

VARIACIÓN MORFOMÉTRICA FLORAL EN *PACHIRA QUINATA* (JACQ.) W.ALVERSON (BOMBACACEAE)

Floral morphometric variation in *Pachira quinata* (Jacq.) W.Alverson (Bombacaceae)

Nelson RAMÍREZ¹, Jafet M. NASSAR², Lino VALERA³,
Vicente GARAY³, Herbert BRICEÑO¹, Marcelino QUIJADA³,
Yajaira A. MORET³ y Jorge MONTILLA³

¹Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias,
Instituto de Biología Experimental, CBT, Apartado 48312,
Caracas 1041A, Venezuela
nramirez@reacciun.ve; nramirez220252@gmail.com

²Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC),
Centro de Ecología, Apartado 21827,
Altos de Pipe, Miranda, Venezuela
jnassar@ivic.ve

³Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias
Forestales y Ambientales, Instituto de Investigaciones
para el Desarrollo Forestal. Grupo de Investigación
Genética y Silvicultura, Mérida, Venezuela
vlino@ula.ve; vgaray@ula.ve; mquijada@ula.ve;
aymoret@ula.ve

RESUMEN

La variación morfométrica floral de clones de *Pachira quinata* fue evaluada bajo condiciones de cultivo en los jardines y huerto clonal semillero de El Irel, Barrancas, estado Barinas, Venezuela. Seis caracteres métricos florales fueron considerados: diámetro externo, diámetro interno, diámetro del tubo de la flor, largo de la flor, largo del tubo floral y hercogamia para 92 flores de 20 clones de procedencia venezolana y 51 flores de 10 clones de procedencia centroamericana. La mayoría de las dimensiones florales están correlacionadas positivamente para la procedencia suramericana, mientras que sólo cuatro pares de caracteres morfométricos, relacionados con el largo y diámetro floral, resultaron significativos para la procedencia centroamericana. Los seis caracteres florales difirieron estadísticamente entre todas las localidades. El diámetro externo, diámetro del tubo, largo de la flor y hercogamia fueron mayores para las procedencias suramericanas, y el diámetro interno y largo del tubo floral fueron mayores para las procedencias centroamericanas. De acuerdo al análisis discriminante, las características florales permiten, con pocas excepciones, diferenciar las procedencias de los individuos evaluados; sin embargo, existe un amplio rango de variación, ya que sólo 65% de las flores son asignadas correctamente a sus localidades. El análisis multivariado mostró diferencias significativas entre flores procedentes de Centroamérica y Suramérica. Los caracteres florales que permiten distinguir entre áreas geográficas fueron en orden de importancia: 1. hercogamia, 2. diámetro externo, 3. largo del tubo, y 4. diámetro interno, los cuales permitieron discriminar correctamente un alto porcentaje de flores de acuerdo a su procedencia geográfica (86,9%). Las variaciones de los caracteres morfométricos florales en la especie son discutidas con relación a su sistema de entrecruzamiento, modo de polinización y distribución geográfica.

Palabras clave: Alometría floral, Bombacaceae, hercogamia, morfometría floral, *Pachira quinata*, variación geográfica

ABSTRACT

Variation in floral morphometry of *Pachira quinata* was evaluated for clones under cultivation conditions at the Irel Station, Barrancas, Barinas State, Venezuela. Six metrical floral traits were considered: floral external diameter, floral internal diameter, diameter of floral tube, floral length, flower tube length, and herkogamy for 91 flowers from 20 Venezuelan clones and 51 flowers from ten Central American clones. Most floral dimensions were positively correlated for South American flowers, and only four pairs of morphometrical floral traits resulted statistically significant for Central American flowers, mainly related with floral length and floral diameter. All floral traits differed according to clone origin. Floral external diameter, diameter of floral tube, floral length, and herkogamy were larger for South American clones, and floral internal diameter and flower tube length were larger for Central American clones. Morphometrical floral traits allow us to discriminate between geographical origins of clones. However, there is a broad range of variation, since only 65% of flowers were properly classified according geographical locality. A second discriminant analysis, using morphological traits, showed significant differences between South and Central American flowers. In order of importance, floral traits that allow discrimination between geographic areas are as follows: 1. herkogamy, 2. external diameter, 3. tube length, and 4. internal diameter. These traits correctly discriminated a high percentage (86.9%) of flowers according to geographic origin. Morphometrical variations of floral traits are discussed in relation to its breeding system, pollination mode and geographical distribution.

Key words: Bombacaceae, floral allometry, floral morphometry, geographic variation, herkogamy, *Pachira quinata*

INTRODUCCIÓN

Los caracteres reproductivos generalmente muestran cierto grado de variación morfológica, como producto de la variabilidad genética de cada especie y sobre la cual actúa la selección natural como principal fuerza de especiación (Cronquist 1968; Faegri & van der Pijl 1979; Proctor *et al.* 1996), siendo las dimensiones florales los caracteres morfológicos reproductivos con mayor variación (Cronquist 1968). Las flores con la misma organización estructural pueden diferir en varios órdenes de magnitud de tamaño (Endress 1996). Las variaciones marcadas en morfología floral son frecuentemente evidenciadas en poblaciones de especies con amplia distribución geográfica, las cuales ocupan territorios discontinuos a manera de mosaicos (Jones Jr. 1988; Domínguez *et al.* 1998; Hodgins & Barrett 2008). Por el contrario, especies distribuidas a lo largo de gradientes geográficos y ecológicos frecuentemente muestran variaciones graduales (Jones Jr. 1988; Silva-Montellano & Eguiarte 2003). En algunos casos el gradiente latitudinal, el de precipitación y temperatura están correlacionados con el tamaño de las flores (Hodgins & Barrett 2008). Por otra parte, la alta uniformidad en la morfometría floral sugiere fuerte coadaptación entre la planta y sus agentes polinizados.

res (Faegri & van der Pijl 1979; Cresswell 1998). Una de las formas más notorias de expresión de la coadaptación planta-polinizador corresponde a las relaciones estrechas de tamaño entre los agentes polinizadores (Bateman 1968; Faegri & van der Pijl 1979) y el tamaño de los órganos florales (Worley *et al.* 2000; Ushimaru *et al.* 2003b).

Endress (1996) señala que los estudios comparativos de los cambios en dimensiones florales son muy escasos y que tales estudios alométricos y sus implicaciones con relación a la estructura interna de las flores están apenas en sus inicios. Los patrones de correlaciones fenotípicas de las dimensiones florales pueden ser causados por limitaciones intrínsecas del desarrollo (hipótesis del desarrollo) (Cheverud 1984) y también pueden ser modificadas por selección natural (hipótesis de selección natural) (Berg 1960). Los cambios en las dimensiones florales pueden estar asociados a diversas causas, siendo las relaciones con los polinizadores la respuesta más frecuentemente reseñada en la literatura (Armbruster 1988; Dafni & Neal 1997; Cresswell 1998; Sakai *et al.* 1999). Más aun, la selección mediada por polinizadores promueve la evolución de la integración intrafloral (Ordano *et al.* 2008). Muchas de las variaciones morfométricas florales observadas están asociadas a la amplia distribución geográfica de algunas especies, cuyas poblaciones frecuentemente responden a variaciones bióticas y abióticas del ambiente, con los consecuentes efectos fenotípicos y genotípicos sobre caracteres bajo selección. En estos casos, las variaciones intraespecíficas de las dimensiones florales pueden ocurrir separadamente o bien en conjunto. En el último caso, los cambios morfométricos son graduales y pueden ser correspectivos, si los cambios sólo responden a tamaño, o no correspectivos en aquellos casos cuando la correlación entre las dimensiones florales es débil por la independencia de los caracteres.

La falta de correlación entre caracteres florales en una especie es explicada por la presencia de un sistema mixto de polinización, el cual no está sujeto a presiones selectivas direccionales, lo que permite el acceso de una amplia gama de polinizadores a las recompensas ofrecidas en las flores (Berg 1960; Navarro *et al.* 2007). De acuerdo a lo anterior, la correlación de las diferentes dimensiones florales en un determinado estado de desarrollo o alometría floral estática (Cock 1966), permite examinar las diferentes tendencias de los caracteres florales en un contexto comparativo. De hecho, el patrón alométrico favorecido depende críticamente de la forma precisa de la función relacionada al tamaño (Bonduriansky & Day 2003).

El presente trabajo tiene como objetivo general examinar la variación morfométrica floral de clones de la especie maderable *Pachira quinata* (Jacq.) W. Altverson (Bombacaceae). Específicamente, busca responder las siguientes preguntas: ¿Existe variación morfométrica floral entre individuos, procedencias y áreas geográficas diferentes? ¿Plantas de diferentes áreas geográficas muestran las mismas relaciones alométricas florales? ¿Representan las variaciones morfométricas florales suficiente evidencia para diferenciar poblaciones y/o áreas geográficas en la distribución de *P. quinata*?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

El presente estudio fue realizado en los jardines y huertos clonales de la Estación Experimental El Irel, ubicada en Barrancas, municipio Cruz Paredes, distrito Obispos del estado Barinas (8°46' N, 70°25' O), a una altitud de 170 m. El área de estudio corresponde con la zona de vida de bosque seco tropical, sobre terrenos planos, con suelos variables bien drenados. La precipitación promedio anual es ligeramente superior a 1500 mm, con mínimas de 1100 mm y máximas de 1950 mm, y con temperatura media anual de 27,1°C.

La caracterización morfométrica floral de *Pachira quinata* fue realizada en flores en anthesis de 20 individuos distintos (clones) de procedencia venezolana: 1. Bosque Universitario El Caimital, 2. Reservas Forestales Ticoporo del estado Barinas, y 3. áreas boscosas de Guanare, en el estado Portuguesa; y de 10 individuos distintos (clones) de procedencias centroamericanas: tres de Nicaragua (Jui-galpa, Pozones y San Juan), y uno de Costa Rica (Guanacaste). Todos los clones están identificados de acuerdo a la siguiente nomenclatura: un primer número que corresponde con el número asignado, luego un punto seguido por un segundo número de dos dígitos que representa el año de la propagación original. En este trabajo los números asignados a cada clon son mantenidos para permitir comparaciones futuras.

Especie estudiada

Pachira quinata se distribuye en el área tropical de América Central y norte de Sur América, lo que incluye seis países: Honduras, El Salvador, Nicaragua, Panamá, Colombia y Venezuela (Cordero & Boshier 2003). El alto valor comercial de la madera de *P. quinata* ha conducido a que su distribución natural esté limitada a vestigios forestales aislados, debido a la deforestación y explotación extensiva. De acuerdo a lo anterior, es considerada como especie amenazada a nivel poblacional (FAO 1986) y está clasificada como de máxima prioridad para su conservación genética, investigación y evaluación (FAO 1993). Las flores de *P. quinata* son blanco-cremosas, de forma globosa tipo cepillo según Faegri & van der Pijl (1979), aunque no es completamente esférica (Fig. 1). La anthesis y polinización son nocturnas (Sandiford *et al.* 2003).

Morfometría floral

Un total de seis medidas florales relacionadas con el proceso de polinización y sistema de apareamiento fue usado en el presente estudio. Las medidas se realizaron en flores frescas, sin alterar la disposición natural y organización de los órganos florales (Ramírez 2000): 1. Diámetro externo: distancia entre dos puntos extremos de la flor en vista superior, que pasan por el eje transversal de ésta; en *P. quinata* corresponde con los pétalos. 2. Diámetro interno: distancia entre dos puntos extremos de la sección interna de la flor en vista superior (diferente al diá-



Fig. 1. Flores en anthesis de *Pachira quinata*. Fotografía: Herbert Briceño

metro externo), la cual pasa por el eje de la flor; en *P. quinata* corresponde con el androceo. 3. Diámetro del tubo de la flor: en el caso de *P. quinata* el tubo está formado por una estrecha cavidad en la base de la flor. 4. Largo de la flor: distancia desde la base hasta el extremo más alto de la flor; en el caso de *P. quinata* el largo es la distancia desde la base de la flor, justo al lado de la inserción del ovario hasta el estigma. 5. Largo del tubo de la flor: en *P. quinata* es la distancia desde la base de la flor hasta la separación de los pétalos. 6. Hercogamia: mínima distancia de separación entre el estigma y las anteras.

Análisis estadístico

La relación entre las características florales fue analizada por áreas geográficas, usando correlaciones simples de Spearman con una significancia probabilística mínima de 0,05 (Sokal & Rohlf 1995). Sin embargo, sólo fue considerado de valor estadístico cuando la pendiente de regresión, coeficiente de regresión, resultó significativa (Bonduriansky & Day 2003). Se utilizó la definición de alometría estática, concepto desarrollado en zoología (Cock 1966) y basado en una expresión lineal (Enders *et al.* 1998); de aquí que una pendiente significativamente distinta de cero muestra una relación alométrica y una pendiente no significativamente diferente de cero indica isometría (Bonduriansky & Day 2003).

La estadística utilizada para las comparaciones de los atributos florales entre clones y entre procedencias consistió en cálculos de promedios y análisis de

varianza de una sola vía (Sokal & Rohlf 1995). Antes de realizar los análisis de varianza se determinó la distribución normal de los datos y la homogeneidad de varianza. Las transformaciones de los datos previamente a los análisis estadísticos fueron: 1. raíz cuadrada del diámetro externo, diámetro interno y largo flor, y 2. la raíz cuadrada de $1 +$ el valor de diámetro del tubo de la flor, largo del tubo de la flor y hercogamia. La diferencia entre los valores promedios de cada análisis de varianza se estableció mediante pruebas *a posteriori* (LSD).

Los análisis de varianza fueron realizados entre: 1. todos los clones, 2. procedencias de cada área geográfica (Caimital, Guanare, Ticoporo y Turén de Sur América y Juigalpa, Pozones, San Juan y Costa Rica de Centro América), 3. todas las procedencias (todas las anteriores) y 4. las dos áreas geográficas (suramericanas y centroamericanas). En el caso de la comparación entre todos los clones, no fueron realizados los análisis *a posteriori* debido a la gran variación entre clones y a que las tendencias observadas preliminarmente fueron similares a las observadas para los análisis entre procedencias y entre áreas geográficas.

El análisis discriminante es una técnica multivariada que permite corroborar una clasificación previa con relación a caracteres no necesariamente usados en la clasificación inicial (StatSoft 2001). En el presente estudio, las procedencias representan la clasificación previa (variables independientes) y las dimensiones florales representan las variables a usar en la nueva clasificación (variables dependientes). Dos análisis discriminantes fueron realizados con la información sobre procedencias y dimensiones florales, el primero considerando siete procedencias y el segundo considerando dos áreas geográficas (Centro y Sur América).

RESULTADOS

Variación morfométrica floral en individuos de *Pachira quinata*

Las dimensiones florales promedio para 30 individuos de *P. quinata* se indican en la Tabla 1. Cada carácter morfométrico varió significativamente entre individuos, es decir, hay una notable variación en las dimensiones de las flores. Los intervalos de variación son mayores para el diámetro externo e interno que para los otros caracteres florales (Tabla 1). El largo de las flores varió entre 6,75 y 9,56 cm y la hercogamia entre 0 y 1,92 cm. Sólo las flores de un individuo no presentaron separación entre las anteras y el estigma. El largo del tubo floral mostró un estrecho intervalo de variación entre individuos (0,82-1,93 cm), aunque la menor fue encontrada para el diámetro del tubo (0,40-0,89 cm).

Hercogamia

El promedio de la hercogamia medida en 138 flores de 20 individuos de tres procedencias venezolanas y 10 individuos de cuatro procedencias de Centroamérica fue 1,05 cm (DE = 0,54), sin embargo, varió entre individuos de diferentes poblaciones y entre procedencias (Tabla 1, 2), y fue significativamente mayor en

Tabla 1. Valores promedio de seis caracteres florales de *Pachira quinata* por clon y resultados de las comparaciones estadísticas.

Procedencia	Medidas florales (cm)					
	Flores n	Diámetro externo \bar{X} (DE)	Diámetro interno \bar{X} (DE)	Diámetro tubo \bar{X} (DE)	Largo flor \bar{X} (DE)	Largo tubo \bar{X} (DE)
Poblaciones de Sur América						
Caimital						
1.63	5	13,26 (3,54)	6,90 (0,89)	0,64 (0,05)	9,34 (0,44)	1,58 (0,24)
1.65	5	13,76 (2,04)	7,34 (2,25)	0,89 (0,46)	8,67 (0,88)	1,33 (0,24)
1.66	5	13,29 (0,92)	6,66 (0,83)	0,60 (0,14)	9,49 (0,22)	1,69 (0,20)
3.65	5	11,85 (0,33)	5,57 (0,39)	0,58 (0,08)	8,54 (0,36)	1,10 (0,19)
4.65	5	11,63 (0,95)	5,50 (0,39)	0,55 (0,09)	7,83 (0,38)	1,34 (0,20)
5.65	6	10,60 (0,80)	7,24 (1,11)	0,51 (0,09)	8,90 (1,37)	1,23 (0,17)
6.65	5	9,61 (1,03)	5,67 (0,44)	0,55 (0,07)	7,11 (0,26)	1,29 (0,17)
6.68	2	10,77 (0,03)	7,18 (0,03)	0,77 (0,18)	9,37 (0,24)	1,64 (0,19)
7.65	5	11,40 (0,95)	5,71 (0,57)	0,50 (0,10)	7,80 (0,39)	1,20 (0,19)
7.68	5	9,11 (2,50)	6,86 (1,28)	0,80 (0,45)	8,12 (1,18)	1,93 (0,52)
8.68	5	8,68 (1,61)	5,31 (0,46)	0,58 (0,17)	7,26 (0,59)	1,07 (0,32)
12.69	1	11,80 (--)	6,25 (--)	0,60 (--)	7,90 (--)	1,00 (--)
14.71	5	11,67 (0,78)	5,11 (1,11)	0,54 (0,09)	7,68 (0,35)	0,98 (0,20)
19.72	6	9,52 (1,51)	6,69 (0,42)	0,58 (0,12)	8,96 (0,62)	1,01 (0,21)
Guanare						
13.71	5	8,28 (0,59)	5,35 (1,04)	0,46 (0,05)	7,38 (0,69)	1,08 (0,31)
Ticoporo						
1.68	1	13,15 (--)	9,20 (--)	0,40 (--)	9,10 (--)	1,00 (--)
4.68	5	11,51 (1,06)	5,57 (0,41)	0,50 (0,07)	7,96 (0,43)	1,20 (0,23)
6.69	5	11,50 (0,37)	6,41 (0,53)	0,52 (0,08)	8,14 (0,29)	0,82 (0,13)
6.73	6	10,28 (1,21)	6,29 (0,69)	0,53 (0,05)	7,25 (0,26)	0,85 (0,10)
11.70	5	10,61 (1,71)	7,15 (0,55)	0,54 (0,05)	8,52 (0,39)	1,02 (0,24)
Poblaciones de Centro América						
Nicaragua-Juigalpa						
7.02	6	7,07 (1,38)	4,94 (0,73)	0,45 (0,12)	6,75 (0,45)	1,10 (0,24)
8.02	5	10,69 (1,32)	7,42 (0,84)	0,52 (0,08)	7,94 (0,79)	1,40 (0,10)
9.02	5	9,23 (0,56)	6,25 (0,31)	0,56 (0,05)	8,24 (0,57)	1,84 (0,17)
Nicaragua-Pozones						
5.02	5	9,78 (0,64)	4,91 (0,44)	0,52 (0,08)	7,32 (0,34)	1,04 (0,18)
6.02	5	7,53 (0,79)	6,78 (0,28)	0,52 (0,08)	7,46 (0,52)	1,06 (0,13)
Nicaragua-San Juan						
10.02	5	8,88 (1,45)	5,90 (0,45)	0,48 (0,08)	8,40 (0,19)	1,22 (0,26)
11.02	5	10,23 (1,46)	8,21 (0,48)	0,48 (0,13)	9,30 (0,66)	1,18 (0,18)

Tabla 1. Continuación...

Procedencia	Medidas florales (cm)					
	Flores n	Diámetro externo \bar{X} (DE)	Diámetro interno \bar{X} (DE)	Diámetro tubo \bar{X} (DE)	Largo flor \bar{X} (DE)	Largo tubo \bar{X} (DE)
Costa Rica						
2.02	5	7,39 (1,43)	6,61 (0,26)	0,62 (0,08)	8,48 (0,99)	1,06 (0,13)
3.02	5	9,39 (1,04)	7,63 (0,46)	0,82 (0,44)	9,56 (0,40)	1,56 (0,29)
4.02	5	10,55 (2,39)	6,39 (0,87)	0,60 (0,00)	8,10 (0,38)	1,26 (0,17)
Estadístico $F_{(29,113)}$ (p)		7,03 (0,000001)	6,22 (0,000001)	1,89 (0,009529)	7,75 (0,000001)	7,19 (0,000001)

las poblaciones venezolanas ($\bar{X} = 1,23$ cm; min-max: 0,60-1,92 cm) que en las poblaciones centroamericanas ($\bar{X} = 0,68$ cm; min-max: 0,0-1,06). En las venezolanas, la menor hercogamia promedio fue encontrada en la localidad de Ticoporo y la mayor en Caimital. En las poblaciones centroamericanas, la menor hercogamia se encontró en la localidad de Juigalpa, Nicaragua, y la mayor en Pozones (Tabla 2). En este último caso destaca la ausencia de hercogamia en uno de los individuos centroamericanos (Tabla 1). Sin embargo, la mayoría de los individuos presentan cierta separación entre estigma y anteras.

Alometría floral

La mayoría de las dimensiones florales están correlacionadas para las flores de procedencia suramericana, con excepción del diámetro externo con el largo del tubo floral y la hercogamia. Las correlaciones mostraron coeficientes significativos, así como las pendientes, las cuales resultaron estadísticamente distintas de cero, es decir, existe un incremento simultáneo de ambas medidas (Tabla 3). Las correlaciones entre las medidas de las flores de poblaciones de Centroamérica resultaron significativas para cuatro pares de caracteres morfométricos: diámetro externo-diámetro interno, largo flor-diámetro interno, largo flor-diámetro tubo y largo flor-largo tubo floral (Tabla 3).

Variación morfométrica floral en y entre poblaciones de *P. quinata*

Un total de 92 flores de 20 individuos fueron medidas para cuatro procedencias venezolanas, incluyendo un sólo individuo para la localidad de Guanare (Tabla 2). Las poblaciones de Caimital y Ticoporo mostraron los mayores diámetros externos florales, los cuales difieren estadísticamente de la localidad de Guanare (Tabla 2). El diámetro del tubo floral de la localidad de Caimital fue mayor que para la localidad de Ticoporo. Las flores de la localidad de Caimital fueron más largas que las flores de la localidad de Guanare (Tabla 2). El largo del tubo floral y la hercogamia resultaron significativamente mayores para las flores de Caimital que para las flores de Ticoporo (Tabla 2).

Tabla 2. Valores promedio de seis caracteres florales de *Pachira quinata* y resultados de las comparaciones estadísticas entre localidades, localidades por área geográfica y entre áreas geográficas.

Procedencia	Individuos	Flores	Medidas florales (cm)						Largo tubo \bar{X} (DE) ⁵	Hercoгамia \bar{X} (DS) ⁶
			Diámetro externo \bar{X} (DE) ¹	Diámetro externo \bar{X} (DE) ²	Diámetro interno \bar{X} (DE) ³	Diámetro tubo \bar{X} (DE) ⁴	Diámetro tubo \bar{X} (DE) ⁵	Largo flor \bar{X} (DE) ⁶		
Poblaciones de Sur América										
Caimital	14	65	11,16 (2,17) ^{ab,c,d,e,f(A)}	6,27 (1,17) ^e	0,61 (0,22) ^{b,c,d(A)}	8,37 (0,98) ^{a,c,d(A)}	1,31 (0,36) ^{a,c(A)}	1,38 (0,45) ^{a,b,c,d,e,f(A)}		
Guanare	1	5	8,28 (0,59) ^{a,d,f(A,B)}	5,35 (1,04) ^{a,c}	0,46 (0,05) ^d	7,38 (0,69) ^{a,b,f(A)}	1,08 (0,31) ^d	1,00 (0,39) ^f		
Ticoporo	4	22	11,04 (1,29) ^{f,g,h,i,j(B)}	6,48 (0,96) ^a	0,52 (0,07) ^{a,c(A)}	7,98 (0,62) ^{b,c,g}	0,97 (0,22) ^{a,e,f(A)}	0,86 (0,29) ^{a,g(A)}		
Total Sur América	20	92	11,11 (1,97) [*]	6,27 (1,13) ^{n.s.}	0,58 (0,19) ^{n.s.}	8,22 (0,92) ^{n.s.}	1,21 (0,36) ^{n.s.}	1,23 (0,47) [*]		
Estadístico $F_{(2,88)}$ (p)			6,29 (0,002791)	2,07 n.s.	3,31 (0,041143)	3,89 (0,023847)	9,21 (0,000234)	13,09 (0,000014)		
Poblaciones de Centro América										
Nicaragua-Juigalpa	3	16	8,87 (1,90) ^{b,g}	6,12 (1,23) ^(A)	0,51 (0,09) ^{b,f(A)}	7,59 (0,88) ^{c,h,i,(AB)}	1,42 (0,36) ^{d,e,h(A)}	0,55 (0,50) ^{b,f,g}		
Nicaragua-Pozones	2	10	8,65 (1,37) ^{ch}	5,84 (1,04) ^{b,d(B)}	0,52 (0,08) ^{g(B)}	7,39 (0,42) ^{d,i,(KC)}	1,05 (0,15) ^{b,c,h,(AB)}	0,88 (0,36) ^e		
Nicaragua-San Juan	2	10	9,55 (1,55) ^{di}	7,05 (1,29) ^{b,(AC)}	0,48 (0,10) ^{e,h(C)}	8,85 (0,66) ^{e,i,(BD)}	1,20 (0,21)	0,68 (0,35) ^d		
Costa Rica	3	15	9,11 (2,08) ^{e,j}	6,88 (0,78) ^{c,d,e,(BC)}	0,68 (0,26) ^{a,e,g,h,(ABC)}	8,71 (0,88) ^{b,e,f,g,h,(ACD)}	1,29 (0,29) ^{b,(fB)}	0,67 (0,85) ^e		
Total Centro América	10	51	9,03 (1,78) [*]	6,47 (1,16) ^{n.s.}	0,55 (0,18) ^{n.s.}	8,12 (0,98) ^{n.s.}	1,26 (0,30) ^{n.s.}	0,68 (0,48) [*]		
Estadístico $F_{(3,47)}$ (p)			0,47 n.s.	3,26 (0,029532)	4,29 (0,009354)	11,37 (0,000010)	3,93 (0,013831)	0,95 n.s.		
Total	30	143	10,28 (2,15)	6,34 (1,14)	0,57 (0,19)	8,19 (0,94)	1,23 (0,34)	1,05 (0,54)		
Estadístico $F_{(6,135)}$ (p)			9,23 (0,000000)	2,47 (0,026500)	3,10 (0,007014)	6,14 (0,000010)	5,12 (0,000081)	12,61 (0,000000)		

Superíndices iguales (en minúsculas) indican la mínima diferencia significativa en el análisis *a posteriori*: 1 = $p < 0,036408$; 2 = $p < 0,040317$; 3 = $p < 0,030839$; 4 = $p < 0,013496$; 5 = $p < 0,034278$; 6 = $p < 0,049427$. Superíndices iguales (en mayúsculas) indican la mínima diferencia significativa en el análisis *a posteriori* entre procedencias suramericanas: 1 = $p < 0,003644$; 3 = $p < 0,039951$; 4 = $p < 0,019059$; 5 = $p < 0,000067$, 6 = $p < 0,000003$, Superíndices iguales (en mayúsculas) indican la mínima diferencia significativa en el análisis *a posteriori* entre procedencias centroamericanas: 2 = $p < 0,040434$; 3 = $p < 0,020034$; 4 = $p < 0,000195$, 5 = $p < 0,038536$. Comparaciones entre Sur y Centro América: * $p = 0,000001$, n.s. = no significativo.

Tabla 3. Matriz de correlación entre caracteres morfométricos florales de *Pachira quinata* de procedencia suramericana (diagonal inferior izquierda, $n = 91$) y procedencia centroamericana (diagonal superior derecha, $n = 46$). r = coeficiente de correlación, b = pendiente. En ambos casos se presentan los niveles de significancia estadística. Sólo se dan los valores de significancia para la pendiente comparada con una pendiente cero cuando el coeficiente de correlación (r) es significativo.

	Medidas florales							
	Diámetro externo	Diámetro interno	Diámetro tubo	Largo flor	Largo tubo	Hercogamia		
	r ($p <$) b (t student; $p <$)	r ($p <$) b (t student; $p <$)	r ($p <$) b (t student; $p <$)	r ($p <$) b (t student; $p <$)	r ($p <$) b (t student; $p <$)	r ($p <$) b (t student; $p <$)		
Diámetro externo	-	0,38 (0,02) 0,23 (2,59; 0,012475)	0,11 (n.s.)	0,35 (0,02) 0,15 (1,93; n.s.)	0,22 (n.s.)	-0,33 (0,05) 0,09 (n.s.)		
Diámetro interno	0,22 (0,05) 0,13 (2,13; 0,035700)	-	0,29 (0,05) 1,87 (2,09; n.s.)	0,69 (0,0001) 0,55 (5,95; 0,000001)	0,21 (n.s.)	-0,06 (n.s.)		
Diámetro tubo	0,22 (0,05) 0,02 (2,16; 0,033754)	0,30 (0,01) 1,79 (3,01; 0,003400)	-	0,42 (0,01) 2,30 (3,19; 0,002489)	0,20 (n.s.)	0,08 (n.s.)		
Largo flor	0,41 (0,001) 0,19 (4,29; 0,000044)	0,56 (0,0001) 0,46 (6,41; 0,000001)	0,24 (0,05) 0,05 (2,32; 0,022835)	-	0,41 (0,01) 1,21 (2,81; 0,007064)	0,09 (n.s.)		
Largo tubo	0,13 (n.s.)	0,22 (0,05) 0,05 (3,01; 0,003402)	0,32 (0,01) 0,17 (3,23; 0,001725)	0,41 (0,001) 0,16 (4,28; 0,000047)	-	0,21 (n.s.)		
Hercogamia	0,03 (n.s.)	0,31 (0,01) 0,13 (3,13; 0,002710)	0,25 (0,02) 0,10 (2,46; 0,015970)	0,43 (0,001) 0,22 (4,43; 0,000027)	0,45 (0,001) 0,34 (4,76; 0,000001)	-		

Un total de 51 flores de 10 individuos fueron estudiadas para cuatro procedencias centroamericanas (tres de Nicaragua y una de Costa Rica) (Tabla 2). El diámetro externo y la hercogamia no varían significativamente entre diferentes procedencias centroamericanas (Tabla 2). El diámetro interno de la flor fue significativamente mayor para la población de San Juan (Nicaragua) y Costa Rica que para las otras procedencias centroamericanas. El diámetro del tubo floral y el largo de la flor fueron mayores para las poblaciones procedentes de Costa Rica comparadas con las otras procedencias centroamericanas. En contraste, el largo del tubo floral fue mayor en las poblaciones de Juigalpa (Nicaragua) y en Costa Rica, las cuales difieren significativamente de la localidad de Pozones (Nicaragua).

La comparación de las medidas florales entre las siete procedencias (centro y suramericanas) mostró que los seis caracteres difieren significativamente entre localidades (Tabla 2). Las principales tendencias encontradas en los análisis *a posteriori* son descritas a continuación. El diámetro externo fue significativamente mayor para las poblaciones suramericanas de Caimital y Ticoporo. El diámetro interno fue mayor para las localidades de San Juan (Nicaragua) y Costa Rica con relación a las localidades de Pozones (Nicaragua), Guanare y Caimital. El diámetro del tubo de la flor fue mayor para la localidad de Costa Rica con relación a las localidades de Guanare, Ticoporo y las tres localidades de Nicaragua (Tabla 2). El largo floral mostró los mayores promedios para las localidades San Juan (Nicaragua) y Costa Rica, los cuales fueron significativamente mayores con relación a todas las otras localidades (Tabla 2).

El largo del tubo floral fue mayor para las localidades Caimital (Venezuela) Juigalpa (Nicaragua). En el primer caso, el largo del tubo floral para la localidad de Caimital fue significativamente mayor con relación a las localidades de Ticoporo y Pozones (Nicaragua). En el segundo caso, el largo del tubo floral de la localidad de Juigalpa fue mayor con relación a las localidades de Guanare, Ticoporo y Pozones. La distancia entre anteras y estigma fue mayor en las flores procedentes de Caimital comparadas con la de las localidades de Ticoporo y las cuatro localidades centroamericanas. Además, las flores de la localidad de Juigalpa mostraron la menor separación antera-estigma con relación a las flores de las localidades suramericanas (Tabla 2). La comparación entre las medidas florales de Sur y Centro América resultaron significativas sólo para el diámetro externo y la hercogamia, siendo estas medidas mayores para la muestra suramericana (Tabla 2).

Clasificación de las localidades de procedencia

Los resultados del primer análisis discriminante, considerando siete localidades de procedencia, muestra que la función discriminante es significativa ($F_{(42, 585)} = 5,32$; $p < 0,000001$). Las medidas florales con mayor contribución al análisis fueron, en orden de importancia: 1. hercogamia ($F_{(6,130)} = 12,61$; $p < 0,000001$), 2. diámetro externo ($F_{(12,258)} = 10,22$; $p < 0,000001$), 3. largo tubo ($F_{(18,363)} = 9,38$; $p < 0,000001$), 4. largo flor ($F_{(24,444)} = 8,59$; $p < 0,000001$), 5. diámetro interno ($F_{(30,506)} = 7,06$; $p < 0,000001$) y 6. diámetro tubo ($F_{(36,552)} = 6,12$; $p < 0,000001$). Las dis-

tancias de Mahalanobis y su significancia permiten destacar que todas las localidades suramericanas difieren entre sí, excepto la comparación Guanare-Ticoporo (Tabla 4). En el caso de las procedencias centroamericanas, todas las comparaciones también resultaron significativamente diferentes, excepto las flores procedentes de Costa Rica-San Juan (Nicaragua). Los resultados entre procedencias centroamericanas y suramericanas también fueron diferentes, excepto las comparaciones entre la localidad de Guanare y las localidades de Juigalpa y Pozones (Tabla 4).

Tabla 4. Distancias de Mahalanobis entre procedencias (variable dependiente) de acuerdo a seis caracteres florales (variable independiente) de *Pachira quinata*. Distancias cuadráticas de Mahalanobis (diagonal superior), valores de $F_{(6,124)}$ y probabilidad asociada (diagonal inferior).

	Procedencia					
	Caimital	Guanare	Ticoporo	Nicaragua Juigalpa	Nicaragua Pozones	Nicaragua San Juan
Guanare	4,53 2,77 0,014594					
Ticoporo	2,75 6,91 0,000002	3,49 1,88 0,088938				
Nicaragua Juigalpa	9,421 18,28 0,000001	4,19 2,12 0,055285	7,00 9,82 0,000001			
Nicaragua Pozones	4,64 5,86 0,000020	0,42 0,22 0,970181	2,28 2,39 0,031451	3,28 2,96 0,009842		
Nicaragua San Juan	8,44 10,65 0,000001	5,64 2,50 0,025357	4,53 4,58 0,000308	4,69 4,23 0,000651	4,71 3,39 0,003854	
Costa Rica	7,53 9,51 0,000001	6,75 2,99 0,009058	5,96 6,02 0,000015	3,70 3,33 0,004441	5,18 3,74 0,001882	2,30 1,66 0,135080

La representación gráfica de este análisis muestra que las flores de las poblaciones centroamericanas tienden a distribirse a la izquierda del gráfico. Además, las muestras de San Juan (Nicaragua) están principalmente distribuidas en el área del cuarto cuadrante (Fig. 2). En contraste, las muestras de Caimital están principalmente distribuidas a la derecha de la figura (primer y segundo cuadrante) y las otras localidades venezolanas tienden a estar distribuidas en torno a valores de cero en el eje horizontal o hacia los cuadrantes uno y dos (Fig. 2).

La clasificación de las procedencias de acuerdo a las características morfométricas florales muestra que el 64,96% de las flores son clasificadas correctamente en sus procedencias. En este análisis, los porcentajes de clasificación acer-

tada son mayores para las flores de las localidades de Caimital (90,6%) y Ticoporo (95,4%) en el área suramericana, y centroamericanas de Juigalpa (87,5%) y Costa Rica (70,0%).

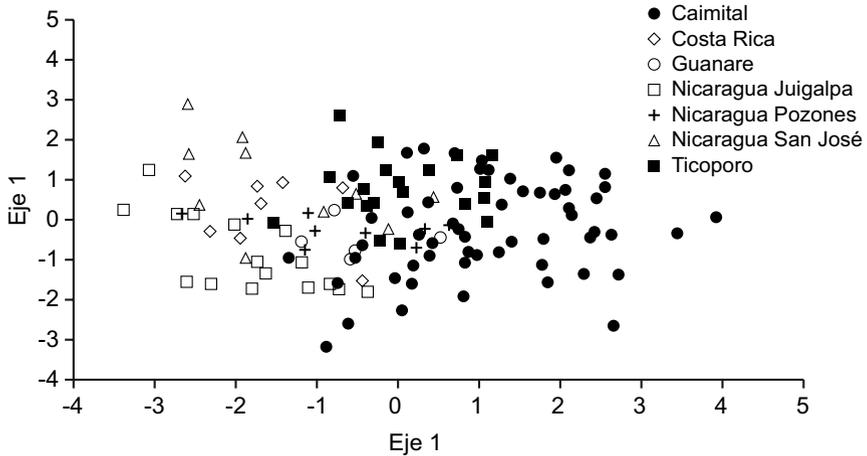


Fig. 2. Representación gráfica de los resultados del análisis discriminante de poblaciones de *P. quinata* basados en caracteres morfométricos florales.

Clasificación de las áreas geográficas

Los resultados del análisis discriminante considerando dos áreas geográficas muestran que la función discriminante es significativa ($F_{(1,132)} = 29,02$; $p < 0,000001$). En este análisis las medidas florales con mayor contribución al análisis fueron, en orden de importancia: 1. hercogamia ($F_{(1,135)} = 41,7$; $p < 0,000001$), 2. diámetro externo ($F_{(2,134)} = 38,9$; $p \leq 0,000001$), 3. largo tubo ($F_{(3,133)} = 34,9$; $p < 0,000001$) y 4. diámetro interno ($F_{(4,132)} = 29,02$; $p < 0,000001$). Las variables diámetro del tubo y largo floral fueron excluidas del modelo por no contribuir significativamente a la discriminación de los grupos.

La distancia de Mahalanobis (3,94) y su significancia ($F_{(4,132)} = 29,92$; $p < 0,000001$) permiten destacar que la morfometría de las flores procedentes de Centroamérica y Suramérica difieren entre sí. El total de flores clasificadas correctamente para toda la muestra examinada fue de 86,86% ($n = 119$). El porcentaje de flores clasificadas correctamente fue mayor para Suramérica ($n = 84$; 92,3%) que para Centroamérica ($n = 35$; 76,1%). En general, un alto porcentaje de flores son clasificadas correctamente de acuerdo al área geográfica, lo cual indica que las características morfométricas florales permiten discriminar entre áreas geográficas.

DISCUSIÓN

Alometría floral

Correlaciones positivas entre dimensiones de órganos florales parecen ha-

ber evolucionado bajo selección natural en múltiples ocasiones, lo cual es sustentado por la hipótesis de correlación selectiva (Conner & Sterling 1995; Conner 1997; Ushimaru & Nakata 2002; Ushimaru *et al.* 2003a; Fornoni *et al.* 2008) e indica la existencia de un fenotipo floral integrado (Navarro *et al.* 2007; Fornoni *et al.* 2008; Ordano *et al.* 2008), característico de plantas con sistemas de polinización específicos mantenidos por visitantes florales especializados (Berg 1960; Armbruster *et al.* 1999). El menor número de correlaciones significativas para las flores de procedencia centroamericana con relación a flores de procedencia suramericana puede ser explicado por menor integración floral en las flores de procedencia centroamericana, lo que concuerda con la adopción de sistema mixto de polinización, que no está sujeto a presiones selectivas en función de permitir el acceso a una amplia gama de polinizadores (Berg 1960; Navarro *et al.* 2007). Las correlaciones morfométricas para las flores de ambas procedencias geográficas concuerdan con grupos de polinizadores registrados para Centroamérica y Suramérica. Sandiford *et al.* (2003) reportaron amplia variedad de agentes polinizadores de *P. quinata* en Centroamérica, mientras que para Venezuela sólo se registraron esfingidos como polinizadores efectivos. La selección natural puede estabilizar el tamaño de los órganos florales (Worley *et al.* 2000; Ushimaru *et al.* 2003b) por medio de mecanismos pobremente conocidos, aunque se ha planteado que la estructura de las flores es estabilizada porque los cambios genéticos que alteran el desarrollo son seleccionados en contra por su efecto deletéreo sobre otros caracteres de la planta (Cresswell 1998). En el caso de las flores de procedencia centroamericana destacan las correlaciones del largo y diámetro floral, atributos relacionados con el tamaño general de la flor que determinan la forma y el plano simétrico (Radford *et al.* 1974). El diámetro externo y el largo de la flor varían simultáneamente, lo cual parece estar determinado por el proceso de desarrollo floral, según la hipótesis del desarrollo (Berg 1960; Fornoni *et al.* 2008). Esta particularidad permite conservar la forma general de la flor y por lo tanto podría mantener el reconocimiento por parte de los polinizadores.

Variación geográfica

Las variaciones en la morfología floral están frecuentemente asociadas a poblaciones de especies con amplia distribución geográfica, las cuales ocupan territorios discontinuos (Jones Jr. 1988; Domínguez *et al.* 1998; Hodgins & Barrett 2008). La comparación de las dimensiones florales entre las siete procedencias sur- y centroamericanas mostró que los seis caracteres florales difieren estadísticamente entre localidades; sin embargo, no existen tendencias geográficas definidas relacionadas con las diferencias particulares de cada carácter floral. El diámetro externo, diámetro del tubo floral, largo floral y la hercogamia fueron mayores para poblaciones suramericanas, y el diámetro interno y el largo del tubo floral fueron mayores para poblaciones centroamericanas. Las variaciones en las dimensiones florales pueden ser el producto de diferentes factores, entre los cuales se encontraron patrones latitudinales (Silva-Montellano & Eguiarte 2003; Hodgins & Barrett

2008) y patrones discontinuos de variación floral (Domínguez *et al.* 1998).

Las características morfométricas florales con mayor contribución al análisis discriminante considerando siete localidades de procedencia fueron, en orden de importancia: 1. hercogamia, 2. diámetro externo, 3. largo del tubo, y 4. largo floral. Estos atributos florales permiten, con pocas excepciones, diferenciar las procedencias de las flores. Sin embargo, la representación gráfica de este análisis muestra gran variación y dispersión de los datos, aunque las flores de las poblaciones centroamericanas y suramericanas tienden a separarse en los extremos y superponerse hacia el punto cero del eje horizontal, lo cual corresponde con una variación gradual de las características morfométricas de las flores. Sin embargo, la distribución geográfica de *P. quinata* es discontinua y las muestras examinadas corresponden a los extremos de su distribución geográfica (Cordero & Boshier 2003). De acuerdo a lo anterior, sólo se puede destacar que existe alta variación entre los caracteres morfométricos florales en *P. quinata* y que la variación floral observada podría estar determinada por la separación geográfica de las muestras examinadas. De hecho, la variabilidad observada es confirmada, ya que la clasificación de las procedencias de acuerdo a las características morfométricas florales muestra que sólo el 64,96% de las flores son clasificadas correctamente en sus procedencias. Estos resultados indican que los seis caracteres morfométricos florales tienen un amplio intervalo de variación, pudiendo superponerse entre procedencias y áreas geográficas.

En contraste, los resultados del análisis discriminante permitieron diferenciar las dos áreas geográficas, Centroamérica y Suramérica, de acuerdo a las características florales. En general, el alto porcentaje de flores clasificadas correctamente de acuerdo al área geográfica indica que las características morfométricas florales permiten establecer asociaciones espaciales para los individuos de esta especie. Algunos autores señalan que los órganos relacionados con el sistema de apareamiento varían menos que los órganos florales relacionados con la atracción (Worley *et al.* 2000; Ushimaru & Nakata 2002; Ushimaru *et al.* 2003b). Sin embargo, en *P. quinata* ambos tipos de caracteres morfométricos varían entre procedencias. La hercogamia y el diámetro externo son mayores para las flores procedentes de Suramérica, mientras que el largo del tubo y el diámetro interno son mayores para las flores procedentes de Centroamérica. Aunque es difícil establecer comparaciones adecuadas entre diferentes estudios, los resultados de la presente investigación coinciden en que el tamaño de la corola o diámetro externo de la flor (Domínguez *et al.* 1998) explican parte de la variación en la morfología floral, así como la hercogamia puede estar relacionada con la variación geográfica (Ramsey 1993; Ushimaru *et al.* 2003b).

El diámetro externo de las flores de *P. quinata* puede ser considerado como una expresión de los niveles de atracción a los polinizadores. En las flores tipo cepillo de *P. quinata* la superficie externa de la unidad de polinización está exclusivamente formada por los órganos sexuales (Faegri & van der Pijl 1979), el conjunto de estambres, que representa la estructura central de atracción floral y que

corresponde con el diámetro interno. La hipótesis de atracción de polinizadores sugiere que flores más grandes atraen frecuentemente más polinizadores que flores pequeñas, aumentando la aptitud (Wilson 1983). El mayor diámetro externo para las flores procedentes de Suramérica representa mayor nivel de atracción a los polinizadores. Por el contrario, mayor diámetro interno en las flores de procedencia centroamericana también representa alto nivel de atracción; sin embargo, la diferencia entre ambas áreas geográficas no es muy grande. El mayor diámetro externo para las flores de procedencia suramericana sugiere mayor vistosidad y, por tanto, mayor capacidad de atracción, más aun, si se considera que el éxito de polinización depende del tamaño relativo de todas las partes atractivas de la flor como unidad y no del tamaño relativo de partes individuales de la flor (Kirchoff 1983). Como las especies autógamas tienden a tener flores más pequeñas que las especies xenógamas (Proctor *et al.* 1996), entonces las flores de procedencia suramericana podrían tener mayores niveles de xenogamia que las poblaciones de Centroamérica. Esta suposición es apoyada por la mayor hercogamia en las flores de procedencia suramericana, lo cual se discute a continuación.

Muchos estudios han mostrado que la posición relativa del estigma y las anteras en las flores de especies xenógamas polinizadas por animales juega un rol crucial en el éxito reproductivo de los individuos (Webb & Lloyd 1986; Ramsey 1993; Conner *et al.* 1995; Motten & Stone 2000). La hercogamia promedio observada en *P. quinata* resultó suficientemente grande como para evitar la autopolinización; sin embargo, la hercogamia varió entre individuos de diferentes poblaciones y entre procedencias. La separación antera-estigma puede variar entre poblaciones, siendo la población con menor hercogamia autógama en comparación con las poblaciones xenógamas con mayores valores de hercogamia (Ramsey 1993). En *P. quinata*, la hercogamia fue mayor para las poblaciones venezolanas comparada con poblaciones centroamericanas. Además, en ambas áreas geográficas es reportada la condición autoincompatible (Quijada 1981; Quijada *et al.* 1998; Quesada *et al.* 2001; Sandiford *et al.* 2003), aunque también se ha encontrado cierta producción de frutos y semillas por autopolinización en ambas áreas geográficas (Quijada 1981; Quijada *et al.* 1998; Quesada *et al.* 2001; Sandiford *et al.* 2003). La mayor variación en los niveles de hercogamia de *P. quinata* entre localidades venezolanas comparada con la variación observada entre poblaciones centroamericanas podría estar asociada a mayores niveles de xenogamia. Por el contrario, la menor variación en los niveles de hercogamia en poblaciones centroamericanas podría estar asociada con mayores niveles de compatibilidad y autopolinización, ya que en especies autógamas la posición del estigma cercano a las anteras ha evolucionado bajo selección que favorece la autogamia (Ushimaru & Nakata 2002).

La distancia antera-estigma puede haber evolucionado en respuesta al tamaño del polinizador principal (Armbruster 1988). De aquí que las diferencias en los polinizadores podrían estar relacionadas con la variación observada en los valores de hercogamia entre flores de diferentes procedencias. De hecho, Sandiford *et al.* (2003) reportan una amplia variedad de agentes polinizadores en poblaciones de *P.*

quinata en Centroamérica, mientras que observaciones en Venezuela indican a los esfingidos como los polinizadores efectivos. Otra posible explicación de la variación geográfica de la hercogamia en esta especie es la disponibilidad de recursos a flores individuales (Diggle 1995) y selección de la inversión óptima por flor (Worley *et al.* 2000). El número de flores por inflorescencia es significativamente mayor en inflorescencias de procedencia centroamericana de *P. quinata* (Ramírez *et al.* 2008). Bajo la premisa de que existe una relación inversa entre la biomasa floral y el número de flores por inflorescencia (Ramírez & Berry 1995), y si se considera que este carácter está fijado genéticamente y que los clones están creciendo bajo condiciones relativamente homogéneas, donde la disponibilidad de recursos es aproximadamente similar para cada clon, entonces los recursos disponibles para cada flor individual pueden ser menores cuando el número de flores por inflorescencia es mayor. Por lo tanto, se puede sugerir que la inversión óptima por flor puede estar influenciando las variaciones observadas entre los niveles de hercogamia en plantas de diferentes procedencias geográficas y de aquí los niveles de entrecruzamiento.

Finalmente, las correlaciones entre caracteres morfométricos florales mostraron diferentes tendencias de acuerdo al área geográfica, lo cual puede estar asociado a variaciones particulares de cada localidad. La morfometría floral de *P. quinata* tiene cierto valor predictivo en la diferenciación de individuos, procedencias y áreas geográficas. Los resultados indican que los seis caracteres morfométricos florales tienen un amplio intervalo de variación, pudiendo superponerse entre individuos, procedencias y áreas geográficas. Sin embargo, un alto porcentaje de flores son clasificadas correctamente de acuerdo al área geográfica, permitiendo establecer asociaciones espaciales para los individuos de esta especie.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a dos árbitros anónimos por sus comentarios y sugerencias. Este trabajo fue financiado por el Fonacit G-98003195. Los autores desean expresar su agradecimiento al personal de la Estación Experimental El Irel de la Universidad de Los Andes por su apoyo en el trabajo de campo.

BIBLIOGRAFÍA

- Armbruster, W.S. 1988. Multilevel comparative analysis of the morphology, function, and evolution of *Dalechampia* blossoms. *Ecology* 69: 1746-1761.
- Armbruster, W.S., D.S. di Stilio, J.D. Tuxill, T.C. Flores & J.L. Velásquez. 1999. Covariance and decoupling of floral and vegetative traits in nine Neotropical plants: a re-evaluation of Berg's correlation-pleiades concept. *Amer. J. Bot.* 86: 39-55.
- Bateman, A.J. 1968. The role of heterostyly in *Narcissus* and *Mirabilis*. *Evolution* 22: 345-414.

- Berg, R.L. 1960. The ecological significance of correlation Pleiades. *Evolution* 14: 171-180.
- Bonduriansky, R. & T. Day. 2003. The evolution of static allometry in sexually selected traits. *Evolution* 57: 2450-2458.
- Cheverud, J. 1984. Quantitative genetics and developmental constraints on evolution by selection. *J. Theor. Biol.* 110: 155-172.
- Cock, A.G. 1966. General aspects of metrical growth and form in animals. *Quart. Rev. Biol.* 41: 131-190.
- Conner, J.K. 1997. Floral evolution in wild radish: the role of pollinators, natural selection, and genetic correlations among traits. *Int. J. Plant Sci.* 158: 108-120.
- Conner, J.K. & A. Sterling. 1995. Testing hypothesis of functional relationship: a comparative survey of correlation patterns among floral traits in five insect-pollinated plants. *Amer. J. Bot.* 82: 1399-1406.
- Conner, J.K., R. Davis & S. Rush. 1995. The effect of wild radish floral morphology on pollination efficiency by four taxa of pollinators. *Oecologia* 104: 234-245.
- Cordero, J. & D.H. Boshier. 2003. Descripción de la especie y distribución natural. In: Cordero, J. & D.H. Boshier (eds.). *Bombacopsis quinata, un árbol maderable para reforestar*, pp. 3-12. Tropical Forestry Papers 39. Oxford Forestry Institute. Alden Publishers, Osney Mead, Oxford.
- Cresswell, J.E. 1998. Stabilizing selection and structural variability of flowers within species. *Ann. Bot.* 81: 463-473.
- Cronquist, A. 1968. *The evolution and classification of flowering plants*. Riverside Studies in Biology. Allen Press, New York.
- Dafni, A. & P.R. Neal. 1997. Size and shape in floral advertisement: measurement, concepts and implications. In: Proceeding International Symposium on pollination (K.W. Richards, ed.). *Acta Hort.* 437: 121-140.
- Diggle, P.K. 1995. The expression of andromonoecy in *Solanum hirtum* (Solanaceae): phenotypic plasticity and ontogenetic contingency. *Amer. J. Bot.* 81: 1354-1365.
- Domínguez, C.A., L.E. Eguiarte, J. Núñez-Farfán & R. Dirzo. 1998. Flower morphometry of *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae): geographical variation in Mexican populations. *Amer. J. Bot.* 85: 637-643.
- Enders, M.M., H. Schüle & J.R. Henschel. 1998. Sexual dimorphism, fighting and mating tactics of male *Onymacris plana* Péringuey (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Namib desert. *Ethology* 104: 1003-1019.
- Endress, P.K. 1996. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press. Australia.
- Faegri, K. & L. van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*. Third Edition. Pergamon Press, Oxford.
- FAO. 1986. Databook on endangered tree and shrub species and provenances. FAO Roma.

- FAO. 1993. Report of eighth meeting of the FAO panel of experts on forest genetic resources. FAO Roma.
- Fornoni, J., K. Boege, C.A. Domínguez & M. Ordano. 2008. How little is too little. *Comm. & Int. Biol.* 1: 56-58.
- Hodgins, K.A. & S.C.H. Barrett. 2008. Geographic variation in floral morphology and style-morph ratios in a sexually polymorphic daffodil. *Amer. J. Bot.* 95: 185-195.
- Jones Jr., S.B. 1988. *Sistemática vegetal*. Segunda edición. McGraw-Hill, México.
- Kirchoff, B.K. 1983. Allometric growth of the flowers in five genera of Marantaceae and in *Canna* (Cannaceae). *Bot. Gaz.* 144: 110-118.
- Motten, A.F. & D.J. Stone. 2000. Heritability of stigma position and the effect of stigma-anther separation on outcrossing in a predominantly self-fertilizing weed, *Datura stramonium* (Solanaceae). *Amer. J. Bot.* 87: 339-347.
- Navarro, L., G. Ayensa & P. Guitián. 2007. Adaptation of floral traits and mating system to pollinator unpredictability: the case of *Disterigma stereophyllum* (Ericaceae) in southwestern Colombia. *Pl. Syst. Evol.* 266: 165-174.
- Ordano, M., J. Fornoni, K. Boege & C.A. Domínguez. 2008. The adaptative value of phenotypic floral integration. *New Phytol.* 179: 1183-1192.
- Proctor, M., P. Yeo & A. Lack. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press, Portland, Oregon.
- Quesada, M., E.J. Fuchs & J.A. Lobo. 2001. Pollen load size, reproductive success and progeny kinship of naturally pollinated flowers of the tropical dry forest tree *Pachira quinata* (Bombacaceae). *Amer. J. Bot.* 88: 2113-2118.
- Quijada, M. 1981. Análisis cuantitativo comparativo de jardines clonales balanceados y no balanceados de saquisaqui (*Bombacopsis quinata* (Jacq.) Dugand). Trabajo de Ascenso. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- Quijada, M., V. Garay & L. Valera. 1998. Resultado de un ensayo de progenies de saqui-saqui (*Bombacopsis quinata* (Jacq.) Dugand) a los 15 años de edad, establecido en la unidad experimental, Reserva Forestal Caparo, Barinas-Venezuela. *Revista Forest. Venez.* 42: 167-185.
- Radford, A.E., W.C. Dickison, J.R. Massey & C.R. Bell. 1974. *Vascular plant systematic*. Harper & Row Publishers, New York.
- Ramírez, N. 2000. Dimensiones funcionales asociadas a la unidad de polinización: flores e inflorescencias. XIV Congreso Venezolano de Botánica. Instituto Pedagógico de Caracas. Universidad Pedagógica Experimental Libertador. Caracas, Venezuela.
- Ramírez, N. & P.E. Berry. 1995. Producción y costo de frutos y semillas relacionados a las características de las inflorescencias. *Biotropica* 27: 190-205.
- Ramírez, N., L. Valera, V. Garay, H. Briceño, M. Quijada, Y. Moret de Peña & J. Montilla. 2008. Eficiencia reproductiva de clones de *Pachira quinata*

- (Jacq.) W. Alverson (Bombacaceae) bajo condiciones de cultivo. *Acta Bot. Venez.* 31: 367-386.
- Ramsey, M. 1993. Floral morphology, biology and sex allocation in disjunct populations of Christmas bells (*Blandfordia grandiflora*, Liliaceae) with different breeding systems. *Australian J. Bot.* 41: 749-762.
- Sandiford, M., D.H. Boshier & J. Cordero. 2003. Biología reproductiva. In: Cordero, J. & D.H. Boshier (eds.). *Bombacopsis quinata, un árbol made-rable para reforestar*, pp. 13-38. Tropical Forestry Papers 39. Oxford Forestry Institute, Alden Publishers, Osney Mead, Oxford.
- 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.
- Silva-Montellano, A. & L.E. Eguiarte. 2003. Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. I. Floral characteristics, visitor, and fecundity. *Amer. J. Bot.* 90: 377-387.
- Sokal, R. & F. Rohlf. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman, San Francisco. California.
- StatSoft. 2001. *Statistica for windows* (computer program manual). StatSoft, Tulsa.
- Ushimaru, A. & K. Nakata. 2002. The evolution of flower allometry in selfing species. *Evol. Ecol. Res.* 4: 1217-1227.
- Ushimaru, A., T. Itagaki & H. Ishii. 2003a. Floral correlations in an andromonoecious species, *Commelina communis* (Commelinaceae). *Pl. Spec. Biol.* 18: 103-106.
- Ushimaru, A., T. Itagaki & H. Ishii. 2003b. Variation in floral organ size depends on function: a test with *Commelina communis*, an andromonoecious species. *Evol. Ecol. Res.* 5: 615-622.
- 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.
- Willson, M.F. 1983. *Plant reproductive biology*. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Worley, A.C., A.M. Baker, J.D. Thompson & S.C.H. Barret. 2000. Floral display in *Narcissus*: Variation in flower size and number at the species, population and individual levels. *Int. J. Plant Sci.* 161: 69-79.