado para la obtención de material botánico y el estudio de los árboles en pie consistió de binóculos, una descopadora de 12 m de largo y una escopeta.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Diagnosis

Catostemma lemense Sanoja, sp. nov., [Fig. 1](#)

TIPO: VENEZUELA: **BOLÍVAR:** Municipio Gran Sabana. Hábitat: Bosques mesotérmicos de Sierra de Lema. Lugar de colección: Bosque 30-35 m de alto a orilla de la carretera El Dorado-Santa Elena de Uairén, km 128, frente a la cantera Dell'Acqua. 5° 57'35" Lat. N, 61° 25' 29" Long. O, 1435 m snm. 26/10/1997 (fr.). *E. Sanoja, O. Buriticá & C. Avila* 4.750 (holótipo: GUYN, unicata). Nombres: Perepodek (pemón: Arekuna).

Arbor 24-metralis, 25 cm DAP, trunco cylindraceo non fulcrato, cortice brunneo-griseo, 12-15 mm crasso, lenticellis stomatiformibus verticaliter digestis. *Noduli* radicales usque 1,1 mm diametro, copiosi. Coma contracta, laxa, ramis usque 2,5 m longis. *Folia* trifoliata in junioribus usque 2-4 altis, simplicia in plantis majoribus, obovata in arboribus adultis, petiolata, petiolo 2-15 mm longo, 2-4 mm lato. Lamina coriacea, 4-17 cm longa, 2-7 lata, basi cuneata, apice ex acuminato obtusa, supra glabra, costa prominula, venis utrinque 8-10, impressis, subtus indumento stellulato vestita, costa venisque prominentibus. *Stipulae* triangulares, 7-8 mm longae, 6-7 latae, cito deciduae, pilis stellulatis dense vestitae. *Flores* haud vidi. *Fructus* axillares subterminales in ramulis brevibus, inmaturi dilute virides brunneo-striati, sphaericoellipsoidales, apice oblique acuminati, trivalves, uniloculares, 12 cm longi, 7,5 diametro, pedunculo 25 mm longo, 8 mm lato. *Semen* unicum, e pyriformi ovatum, 7 cm longum, 5,7 cm diametro, arillo 3 mm crasso, subcremoso, oleoso.

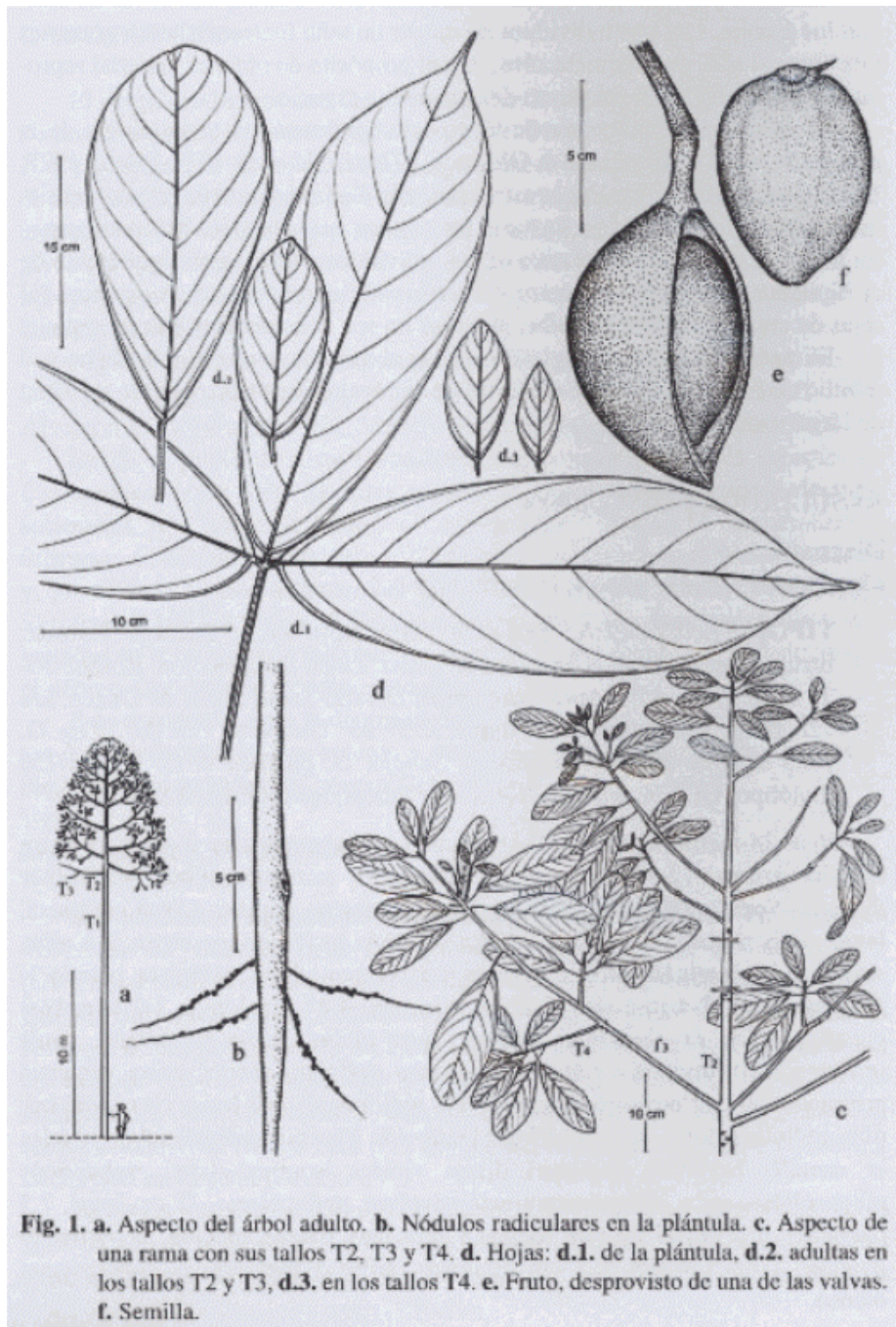


Fig. 1. a. Aspecto del árbol adulto. b. Nódulos radiculares en la plántula. c. Aspecto de una rama con sus tallos T2, T3 y T4. d. Hojas: d.1. de la plántula, d.2. adultas en los tallos T2 y T3, d.3. en los tallos T4. e. Fruto, desprovisto de una de las valvas. f. Semilla.

Árboles de hasta 24 m de alto, 25 cm DAP, tronco cilíndrico sin aletones. Nódulos radiculares de hasta 1,1 mm de diámetro, abundantes en la plántula. Ritidoma de menos de 2 mm de espesor, castaño grisáceo, lenticelas circulares a elipsoidales aplanadas, 1 por cm², 2-4 mm de largo, 1,5-2 mm de ancho, dispuestas en sentido vertical. Corteza medianamente blanda, 12-15 mm de espesor, con fibras marrón-rojizas formando una malla que contrasta con el resto rosado pálido de los tejidos corticales. Albura marrón amarillento pálido (beige). Copa estrecha, laxa, ramas de hasta 2,5 m de largo. Ramificación rítmica en el tronco y ramas. Filotaxis espiralada en todos los tallos. *Hojas* coriáceas, trifolioladas en los juveniles de hasta 2-4 m de alto, unifolioladas en plantas de mayor altura; indumento de pelos estrellados en el envés;

lámina foliar obovada en los árboles adultos, 4–17 cm de largo x 2-7 cm de ancho (folíolos de plántulas hasta 38 cm x 14 cm); ápice acuminado a obtuso, base cuneada; pulvínulo de hasta 1,2 cm de largo y 0,8 cm de ancho; borde plano a ligeramente revoluto; nervio principal prominente en el haz, demás nervios profundamente impresos; nervios principal y secundarios fuertemente prominentes en el envés; 8-10 pares de nervios secundarios; pelos estrellados, abundantes en las estípulas y pecíolos, escasos en los tallos y en los nervios; estípulas triangulares de 6-7 mm de ancho y 7-8 mm de alto, rápidamente caducas; pecíolos 2-15 mm de largo, 2-4 mm de ancho, variable según el tipo de tallo y la posición de las hojas en los brotes. *Flores* no vistas. *Frutos* axilares en posición sub-apical de los tallos cortos; verde claro (inmaduro) con estrías marrones, esférico-elipsoidal, ápice oblicuamente acuminado, unilocular, 12 cm de largo por 7,5 cm de diámetro; pedúnculo 8 mm de ancho, 25 mm de largo. *Semilla* con inserción basal, piriforme de 7 cm de largo por 5,7 cm de diámetro; arilo 3 mm de espesor, amarillento pálido, aceitoso.

PARATIPOS (TODOS ESTÉRILES): VENEZUELA: **BOLÍVAR:** Ptaritepui, SE facing slopes (1585-2200 m snm) nov-1944, *J. Steyermark* 59.827, 60.043 (NY, VEN); Sierra de Lema, Marapán, 5°52'38" Lat. N, 61°29'34" Long. O, 1400 m snm 20/05/1999 *L. Hernández, J. Salazar & J. Rivas* 983 (GUYN); carretera El Dorado – Sant. Elena, entre km 124 y 125, 5°57'14" Lat. N, 61°25'42" Long. O, 1330 m snm 02/1999, *E. Sanoja, M. Saavedra, L. Chavero & O. Buriticá* 4.958, 4.970 (GUYN); carretera El Dorado-Santa Elena, km 126 (parcela 6), 5°57'54" Lat. N, 61°22'50" Long. O, 16/04/2003, *E. Sanoja, L. Hernández, M. Echeagaray, L. Aguirre & F. Pérez* 6.377, 6.606 (GUYN); carretera El Dorado-Santa Elena, km 128, bosque frente a la cantera Dell'Acqua. 5°57'35" Lat. N, 61°25'29" Long. O, 1435 m snm, 11/1998 *E. Sanoja, H. Rodríguez & O. Martínez* sn (GUYN).

Como la mayoría de las especies conocidas del género *Catostemma*, *C. lemense* tiene hojas juveniles trifolioladas y hojas adultas unifolioladas, a excepción de *C. digitata* en la que siempre son plurifolioladas y en *C. fragrans* siempre unifolioladas. Entre todas las especies de *Catostemma*, *C. lemense* muestra mayores afinidades morfológicas con *C. commune* por la forma y dimensiones de sus hojas, así como por el aspecto externo y dureza de su corteza. Las hojas de la plántula de *C. lemense* son al menos tres veces más grandes, sus hojas adultas son también más grandes y gruesas que las de *C. commune* (y casi todas las demás especies de tierras bajas). El único fruto conocido, colectado casi maduro, de *C. lemense* es 2-4 veces más voluminoso que el de *C. commune*, se ignora si el arilo completamente maduro es parecido al de *C. commune* (así como al de *C. fragrans*) en color (rojo-naranja), olor (arilo maduro del durión *Durio zibethinus* L., Bombacaceae) y sabor (dulce).

C. commune tiene la más amplia distribución dentro del género, se encuentra en bosques estacionalmente inundables de arenas marrones (ter Steege & Zondervan 2000; Rollet 1969; Huber 1995). En Venezuela, su área de distribución parece englobar a las de sus seis congéneres, todas con estatus endémico según Alverson & Steyermark (1997), las cuales se encuentran en localidades relativamente restringidas por su altitud (*C. durifolius*, *C. marahuacense* y *C. lemense* por encima de los 1000 m snm) o en bosques sobre arenas blancas (*C. cf. ebracteolatum*, *C. sancarlosianum*). En la Sierra de Lema, *C. commune* se encuentra en los bosques macrotérmicos hasta los 500-600 m snm, por lo que está espacialmente separada de *C. lemense* por un intervalo altitudinal de aproximadamente 500 m.

Distribución y hábitat

Árboles de *C. lemense* se han encontrado frecuentemente en los bosques nublados de las cumbres del sector este de la Sierra de Lema, por encima de 1100 m snm (Durán 2001; Sanoja *et al.* 2001; Aguirre & Echagaray 2003). Aunque esta especie no es citada en las contribuciones botánicas para el área (Steyermark & Nilsson 1962; Steyermark 1966), hay al menos dos especímenes de árboles de dicha especie en las colecciones de Steyermark en las selvas de la ladera meridional de Ptari-tepui, por encima de los 1600 m snm. Así, *C. lemense* sería una especie endémica restringida a los "Bosques montanos de los topes montañosos del noreste de la Gran Sabana", según la clasificación de Huber (1995), que se encuentran en un área rectangular aproximada de 1.500 km², siendo probable su presencia en los bosques montanos vecinos de Guyana.

Los bosques montanos donde se encontró *C. lemense* se caracterizan por su riqueza en Lauraceae (Sanoja *et al.* en prep.), están dominados por *Emmotum fulvum* R.A. Howard (Icacinaceae), *Licania intrapetiolaris* Spruce ex Hook. f. (Chrysobalanaceae, muy frecuente), *Micropholis spectabilis* (Steyerm.) Penn., *Moronobea jenmanii* Engl. (Clusiaceae), *Platycarpum rugosum* Steyerm. (Rubiaceae), *Podocarpus* sp. (Podocarpaceae), *Pradosia beardii* (Monach.) Penn. (Sapotaceae), *Sextonia rubra* (Mez) van der Werff (Lauraceae), *Sterigmapetalum exappendiculatum* Steyerm. & Liesner (Rhizophoraceae), *Ruizterania ferruginea* (Steyerm.) Marc.-Berti y *Vochysia liscanoi* Marc.-Berti (Vochysiaceae). Dichos bosques tienen un dosel a 22-30 m, con árboles emergentes de 35-40 m. Los numerosos claros del dosel permiten la entrada de luz al suelo, el cual presenta buen drenaje y está cubierto de abundante materia orgánica. Según los registros de CVG-EDELCA, iniciados en 1987, la precipitación promedio en la Sierra de Lema es de 4.002 mm/año, con medidas extremas de 1.088 mm en 1997 y 7.076 mm en 2000. Estos bosques conservan un ambiente permanentemente húmedo, lo cual se evidencia por los troncos cubiertos de musgos y epífitas vasculares.

Hábito, arquitectura y crecimiento

Entre las características más llamativas de esta especie están las grandes hojas trifolioladas de las plántulas (Fig. 1 d1), cuya área foliar es 10 a 25 veces mayor que la de las hojas unifolioladas adultas, y la coloración rojiza de los brotes durante su emisión. En los árboles jóvenes, los niveles de ramificación bien definidos en el tronco y ramas (característica compartida por todas las especies de *Catostemma*), ayudan a distinguir *C. lemense* de los juveniles de las otras especies arbóreas de los bosques de Lema. Sin embargo, el árbol adulto puede pasar desapercibido en el sotobosque debido a que su tronco es de modestos diámetros y sin aletones; su corteza es lisa y sólo un corte en ella permite ver que se trata de una Bombacaceae por la disposición en red de las fibras del floema (Keller 1996). Así como *C. hirsutulium* (Alverson & Steyermark 1997), *C. commune*, *C. cf. ebracteolatum* y *C. fragrans* (obs. pers.), *C. lemense* presenta líneas anulares pronunciadas las cuales corresponden a cicatrices foliares y ramas caídas.

Las raíces de las plántulas están cubiertas de nódulos esféricos a elipsoidales de 1 mm de diámetro (Fig. 1b), al igual que en las raíces finas de los individuos en todas las etapas de desarrollo de *C. commune* y *C. cf. ebracteolatum* (obs. pers.). Se desconoce cual es la bacteria simbiótica asociada con las especies de *Catostemma* (G. Cuenca & B.

Moeyerson, com. pers.). En los mismos bosques de Sierra de Lema se encontró que una conífera, *Podocarpus* sp., presenta nódulos de aspecto similar (obs. pers.).

Una de las plántulas en el sotobosque no creció en siete años, y mantuvo sus únicas tres hojas asimiladoras; la otra plántula emitió una unidad de crecimiento de 16 cm de largo con seis hojas a los seis años y medio del inicio de las observaciones. El incremento del DAP en dos juveniles (de 3 m y 5,5 m de altura respectivamente) fue de 2,86 y 3,56 mm/año y de altura 0,9 y 1,6 m; ambos se encuentran en un bosque a orilla de la carretera que ha venido siendo aclarado progresivamente, por lo que la entrada de luz probablemente ha estimulado su crecimiento. Por su parte, el árbol de 24 m en borde del bosque y por ende bien iluminado tuvo un incremento promedio del DAP de 0,95 mm/año (5,7 mm en seis años); pero su altura total no aumentó durante dicho lapso, sólo se formaron brotes en los tallos laterales y algunas reiteraciones en la parte superior de su fuste libre el cual se encuentra inclinado. No existe información sobre las tasas de crecimiento de estos bosques ni de las especies que lo constituyen, y aunque las cifras que aquí se ofrecen para *C. lemense* no son estadísticamente significativas parecen mostrar una tasa de crecimiento elevada para los dos individuos juveniles si se considera que el promedio para árboles mayores de 30 cm DAP en los bosques de Imataca (a más de 1.000 m por debajo de los bosques de Lema, y con actividad biológica mayor) es de 2,7 mm/año (Veillon *et al.* 1976).

La arquitectura de los individuos juveniles de *C. lemense* (Fig. 1a) es conforme al modelo de Massart (Hallé & Oldeman 1970; Hallé *et al.* 1978), así como las otras especies de *Catostemma* que han podido ser analizadas (obs. pers.). Su estructura está constituida de cuatro categorías de tallos bien diferenciados morfológica y funcionalmente. El tronco (T1) mantiene su dominancia apical sobre las formaciones laterales durante toda la vida de la planta. Las ramas (T2) son oblicuo-verticales (Fig. 1c), forman un ángulo de 45° con respecto a la horizontal, pero las más desarrolladas tienden a ceder bajo su peso y forman un ángulo mayor. Las ramas más extensas no alcanzan 2,5 m de largo. La categoría de tallos más periférica, T4, es la de las ramitas cortas (menos de 8 cm de largo), finas y no ramificadas, potencialmente reproductivas, formadas por una a tres unidades de crecimiento, con hojas diminutas en su extremidad distal (Fig. 1d3). Los T3 tienen una morfología intermedia entre los T2 y T4.

Comparando la arquitectura adulta de las especies estudiadas de este género, *C. lemense* se distingue de *Catostemma* cf. *ebracteolatum*, *C. commune* y *C. fragrans*, porque los árboles más desarrollados de *C. lemense* encontrados no alcanzan el dosel del bosque (el de mayor altura es de 24 m y la cúspide de su copa se encuentra a unos 10 m por debajo del dosel), sus copas no son reiteradas y presentan una estructura relativamente sencilla y lineal. En cambio, en las otras especies los individuos alcanzan o emergen del dosel (30-45 m), sus copas están formadas de amplias ramas oblicuas a verticales, de 10-15 m de largo, las cuales compiten con la porción distal del tronco en dominancia y desarrollo, generando horquetas estrechas a muy abiertas.

Biología reproductiva y temperamento

Durante los siete años de seguimiento trimestral no se encontraron botones ni flores en ninguno de los árboles, ni al pie de ellos. Aparentemente hubo sólo una floración que condujo a la formación de tres frutos en uno de los árboles, dos de los cuales abortaron

y el otro fue colectado cerca de su madurez. Tampoco se encontraron flores ni frutos en las doce (12) parcelas (0,1 ha, DAP>5 cm) levantadas en varias localidades de Sierra de Lema (Sanoja *et al.* 2001; Durán 2001; Aguirre & Echagaray 2003), aunque en todas ellas se encontró al menos un individuo de esta especie. Estos resultados conducen a pensar que en *C. lemense* la reproducción sería un evento raro y muy esporádico. Con mucho menos visitas, el autor pudo presenciar fructificaciones masivas en poblaciones de *C. commune*, *C. cf. ebracteolatum* y *C. fragrans* en diversas localidades de tierras bajas.

En el género *Catostemma* las flores son blancas, forman fascículos axilares sésiles en las ramitas cortas periféricas (T4) y la antesis ocurre simultáneamente en muchas flores del fascículo. De manera que en este grupo de árboles perennifolios de bosques altos no es fácil prever el inicio de la floración, y el fenómeno floral además de discreto parece ser breve. Por su parte, Paula (1969) verificó que tres de las cinco especies brasileñas de *Catostemma* florecen cada dos años, y Denslow (1980) encontró un ciclo de fructificación supranual para *C. digitata* del Magdalena medio. Así, el desconocimiento de las flores en seis de las 16 especies del género, se debería a especificidades morfológicas y fenológicas tales como un desarrollo floral rápido (pocos días), inflorescencias discretas en el follaje y eventos reproductivos distanciados en el tiempo (supranuales).

Según lo visto y de ser siempre así para *Catostemma lemense*, sus árboles producirían muy pocos frutos, con una semilla voluminosa comparable a la de una semilla grande de aguacate (*Persea americana* Mill.), 2 a 4 veces mayor que las diásporas de las demás especies de *Catostemma*. Las reservas alimenticias contenidas en la semilla le permiten establecer plántulas muy conspicuas con grandes hojas asimiladoras, las cuales pueden permanecer sin crecimiento apical por más de seis años. Además, la frecuencia de árboles juveniles de esta especie en el bosque, así como una aparentemente baja mortalidad en plántulas y juveniles monitoreados durante varios años, evidencian que los descendientes tienen altas probabilidades de sobrevivir a la espera de condiciones favorables para su crecimiento. Por su copa estrecha, poco ramificada y dominada por la de los vecinos, *Catostemma lemense* realizaría su ciclo de vida en condiciones energéticas inferiores a las que encuentran en el dosel los árboles de las otras especies del mismo género (no obstante, el autor ha encontrado árboles de *C. fragrans* de 25 m de alto no reiterados, similares a los más desarrollados de *C. lemense*, abundantemente fructificados en claros grandes en el bosque).

Así, *C. lemense* presenta características reproductivas, morfológicas y poblacionales que corresponden a un síndrome de especie tolerante de sombra (Perrin 1952; Gómez-Pompa & Vásquez-Yáñez 1985; Whitmore 1979), luchadora o "struggle" (Bazzaz & Pickett 1980; Oldeman & van Dijk 1991), con una clara estrategia reproductiva de tipo K (Mac Arthur & Wilson 1967; Hallé *et al.* 1978). Inventarios forestales extensivos en la Sierra de Lema permitirían eventualmente encontrar individuos de esta especie que alcancen el dosel, cuyo potencial reproductivo sería probablemente mayor que el de los individuos conocidos hasta el presente, lo cual explicaría la frecuencia relativamente alta de individuos juveniles de esta especie en los bosques montanos de Lema.

Finalmente, se ignora cuáles serían el/los agentes dispersores de las semillas de *Catostemma lemense* aunque deben ser muy eficientes ya que los individuos juveniles son frecuentes en los bosques nublados de Lema. Por las dimensiones de las

diásporas, éstas no serían ingeridas como lo hace el primate *Ateles belzebuth belzebuth* (marimona) con las de menor volumen de *C. commune* (Castellanos 1997). En la especie de la Sierra de Lema la diseminación sería realizada por un consumidor de arilo, tal como hacen *Dasyprocta punctatus* (acure) y/o *Agouti paca* (lapa) con *C. fragrans* (obs. pers. 09/2001).

AGRADECIMIENTOS

Mis reconocimientos a la UNEG, CVG-EDELCA, FUNDACITE-Guayana (Programa Bioguayana) y FONACIT (Programa EcosNord) por el apoyo institucional y logístico. A los curadores de los herbarios CAY, COL, GUYN, HUA, JAUM, MEDEL, MER, NY, P, PORT, QCNE, VEN, por facilitarme la revisión de las colecciones. A Bruno Manara por su colaboración con la diagnosis latina y las ilustraciones, a Arnaldo Carneiro INPA-Manaos, a quienes me acompañaron en cada prospección, y a Lionel Hernández por mostrarme los primeros árboles y revisar el manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

1. Aguirre, L. & M. Echagaray. 2003. Dinámica y crecimiento en bosques en un gradiente climático desde el sur de Imataca hasta la Gran Sabana: una red de parcelas permanentes. Informe de Pasantía de Ingeniería. Universidad Nacional Experimental de Guayana. Uputa, Venezuela.
2. Alverson, W.S. 1994. New species and combinations of *Catostemma* and *Pachira* (Bombacaceae) from Venezuela Guayana. *Novon* 4: 3-8.
3. Alverson, W.S. & J.A. Steyermark 1997. Bombacaceae. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*, vol. 3: Araliaceae – Cactaceae (Steyermark, J.A., P.E. Berry & B.K. Holst, eds.), pp. 496-527. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
4. Bakhuizen van der Brink, R.C. 1924. Revisio Bombacacearum. *Bull. Jard. Bot. Buitenzorg*. III(6): 161-232.
5. Bazzaz, F.A. & S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 287-310.
6. Castellanos, H. 1997. Ecología del comportamiento alimentario del marimona (*Ateles belzebuth belzebuth* Geoffroy, 1806) en el río Tawadu, Reserva Forestal El Caura. In: *Ecología de la Cuenca del Río Caura, II. Estudios específicos* (Huber, O. & J. Rosales, eds.), *Sci. Guianae* 7: 309-341.
7. Chudnoff, M. 1984. Tropical timbers of the world. United States Department of Agriculture. Forest Service. Handbook N° 607. Washington D.C.
8. Denslow, J.S. 1980. Notes on the seedling ecology of a large-seeded species of Bombacaceae. *Biotropica* 12: 220-222.
9. Ducke, A. 1930. Plantes nouvelles ou peu connues de la Région Amazonienne. *Arq. Jard. Bot. Río de Janeiro* 5: 99-187.

10. Durán, C. 2001. Estructura y composición florística de los bosques de Sierra de Lema, con especial énfasis en *Pourouma bolivarensis* C.C. Berg. Informe de pasantía. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Mérida.
11. Edelin, C. 1977. Images de l'architecture des conifères. Thèse de Doctorat. Université Montpellier II, France.
12. Edelin, C. 1984. L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Thèse Doctorat d'Etat, mention Sciences. Université Montpellier II, France.
13. Gómez-Pompa, A. & C. Vásquez-Yáñez. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. In: *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México* (Gómez-Pompa A. & R.S. Del Amo, eds.), pp. 1-25. INIREB, Xalapa, México.
14. Hallé, F. & R.A.A. Oldeman. 1970. Essai sur la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Monographie de Botanique. Masson. Paris.
15. Hallé, F., R.A.A. Oldeman & P. Tomlinson. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer Verlag, Berlin.
16. Huber, O. 1995. Vegetation. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1: Introduction (Berry, P.E., B.K. Holst & K. Yatskievych, eds.), pp. 97-160. Missouri Botanical Garden, St. Louis Press.
17. Keller, R. 1996. *Identification of tropical woody plants in the absence of flowers and fruits. A field guide*. Basel, Boston, Berlin, Birkhäuser.
18. Mac Arthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
19. MARN. 2002. Estadísticas Forestales 1998-1999. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales, Dirección General Sectorial de Recursos Forestales. Caracas.
20. Oldeman, R.A.A. & J. Van Dijk. 1991. Diagnosis of temperament of tropical rain forests trees. In: *Rain forest regeneration and management* (Gómez-Pompa, A., T.C. Whitmore & M. Hadley, eds.), pp. 22-65. UNESCO, Paris.
21. Paula, J.E. 1969. Estudos sobre Bombacaceae - I. Contribuição para o conhecimento dos gêneros *Catostemma* Benth. e *Scleronema* Benth. da Amazônia Brasileira. *Ci. & Cult.* 21(4): 697-719.
22. Perrin, H. 1952. Sylviculture. Tome I: Bases scientifiques de la sylviculture. ENGREF, Nancy, France.
23. Robyns, A. 1963. Essai de monographie du genre *Bombax* s.l. (Bombacaceae). *Bull. Jard. Bot. État.* 33: 1-144 (fasc. 1), 145-416 (fasc. 2).

24. Rollet, B. 1967. Etudes quantitatives d'une forêt dense humide sempervirente de la Guyane vénézuélienne. Thèse de Doctorat. Université de Toulouse, France.
25. Sanoja, E., C. Blanco, L. Hernández & R. Keller. 2001. Levantamiento estructural de la vegetación boscosa en las áreas inmediatas del corredor de servicios de la línea de transmisión 230 Kv, sector Las Claritas – Sta. Elena de Uairén. Informe para CVG-EDELCA. Ciudad Guayana.
26. Shepherd, J.D. & W.S. Alverson 1981. A new *Catostemma* (Bombacaceae) from Colombia. *Brittonia* 33: 587-590.
27. Steege, H. ter & G. Zondervan. 2000. A preliminary analysis of large-scale forest inventory data of the Guiana shield. In: *Plant diversity in Guyana. With recommendations for a national protected area strategy* (Steege, H. ter, ed.). Tropenbos. Series 18. The Tropenbos Foundation, Wageningen, The Netherlands.
28. Steyermark, J.A. 1966. Contribuciones a la Flora de Venezuela. Parte 5. *Acta Bot. Venez.* 1 (3 4): 9-256.
29. Steyermark, J.A. 1987. Venezuelan Guayana Flora III. Notes on *Catostemma* and *Scleronema* (Bombacaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 636-645.
30. Steyermark, J.A. & S. Nilsson. 1962. Botanical novelties in the Region of Sierra de Lema, Estado Bolívar. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* (XXIII): 59-95.
31. Veillon, J.P., V.W. Konrad & N. García. 1976. Estudio de la masa forestal y su dinamismo en parcelas de diferentes tipos ecológicos de bosques naturales de las tierras bajas venezolanas. A. El bosque húmedo tropical, Reserva Forestal de Imataca, Edo. Bolívar. Mimeografiado. Instituto de Silvicultura. Universidad de Los Andes, Mérida. Venezuela.
32. Whitmore, T.C. 1979. Les écosystèmes forestiers de Malaisie, Singapour et Brunei: description, fonctionnement et les recherches nécessaires. In: *Ecosystèmes forestiers tropicaux* (Fournier, F. & A. Sasson, eds.), pp. 22-45. Rech. Res. Nat., 14, UNESCO, Paris.