

# MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA DE DIÁSPORAS DE ESPECIES DE LA FAMILIA VOCHYSIACEAE Y SU RELACIÓN CON SU DISEMINACIÓN

## Morphology and anatomy of diaspores of species of Vochysiaceae and its relationship with dispersal

Leyda Rodríguez R.<sup>1,2</sup>, Marcia Escala<sup>2</sup> y Elio Sanoja<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Dirección actual: Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Herbario Nacional de Venezuela, apartado postal 2156. Caracas 1010 A. Caracas, Venezuela.

leyda.rodriguez@ucv.ve, leydarodrirosas@gmail.com

<sup>2</sup> Postgrado en Botánica, Laboratorio de Morfología y Anatomía vegetal, Instituto de Biología Experimental, Universidad Central de Venezuela, apartado postal 47114, Caracas.

Mescala2006@yahoo.com.

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

### Resumen

Para analizar la estrategia de diseminación de diásporas de la familia Vochysiaceae, se evaluaron características morfológicas y anatómicas y se realizaron observaciones de campo y pruebas de laboratorio (vuelo y flotabilidad), en especies de los cuatro géneros presentes en Venezuela (*Erisma*, *Qualea*, *Ruizterania* y *Vochysia*). Se encontró que las diásporas más largas, anchas y pesadas pertenecen a *Erisma* y las más pequeñas y livianas son de *Qualea* y *Ruizterania*. Los altos valores de carga de ala, tiempo de flotabilidad, tasa de caída, características anatómicas y hábitat ocupado permiten señalar que *E. blanca* y *Qualea acuminata* son diseminadas por el agua, lo cual se corroboró en *E. calcaratum*, especie con diáspora sin ala. El resto de las especies presentaron caracteres morfológicos y anatómicos como tejido parenquimático y espacios intercelulares llenos de aire que favorecen la dispersión por el viento. En Vochysiaceae existen tres tipos de diásporas aladas estrechamente vinculadas con el grupo taxonómico al que pertenecen y en las que el viento es el principal medio de diseminación: la primera de morfología y anatomía de origen foliar (*Erisma*), la segunda de origen seminal con ala formada por capas celulares (*Qualea* y *Ruizterania*) y la tercera de origen seminal con ala constituida por el entrecruzamiento de pelos. Tanto en el fruto como en la semilla se observó reducción hasta desaparición del ala, lo que se relaciona con una dispersión por el agua, sustentada por características anatómicas de las diásporas y por la presencia de las especies en vegetación ribereña.

**Palabras clave:** Carga de ala, diásporas, diseminación, Guayana venezolana, Vochysiaceae

### Abstract

In order to analyze the dispersal mechanism of diaspores of the Vochysiaceae family, morphological and anatomical features were assessed and field observations and laboratory tests (flight and buoyancy) were conducted, in species of the four genera growing in Venezuela (*Erisma*, *Qualea*, *Ruizterania* and *Vochysia*). It was found that the diaspores more long, wide and heavy belong to *Erisma* and the small and light are

from *Qualea* and *Ruizterania*. High wing loading values, time of buoyancy, rate of fall, anatomical characteristics and habitat occupied suggest that *E. blancoa* and *Q. acuminata* are disseminated by water, which was corroborated in *E. calcaratum*, species with a diaspore without wing. The rest of the species have diaspores with similar wing loading values independent of morphology as well as anatomical characters as parenchymatic tissue and intercellular spaces that favoring dissemination by the wind. Three types of winged diaspore in Vochysiaceae were found closely linked to genera it belongs, and in which the wind is the main way of dissemination: the first with morphology and anatomy of foliar origin (*Erisma*), the second of seminal origin with wing formed by more than one layer of cells (*Qualea* and *Ruizterania*) and the third of seminal origin with wing formed by the intermingling of hairs from the surface. Reduction to disappearance of wing was observed in both, the fruit (*Erisma*) and the seed (*Qualea*), which is related to dispersal by water, supported by anatomical features of diaspores and the presence of the species in riparian vegetation.

**Key words:** Diaspores, dispersal, Venezuelan Guayana, Vochysiaceae, wing loading.

## Introducción

La dispersión de semillas es un evento determinante en los patrones de reclutamiento, distribución espacial, estructura genética y dinámica de una población (Augspurger 1986). En especies dispersadas por el viento, características como la masa, el área y la morfología, afectan la velocidad de descenso de la diáspora y en gran medida la cantidad de semillas que cae cerca del progenitor, así como la densidad de semillas dispersadas en un evento reproductivo particular (Sinha & Dadivar 1992; Augspurger 1986). Características que favorecen una caída lenta de las diásporas incrementan la oportunidad de ser atrapadas y arrastradas por brisas y ráfagas de viento, alcanzando mayores distancias; de esta manera, el potencial de dispersión y el área de la diáspora están inversamente relacionados con la tasa de descenso (Augspurger 1986; Green 1980). La carga del ala es un parámetro muy importante en diásporas

aladas porque predice el potencial de diseminación por el viento y atributos morfológicos como área, masa y diseño aerodinámico determinan diferencias en este parámetro (Yamada & Suzuki 1999; Telenius & Torstensson 1991; Augspurger 1986; Augspurger & Hogan 1983; Green 1980). Muchas especies de plantas se sirven del agua como medio para la diseminación de sus diásporas. La hidrocoría está estrechamente relacionada con la anemocoría y es considerada por Vander Pijl (1972) como un carácter secundario y convergente. Ambos modos de diseminación tienen en común ser abióticos y no selectivos, que dependen del peso y el área de la diáspora. Una de las condiciones para servirse de la hidrocoría es la flotabilidad y la impermeabilidad de las diásporas.

La familia Vochysiaceae está constituida por aproximadamente 230 especies generalmente arbóreas (Hutchinson 1968; Warming 1875). Incluye los géneros

*Callisthene*, *Erisma*, *Qualea*, *Ruizterania*, *Salvertia* y *Vochysia* de América tropical y *Erismadelphus* y *Korupodendron* presentes en África centro-occidental (Litt & Check 2002; Kawasaki 1998; Stafleu 1954; 1953; 1948). La mayoría de las Vochysiaceae forma parte de bosques lluviosos/siempreverdes guayaneses y amazónicos, varias están asociadas a cursos de agua y otras crecen en ambientes sabaneros. Algunas especies de *Qualea*, *Ruizterania* y *Vochysia* se encuentran en catingas, cerrados y bosques montanos (Kawasaki 1998; Stafleu 1954, 1953, 1948). En Venezuela hay representantes de *Erisma*, *Qualea*, *Ruizterania* y *Vochysia*, en los estados Amazonas y Bolívar principalmente, siendo elementos muy importantes de bosques lluviosos siempreverdes de tierra firme y ribereños. Las semillas y frutos alados dominantes en los diferentes géneros de Vochysiaceae, permiten indicar un síndrome de dispersión anemocórico. Sin embargo, en la especie ribereña *Erisma calcaratum* los frutos carecen de alas, por lo que se ha señalado que es diseminada por el agua (Kawasaki 1998; Stafleu 1954). Además, la presencia de otras especies de la familia en márgenes de ríos sugiere la posibilidad de que éstas puedan servirse del agua como medio de dispersión (Sanoja 1992). El objetivo del presente trabajo es analizar la estrategia de diseminación de especies de los géneros *Erisma*, *Qualea*, *Ruizterania* y *Vochysia* (Vochysiaceae) presentes en Venezuela, mediante la evaluación de características morfológicas y anatómicas de sus diásporas, y su capacidad de vuelo y flotabilidad.

### Materiales y Métodos

Las especies 12 estudiadas se presentan en la Tabla 1. Se recolectaron diásporas y se realizaron observaciones en diferentes localidades de la Guayana venezolana, así mismo se prepararon muestras botánicas que se encuentran depositadas en el Herbario Nacional de Venezuela (Tabla 1). Aspectos morfológicos: se describieron características morfológicas de la unidad de dispersión de 12 especies (Tabla 1), tales como: presencia de alas, forma, apariencia de la superficie, color, largo, ancho y grosor. Se estimó el área de cada diáspora tomando el promedio de cinco lecturas realizadas en un medidor de área foliar marca Li-cor 3000. Debido a su grosor, los frutos de *Erisma* no pasaron a través del medidor, por lo que se fotocopiaron a tamaño natural; cada copia se recortó y se introdujo en dicho equipo. La masa se determinó en una balanza analítica y se estimó la carga de ala dividiendo el peso entre el área, siendo el peso el producto de la masa y la aceleración de gravedad y expresado como milidinas/cm<sup>2</sup> (Augspurger 1986; Augspurger & Hogan 1983; Green 1980). Se consideró un mínimo de 20 diásporas por especie en cada una de las características cuantitativas evaluadas. En el campo se hicieron observaciones del movimiento giratorio y distancia alcanzada por las diásporas durante la caída desde la planta madre. Las diásporas de *Erisma blancoa*, *E. uncinatum*, *R. retusa*, *R. rigida*, *R. esmeraldae*, *Q. schomburgkiana*, *V. crassifolia*, *V. obscura*, *V. tetraphylla* y *V. venezuelana* se lanzaron de una altura aproximada de 3,5 m, en una habitación cerrada. Se observó el movimiento giratorio

Tabla 1. Especies de Vochysiaceae estudiadas y características del área de estudio

Especies estudiadas	Localidad	Coordenadas geográficas	Tipo de ambiente	Especimen de herbario
<i>Erisma blancoa</i> Marc.-Berti	Márgenes del río Cuao, estado Amazonas	5° 01' 09" N 67° 35' 09" O	Bosque de galería con inundación estacional	Rodríguez 115 (VEN 301625)
<i>Erisma calcaratum</i> (Link.) Warm.	Márgenes del río Sipapo, estado Amazonas	4° 57' 47" N 67° 42' 38" O	Bosque ribereño con inundación estacional	Rodríguez et al. 105 (VEN 304266), 095 (VEN 304263)
<i>Erisma uncinatum</i> Warm.	Unidad de manejo forestal N° 2, Reserva Forestal Imataca, límites de los estados Delta Amacuro y Bolívar.	8° 6' 35" N 61° 41' 24" O	Bosque perturbado por explotación forestal, suelo arcilloso.	Rodríguez 122 (VEN 301651)
<i>Qualea acuminata</i> Spruce ex Warm.	Márgenes del río Sipapo, estado Amazonas	4° 57' 47" N 67° 42' 38" O	Bosque ribereño con inundación estacional	Rodríguez et al. 097 (VEN 304273)
<i>Qualea schomburgkiana</i> Warm.	A orillas del río Kamá, Gran Sabana, Parque Nacional Canaima, estado Bolívar	5° 28' 15" ; 61° 16' 07" O	Vegetación ribereña arbustiva, escasa, suelo arenoso, rocoso.	Rodríguez et al. 085 (VEN 304271)
<i>Ruizterania esmeraldae</i> (Standl.) Marc.-Berti	Carretera a Santa Bárbara del Orinoco, a 12 km de San Fernando de Atabapo, Estado Amazonas	3° 50' N; 67° 47' O	Arbustal, suelo arenoso.	Rodríguez et al. 126 (VEN 301627), 124 (VEN 301630)
<i>Ruizterania retusa</i> (Spruce ex Warm.) Marc.-Berti	Carretera Pto. Ayacucho-Samariapo, estado Amazonas	5° 20' N; 67° 45' O	Borde de carretera, perturbada por establecimiento de poblados.	Rodríguez et al. 108 (VEN 304270)
<i>Ruizterania rigida</i> (Staf.) Marc.-Berti	A orillas del río Kawi, Gran Sabana, Parque Nacional Canaima, estado Bolívar	5° 24' 54" N; 61° 13' 09" O	Vegetación de galería, suelo arenoso, rocoso, perturbado por actividad turística	Rodríguez et al. 086 (VEN 304267)

<i>Vochysia crassifolia</i> Warm.	A orillas de Quebrada Pacheco, Gran Sabana, Parque Nacional Canaima, estado Bolívar	5° 09' 37" N; 61° 05' 59" O	Vegetación ribereña arbustiva, gramínea, suelo arenoso y rocoso	Rodríguez y Sanoja 107 (VEN 304274)
<i>Vochysia crassifolia</i> Warm.	Carretera Pto. Ayacucho-Samariapo, entrada a la comunidad de Pinta'o, Estado Amazonas.	5° 15' N; 61° 15' O	Borde de carretera, suelo rocoso, arenoso por actividad de poblaciones cercanas.	Rodríguez y Sanoja 054 (VEN 304279)
<i>Vochysia ferruginea</i> Mart.	Carretera Pto. Ayacucho-Samariapo, entrada a la comunidad de Pinta'o, estado Amazonas.	5° 35' N, 67° 35' O	Borde de carretera, perturbada por poblaciones cercanas.	Rodríguez 112 (VEN 301632)
<i>Vochysia obscura</i> Warm	Carretera Pto. Ayacucho-Samariapo, aproximadamente a 80 km de Puerto Ayacucho.	5° 15' N; 67° 40' O	Vegetación de borde, perturbado por carretera	Rodríguez y Sanoja 109 (VEN 304280)
<i>Vochysia tetraphylla</i> (Mey.) DC.	Sector Río Grande, unidad de manejo forestal N° 2, Reserva Forestal Imataca, límites de los estados Delta Amacuro y Bolívar.	8° 6' 35" N 61° 41' 24" O	Vegetación sucesional, ambiente perturbado por explotación forestal	Rodríguez 123 (VEN 301631)
<i>Vochysia venezuelana</i> Stapf.	Carretera Pto. Ayacucho-Samariapo, aproximadamente a 15 km de Pto. Ayacucho, estado Amazonas.	5° 20' N; 67° 40' O	Vegetación boscosa en sabana, inundación estacional, suelo arenoso.	Rodríguez y Sanoja 053 (VEN 304278)

de cada una al descender, se midió el tiempo que tardaron en alcanzar el suelo y se calculó la tasa de caída. Para esta prueba el criterio de selección de las especies fue la presencia de ala en la diáspora. Cada ensayo se hizo por duplicado y la muestra consistió de un mínimo de 40 diásporas por especie.

Flotabilidad: se realizaron pruebas de flotabilidad a la unidad de dispersión de seis especies: *Erismia blanca*, *E. calcaratum*, *E. uncinatum*, *Ruizterania retusa*, *Vochysia tetraphylla* y *V. venezolana*, seleccionadas de acuerdo con la disponibilidad de diásporas en el campo y representatividad de los géneros. Un mínimo de 25 unidades por especie se colocó en envases con agua hasta aproximadamente 2/3 de su capacidad, cuya dimensión dependió del tamaño de las diásporas. Se realizaron observaciones diarias durante dos meses o, en su defecto, hasta el hundimiento de todas las diásporas. Cada ensayo se hizo por duplicado y se cuantificó la cantidad que permanecía flotando por día. Se calculó el porcentaje de flotabilidad.

Aspectos anatómicos : se seleccionaron ocho especies: *Erismia blanca*, *E. calcaratum*, *E. uncinatum*, *R. retusa*, *R. rigida*, *Q. schomburgkiana*, y *V. venezolana*, tomando en consideración la disponibilidad de diásporas, representación de los cuatro géneros de la familia y respuesta a la metodología aplicada. Las diásporas fueron hidratadas en agua en ebullición por 10 minutos, aproximadamente. Para facilitar la disección, cada una se colocó en una solución de alcohol etílico y glicerina al 50%, en una proporción 1:1, durante aproximadamente 15 días y posteriormente

se transfirieron a una batería de deshidratación de alcohol butílico terciario con glicerina y se realizó la inclusión del material en parafina. Se realizaron secciones con un micrótopo de rotación a un grosor entre 13-15  $\mu\text{m}$ . Se colorearon con safranina/fast-green 1% y se utilizó Entellan como medio de montaje (Roth 1964; Johansen 1940). En las diásporas de *Vochysia venezolana*, que no presentaron resultados satisfactorios mediante el procedimiento descrito, se hicieron cortes a mano alzada y se colorearon con azul de toluidina al 1%. El material se observó y fotografió en un microscopio óptico marca Nikon, modelo Optiphot 2.

## Resultados

Aspectos morfológicos: las sámaras de *Erismia blanca* y de *E. uncinatum* presentan un ala apical y dos laterales más pequeñas y superpuestas (Fig. 1 a-b) que se forman por concrecencia de los lóbulos del cáliz; en la primera especie son ovoides y en la segunda tienden a ser alargadas y elípticas. En ambas taxa las alas laterales pueden estar del lado derecho o del izquierdo (enantiocarpia). Observaciones de campo indicaron que la mayor cantidad de diásporas cae a una distancia entre 15 y 20 m del árbol madre en la población de *E. uncinatum* y a 5 m aproximadamente en *E. blanca*. El fruto de *E. calcaratum* no posee alas (indehiscente), es ovoide, con 5-6 aristas y muchas verrucosidades en la superficie (Fig. 1 c) y el pericarpio es más grueso que en *E. uncinatum* y *E. blanca* (Fig. 1 a-c). En *Qualea*, *Ruizterania* y *Vochysia* las diásporas son semillas con un ala apical y provienen de una cápsula

que se abre dejándolas parcialmente expuestas, requiriendo de la fuerza del viento para ser diseminadas y giran en el plano horizontal. En *Q. acuminata* las semillas no presentan ala o en algunos casos es reducida y quebradiza (Fig. 2 a-b). Las primeras son comparativamente más anchas, de base redondeada y ápice agudo, con tejido esponjoso que se

extiende longitudinalmente (Fig. 2b). Las segundas son alargadas y más delgadas que las primeras, y presentan también una franja longitudinal del citado tejido (Fig. 2a). La diáspora en *Q. schomburgkiana* es alada, con un pequeño casquete de tejido esponjoso en la base que se extiende lateralmente hasta el ala que es alargada y quebradiza (Fig. 2c). Las diásporas de

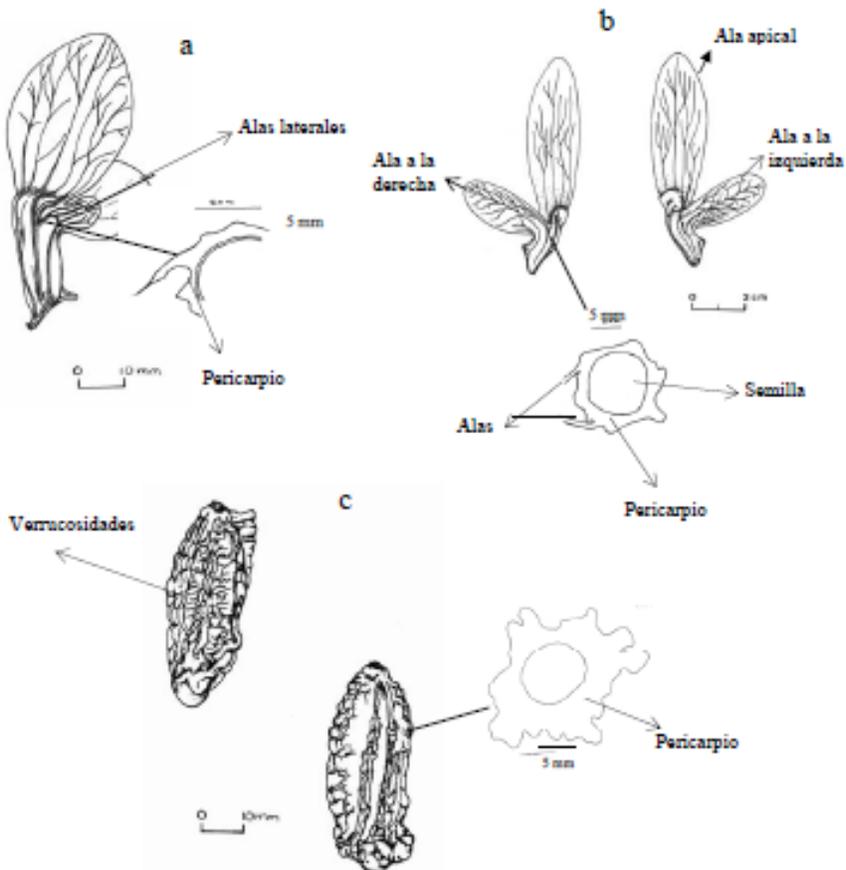


Figura 1. Diásporas de *Erisma*: (a) *E. uncinatum*; (b) *E. blancoa*; (c) *E. calcaratum*. Al lado de cada diáspora se presenta el corte transversal.

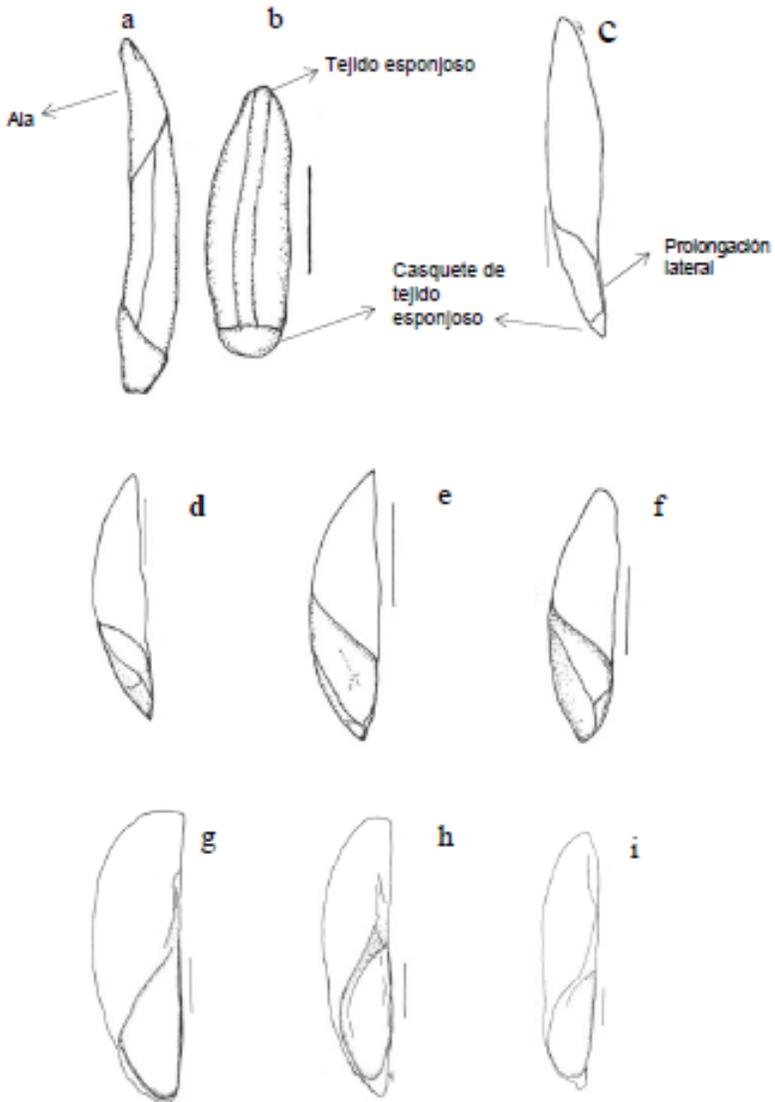


Figura 2. Diásporas de *Qualea*, *Ruizterania* y *Vochysia*. (a) *Q. acuminata* con ala; (b) *Q. acuminata* sin ala; (c) *Q. schomburgkiana*; (d) *R. esmeraldae*; (e) *R. retusa*; (f) *R. rigida*; (g) *V. crassifolia*; (h) *V. obscura*; (i) *V. tetraphylla*. Escala = 5 mm.

*Ruizterania* son de de color marrón, con base aguda, relativamente más pequeñas y livianas (Tabla 2) que las del resto de las especies. En *R. esmeraldae* y *R. retusa* el ala es más alargada y delgada comparadas con la de *R. rigida*, donde es un poco curvada y más ancha (Figura 2d-f). En *Vochysia* son de base redondeada y presentan una extensión lateral del ala que forma un reborde en la base de la semilla (Fig. 2g-i) que le permite adherirse a la pared interna de la cápsula, de modo que requieren de la fuerza del viento para ser diseminadas. En *V. crassifolia*, *V. tetraphylla* y *V. venezolana* son marrones y grisáceas en *V. obscura*. En todas estas especies el ala es lisa y flexible. Cabe señalar que no se encontraron diferencias morfológicas entre diásporas de las dos poblaciones de *V. crassifolia* incluidas en este estudio.

Las características cuantitativas de las diásporas de cada especie estudiada se presentan en la Tabla 2. Las diásporas de *Erisma* muestran los mayores valores en todas las variables evaluadas, y las de *Ruizterania* los menores. Las de *Qualea* y *Vochysia* presentaron valores intermedios. La representación de la carga del ala se muestra en la Fig. 3, observándose dos grandes grupos: uno con mayores valores representado por *E. blancoa* y *Q. acuminata* con diásporas con tendencia a reducción del ala, y otro formado por las especies con diásporas aladas, con valores relativamente similares.

El ensayo de lanzamiento y observaciones de campo permitieron determinar que las sámaras (con tres alas) y las semillas (con una) giran de manera similar en el plano horizontal. Las de las dos especies

de *Erisma* presentaron la mayor tasa de caída y de ellas *E. blancoa* fue la que cayó más rápido. Las diásporas con ala reducida de *Q. acuminata* no mostraron movimiento giratorio y alcanzaron el suelo inmediatamente después de lanzadas.

Flotabilidad: las diásporas de *Erisma calcaratum* flotaron por 40 días y las de *E. blancoa* por 15, por lo que presentan un porcentaje de flotabilidad mayor comparado con el resto de las especies estudiadas (Fig. 4). Particularmente, cerca del 60% de las semillas de *Vochysia tetraphylla* se hundieron al cuarto día de estar en el agua. En general, las diásporas de *E. uncinatum*, *Ruizterania retusa* y *V. venezolana* flotaron por alrededor de 9 días, posteriormente, la mayor cantidad se hundió, algunas después de germinar como en el caso de *V. venezolana*.

### Aspectos anatómicos

*Erisma calcaratum* (diáspora: fruto sin alas): cubierta formada por el pericarpio del fruto, el cual es más grueso que el de *E. blancoa* y *E. uncinatum*. Exocarpio con epidermis uniestratificada de cutícula delgada (Fig. 5a); el resto y el mesocarpio formados por un parénquima de células redondeadas hasta ovaladas con paredes engrosadas (Fig. 5-b), muchas con lumen lleno de aire. Paquetes de fibras esclerenquimáticas, principalmente en el mesocarpio. Endocarpio constituido por aproximadamente diez capas de células compactadas, alargadas periclinalmente, con pared más delgada que las del mesocarpio (Fig. 5c). En esta zona del pericarpio las células llenas de aire y los paquetes de fibras son escasos.

*Erisma uncinatum* (diáspora fruto alado): epidermis uniestratificada con cutícula delgada (Fig. 6a-b), seguida de un parénquima con dos a tres capas de células relativamente grandes, algunas

cuadrangulares y otras redondeadas (Fig. 6b). Mesocarpio constituido por un aerénquima con células alargadas periclinalmente, conectadas unas con otras por contactos periclinales, dejando entre

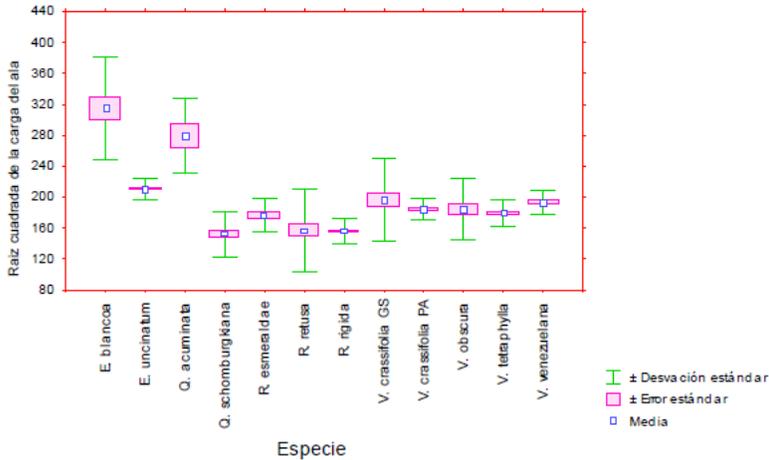


Figura 3. Representación gráfica de la carga del ala de las especies estudiadas de la familia Vochysiaceae.

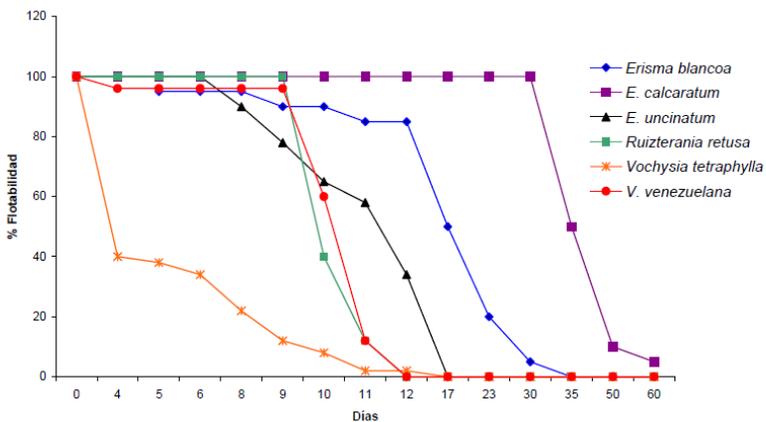


Figura 4. Flotabilidad de diásporas de las especies estudiadas de la familia Vochysiaceae.

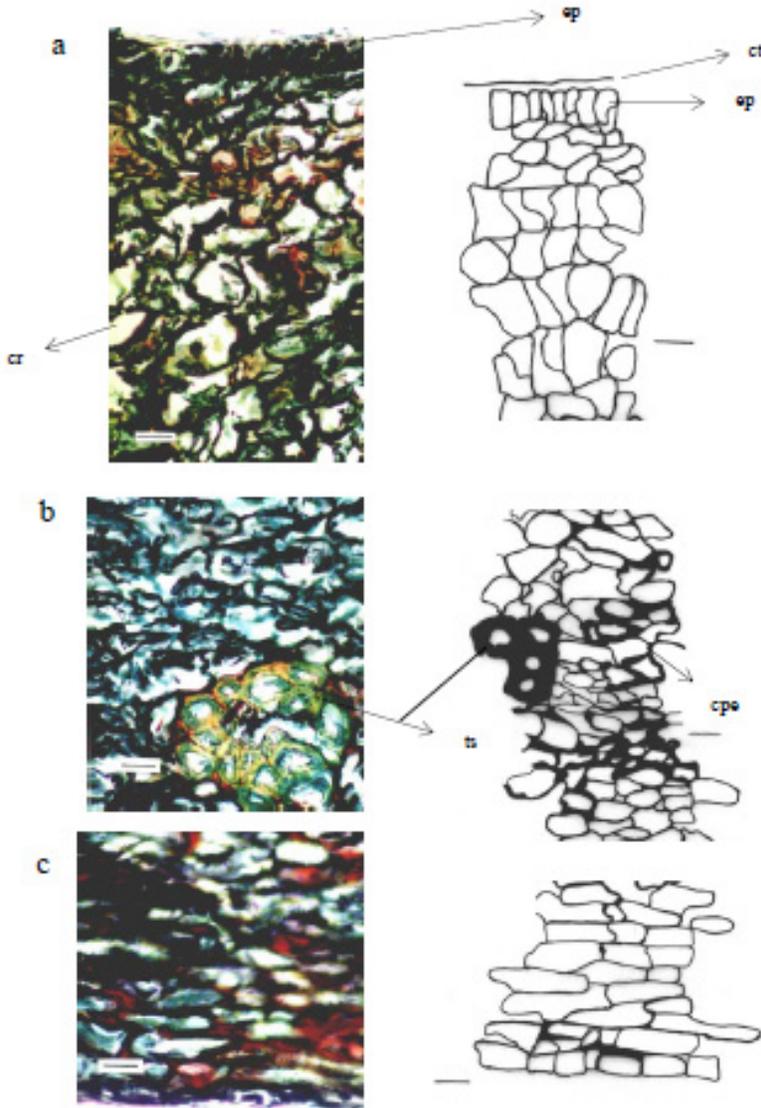


Figura 5. Corte transversal de la diáspora (fruto) de *Erisma calcaratum* (a) Exocarpió; (b) Mesocarpió; (c) Endocarpió. Ep, Epidermis; cr, células que se llenan de aire; ts, células lignificadas; cpe, células con paredes engrosadas; ct, cutícula (Escala = 8,2  $\mu$ m).

sí espacios intercelulares llenos de aire (Figura 6a, c). Este tejido está acompañado de paquetes de fibras que no se observaron en otra región del pericarpio. Endocarpio

formado por aproximadamente 10 capas de células alargadas periclinalmente y compactadas (Fig. 6d). Ala de constitución anatómica equifacial, epidermis uniestrata,

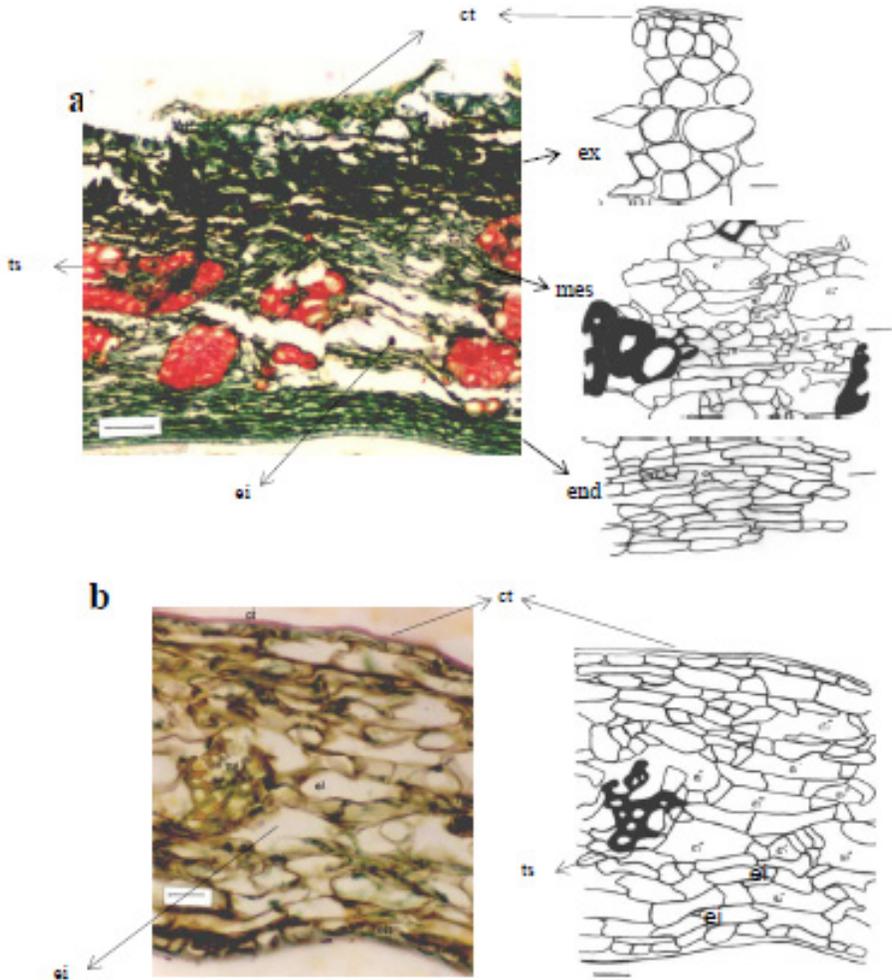


Figura 6. Corte transversal de la diáspora de *Erisma uncinatum* (a) pericarpio (Escala = 200  $\mu\text{m}$ ); (b) ala (Escala = 8,2  $\mu\text{m}$ ). ex, exocarpio; mes, mesocarpio; end, endocarpio; ct, cutícula; ei, espacio intercelular; ts, tejido de sostén.

de cutícula relativamente delgada, seguida por un aerénquima con abundantes células alargadas periclinalmente (Fig. 6e) y haces vasculares en el centro del corte.

*Erisma blancoa* (diáspora: fruto alado): exocarpio con epidermis uniestratificada con pelos estrellados, seguida de un parénquima con varias capas de células vacías con paredes irregulares (Fig. 7). Mesocarpio de tejido aerenquimático, con células alargadas periclinalmente (Fig. 7b, d). Endocarpio de células compactadas y paredes irregulares (Fig. 7e). Ala equifacial, con cutícula delgada, epidermis uniestratificada seguida de parénquima con células de paredes irregulares y de tejido aerenquimático (Fig. 7f).

*Qualea acuminata* (diáspora: semilla de ala reducida): cubierta seminal formada por aproximadamente tres capas celulares (Fig. 8a). La primera es una epidermis uniestratificada de células alargadas periclinalmente, tetragonales, la segunda formada por esclerénquima y la tercera por parénquima en algunos casos con las células obliteradas. Casquete esponjoso longitudinal formado por tejido parenquimático cuyas células son redondeadas, grandes e isodiamétricas y con paredes engrosadas (Fig. 8a, b); muchas de ellas se encuentran vacías.

*Qualea schomburgkiana* (diáspora: semilla alada): cubierta seminal delgada, formada por aproximadamente tres capas celulares (Fig. 8 c-d). La primera, una epidermis uniestratificada de células alargadas periclinalmente, tetragonales, seguida de células alargadas, ovaladas y una tercera capa de células parenquimáticas, algunas veces obliteradas. Ala con ambas

epidermis uniestratificadas, seguidas de parénquima de varias capas de células muertas, homogéneamente distribuidas, isodiamétricas (Fig. 8 e-f).

*Ruizterania rigida* (diáspora semilla alada): cubierta seminal con epidermis de células alargadas periclinalmente y células tetragonales de paredes delgadas, seguida por una capa de células de contenido marrón de naturaleza no analizada (Fig. 9a, b). Inmediatamente dos a tres capas de esclerénquima de paredes gruesas, y por último dos de células parenquimáticas, algunas veces obliteradas (Fig. 9a, b). El ala está constituida principalmente por epidermis superior e inferior (Fig. 9c, d), y entre éstas se observa un parénquima con una o dos capas de células alargadas periclinalmente y paredes delgadas. En el extremo del ala se diferencian algunas células esclerenquimáticas.

*Ruizterania retusa* (diáspora semilla alada): cubierta seminal con epidermis de células alargadas periclinalmente y células tetragonales de paredes delgadas. Inmediatamente una capa de esclerénquima de paredes gruesas, y por último dos de células parenquimáticas, algunas veces obliteradas (Fig. 9e). El ala está constituida principalmente por epidermis superior e inferior de células cuadrangulares (Fig. 9c, d), y entre éstas se observa una sola capa de parénquima entre ellas. En el extremo del ala se diferencian algunas células esclerenquimáticas.

*Vochysia venezuelana* (diáspora: semilla alada): cubierta seminal con varias capas (Fig. 10a-d). Células epidérmicas prolongadas en pelos largos, que se entrecruzan y extienden sobre la superficie

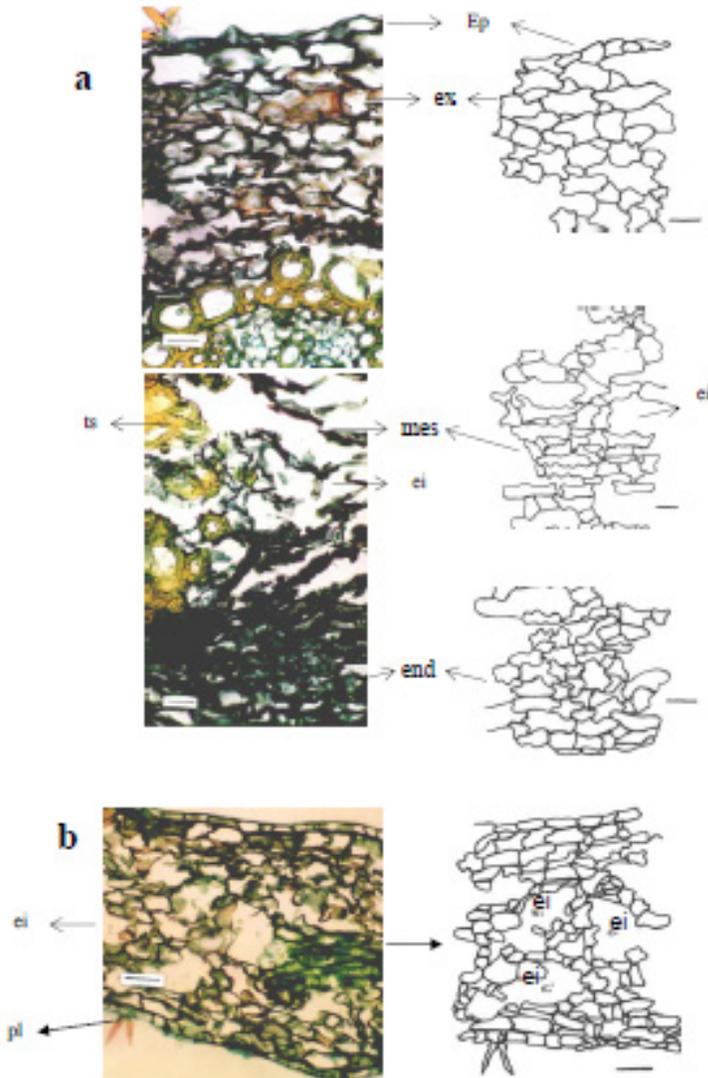


Figura 7. Corte transversal de la diáspora de *Erisma blancoa* (a) pericarpio (Escala = 8,2  $\mu\text{m}$ ); (b) ala (Escala = 33,2  $\mu\text{m}$ ). ex, exocarpio; mes, mesocarpio; end, endocarpio; pl, pelo estrellado en epidermis inferior; ei, espacio intercelular; Ep, epidermis; ts, tejido de sostén.

de la cubierta (Fig. 10a, c). Debajo de la epidermis un parénquima con células alargadas periclinalmente y de paredes delgadas (Fig. 10a-b). Ala formada por entrecruzamiento de pelos (Fig. 10d), que se extienden desde la superficie seminal, con pared engrosada hacia la base (Fig. 10c, d).

### Discusión

En las especies estudiadas de Vochysiaceae, características cuantitativas como largo, ancho, área y masa de las diásporas, están directamente relacionadas con el género al que pertenecen, así las más largas, anchas y pesadas pertenecen a *Erisma* y las más pequeñas y livianas son de *Qualea* y

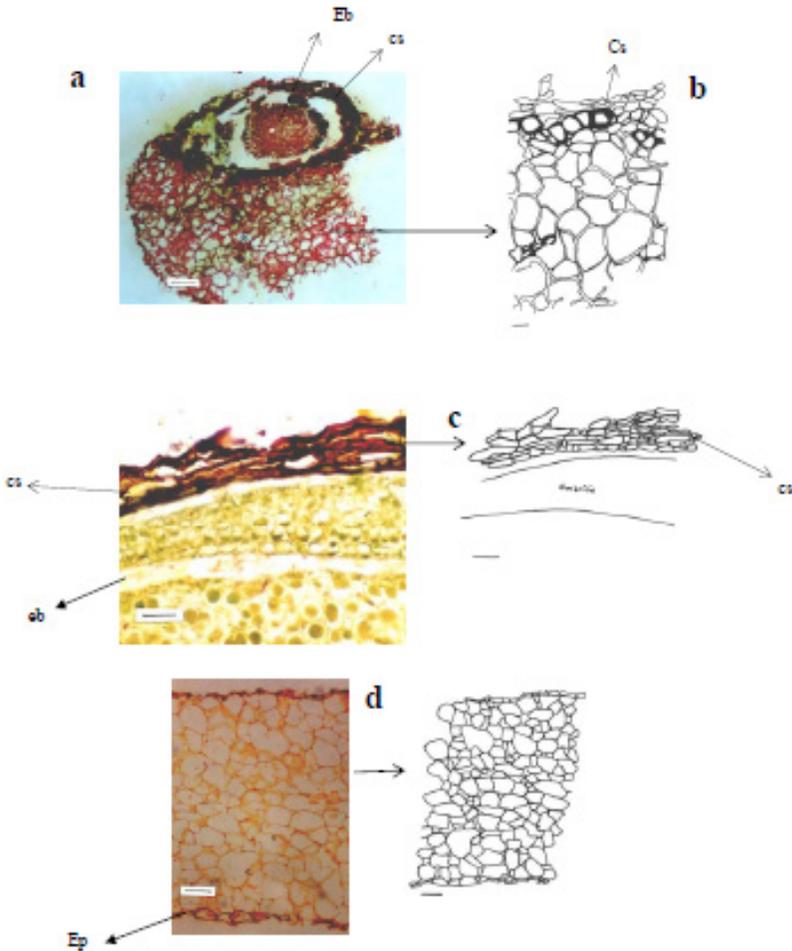


Figura 8. Corte transversal de diásporas de *Qualea* (a) *Q. acuminata*, (b) detalle del tejido esponjoso (Escala = 200  $\mu$ m); *Q. schomburkiana*, (c) a nivel del embrión (Escala = 8,2  $\mu$ m), (d) ala (Escala = 33,2  $\mu$ m). cs, cubierta seminal; eb, embrión; ep, epidermis.

*Ruizterania*. Sin embargo, al relacionar el área y la masa en las diásporas aladas se encuentra que los valores de carga de ala son independientes del género al que pertenecen. Estos valores son similares a los encontrados por Augspurger (1986) en diásporas de varias especies diseminadas por el viento de un bosque húmedo tropical en Panamá y entre los reportados por Green (1980) para sámaras de siete especies de clima templado, lo cual podría indicar que en la naturaleza, las diásporas, independiente del grupo taxonómico al que pertenecen o si es fruto o semilla, deben mantener un balance entre morfología, área y masa para asegurar su desempeño en el aire. Los mayores valores de carga de ala presentados por las diásporas de *Erisma blancoa* y *Qualea acuminata*, permiten indicar que el viento no es un medio eficiente de diseminación para ellas. El tiempo de flotabilidad y tasa de caída de las sámaras, además de presencia de características morfoanatómicas como tejido aerenquimático en el mesocarpio en *E. blancoa* y la evidente reducción del ala y presencia de abundante tejido parenquimático en la semilla en *Q. acuminata* indican que estas especies pueden ser diseminadas por el agua, lo cual es sustentado además, porque ambas ocupan hábitats ribereños.

En el caso de las diásporas de *Erisma uncinatum*, *Qualea schomburgkiana*, *Ruizterania esmeraldae*, *R. retusa*, *R. rigida*, *Vochysia crassifolia*, *V. obscura*, *V. tetraphylla* y *V. venezolana* los valores de carga de ala presentados favorecen la diseminación por el viento, similar a lo que encontraron Yamada & Suzuki

(1999), Telenius & Torstensson (1991), Augspurger (1986), Augspurger & Hogan (1983) y Green (1980). Esto es sustentado además por un aerénquima y células parenquimáticas vacías, tanto en el pericarpio o cubierta seminal y ala. Estos caracteres anatómicos favorecen la disminución del peso específico de las diásporas para un mayor desplazamiento en el aire, como han señalado Lindorf *et al.* (1985), Roth (1977) y Fahn & Werker (1972).

La madurez de las diásporas aladas de las especies estudiadas ocurre en una época de vientos mayores y precipitaciones escasas. Estas condiciones ambientales se han señalado que promueven la anemocoría (Roth 1987; Howe & Smallwood 1982; Van der Pijl 1972). Particularmente especies que pueden crecer no asociadas a cuerpos de agua, se sirven del viento como único mecanismo de diseminación como *Erisma uncinatum*, *Ruizterania retusa*, *R. esmeraldae*, *Vochysia crassifolia* población PA, *V. obscura* y *V. venezolana*. Las infrutescencias sobresalen de la copa de los árboles por su posición terminal en los brotes de la periferia, tanto en bosques altos y estructuralmente complejos (*E. uncinatum*), como en comunidades menos estructuradas y relativamente densas en las que se encontraron *R. retusa*, *R. rigida* y las especies de *Vochysia*. En lugares abiertos, como márgenes de bosque, matorrales y sabanas arbustivas donde crecen *R. esmeraldae*, *V. obscura*, *V. venezolana*, los frutos se disponen también en ramas bajas, donde las diásporas son arrastradas por las corrientes de aire. Estos atributos en las especies estudiadas han sido señalados

como adaptaciones que promueven la anemocoría (Roth 1987; Van der Pijl 1972). Las características anatómicas observadas en las diásporas aladas incluidas en esta

investigación, como presencia de tejido parenquimático y espacios intercelulares llenos de aire, favorecen la flotabilidad tanto en el aire como en el agua. Sin embargo,

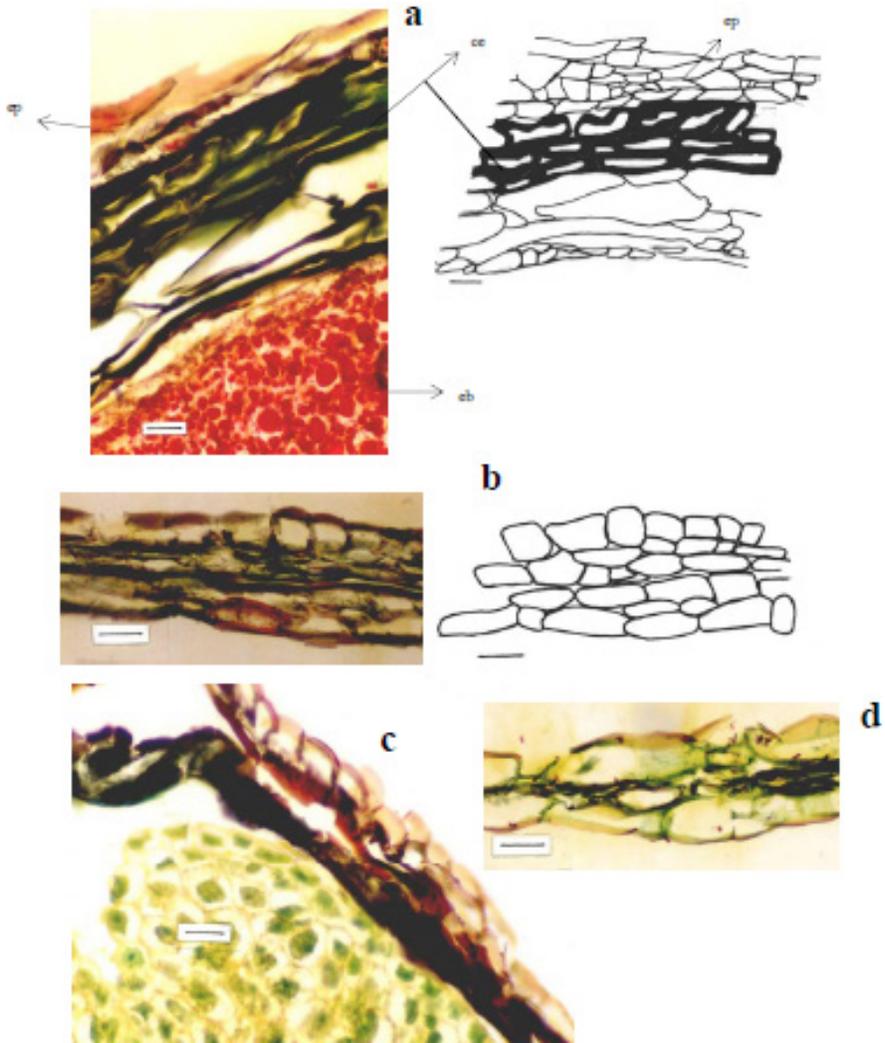


Figura 9. Corte transversal de diásporas de *Ruizterania*. *R. rigida* (a) cubierta seminal (Escala = 8,2  $\mu$ m), (b) ala (Escala = 33,2  $\mu$ m); *R. retusa* (c) cubierta seminal (Escala = 8,2  $\mu$ m), (d) ala (Escala = 8,2  $\mu$ m). ce, células esclerenquimáticas; eb, embrión; ep, epidermis.

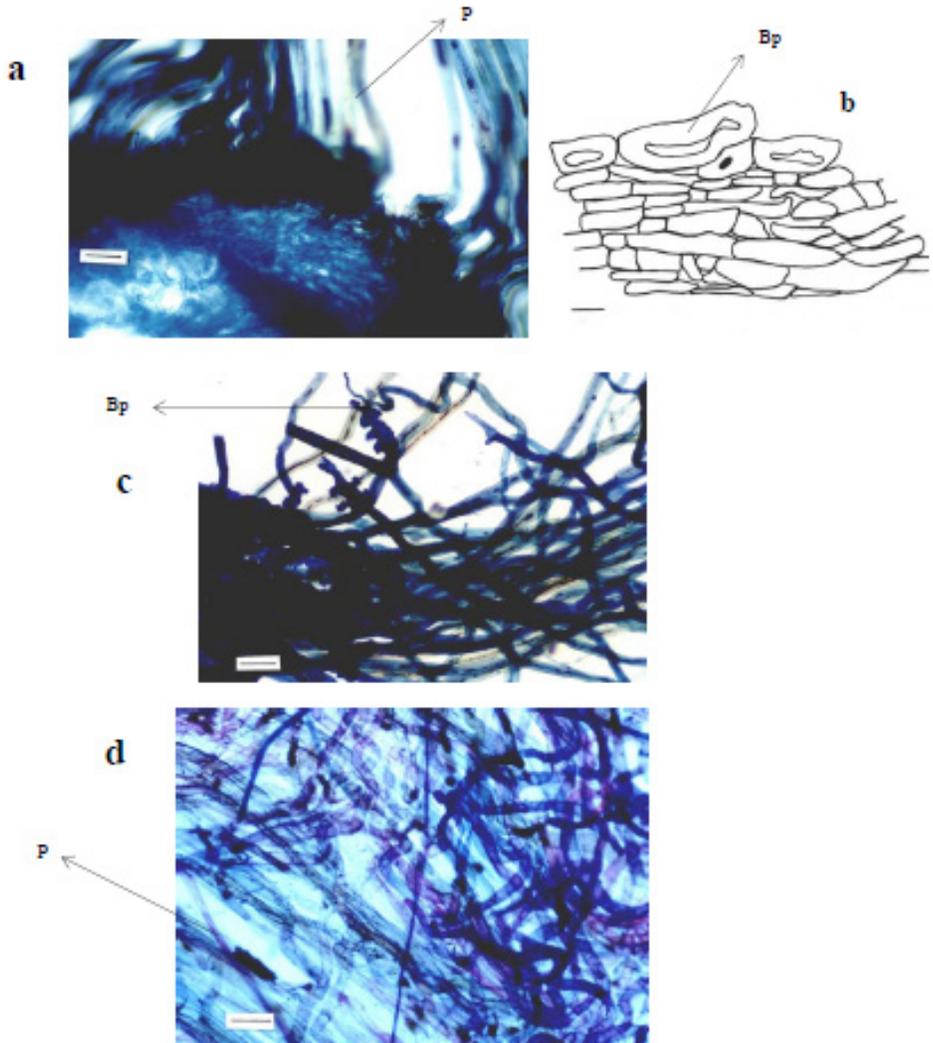


Figura 10. Anatomía de la diáspora de *Vochysia venezuelana* (a) cubierta seminal (Escala = 33,2  $\mu\text{m}$ ); (b) detalle de cubierta seminal (Escala = 8,2  $\mu\text{m}$ ); (c) detalles de los pelos que forman el ala (Escala = 200  $\mu\text{m}$ ); (d) vista superficial del ala (Escala = 200  $\mu\text{m}$ ). bp, base de pelos; p, pelos.

la hidrocoría no parece ser un mecanismo eficiente de diseminación para especies de Vochysiaceae que crecen también en las riberas de cuerpos de agua como *R. retusa* y *V. tetraphylla*, debido a que las pruebas de flotabilidad de sus diásporas demostraron que la mayoría germina y se hunde en menos de 10 días. El agua podría servir como medio de diseminación por un periodo corto de tiempo, en el cual si la diáspora encuentra un lugar adecuado, la plántula podría desarrollarse rápidamente. Suzuki & Ashton (1996) afirmaron que el agua no es un mecanismo eficiente de diseminación en diásporas aladas, debido a que la presencia de los apéndices favorece que las mismas queden atrapadas en lugares donde se depositan o atascan algunos transportados por la corriente.

De acuerdo con los resultados de esta investigación se puede indicar que la constitución anatómica de las diásporas de Vochysiaceae está relacionada con el grupo taxonómico al que pertenece la especie. En este sentido, se destaca el ala de las semillas de las especies estudiadas de *Vochysia* formada por el entrecruzamiento de pelos que se extienden desde la superficie de la cubierta seminal. Los pelos en los apéndices relacionados con la diseminación se ha asociado principalmente con la formación de penachos (bromeliáceas, apocináceas, asclepiadáceas, *Ipomoea*) o dispuestos alrededor de toda unidad de diseminación (bombacáceas, *Gossypium*, *Cochlospermum*) (Lindorf *et al.* 1985; Vander Pijl 1972), sin embargo, la formación de alas con pelos ha sido poco reportada en la literatura y reseñada, de manera general, en las descripciones

morfológicas de varias especies de *Vochysia* (Stafleu 1948), por lo que se podría inferir que es una característica particular de la familia Vochysiaceae.

En *Qualea* y *Ruizterania* el ala de la diáspora está constituida por capas celulares de la cubierta seminal, como se ha señalado en Bignoniaceae (Parisca 1985). Particularmente, el ala presenta menor número de capas celulares en las especies de *Ruizterania* comparado con la de *Q. schomburgkiana*, lo que se refleja en el menor grosor observado. En *Erisma blancoa* y *E. uncinatum* las características anatómicas, particularmente de las alas son origen foliar (sámaras). En estas diásporas la presencia de tejido de sostén (fibras y células esclerenquimáticas) y haces vasculares proporciona rigidez, y los abundantes espacios intercelulares disminuyen el peso específico, las cuales son condiciones necesarias para flotar en el aire. Estas características anatómicas han sido señaladas también para sámaras otras especies tales como *Terminalia*, *Acer* y *Fraxinus*, entre otras (Roth 1977; Fahn y Werker 1972).

El parénquima encontrado en el pericarpio de la diáspora de *E. calcaratum* con abundantes células con paredes gruesas llenas de aire ha sido señalado como promotor de flotabilidad en diásporas diseminadas por el agua (Roth 1977; Fahn & Werker 1972). Las características morfológicas (principalmente ausencia de alas) y anatómicas de esta diáspora así como su flotabilidad por más de 30 días corroboraron su especialización para la diseminación por el agua, como se había señalado previamente (Kawasaki 1998;

Tabla 2. Características morfológicas cuantitativas de diásporas de las especies estudiadas de Vochysiaceae.

Especie	Largo (cm)		Ancho (cm)		Masa (mg)		Área (cm <sup>2</sup> )		Carga del ala <sup>1/2</sup>		Tasa de caída (m/seg)	
	x (DE)	n	x (DE)	n	x (DE)	n	x (DE)	n	x (DE)	n	x (DE)	n
<i>E. blanca</i>	6,26 (0,66) 30	2,68 0,58 30	972,13 (323,40) 20	9,13 (1,64) 30	314,86 (66,74) 20	2,74 (0,86) 55						
<i>E. calcaratum</i>	4,51 (0,24) 30	2,08 (0,19) 30	12490,12 (1578,98) 10	--	--	--						
<i>E. uncinatum</i>	7,52 (0,81) 30	3,44 (0,44) 30	624,78 (91,88) 28	13,83 (1,70) 28	210,91 (13,41) 30	1,51 (0,51) 50						
<i>Q. acuminata</i>	1,46 (0,24) 25	0,34 (0,06) 25	34,74 (8,26) 10	0,45 (0,10) 10	279,15 (48,15) 10	--						
<i>Q. schomburgkiana</i>	2,10 (1,18) 30	0,44 (0,05) 30	20,45 (6,53) 17	0,87 (0,14) 17	151,71 (29,15) 17	1,27 (0,26) 45						
<i>R. esmeraldae</i>	1,44 (0,08) 14	0,37 (0,04) 14	13,43 (3,29) 14	0,41 (0,05) 14	177,21 (21,68) 14	1,30 (0,27) 40						
<i>R. retusa</i>	1,44 (0,17) 24	0,31 (0,03) 24	8,18 (2,84) 30	0,36 (0,09) 30	157,12 (54,19) 30	1,08 (0,19) 45						
<i>R. rigida</i>	1,32 (0,14) 26	0,36 (0,06) 26	10,73 (2,09) 20	0,43 (0,66) 20	155,81 (16,39) 20	1,16 (0,23) 60						

<i>V. crassifolia</i> GS	2,35 0,30 30	0,61 0,06 30	45,27 (8,58) 30	1,23 (0,23) 30	196,16 (53,50) 30	1,20 (0,28) 60
<i>V. crassifolia</i> PA	2,31 (0,14) 30	0,61 (0,04) 30	42,82 (5,04) 30	1,22 (0,12) 30	85,10 (13,76) 30	1,22 (0,21) 60
<i>V. obscura</i>	2,64 (0,21) 30	0,73 0,07 30	43,13 (10,16) 25	1,39 (0,41) 2,5	184,21 (39,96) 25	1,09 (0,23) 50
<i>V. tetraphylla</i>	3,36 (0,30) 25	0,76 (0,06) 25	7 4,22 (8,91) 30	2,28 (0,39) 30	179,81 (16,96) 30	1,32 (0,29) 60
<i>V. venezuelana</i>	2,68 (2,21) 30	0,79 (0,03) 30	70,07 (9,57) 30	1,85 (0,16) 30	192,82 (15,87) 30	1,18 (0,22) 60
ESTADÍSTICA	$F_{(12,341)}=971,62$ P=0,001	$F_{(12,341)}=815,19$ P=0,001	$F_{(12,303)}=926,14$ P=0,001	$F_{(11,294)}=13,05,46$ P=0,001	$F_{(11,272)}=33,02$ P=0,001	$F_{(10,574)}=79,14$ P=0,001

X: Promedio, DE: Desviación estándar, GS: Población Gran Sabana, PA: Población Puerto Ayacucho. La carga del ala se expresa como peso en milidinas (mg.cm.seg<sup>-2</sup>) entre el área (cm<sup>2</sup>). El peso es la masa (mg) de la diáspora multiplicada por la aceleración de gravedad (980 cm/seg<sup>2</sup>), de acuerdo con Augspurger (1986).

Staffeu 1954; Ducke 1948).

Considerando las características morfológicas y anatómicas evaluadas en esta investigación se puede concluir que en Vochysiaceae existen tres tipos de diásporas aladas, estrechamente vinculadas con el grupo taxonómico al que pertenecen y en las que el viento es el principal medio de diseminación: La primera de morfología y anatomía de origen foliar (*Erisma*), la segunda de origen seminal con ala formada por capas celulares (*Qualea* y *Ruizterania*) y la tercera de origen seminal con ala constituida por el entrecruzamiento de pelos. Por otro lado, tanto en el fruto (*Erisma*) como en la semilla (*Qualea*), se observó reducción hasta desaparición del ala, relacionada con una dispersión por el agua, lo que es sustentado con la presencia de las especies en vegetación ribereña.

### Agradecimientos

A Fundacite Guayana por financiar el proyecto "Biología reproductiva de árboles de la familia Vochysiaceae, con énfasis en *Erisma uncinatum* Warm." Al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad Central de Venezuela (CDCH-UCV) y al Fondo Nacional de Ciencia Tecnología e Innovación (FONACIT) por las becas otorgadas al primer autor. A Alicia Cáceres del Laboratorio de Fisiología Vegetal del Centro de Botánica Tropical, UCV, por facilitar el equipo de medición del área de las diásporas. A Dumas Conde, Domingo Ramos y Amalio Vásquez† por su invaluable colaboración en el campo. A Silvia Pérez-Cortéz por su colaboración durante el estudio anatómico. A Sabrina Jiménez por elaborar ilustraciones de las

diásporas de *Erisma* y a la Prof. Helga Lindorf por sus acertadas observaciones para mejorar el manuscrito. A dos árbitros anónimos que con sus observaciones mejoraron el manuscrito. Este trabajo es parte de los resultados de la Tesis Doctoral del primer autor.

### Referencias Bibliográficas

- AUGSPURGER, C. & K. HOGAN. 1983. Wind dispersal of fruits with variable seed number in tropical tree (*Lonchocarpus pentaphyllus*: Leguminosae). *American Journal of Botany* 70: 1031-1037.
- AUGSPURGER, C. 1986. Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of neotropical trees. *American Journal of Botany* 73: 353-363.
- DUCKE, A. 1948. Arvores amazônicas e sua propagação. *Boletim do Museu Paraense e Historia Natural* 10: 81-92.
- FAHN, A. & E. WERKER. 1972. Anatomical mechanisms of seed dispersal. In: *Seed Biology*. Vol. 1 (T.T. Kozlowsky, ed.) pp. 152-222. Academic Press. New York.
- GREEN, D. 1980. The terminal velocity and dispersal of spinning samaras. *American Journal of Botany* 67: 1218-1224.
- HOWE, H.F. & J. SMALLWOODJ. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematic* 13: 201-228.
- HUTCHINSON, J. 1968. *The genera of the flowering plants*. Dicotyledons. II. Oxford University Press. London. 516 p.
- JOHANSEN, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill. New York. 523 p.

- KAWASAKI, M.L. 1998. Systematics of *Erisma* (Vochysiaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 81: 1-40.
- LINDORF, H.; L. DE PARISCA & P. RODRÍGUEZ. 1985. *Botánica. Clasificación. Estructura. Reproducción*. Ediciones de la Biblioteca Central, Universidad Central de Venezuela. Caracas. 586 p.
- LITT, A. & M. CHEEK. 2002. *Korupodendron songgweanum*, a new genus and species of Vochysiaceae from West-Central Africa. *Brittonia* 54: 13-17.
- PARISCA, L. 1985. Estudio morfológico de semillas aladas presentes en géneros de la familia Bignoniaceae de Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 14: 113-139.
- ROTH, I. 1964. *Microtecnia Vegetal*. Universidad Central de Venezuela (Eds). Caracas.
- ROTH, I. 1977. Fruits of Angiosperms. In: *Encyclopedia of Plant Anatomy. Vol. X* (Braun, H.J. Carlquist, S., Ozenda, P. & Roth, I. (eds.)). Gebruder Borntraeger. Berlin. 675 p.
- ROTH, I. 1987. *Stratification of a tropical forest as seen in dispersal types*. Tasks for vegetation science 17. Dr. W. Junk Publisher. Dordrecht. 313 p.
- SANOJA, E. 1992. *Essai d'application de l'architecture végétale à la systématique. L'exemple de la famille des Vochysiaceae*. Univ. Montpellier II. Montpellier. 404 p. (Tesis de Doctorado).
- SINHA, L. & P. DADIVAR. 1992. Seed dispersal ecology of a wind dispersal rain forest tree in the western Ghats, India. *Biotropica* 24: 519-526.
- STAFLEU, F.A. 1948. A monograph of the Vochysiaceae. I. *Salvertia & Vochysia*. *Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais* 41: 395-540.
- STAFLEU, F.A. 1953. A monograph of the Vochysiaceae III. *Qualea*. *Acta Botanica Neerlandica* 2: 142-217.
- STAFLEU, F.A. 1954. A monograph of the Vochysiaceae IV. *Erisma*. *Acta Botanica Neerlandica* 3: 459-480.
- SUZUKI, E. & P. ASHTON. 1996. Sepal and nut size ratio of Asian Dipterocarpaceae and its implications for dispersal. *Journal of Tropical Ecology* 12: 853-870.
- TELENIUS, A. & P. TORSTENSSON. 1991. Seed wings in relation to seed size in the genus *Spergularia*. *Oikos* 61: 216-222.
- VAN DER PIJL, L. 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag. New York. 152 p.
- WARMING, E. 1875. Vochysiaceae. In: *Flora Brasiliensis. Volume 13* (F.P. Martius, eds.). pp 17-116. Reprinted 1967: Pars 1.
- YAMADA, T. & E. SUZUKI. 1999. Comparative morphology and allometry of winged diaspores among the Asian Sterculiaceae. *Journal of Tropical Ecology* 15: 619-635.