

# RECONSIDERACIÓN DE LA BIOLOGÍA FLORAL Y POLINIZACIÓN DE *PACHIRA QUINATA* (JACQ.) W. ALVERSON (MALVACEAE: BOMBACOIDEAE)

Reconsideration of floral biology and pollination of *Pachira quinata* (Jacq.)  
W. Alverson (Malvaceae: Bombacoideae)

Nelson RAMÍREZ<sup>1</sup>, Jafet M. NASSAR<sup>2</sup>, Gilbert SALAS<sup>3</sup>, Herbert  
BRICEÑO<sup>1</sup>, Lino VALERA<sup>3</sup> y Vicente GARAY<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias,  
Instituto de Biología Experimental, Centro de Botánica  
Tropical, Aptdo. 48312, Caracas 1041A, Venezuela  
nramirez220252@gmail.com

<sup>2</sup>Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas  
(IVIC), Centro de Ecología, Aptdo. 21827, Altos  
de Pipe, estado Miranda, Venezuela  
jnassar@ivic.gob.ve

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

## RESUMEN

La biología floral y polinización de *Pachira quinata* fue estudiada durante cinco años en huertos clonales del estado Barinas, Venezuela. La biología floral incluyó las características asociadas con la polinización, así como la riqueza de visitantes florales, forma y horas de la visita, cargas de polen, y la relación con las características del néctar. Los resultados mostraron que *P. quinata* es polinizada por esfingidos, en contraposición a estudios previos donde es considerada esfingófila y quiropterófila. Aunque muchas de las características florales de *P. quinata* no permitan discriminar entre polinización por esfingidos y polinización por murciélagos, el bajo volumen de néctar producido por flor, la fragancia floral, las restricciones morfológicas florales para acceso al néctar en el interior de las flores por murciélagos, así como los reportes previos de visitas poco inadecuadas por parte de los murciélagos, sugieren que *P. quinata* debe ser considerada como principalmente polinizada por esfingidos.

**Palabras clave:** Antesis, esfingidos, morfología floral, néctar, polinización, visitantes florales

## ABSTRACT

The floral biology and pollination of *Pachira quinata* was studied during five years in clonal orchards, Barinas State, Venezuela. Floral biology included floral attributes associated to pollination and pollination was evaluated according to richness of visiting species, form of the floral visit for each visitor species, abundance and position of pollen load, visiting time and their relationship with production and concentration of nectar. The results showed that *P. quinata* is pollinated by hawkmoth, contrary to previous studies where this species is considered as bat and hawkmoth pollinated. Although many of the floral charac-

teristics of *P. quinata* do not allow discriminating between hawkmoths and bats pollination, the low volume of nectar produced by flower, floral fragrance, and morphological restrictions to nectar access by bats, and previous records of inadequate visits by bats, suggest that *P. quinata* have to be mainly considered as hawkmoths pollinated.

**Key words:** Floral morphology, floral visitors, hawk moth, nectar, pollination

## INTRODUCCIÓN

*Pachira quinata* es un árbol cuya madera es altamente apreciada en su área de distribución natural (Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia y Venezuela). El elevado valor comercial de *P. quinata* ha conducido a la explotación extensiva por lo que es considerada como amenazada en el ámbito poblacional (FAO 1986) y clasificada como de máxima prioridad para su conservación genética, investigación y evaluación (FAO 1993).

La producción de cápsulas en huertos semilleros es calificada como baja a lo largo de la distribución natural de *P. quinata* (Quijada 1981; Sandiford *et al.* 2003). Los bajos valores de formación de frutos y semillas han sido explicados de modo general de acuerdo a tres hipótesis (Sandiford *et al.* 2003): 1- los polinizadores son limitantes, aunque Sandiford & Boshier (1998) muestran datos contradictorios, 2- los recursos son limitantes para la formación de frutos a partir de flores, y 3- muchas flores producidas son sólo donantes de polen y los frutos son producidos de acuerdo a los recursos disponibles. Es evidente la importancia del proceso de polinización en lo relativo al cultivo y conservación de *P. quinata*, la cual es considerada una especie autoincompatible (Quijada 1981; Quijada *et al.* 1998; Quesada *et al.* 2001; Fuchs *et al.* 2003; Sandiford *et al.* 2003; Rymer *et al.* 2013). Más aún, un estudio detallado mostró que *P. quinata* es una especie hercogama (Ramírez *et al.* 2010), no agamosperma, parcialmente autoincompatible y xenogama (Ramírez *et al.* 2014), por lo tanto, requiere de los polinizadores para su reproducción. En este contexto, es prioritario identificar a las especies polinizadoras primarias, ya que los planes de manejo y cultivo de *P. quinata* deben ser implementados de acuerdo a sus características reproductivas, específicamente considerando los agentes polinizadores efectivos.

La biología floral y polinización de *P. quinata* han sido estudiadas en varias oportunidades (Urueña & Rodríguez 1988; Kane *et al.* 1993; Sandiford & Boshier 1998). En estos estudios, un número elevado de animales antófilos ha sido registrado visitando las flores (Sandiford & Boshier 1998), pero sólo especies de murciélagos y esfingidos han sido consideradas como los polinizadores principales (Urueña & Rodríguez 1988; Kane *et al.* 1993; Sandiford & Boshier 1998; Quesada *et al.* 2001). Específicamente, el murciélago *Glossophaga soricina* ha sido reportado como el polinizador principal de *P. quinata* (Urueña & Rodríguez 1988; Kane *et al.* 1993), así como el esfingido *Eumorpha vitis* (Kane *et al.* 1993) y otras especies de esfingidos (Haber & Frankie 1989). Sin embargo, algunos detalles reportados

sobre el proceso de polinización de *P. quinata* no son concluyentes con relación al desempeño de los murciélagos como polinizadores: 1- las flores de *P. quinata* visitadas por *G. soricina* contenían néctar inmediatamente después de la visita (Sandiford & Boshier 1998), lo cual puede ser asociado a que *G. soricina* es más eficiente explotando flores con néctar fácilmente accesible (González-Terrazas *et al.* 2012), 2- los murciélagos visitantes contenían grandes cantidades de polen en el estómago (Sandiford & Boshier 1998), lo cual sugiere visitas algo destructivas o distrópicas, debido a que durante el consumo del polen los murciélagos pueden destruir el estigma que se encuentra junto con los estambres, 3- la producción de frutos y semillas ha mostrado resultados contradictorios con relación a la abundancia de murciélagos observados. Baja producción de semillas ha sido reportada en sitios donde había elevada frecuencia de visitas por murciélagos (Sandiford & Boshier 1998). Por otro lado, baja producción de cápsulas en diferentes localidades ha sido explicada por actividad inadecuada de los murciélagos para la polinización (Urueña & Rodríguez 1988; Kane *et al.* 1993). Sandiford & Boshier (1998) también señalan que el olor despedido por las flores corresponde a especies polinizadas por mariposas. Además, la concentración de sacarosa en el néctar asociada con la quiropterofilia está entre 14 y 16% (Percival 1965) y el néctar de *P. quinata* es más rico en sacarosa, el cual parece estar más relacionado con la polinización por lepidópteros (Sandiford *et al.* 2003). Sandiford & Boshier (1998) reportan que el néctar producido por flor fue copioso, tanto como 150 ml, más frecuentemente entre 60 y 90 ml. Dicha medida de producción es comparativamente alta con relación a otros reportes de producción de néctar en especies quiropterófilas.

Con base a la variación de las conclusiones publicadas sobre la biología floral y agentes polinizadores de *P. quinata*, el presente estudio ha considerado reevaluar la biología floral y polinización de esta especie. Específicamente, se analizó la polinización de *P. quinata* en el contexto de la relación entre los atributos de la biología floral y las características de los animales antófilos, considerando tres aspectos generales: 1- observaciones de los visitantes florales en cinco períodos de floración, 2- la biología floral, anthesis floral, producción y características del néctar, y 3- la relación entre morfología floral y visitantes florales. La información obtenida es analizada con relación a los reportes previos, a fin de proponer cuáles podrían ser los polinizadores efectivos de esta especie.

## 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 snm. El área de estudio corresponde con la zona de vida 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 temperatura media anual de 27,1 °C. El estudio sobre la biología floral y polinización fue realizado en flores de individuos de distinta procedencia venezolana: 1-Bosque Universitario El Caimital, 2- Reservas Forestales Ticoporo del estado Barinas, y 3- áreas boscosas de Guanare, en el estado Portuguesa (Quijada 1981, para detalles de las procedencias).

### **Biología floral**

La unidad de polinización fue caracterizada de acuerdo a la organización de las flores en la inflorescencia y al comportamiento de los polinizadores durante la visita (Ramírez *et al.* 1990). La información sobre las dimensiones florales fue obtenida de Ramírez *et al.* (2010). El tipo floral se estableció de acuerdo a la clasificación de Faegri & van der Pijl (1979). Además, como parte del análisis morfológico floral se evaluó el color de las flores en el campo, incluyendo el color principal y colores adicionales o secundarios (guías de néctar, brácteas, estambres llamativos y otros órganos o estructuras de colores resaltantes). La antesis u hora de antesis fue determinada en condiciones de campo, marcando yemas florales próximas a abrir. Además, se determinó el tipo de fragancia producida por las flores abiertas. Posteriormente, se cuantificó el número de flores que abrían a intervalos de media hora, comenzando las observaciones a las 18:30, hasta que se completara la apertura de las flores en proceso de antesis.

El néctar, como recompensa floral principal, fue caracterizado de acuerdo a dos de sus atributos: volumen y concentración de solutos, ambos en función del tiempo. Tanto la producción de néctar como la concentración de solutos en el néctar fueron medidas a intervalos de dos horas, intervalo establecido en días previos al estudio, dadas las pequeñas cantidades de néctar producidas. Ambos parámetros fueron determinados hasta el cese de la producción de néctar. El néctar fue extraído de las flores mediante un microcapilar y la concentración de solutos en el néctar se determinó usando un refractómetro manual de campo (Leica, Brix50, Los Angeles, California, USA). Las muestras de néctar fueron colectadas en 25 flores durante tres periodos completos de actividad floral (tres noches completas) de clones de *P. quinata* con distinta procedencia. El volumen de néctar producido, así como la concentración de néctar registrada cada dos horas durante la antesis, fueron comparados estadísticamente usando un ANOVA de una vía, seguido de un análisis a posteriori (Sokal & Rohlf 1995). Los datos fueron normalizados previo a los análisis usando la transformación de arco seno  $\sqrt{p}$ , donde  $p$  es la concentración de solutos en valores de proporción, para el caso de la concentración porcentual de azúcares en el néctar, y como la raíz cuadrada del volumen de néctar, para el caso de la comparación de volúmenes de néctar por flor.

### **Polinización**

Las observaciones y captura de los polinizadores se realizaron en el periodo de máxima floración durante cinco años de estudio. En cada periodo de estudio, los agentes visitantes florales fueron observados y capturados durante intervalos

de 5 a 30 min, lo cual fue repetido a distintos intervalos de tiempo durante cada noche de antesis, por tres a cinco días consecutivos o alternos para cada año de estudio. El número de visitas por unidad de tiempo fue determinado para los agentes nocturnos en tres noches consecutivas durante el primer año de estudio. Las observaciones se realizaron escogiendo flores en antesis que fueran fácilmente apreciables desde una torre de observación. Las observaciones se efectuaron durante los primeros 30 min de cada hora desde las 20:00 h y hasta el amanecer.

Los agentes visitantes fueron capturados con mallas de neblina y/o mallas de barrido, dependiendo del tipo de agente visitante: vertebrado o insecto. Posteriormente, se determinó la presencia y ubicación de las cargas de polen sobre el cuerpo del animal (patas, cabeza, probóscide, abdomen, tórax) y si las cargas de polen estaban ubicadas en posición ventral o dorsal. La correspondencia entre la carga de polen encontrada y el polen de *P. quinata* fue establecida por comparación morfológica de los granos de polen. En *P. quinata* éstos son fácilmente reconocibles por su forma triangular y tamaño. Las cargas de polen transportadas por los visitantes florales fueron cualitativamente clasificadas en tres categorías: abundante, regular y escaso. Además, los agentes visitantes capturados fueron medidos en longitud, y la información sobre el largo del pico de las aves y probóscide de los lepidópteros fueron obtenidos de las publicaciones de Phelps *et al.* (1978) y Haber & Frankie (1989), respectivamente. La correspondencia entre el tamaño del visitante y el tamaño de la flor contribuye al establecimiento de la condición de polinizador o visitante floral. De acuerdo a todos estos criterios, se pudo discriminar entre agente visitante y polinizador. La designación de polinizador se establece de acuerdo al comportamiento observado, relación de tamaño flor-tamaño polinizador y corroborado con la información de abundancia de la carga de polen y cuando ésta hacía contacto con el estigma de las flores.

## RESULTADOS

### Aspectos morfológicos y funcionales

Las flores de *Pachira quinata* son blanco-cremosas en su interior, aunque externamente los pétalos son marrón claro. Las flores no presentan colores adicionales, y la tonalidad en vista superficial está dada por el color blanco-cremoso de los estambres y la superficie interna de los pétalos. Además, en observaciones de un número mayor de individuos, en algunos clones el centro de las flores puede presentar una coloración amarilla que varía entre individuos. Las flores producen una fragancia agradable al olfato humano, que puede ser un poco fuerte en intensidad.

De acuerdo al sistema de clasificación de Faegri & van der Pijl (1979), las flores de *P. quinata* corresponden al tipo cepillo, el cual se caracteriza por presentar los órganos sexuales expuestos, donde el polen es depositado en la probóscide y cuerpo de los animales visitantes. Las flores representan la unidad de polinización en *P. quinata*, es decir, que cada flor es independiente para el proceso de polinización en cuanto a su forma, estructura y organización. En un estudio morfo-

métrico reciente en la misma área de estudio, se determinó que las flores abiertas tienen un diámetro promedio de 11,1 cm y 8,2 cm de largo (Ramírez *et al.* 2010). Las flores en antesis presentan una orientación horizontal, ligeramente inclinada hacia arriba. La estructura semiesférica de las flores mostró ligera asimetría originada por el ensanchamiento en la región ventral de las flores durante la antesis, lo que corresponde a la sección fusionada de la corola (Fig. 1a). La antesis es sincrónica, donde las flores abren en un intervalo de una hora: el 37,8% (N = 28) abre entre 19:00-19:30 h y el 62,2% (N = 46) entre 19:30-20:00 h. Por lo general, solo una flor abre por inflorescencia. Todas estas características permiten concluir que la flor es la unidad de polinización en *P. quinata*.

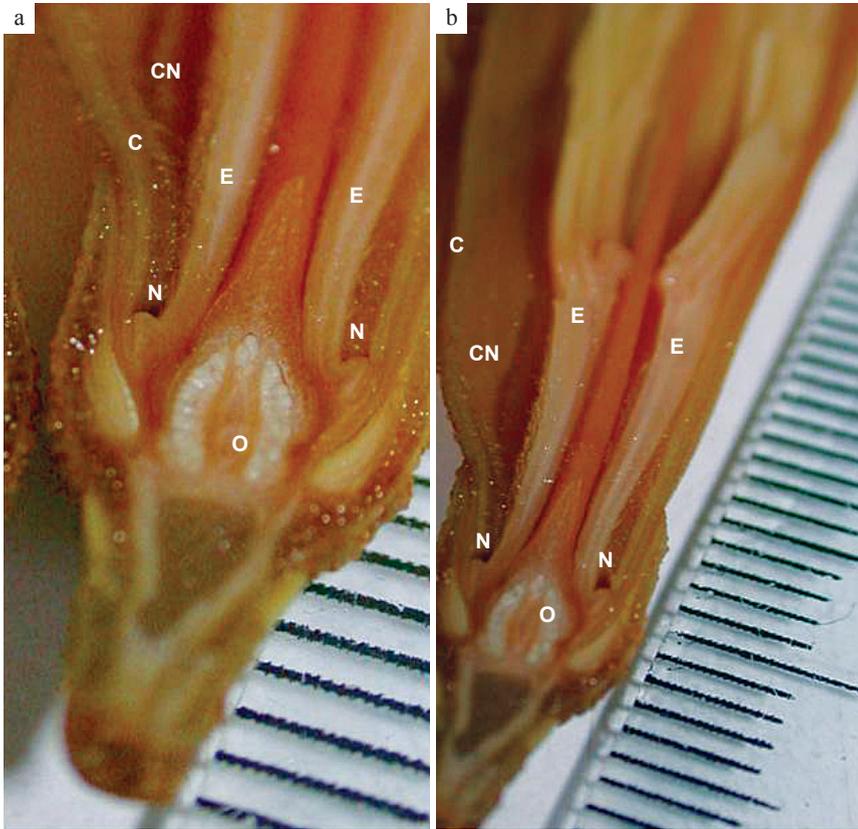
### **Recompensa floral**

La recompensa ofrecida por las flores de *P. quinata* es el néctar y el polen. Varios agentes visitantes colectaban polen durante su visita en forma intencional (e.g. *Apis mellifera*) o accidental. El néctar es producido en un nectario anular en el receptáculo de la flor y es almacenado en una pequeña cavidad menor de 1 mm de ancho situada en la base de la flor (Fig. 1a). Cuando el volumen de néctar excede la capacidad de esta cavidad, el néctar discurre por gravedad hacia el área ensanchada de la corola ubicada ventralmente en las flores en antesis (Fig. 1a). El néctar fluye por el estrecho paso que tiene un ancho menor de 1 mm, el cual está delimitado al interior por la base de la columna estaminal y al exterior por la base fusionada de la corola (Fig. 1a, b).

El volumen promedio de néctar producido por flor fue de 32,93  $\mu$ l (DE = 23,79) para un total de 25 flores examinadas; sin embargo, un amplio rango de variación fue observado entre clones. La producción temporal del néctar mostró un patrón decreciente desde las 22:00 hasta las 8:00 h en la mañana, cuando la producción de néctar se detuvo en la mayoría de las flores examinadas (Fig. 2a). No obstante, el volumen de néctar producido a las 20:00 h fue menor que el registrado a las 22:00 h (Fig. 2a). La comparación estadística del volumen de néctar producido a diferentes intervalos de tiempo mostró resultados significativos ( $F_{(6,175)} = 8,89$ ;  $p < 0,000001$ ). Específicamente, los volúmenes de néctar producidos a las 22:00 y a las 24:00 h resultaron significativamente mayores (en los análisis a posteriori;  $p < 0,05$ ) que los volúmenes de néctar producidos después de las 24:00 h. Este patrón sugiere que la mayor actividad de polinización debe ocurrir entre las 20:00 y 24:00 h.

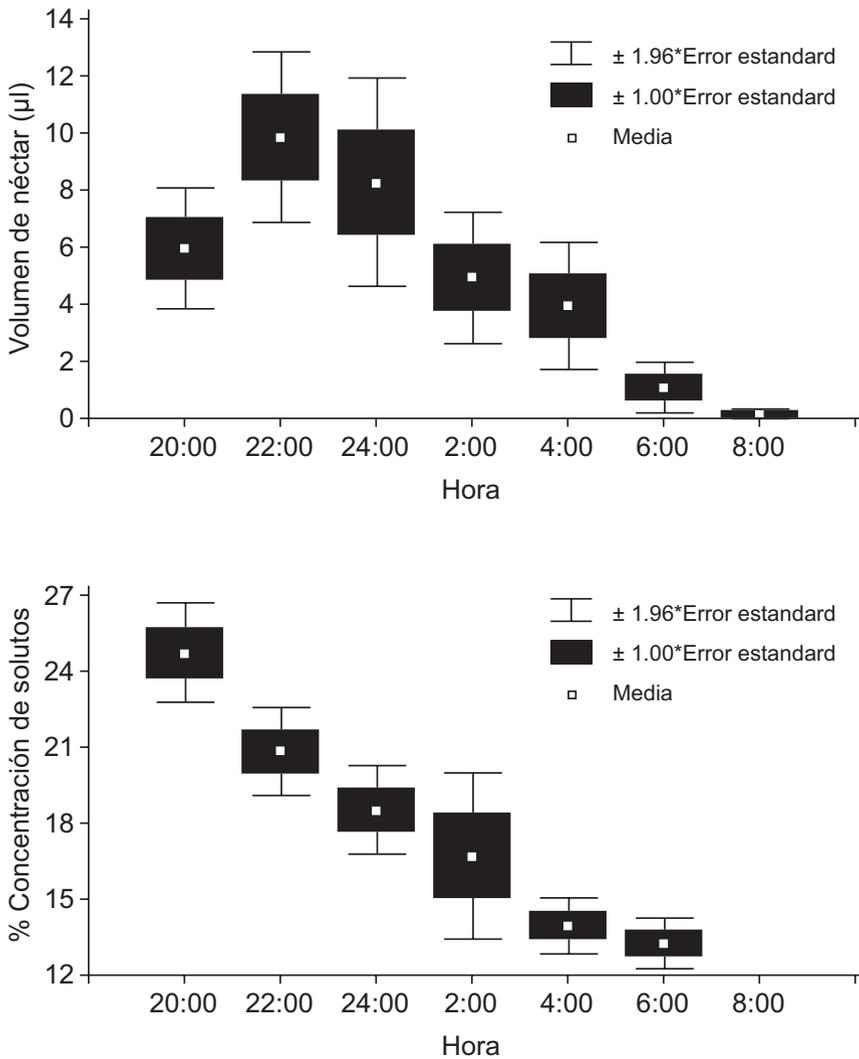
### **Concentración de solutos en el néctar**

El porcentaje promedio de solutos en el néctar medido en 53 muestras a diferentes horas fue de 19,06% (DE = 4,72). La distribución temporal de los valores promedios del porcentaje de concentración de solutos en el néctar de *P. quinata* mostró una distribución exponencial negativa (Fig. 2b). La mayor concentración ocurrió inmediatamente después de la antesis, a las 22:00 h, y de aquí decreció hasta las 6:00 h (Fig. 2b).



**Fig. 1.** a. Sección longitudinal de la flor en anthesis de *Paquira quinata*. b. Yema próxima a abrir. o = ovario; c = corola; e = columna estaminal; n = base de la flor con nectario basal y conducto donde se deposita y escurre el néctar; cn = área ventral de la flor donde se deposita secundariamente el néctar. Escala: 1 mm cada división.

La comparación estadística de la concentración de solutos en el néctar a diferentes intervalos de tiempo mostró resultados significativos ( $F_{(5,47)} = 11,98$ ;  $p < 0,000001$ ). Específicamente, la concentración de solutos en el néctar a las 20:00 h resultó significativamente mayor (en los análisis a posteriori;  $p < 0,05$ ) que las concentraciones registradas después de esta medición. De manera similar, la concentración de solutos en el néctar a las 22:00 h fue significativamente mayor (en los análisis a posteriori;  $p < 0,05$ ) que el resto de las concentraciones registradas, excepto la concentración de néctar medida a las 24:00 h.



**Fig. 2.** Patrones de producción de néctar en *Pachira quinata* a partir de la antesis floral. **a.** Volumen de néctar. **b.** Concentración de solutos.

### Sistema de polinización

Un total de 16 agentes visitantes fueron capturados visitando las flores de *P. quinata*, muchos de los cuales fueron confirmados en observaciones interanuales (Tabla 1). Ninguna visita por murciélagos fue observada durante los cinco años del estudio. La mayoría de las especies observadas corresponden a visitantes florales por la baja relación entre las dimensiones del cuerpo y dimensiones florales. Por ejemplo, las abejas recolectan polen directamente de las anteras sin realizar contacto con el estigma. Sin embargo, en *Xylocopa* sp., una especie de abeja de mayor tamaño, las cargas de polen transportadas ventralmente parecían hacer contacto con el estigma de la flor en algunas ocasiones, pero hay que destacar que si ocurre polinización por *Xylocopa* ésta es accidental, ya que la morfología y el tamaño de la flor de *P. quinata* muestran sólo una ligera relación con el tamaño mucho menor de la abeja *Xylocopa* sp., la forma de visita, que consistía en desplazarse por la superficie de estambres recolectando polen, o visitas externas a la flor tomando néctar de la base floral. Además, las visitas ocurrían durante las primeras horas de la mañana, que corresponden al periodo de marchitez de las flores, fuera del rango de mayor actividad floral. Otros agentes visitantes causan daño a las flores (agentes distróficos, de acuerdo al concepto de Faegri & van der Pijl 1979), tales como hormigas y abejas trignonas que consumen polen o partes florales. En el caso de las aves, éstas son consideradas visitantes florales porque no fueron detectadas cargas de polen, la actividad ocurrió durante las primeras horas de la mañana (Tabla 1) y la visita de las aves consistió en la extracción del néctar por la base de la flor, sin hacer contacto con los órganos sexuales.

De las tres especies de esfingidos capturados (Tabla 1), sólo dos pueden ser considerados polinizadores principales por: 1- la relación morfológica flor-polinizadores, en la cual el tamaño del cuerpo del polinizador y el tamaño de la flor son aproximadamente coincidentes: largo flor, medida desde la base al estigma, y la longitud correspondiente a la suma del largo del cuerpo más el largo de la probóscide del esfingido visitante. En este contexto, *Enyo ocyete* es considerado polinizador potencial por su menor tamaño, lo cual reduce su posibilidad de depositar polen sobre los estigmas. Sin embargo, los esfingidos no necesariamente deben tener un tamaño coincidente con el de las flores para realizar la polinización, lo cual depende de la forma de visita. 2- El otro atributo importante fue la forma como era realizada la visita, frontal o ligeramente lateral por encima de la flor, introduciendo la probóscide hacia el interior de la flor, haciendo contacto con los órganos sexuales. Los esfingidos pueden también recolectar néctar desde el área de las anteras y estigma, insertando su probóscide en el área de almacenamiento de néctar, ubicada ventralmente en las flores. En estas visitas, la probóscide es distendida en posición ligeramente vertical al cuerpo del animal y al eje floral. Esta forma de visita no requiere probóscide de tamaño similar al de las flores para recolectar el néctar y promueve que el cuerpo del esfingido haga contacto con los órganos sexuales de las flores. 3- Las cargas de polen transportadas en forma adecuada sobre el cuerpo del visitante floral para la polinización fueron también

**Tabla 1.** Visitantes florales, tiempo de actividad, cargas de polen y tipo de actividad del visitante floral.

Especie visitante	Longitud cuerpo en cm (longitud pico o probóscide)	Periodo de actividad	Cargas de polen; abundancia y ubicación	Tipo de actividad
Aves				
Apodiformes				
Trochilidae				
<i>Amazilia fimbriata</i>	8,00 (1,2)***	D	SP	Vi
Passeriformes				
Coerebidae				
<i>Coereba flaveola</i>	10-11,5***	D	SP	Vi
Insectos				
Himenóptera				
Anthophoridae				
<i>Centris</i> sp.	1,60	D	V; E	Vi
<i>Xylocopa</i> sp.	2,80	D	V; A	P*
Apidae				
<i>Apis mellifera</i>	1,05	D	V; A	Vi
<i>Trigona</i> sp.	0,55	D	V; A	C
Braconidae				
<i>Iphiaulax</i> sp.	0,83	D	SP	Vi
Formicidae				
<i>Atta</i> sp.	1,10	N-D	SP	C
Halictidae				
<i>Megalopta</i> sp.	1,20	N	V; E	Vi
Vespidae				
<i>Polybia scrobalis</i>	0,70	D	SP	Vi
<i>Polybia sericea</i>	1,60	D	SP	Vi
Lepidóptera				
Noctuidae				
No determinada	1,30	N	V: c; E	Vi
Nymphalidae				
<i>Junonia evarete</i>	1,70	D	V; E	Vi
Sphingidae				
<i>Enyo ocypete</i>	2,95 (2,6)**	N	P; c; al; E	P*
<i>Erynnis ello</i>	3,55 (3,6)**	N	P; V; ab; c; al; A	P
<i>Eumorphia vitis</i>	4,40 (4,6)**	N	P; V; ab; c; al; A	P

D = diurno, N = nocturno. SP = sin carga de polen, V = ventral; P = probóscide; c = cabeza; al = alas; ab = abdomen. SP = sin polen, E = escaso, A = abundante. Vi = visitante, P = polinizador, C = consume partes florales, \* polinizador potencial (ver texto para detalle). \*\* longitud de probóscide de acuerdo a Haber & Frankie (1989). \*\*\* longitud de cuerpo y pico de acuerdo a Phelps *et al.* (1978).

corroboradas para las especies de esfíngidos. Durante la visita, el abdomen y las alas de los esfíngidos contactaban las anteras, lo que sugiere que el polen puede ser recolectado y/o depositado para la polinización. 4- Las horas de visitas corresponden con la mayor producción de néctar y mayor concentración de solutos en el néctar, lo que sugiere correspondencia funcional.

La mayoría de las visitas por esfíngidos ocurrieron entre las 21:00 y 24:00 h. Dentro de esa ventana de tiempo, la tasa de visitas por flor varió entre 0 y 6 visitas/h, con un promedio de visitas por flor ( $n = 16$  flores) de 0,375 (DE = 0,81) visitas/h entre 21:00 y 22:00, 1,25 (DE = 1,61) visitas/h entre 22:00 y 23:00, 1,25 (DE = 2,18) visitas/h entre 23:00 y 24:00, y 0,125 (DE = 0,5) visitas/h entre 24:00 y 01:00 h. Sin embargo, las visitas por esfíngidos también ocurren pasada la una de la madrugada: 0,125 visitas/h (entre 01:00-02:00), 0,375 visitas/h (entre 03:00-04:00), 0,875 visitas/h (entre 04:00-05:00) y 0,125 visitas/h (entre 05:00-06:00).

## DISCUSIÓN

Las flores de *Pachira quinata* son visitadas por una amplia variedad de animales antófilos. Resultados similares han sido reportados en Centroamérica (Sandiford & Boshier 1998). De esta gran variedad de animales, los murciélagos y esfíngidos han sido considerados como los polinizadores principales de *P. quinata* (Urueña & Rodríguez 1988; Kane *et al.* 1993; Sandiford & Boshier 1998; Quesada *et al.* 2001). Ambos agentes de polinización nocturna pueden compartir muchos de los atributos morfológicos y de comportamiento que sugieren una relación estrecha entre la polinización por murciélagos y esfíngidos (Ramírez 2004). La capacidad de visita y polinización de esfíngidos y murciélagos está probablemente asociada con la organización estructural de la unidad de polinización (Ramírez 2004). Por otra parte, especies de plantas con amplio rango de distribución geográfica y ecológica podrían ser polinizadas por ambos modos de polinización, y que la importancia de cada modo de polinización varíe entre sitios. El análisis de la biología floral de *P. quinata* evidencia una serie de atributos comunes a la polinización por murciélagos y esfíngidos y otros caracteres que permiten discriminar entre ambos modos de polinización.

### Tipo floral

Las flores de *P. quinata* corresponden al tipo cepillo, que se caracteriza por presentar los órganos sexuales expuestos, donde el polen es depositado en la probóscide y/o cuerpo de los animales visitantes. Este tipo floral ha sido asociado con murciélagos, abejas, polillas, mariposas y aves polinizadoras (Faegri & van der Pijl 1979). Aunque las flores tipo cepillo también resultan muy frecuentes en la polinización anemófila (Ramírez 2003), éstas pueden estar especializadas en la polinización por esfíngidos (Haber & Frankie 1989; More *et al.* 2006), murciélagos (Eguiarte *et al.* 1987; Baum 1995; Sazima *et al.* 1999) o ambos tipos de polinizadores combinados (Baum 1995). Más aun, las frecuencias de polinización por es-

hingidos y murciélagos en flores tipo cepillo son similares en una muestra de 1235 especies de plantas (Ramírez 2003). De acuerdo con Haber & Frankie (1989), las flores tipo cepillo de *P. quinata* muestran características de polinización por murciélagos y esfingidos, y sugieren polinización por ambos tipos de vectores. Todo lo anterior sugiere que el tipo floral no aporta suficientes evidencias para discriminar polinizadores efectivos de visitantes florales, tal como lo evidencian los registros de *P. quinata* (Urueña & Rodríguez 1988; Kane *et al.* 1993; Sandiford & Boshier 1998; Quesada *et al.* 2001). No obstante, la estructura floral del cepillo en *P. quinata* puede limitar la recolección del néctar por animales grandes, porque el néctar se encuentra en el interior de las flores recubierto por los numerosos estambres y en estructuras muy pequeñas. Más aun, los detalles morfológicos de la sección longitudinal de las flores de *P. quinata* evidencian que el acceso al área donde se produce el néctar está limitado por dimensiones menores que 1 mm, que sólo permite la entrada de estructuras succionadoras largas y muy delgadas con dimensiones menores a las señaladas. Sólo el néctar que escurre a la región ventral ensanchada de las flores puede ser extraído por animales de mayor tamaño, lo cual ocurre por visitas desde el exterior (laterales) de las flores sin contactar estambres y estigma, tal como algunas aves, o por visitas frontales realizadas por animales con largas estructuras succionadoras, como los esfingidos.

A pesar que la máxima longitud operacional de la lengua es de 8 cm y la inserción de la cabeza en el tubo de la corola fue de 2 cm en un estudio experimental realizado con nueve especies de murciélagos nectarívoros que incluye a *Glossophaga soricina* (Winter & von Helversen 2003), el principal murciélago visitante de *P. quinata*, y que el diámetro interno floral de 0,9 cm obstruye la capacidad de insertar el hocico de los murciélagos dentro de las flores, y 1,5 cm de diámetro interno representa el menor rango de flores tubulares visitadas por Glossophaginae (Winter & von Helversen 2003), estas características sugieren que los murciélagos nectarívoros no tienen limitaciones de acceso con relación a la longitud de la lengua y longitud de las flores de *P. quinata*. Por otra parte, el grosor de la lengua de los murciélagos no es frecuentemente estimado, el cual debe superar las dimensiones del conducto que permite el acceso a la cámara de producción de néctar en *P. quinata*. En este contexto, la extracción del néctar de las flores de *P. quinata* por murciélagos parece estar limitada por las pequeñas dimensiones en el interior de las flores.

### **Antesis y fragancia**

La antesis floral de *P. quinata* ocurrió entre las 19:00 y 20:00 h, valor similar al reportado por Urueña & Rodríguez (1988). Este periodo de antesis coincide con lo señalado para algunas especies polinizadas por murciélagos (Ramírez *et al.* 1984; Eguiarte *et al.* 1987; Nassar *et al.* 1997; Gribel *et al.* 1999), por esfingidos (Xena *et al.* 1985; Schlumpberger *et al.* 2009) y para especies con sistemas mixtos de polinización que incluyen murciélagos y esfingidos (Baum 1995). Sin embargo, especies polinizadas por esfingidos pueden presentar horas de antesis

diferentes (Hokche & Ramírez 1990). Por otra parte, las flores de *P. quinata* emiten una fragancia agradable al olfato humano, más semejante al producido por flores polinizadas por esfíngidos que el olor fermentado de las flores quiropterófilas.

### **Volumen de néctar**

El volumen promedio de néctar producido por flor (32,93  $\mu$ l) para *P. quinata* fue bajo comparado con el volumen de néctar producido por especies quiropterófilas. Estudios previos parecen confirmar esta tendencia. Por ejemplo, el volumen promedio producido por flores de especies esfingófilas fue de 62,5  $\mu$ l para *Luhea candida* (Xena *et al.* 1985), 26  $\mu$ l para *Bauhinia curvula* (Munin *et al.* 2008), 15,1  $\mu$ l para *Bauhinia forficata* (Neto 2013) y 170  $\mu$ l para *Echinopsis ancistrophora* (Schlumpberger *et al.* 2009). En contraste, la producción de néctar por flor en especies quiropterófilas es mucho mayor: 621  $\mu$ l en *Bauhinia unguolata* (Ramírez *et al.* 1984), de 673 a 1091  $\mu$ l en cuatro especies de Cactaceae (Nassar *et al.* 1997), 310  $\mu$ l en *Ceiba pentandra* (Gribel *et al.* 1999) y mayor de 100  $\mu$ l en la mayoría de las especies quiropterófilas del bosque atlántico en Brasil (Sazima *et al.* 1999). De acuerdo a lo anterior, el volumen de néctar producido por flor representa un carácter que permite indicar la condición de esfingofilia en *P. quinata*. De hecho, se ha concluido que el pequeño volumen de néctar producido por las flores con actividad nocturna parece no estimular la visita de los murciélagos en especies esfingófilas (Munin *et al.* 2008). En este sentido, el hecho de que la producción de néctar en el huerto clonal es mucho menor al encontrado en poblaciones de *P. quinata* en Centroamérica (Sandiford & Boshier 1998) podría hacer a las flores menos atractivas para los murciélagos.

### **Concentración de néctar**

La concentración de néctar registrada para *P. quinata* (19,06%) no representa un valor específico con relación al modo de polinización. La comparación de la concentración de solutos en el néctar no muestra un patrón muy claro y diferenciado entre especies quiropterófilas y esfingófilas. Distintas especies quiropterófilas presentan valores contrastantes. Por ejemplo, 15% en *Bauhinia unguolata* (Ramírez *et al.* 1984), entre 18 y 20,7% en especies de Cactaceae (Nassar *et al.* 1997), 6,17% en *Pachira quinata* (Urueña & Rodríguez 1988), entre 15 y 18% en promedio para dos ensamblajes de especies quiropterófilas del bosque atlántico en Brasil (Sazima *et al.* 1999), 17,3% en *Passiflora penduliflora* (Kay 2001) y de 18 a 26% para *Agave angustifolia* (Molina-Freaner & Eguiarte 2003). En especies esfingófilas, el néctar presenta una concentración variable. Por ejemplo, 15% para *Bauhinia curvula* (Munin *et al.* 2008), 25,9% para *Bauhinia forficata* (Neto 2013) y de 13,4 a 20,6% para *Echinopsis ancistrophora* (Schlumpberger *et al.* 2009). Estos reportes muestran que las especies esfingófilas producen néctar ligeramente más concentrado que las especies quiropterófilas; sin embargo, estos resultados no son concluyentes y demuestran un amplio intervalo de solapamiento en los niveles de concentración de néctar entre especies esfingófilas y quiropterófilas.

### Patrones de secreción de néctar

El patrón de producción de néctar y la concentración de azúcares declinan con el tiempo para *P. quinata* en este trabajo y en el realizado por Sandiford & Boshier (1998). El volumen de néctar y la concentración pueden mostrar un patrón similar en especies quiropterófilas (Ramírez *et al.* 1984; Eguiarte *et al.* 1987; Gribel *et al.* 1999) y esfingófilas (Munin *et al.* 2008). Ambas variables pueden mantener su correlación, pero con una distribución temporal diferente a la descrita para especies quiropterófilas (Eguiarte *et al.* 1987; Nassar *et al.* 1997). En especies esfingófilas, la producción y la concentración de azúcares en el néctar pueden incrementar con el tiempo (Neto 2013). De acuerdo a lo anterior, el patrón de producción de néctar y la concentración de azúcares en el néctar, así como su correlación, no permiten discriminar entre ambos modos de polinización. Sin embargo, la alta producción y mayor concentración de néctar entre las 20 y 24 h están relacionadas con el mayor número de visitas de esfingidos por hora. La correspondencia entre estos parámetros sugiere un alto nivel de optimización del proceso de polinización por esfingidos en *P. quinata*; los esfingidos obtienen la mayor cantidad y calidad de la recompensa y las flores reciben un alto número de visitas en horas adecuadas de actividad floral, lo cual permite maximizar el proceso de polinización.

### Polinización

La polinización de *P. quinata* es realizada por esfingidos en el presente estudio, lo cual difiere en cuanto al papel adjudicado previamente a los murciélagos como polinizadores principales de esta especie (Sandiford & Boshier 1998). La polinización por murciélagos en *P. quinata* puede ser discutida por varias razones: 1- A pesar que *Glossophaga soricina*, el principal murciélago visitante de las flores de *P. quinata* en Centroamérica (Urueña & Rodríguez 1988; Kane *et al.* 1993; Sandiford & Boshier 1998), y al menos otras dos especies nectarívoras de la subfamilia Glossophaginae (*Glossophaga longirostris* y *Choeroniscus godmani*) pueden potencialmente estar presentes en el área de estudio (Linares 1998), los murciélagos no fueron registrados como polinizadores de *P. quinata* durante cinco años de observación de campo. 2- Los murciélagos visitantes de *P. quinata* en Centroamérica contenían grandes cantidades de polen en el estómago, lo cual indica visitas destructivas o distróficas (Sandiford & Boshier 1998). Por otra parte, los murciélagos nectarívoros que polinizan a *Ceiba grandiflora* pueden también visitar las flores para alimentarse exclusivamente de polen (Quesada *et al.* 2003). Estas especies de murciélagos, que incluyen a *Glossophaga soricina*, muerden y desprenden las anteras de las flores de *C. grandiflora* (Quesada *et al.* 2003). Este comportamiento también parece ocurrir en *P. quinata*. Las flores de *P. quinata* visitadas por murciélagos presentaban estambres doblados y desprendidos después de las visitas (Sandiford & Boshier 1998). Más aun, el consumo de anteras por parte de los murciélagos puede también producir la destrucción de los estigmas, los cuales están dispuestos entre los estambres, en la estructura de

cepillo de las flores. 3- La efectividad de la visita. La baja producción de cápsulas en diferentes localidades ha sido explicada por la actividad inadecuada de los murciélagos para la polinización (Urueña & Rodríguez 1988; Kane *et al.* 1993). Además, una baja producción de semillas ha sido reportada en sitios donde había abundancia de visitas de murciélagos (Sandiford & Boshier 1998). Los valores de producción de frutos por flor en *P. quinata* (Ramírez *et al.* 2008) fueron muy superiores (22,9%) a los reportados en otras localidades donde se observaron visitas de murciélagos (Fuchs *et al.* 2003; Quesada *et al.* 2004). Si se considera que *P. quinata* es una especie autoincompatible (Quijada 1981; Quijada *et al.* 1998; Quesada *et al.* 2001; Fuchs *et al.* 2003; Sandiford *et al.* 2003; Rymer *et al.* 2013) o al menos parcialmente autoincompatible, xenogama, sin producción de frutos por polinización espontánea (Ramírez *et al.* 2014) y, por lo tanto, dependiente de la polinización cruzada para la producción de frutos y semillas, entonces los visitantes florales observados en este estudio parecen ser efectivos en la producción de frutos y semillas.

En resumen, el presente estudio permitió evidenciar que los polinizadores principales de *P. quinata* son los esfingidos. Los siguientes resultados corroboran lo señalado: 1- Ausencia de murciélagos visitando las flores. 2- Carácter inadecuado de las visitas de los murciélagos (Sandiford & Boshier 1998). 3- Limitaciones físicas de las flores para el acceso al néctar por parte de animales de gran tamaño. 4- Baja producción de néctar por flor, acorde con la polinización por esfingidos. 5- Mayor producción de frutos en áreas donde no han sido observadas visitas de murciélagos (Ramírez *et al.* 2008), comparadas con áreas donde las visitas de los murciélagos son comunes (Fuchs *et al.* 2003; Quesada *et al.* 2004). 6- Fragancia floral acorde con la producida por especies esfingófilas. Todos estos atributos permiten discriminar entre polinización por esfingidos y murciélagos. En algunos casos, especies de Bombacoideae con flores tipo cepillo y actividad floral nocturna son visitadas más por esfingidos que por murciélagos (Baum 1995). Detalles sobre la morfología floral podrían contribuir a interpretar la especificidad del modo de polinización de especies visitadas por más de un grupo de polinizadores. Muchas especies visitadas por murciélagos y esfingidos deberían ser revisadas detalladamente en sus atributos morfológicos florales, características y forma de la visita, abundancia y efectividad de las visitas y atributos funcionales de las flores, los cuales pueden contribuir a establecer el modo específico de polinización. Sin embargo, es necesario destacar que la polinización por esfingidos y por murciélagos está íntimamente relacionada (Ramírez 2004). Una transición evolutiva entre la polinización por murciélagos y esfingidos podría haber ocurrido desde especies esfingófilas a especies quiropterófilas (Proctor *et al.* 1996). En este continuum pueden ocurrir tres categorías: esfingofilia, esfingofilia-quiropterofilia y quiropterofilia, las cuales requieren de análisis detallados para su caracterización.

## AGRADECIMIENTO

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. Muchas gracias a J. Clavijo, Facultad de Agronomía, UCV, por la identificación de las Lepidópteras. Aunque los autores no comparten muchos de los comentarios realizados por dos árbitros anónimos, agradecemos sus críticas y observaciones que contribuyeron a mejorar la publicación.

## BIBLIOGRAFÍA

- Baum, D.A. 1995. The comparative pollination and floral biology of Baobabs (Adansonia – Bombacaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 82: 322-348.
- Eguiarte, L., C. Martínez del Río & H. Arita. 1987. El néctar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica* 19: 74-82.
- Faegri, K., & L. van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*. Third Edition. Pergamon Press. Oxford, United Kingdom.
- FAO. 1986. *Databook on endangered tree and shrub species and provenances*. FAO Roma, Italia.
- FAO. 1993. *Report of eighth meeting of the FAO Panel of Experts on Forest Genetic Resources*. FAO Roma, Italia.
- Fuchs, E.J., J.A. Lobo & M. Quesada. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biol.* 17: 1-10.
- González-Terrazas, T.P., R.A. Medillin, M. Knörnschild & M. Tschapka. 2012. Morphological specialization influences nectar extraction efficiency of sympatric nectar-feeding bats. *J. Exp. Biol.* 215: 3989-3996.
- Gribel, R., P.E. Gibbs & A.L. Queiróz. 1999. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia. *J. Trop. Ecol.* 15: 247-263.
- Haber, W.A. & G.W. Frankie. 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest sphingidae. *Biotropica* 21: 155-172.
- Hokche, O. & N. Ramírez. 1990. Pollination ecology of seven species of *Bauhinia* L. (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 559-572.
- Kane, M., H. Ureña, W. Dvorak & W. Atehortua. 1993. The potential of *Bombacopsis quinata* as a commercial plantation species. *Forest Ecol. Management.* 56: 99-112.
- Kay, E. 2001. Observations on the pollination of *Passiflora penduliflora*. *Biotropica* 33: 709-713.

- Linares, O. 1998. *Mamíferos de Venezuela*. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Molina-Freaner, F. & L.E. Eguiarte. 2003. The pollination biology of two paniculate Agaves (Agavaceae) from Northwestern Mexico: Contrasting roles of bats as pollinators. *Amer. J. Bot.* 90: 1016-1024.
- More, M., A.N. Sérscic & A.A. Cocucci. 2006. Specialized use of pollen vectors by *Caesalpinia gilliesii*, a legume species with brush-type flowers. *Biol. J. Linn. Soc.* 88: 579-592.
- Munin, R.L., R.C. Texeira & M.R. Sigríst. 2008. Esfingofilia e sistema de reprodução de *Bauhinia curvula* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) em cerrado no Centro-Oeste brasileiro. *Revista Brasil. Bot.* 31: 15-25.
- Nassar, J.M., N. Ramírez & O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *Amer. J. Bot.* 84: 918-927.
- Neto, H.F.P. 2013. Floral biology and breeding system of *Bauhinia forficata* (Leguminosae: Caesalpinioideae), a moth-pollinated tree in Southeastern Brazil. *Brazilian J. Bot.* 36: 55-64.
- Percival, M. S. 1965. *Floral biology*. Pergamon Press. Oxford, United Kingdom.
- Phelps Jr., H., R.M Schauensee, G. Tudor, H.W. Trimm, J. Gwynne, K. Phelps & M. Kleinbaum. 1978. *Una guía de las aves de Venezuela*. Princeton University Press, Princeton. New Jersey, USA.
- Proctor, M., P. Yeo & A. Lack. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press, Portland. Oregon, USA.
- 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.
- Quesada, M., K.E. Stoner, V. Rosas-Guerrero, C. Palacios-Guevara & J.A. Lobo. 2003. Effect of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135: 400-406.
- Quesada, M., K.E. Stoner, J.A. Lobo, Y. Herrerías-Diego, C. Palacios-Guevara, M. Munguía-Rosas, K. A. O.-Salazar & V. Rosas-Guerrero. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated Bombacaceous trees. *Biotropica* 36: 131-138.
- 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.
- Ramírez, N. 2003. Floral specialization and pollination: a quantitative analysis and comparison of the Leppik and the Faegri and van der Pijl classifications systems. *Taxon* 52: 687-700.
- Ramírez, N. 2004. Pollination specialization and time of pollination on a tropical Venezuelan plain: variation in time and space. *Bot. J. Linn. Soc.* 145: 1-16.
- Ramírez, N., L. Valera & H. Briceño. 2014. Sistema reproductivo de *Pachira quinata* (Jacq.) W. Alverson (Malvaceae: Bombacoideae). *Memorias del Instituto de Biología Experimental* 7: 129-132.
- Ramírez, N., C. Sobrevila, N.X. de Enrech & T. Ruiz-Zapata. 1984. Floral biology and breeding system of *Bauhinia unguolata* L. (Leguminosae), a bat-pollinated tree in the Venezuelan "Llanos". *Amer. J. Bot.* 71: 273-280.
- Ramírez, N., C. Gil, O. Hokche, A. Seres & Y. Brito. 1990. Biología floral de una comunidad arbustiva tropical en la Guayana venezolana. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 383-397.
- 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.
- Ramírez, N., J.M. Nassar, L. Valera, V. Garay, H. Briceño, M. Quijada, Y.A. Moret & J. Montilla. 2010. Variación morfológica floral en *Pachira quinata* (Jacq.) A.W. Alverson (Bombacaceae). *Acta Bot. Venez.* 33: 83-102.
- Rymer, P.D., M. Sandiford, S.A. Harris, M.R. Billingham & D.H. Boshier. 2013. Remnant *Pachira quinata* pasture trees have greater opportunities to self and suffer reduced reproductive success due to inbreeding depression. Heredity, online in advance of print. <http://dx.doi.org/10.1038/hdy.2013.73>
- Sandiford, M. & D.H. Boshier. 1998. A study of the reproductive biology of *B. quinata* (Jacq.) Dugand. DFID/FRP research and development Project R6168. Oxford Forestry Institute, Oxford, Final Report.
- Sandiford, M., D.H. Boshier & J. Cordero. 2003. Biología reproductiva. In: J. Cordero & D.H. Boshier (eds.). *Bombacopsis quinata, un árbol maderable para reforestar*, pp. 13-38. Tropical forestry Papers 39. Oxford Forestry Institute. Alden Publishers, Osney Mead, Oxford, United Kingdom.
- Sazima, M., S. Buzato & I. Sazima. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. *Ann. Bot.* 83: 705-712.
- Schlumpberger, B.O., A.A. Cocucci, M. Moré, A.N. Sérsic & R.A. Raguso. 2009. Extreme variation in floral characters and its consequences for pollinator attraction among populations of an Andean cactus. *Ann. Bot.* 103: 1489-1500.

- Sokal, R. & F. Rohlf. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman, San Francisco. California, USA.
- Urueña, H. & M. Rodríguez. 1988. Contribución al conocimiento de la biología reproductiva de *Bombacopsis quinata* (Jacq.) Dugand (Malvales: Bombacaceae). *Trianea* 2: 266-275.
- Winter, Y. & O. von Helversen. 2003. Operational tongue length in phyllostomid nectar-feeding bats. *J. Mammal.* 84: 886-896.
- Xena, N., N. Ramírez, C. Sobrevila & G. Agostini. 1985. Notas sobre la biología floral de *Luehea candida* (Moc. & Sesse DC.) Mart. & Zucc., Tiliaceae, en los Llanos venezolanos. *Acta Bot. Venez.* 14: 141-152.

