

**CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DE ENSAMBLES DE VISITANTES FLORALES
EN *ESPELETIA SCHULTZII* WEDD Y *SENECIO WEDGLACIALIS* CUATREC
(ASTERACEAE) ANTE MODIFICACIONES ARTIFICIALES DE ALGUNOS
CARACTERES FLORALES**

CHANGES IN THE STRUCTURE OF ASSEMBLY OF FLORAL VISITORS IN
ESPELETIA SCHULTZII WEDD AND *SENECIO WEDGLACIALIS* (ASTERACEAE)
CUATREC BEFORE ARTIFICIAL MODIFICATIONS OF SOME FLORAL CHARACTERS

**R.C. Pelayo^{1,2}, N. Sánchez-Guillén³, C.F. Sánchez³, J.C. Jaimes³,
M. Ramírez³, E. Villalba³, D. Hurtado³ y M. Mora³**

¹*Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE); Facultad de Ciencias; Universidad de
Los Andes; 5101-Mérida; Venezuela. E-mail: roxibell@ula.ve, roxipel@gmail.com*

²*Grupo de Ecología y Evolución de Plantas, Departamento de Biología Vegetal y Ciencias del Suelo;
Facultad de Ciencias; Campus As Lagoas-Marcosende; Universidad de Vigo; 36200-Vigo; España.*

³*Curso Ecología Experimental B2012, Departamento de Biología; Facultad de Ciencias;
Universidad de Los Andes; 5101-Mérida; Venezuela*

RESUMEN

Se han reconocido diversos síndromes florales, asociados con la atracción de gremios específicos de polinizadores. Sin embargo, es escasa la información disponible sobre los visitantes florales de la vegetación del páramo andino. El objetivo de este estudio fue determinar los visitantes florales de dos especies características del páramo y cómo sus rasgos florales podrían influir en la identidad y frecuencia de visitas de sus polinizadores. Como sitio de estudio se escogió un área en el páramo andino al norte del estado Mérida, Venezuela, a 3900 m de elevación, con una superficie cercana a una hectárea y donde coexisten *Espeletia schultzii* y *Senecio wedglacialis* (Asteraceae). El diseño experimental consistió en seleccionar cuatro individuos de cada especie de planta, a cada uno de los cuales se le hicieron modificaciones artificiales de color y olor de sus capítulos florales, manteniendo uno como control. Posteriormente registramos en los capítulos normales y modificados los taxa visitantes y su frecuencia de llegada. Encontramos que 19 taxa están asociadas a los capítulos de *E. schultzii* y siete a *S. wedglacialis*. Los abejorros *Bombus rohweri* y *B. rubicundus*, se proponen como los polinizadores más eficientes para las dos especies de plantas, dada su alta frecuencia de visitas y especificidad floral; sin embargo, el colibrí *Oxygogon lindenii* (Trochilidae) podría tener un papel similar en *E. schultzii*. Las frecuencias de visitas variaron entre tratamientos y mostraron diferencias significativas para el caso de *E. schultzii*. También los ensambles de visitantes presentaron diferencias entre los tratamientos para las dos especies de plantas; por lo que consideramos que el color y olor natural de las flores, son clave en la atracción de sus polinizadores y en el éxito reproductivo de ambas especies.

Palabras claves: Asteraceae, alta montaña tropical, Andes, *Bombus*, colibríes, frailejones páramo, polinización.

ABSTRACT

Different floral syndromes associated with the attraction of specific guilds of pollinators have been recognized. There is little available information on floral visitors of the Andean páramo vegetation. The objective of this study was to determine the floral visitors of two representative species of the páramo and how their floral characteristics may influence their identity and frequency of visits. As study site was chosen an area in the Andean Paramo to the North of the State of Merida, Venezuela, at 3900 m elevation, with a close to one hectare surface and where coexist *Espeletia schultzii* and *Senecio wedglacialis* (Asteraceae). The experimental design consisted of selecting four individuals of each species of plant, which was modified to artificially color and scent of its floral capitula, keeping one as a control. Later we recorded in normal and modified capitula visitor's taxa and their frequency of arrival. We found 19 taxa associated with the capitula of *E. schultzii* and 7 to *S. wedglacialis*. The bumblebees *Bombus rohweri* and *B. rubicundus* are proposed as the more efficient pollinators for their high frequency of visits and flower specificity; however, *Oxygogon lindenii* (Trochilidae) could play a similar role in *E. schultzii*. The frequency of visits varied between treatments and showed significant differences in the case of *E. schultzii*. We found that visitor assemblage were modified between treatments in both cases. Therefore we consider that flower color and natural scent are key in attracting their pollinators and the reproductive success of both species.

Key words: Andes, Asteraceae, *Bombus*, frailejones, high Tropical Mountain, hummingbirds, pollination

INTRODUCCIÓN

Los páramos andinos pueden ser considerados como islas ubicadas en las porciones más altas de las montañas de los Andes tropicales (Norte de Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela), las cuales en conjunto constituyen un archipiélago continental, rodeado por bosques montanos (Luteyn 1999). Los páramos son considerados uno de los ecosistemas más diversos del planeta, a pesar de su limitada extensión espacial. Esta gran diversidad se pone de manifiesto a diversas escalas espaciales (continental, regional y local), como consecuencia de múltiples gradientes de condiciones ambientales (Llambí y Cuesta 2014). La biota paramera se ha adaptado a condiciones de altas y bajas temperaturas, nubosidad y alta radiación lo cual, aunado a su distribución insular y a los procesos glaciales y periglaciales, ha desencadenado interesantes procesos de especiación y convergencia evolutiva (Llambí *et al.* 2013). Los páramos venezolanos se caracterizan por una gran heterogeneidad de ambientes y hábitats, que se expresa en un mosaico de formaciones vegetales, en las que dominan plantas de las familias Asteraceae, Poaceae, Cyperaceae y Brassicaceae (Monasterio 1980b).

El hecho de que la familia Asteraceae se destaque por su alta diversidad en el páramo, especialmente por los frailejones (Berry 1986), así como por su rápida diversificación y expansión en todos los ecosistemas terrestres, ha sido atribuida a la eficiencia en el proceso de polinización y a su gran capacidad reproductiva (Mani y Saravanan 1999). Dentro de esta familia el mecanismo reproductivo prevaleciente es la autopolinización (Berry y Calvo 1989); sin embargo, algunas especies exhiben un mecanismo de reproducción oportunista mediado por un amplio grupo de insectos, mientras que la agamospermia y anemofilia está restringido sólo a pocas especies herbáceas. Sobre la biología de la polinización de las especies de páramo, se conoce que dentro de los frailejones, existen rosetas caulescentes anemófilas y autoincompatibles (Berry 1986), distribuidas en las zonas de mayor altitud, como el páramo altiandino, (Monasterio 1980a); así como otras con una elevada dependencia de insectos y aves para su reproducción sexual, debido a altos niveles de autoincompatibilidad (Berry 1986, Fagua y Bonilla 2005), como es el caso de *Espeletia*

shultzii (Berry 1986, Sobrevila 1986, 1989).

En Venezuela *E. schultzii* cuenta con el mayor número de estudios sobre la biología reproductiva de los frailejones. Inicialmente, Janzen *et al.* (1976), al observar que los abejorros no visitaban las flores de *E. schultzii*, debido probablemente a la falta de producción de néctar, presumieron que esta especie se autopolinizaba. Posteriormente, Sobrevila (1986, 1988, 1989) estudió en un amplio gradiente altitudinal (2600-4200 m) aspectos relacionados con el mecanismo de autoincompatibilidad, así como el efecto que tiene la distancia entre los individuos donadores y receptores de polen sobre la adecuación de la planta. Por otro lado, Berry (1986) y Berry y Calvo (1989, 1994) evaluaron, en un gradiente de menor amplitud (3900-4200 m), la autoincompatibilidad reproductiva, descartaron su posible anemofilia, determinaron los visitantes florales más frecuentes y registraron una baja producción de néctar (0, 43 µl). En el caso de *Senecio wedglacialis*, otra especie importante de la familia Asteraceae en el páramo andino, no existe información sobre el mecanismo reproductivo, aunque se sabe que es visitada por especies del género *Bombus* (Berry y Calvo 1989). Sin embargo para otras especies de *Senecio* hay evidencia de entomofilia, anemofilia y ornitofilia (Arroyo *et al.* 1983, Salamanca 2011). Los páramos venezolanos son de los más ampliamente conocidos en el mundo (Llambí *et al.* 2013), sin embargo, aunque existe poca información sobre la fenología de su vegetación, es evidente la floración de un importante grupo de plantas durante los meses octubre y diciembre (Vareschi 1970), observándose la confluencia de flores de color amarillo, morado, blanco y rojo principalmente (Pelayo obs. pers.). El solapamiento en la floración de las especies puede conducir a una eventual competencia por los polinizadores, por lo que cada especie debe requerir de mecanismos que minimicen dicha competencia y optimicen la llegada de polen intraespecífico a los estigmas de sus flores (Amaya 2009). Autores como Faegri y van der Pijl (1979), propusieron que ciertos caracteres florales están asociados con el tipo de animal polinizador, conformando los síndromes de polinización; concepto que ha sido ampliamente debatido en las últimas décadas y reconfirmado como una adecuada aproximación por Rosas-Guerrero *et al.* 2014. Así mismo, se ha demostrado que la manipulación experimental de atributos morfológicos florales, incide en los patrones de

visita de los polinizadores, sobre todo de aquellos más especializados (Fenster *et al.* 2004).

Dado que se ha demostrado que los polinizadores son indispensables para la reproducción sexual de las especies más representativas del páramo andino, nos propusimos evaluar la importancia que tienen algunos de sus caracteres florales, como el color y olor, en la atracción de sus polinizadores. Para ello, escogimos dos especies de Asteraceae que coexisten y florecen simultáneamente, pero que exhiben una coloración contrastante en sus lígulas. Así, esperamos que si la identidad y frecuencia de los visitantes florales depende de caracteres como el color y el olor natural de sus capítulos, aquellos individuos con alteraciones de estos caracteres tendrán una menor riqueza de visitantes florales y una menor frecuencia de visitas. Por otro lado, es posible que en los capítulos modificados, registremos taxa que normalmente no hacen uso de estos recursos. Con el propósito de someter a prueba la premisa anterior, en este estudio nos proponemos determinar los ensambles de visitantes florales de dos especies típicas del páramo andino venezolano (*Espeletia schultzii* y *Senecio wedglacialis*), así como verificar si las modificaciones del color y olor de los capítulos florales afectan la riqueza y/o frecuencia de visitas de los organismos que conforman los ensambles identificados.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El trabajo de campo se realizó en una localidad de la Sierra de la Culata de la Cordillera de Mérida a una altitud de 3900 m de altitud, cerca de la carretera trasandina (UTM X0298162, Y0978670; datum WGS 1984, elipsoide WGS84, zona 19N), al norte del estado Mérida, Venezuela, en sectores donde coexisten individuos de *E. schultzii* y *S. wedglacialis*. La temperatura media anual registrada por la estación climatológica más cercana (Pico del Águila), fue de 6 °C, con oscilaciones térmicas diarias en el aire de aproximadamente 10 °C, así como con patrones de radiación diaria altamente variables (Monasterio y Reyes, 1980). Por su parte, la precipitación media anual es de 800 mm, la cual muestra una marcada estacionalidad, con épocas de mayor precipitación en los meses abril y noviembre (Monasterio y Reyes, 1980). Según Malagón (1982), los suelos de los páramos generalmente

son jóvenes, con horizontes poco desarrollados y pobres en nutrientes.

Espeletia schultzii

Hierba hasta sufútrice, con hojas alternas arrosadas, cubiertas por denso indumento, sin estipulas. Inflorescencias laterales (Badillo *et al.* 2003). Capítulos funcionalmente monoicos, con flores femeninas en el radio (100,94±24,9) y masculinas en el disco (108,64±24) Berry *et al.* 1988. Frutos tipo aquenio (Berry 1986). Florece entre septiembre y diciembre, las flores femeninas producen lígulas amarillas muy vistosas, la polinización es llevada a cabo por abejas (*Bombus*, *Chilicola*, *Colletes* y *Halictidae*) y en las mayores altitudes adicionalmente por el colibrí *Oxipogon lindenii*; su mecanismo de incompatibilidad es esporofítico (Sobrevila 1986, 1989). Es una especie endémica de Venezuela, restringida a los páramos andinos, crece en lugares abiertos formando manchas densas (Badillo 1994). Se distribuye altitudinalmente entre los 2600 y 4200 m (Sobrevila 1986); sin embargo recientemente hemos observado individuos en flor a 4500 m.

Senecio wedglacialis

Sinónimo de *S. formosus*. Hierba ramificada de hasta 80 cm de alto, con hojas simples, alternas, sin estipulas y sésiles. Láminas lanceoladas y pilosas por ambas caras. Flores en capítulos, llamativos y morados, con orientación péndula o ladeada. Fruto tipo aquenio piloso de 4 mm de largo. Se distribuye entre Venezuela y Colombia entre los 3000 y 4000 m (Badillo y Manara 2003); sin embargo recientemente hemos observado individuos a 4300m.

Trabajo experimental

Durante el mes de noviembre de 2012, en cuatro días diferentes, seleccionamos aleatoriamente un parche de páramo de 10000 m² aproximadamente, donde estaban presentes *E. schultzii* y *S. wedglacialis*. En cada ocasión, escogimos cuatro individuos por especie, con una separación espacial mayor a 5 m. Para cada individuo se contabilizó el número de capítulos y se le asignó de manera aleatoria uno de los siguientes tratamientos: a) Control: capítulos sin ningún tipo de modificación. b) Modificación de color de las lígulas: todos los capítulos fueron

cubiertos con un disco de cartulina de color rojo en *E. schultzi* y blanco en *S. wedglacialis*, el cual lo colocamos por ambas caras, con un orificio central que dejaba expuestos los discos florales. c) Control de la modificación de color de las lígulas: procedimos de la misma forma que en el tratamiento anterior, solo que en este caso los discos eran del color original de las lígulas: amarillos para *E. schultzi* y morados para *S. wedglacialis*. d) Modificación de olor de los capítulos: los capítulos fueron rociados con olor artificial a orquídeas.

Para cada tratamiento, registramos de forma simultánea los visitantes florales, horario y la frecuencia de visitas. Para este último tratamiento utilizamos como unidad de medida el número de visitas/capítulo/100min, con el objetivo de comparar los datos con los de Berry (1986). Igualmente para cada tratamiento registramos la riqueza de visitantes por especie, la similitud en los ensambles de visitantes entre tratamientos y especies mediante el índice cualitativo de Sørensen (Magurran, 1988); así como el patrón de visita en cada especie de planta. Para el registro de los visitantes, realizamos observaciones directas usando binoculares (10X42) por períodos de 10 min, así como exploraciones periódicas en los capítulos para identificar los insectos de menor tamaño. Los períodos diarios de observación variaron entre 4 y 6 horas a partir de las 0700 h, aprovechando sólo los períodos del día sin precipitaciones, pues este tipo de evento no sólo disminuye las visitas, sino que causa el deterioro de las modificaciones florales. Consideramos como visitantes aquellos que tuvieron contacto directo con los capítulos y permanecieran tocando el disco floral por algunos segundos (Fagua y Bonilla 2005). La frecuencia acumulada de visitantes por cada tratamiento, en cada especie se analizó mediante una tabla de contingencia y el cálculo de X^2 (Zar 1999). Adicionalmente, calculamos el índice de riqueza de Chao 2 y de rarefacción de Cole, mediante el empleo del programa EstimateS 9.1 (Colwell 2013).

Realizamos una colección de referencia de los insectos visitantes, para la posterior clasificación hasta el nivel de orden y/o familia, utilizando las claves presentes en Borror *et al.* (1981). En el caso de *Bombus*, utilizamos para su identificación específica la clave de Williams (2014). Los individuos colectados se

depositaron en la Colección de Invertebrados de la Universidad de Los Andes. Para la identificación de las aves se utilizó la guía de aves de Venezuela (Hilty 2003).

Por último, con el propósito de medir la cantidad promedio de néctar que un capítulo de cada especie produce durante un día, seleccionamos aleatoriamente 20 capítulos provenientes de individuos diferentes sin considerar la madurez del capítulo y cuidando que no exhibieran signos de marchitez, los capítulos fueron cubiertos con bolsas de nylon a las 0700h y después de 24 horas, medimos el volumen y la concentración del néctar encontrado. En el caso de *E. schultzi*, debido a que las flores eran más pequeñas que el microcapilar (0,5 μ l), fue preciso extraer las flores con una pinza y exprimir el néctar que fue recogido externamente. En el caso de las flores de *S. wedglacialis*, aunque fue posible introducir el microcapilar para realizar las mediciones, no fue posible hacer las mediciones de néctar en intervalos de tiempo más cortos, debido al tamaño de las flores y a los bajos volúmenes de néctar encontrados. La concentración de azúcares fue medida con un refractómetro portátil (Eclipse, Bellingham+Stanley).

RESULTADOS

Espeletia schultzi

Para los individuos de *E. schultzi* (n=20), el número promedio de capítulos fue igual a 96,08 \pm 69,79, los cuales produjeron en promedio 0,8 \pm 1,72 μ l de néctar, con una concentración de azúcares de 22,05 \pm 10,87 %. Los capítulos naturales fueron visitados por 19 taxa de animales, de las cuales 15 son insectos y 3 aves (Tabla 1). Este valor de riqueza de taxa, se encuentra dentro de lo predicho por el índice de Chao 2 (19,09 taxa); así mismo, coincide con lo estimado por el índice de rarefacción de Cole (19 taxa; Figura 1a). Los visitantes más frecuentes fueron los abejorros *Bombus rohweri* y *B. rubicundus*; siguiendo en importancia el colibrí *Oxygogon lindenii*, mientras que para el resto de los taxa la frecuencia de visitas fue bastante baja (Figura 2a). Cabe resaltar que a partir de las 0900 horas ocurre un pico de actividad que se mantiene hasta las 1100, posteriormente decrece hasta las horas de la tarde en las que es frecuente la ocurrencia de precipitaciones (Figura 3).

Las modificaciones en los caracteres florales,

VISITANTES FLORALES DE *ESPELETIA SCHULTZII* Y *SENECIO WEDGLACIALIS*

Tabla 1. Tasas de visitas (Número de visitas/capítulo/100min) de insectos y aves a inflorescencias de *Espeletia schultzii*.

Orden	Familia/especie	Control *102(297)	Modificación de lígula *102(172)	Control modificación de lígula *102(193)	Modificación de olor *102(491)	
Thysanoptera	Phlaeothripidae	0	0,1186	0,5813	0	
Coleoptera	Carabidae sp1	0,0343	0,1186	0,2642	0,7894	
	Carabidae sp2	0,2747	0	0	0	
	Curculionidae (Eriirhininae)	0	2,2535	5,7078	4,4456	
Lepidoptera	Pyralidae sp1	0,103	0	0	0	
	Pyralidae sp2	0,1374	0	0	0,0415	
Diptera	Tipulidae	0,0343	0	0	0	
	Bibionidae sp1	0,2747	0,0593	1,7969	0,083	
	Bibionidae sp2	0	0	1,9554	0,2285	
	Muscidae sp1	0,2061	0,4151	0	0,2908	
	Muscidae *sp2	0	0	0	0,0831	
	sp1*	0,0687	0	0	0	
	Syrphidae	0,6525	0,0593	2,2197	0	
	Tachinidae sp1	0	0	0,1585	0,0208	
	Tachinidae sp2	0	0	0,1057	0	
	Sarcophagidae sp1	0,6869	0,0593	0,1057	0	
	Sarcophagidae sp2	0	0,2372	1,3741	0,0208	
	Hymenoptera	Bombidae: <i>Bombus rohweri</i>	1,7172	0	0,8984	0,187
		Bombidae: <i>Bombus rubicundus</i>	2,6101	0	1,2155	0,1454
		Apidae sp1	0,3091	0	0	0
		Colletidae	0,0687	0	0	0
Halictidae		0,1717	0	0,2642	0	
Melittidae		0,103	0	0	0	
Ichneumonidae (Cryptinae)		0	0	0,2642	0,0208	
Platygasteridae		0	0,1186	0	0,0415	
Vespidae		0	0,05930	0,1585	0,0208	
Apodiforme		Trochilidae: <i>Metallura tyrianthina</i>	0,0687	0	0	0
	Trochilidae: <i>Oxygogon lindenii</i>	0,8929	0,0593	0,1057	0	
	Passeriforme	Thraupidae: <i>Diglossa gloriosa</i>	0,1374	0	0	0
Total		8,5514	3,5581	17,1758	6,419	
	Riqueza	19	11	16	14	

*Nro. De periodos de 10min (nro. de capítulos)

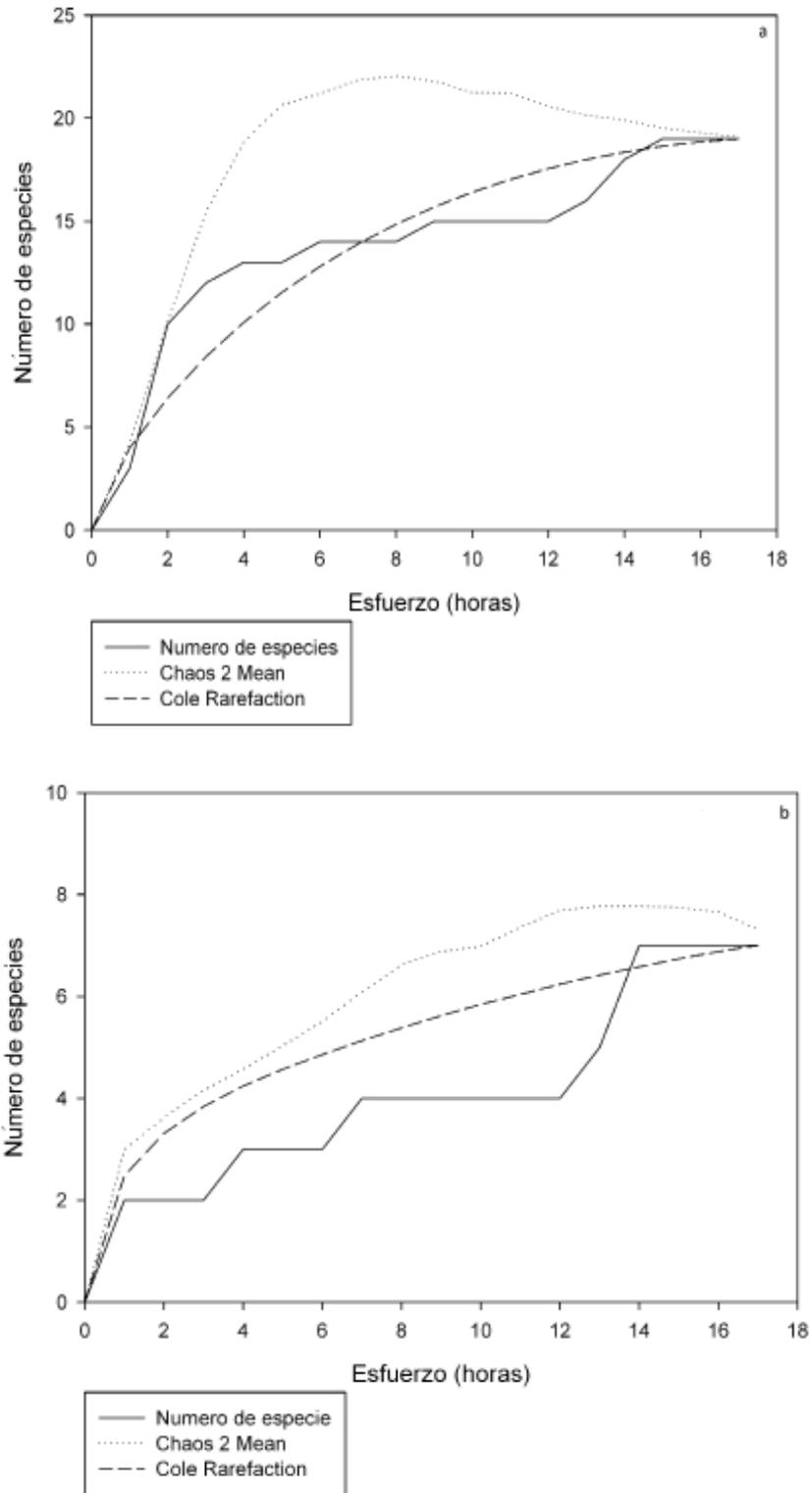


Figura 1. Curvas de acumulación de visitantes florales en *Espeletia schultzei* (a) y *Senecio wedgicalis* (b).

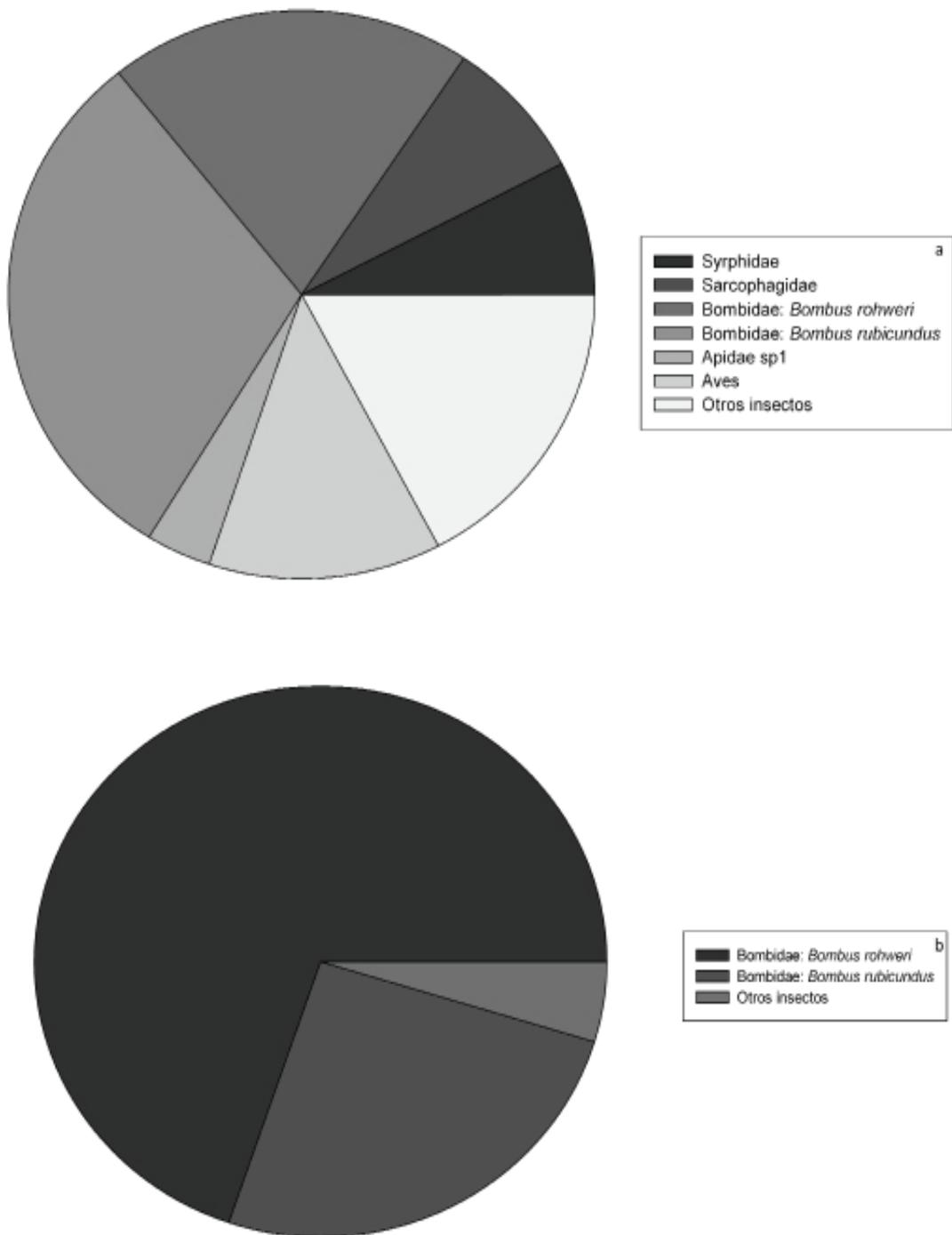


Figura 2. Frecuencia relativa de los visitantes florales de *Espeletia schultzii* (a) y *Senecio wedglacialis* (b).

afectaron de manera significativa la frecuencia de visitas ($X^2_{84}=446,26$ $p<0,005$). Principalmente, por la disminución de los visitantes más frecuentes (*Bombus* spp. y *Oxygogon lindenii*). Por otro lado, en todos los tratamientos de modificaciones los visitantes más frecuentes fueron escarabajos (Curculionidae, Eirrhinae); los cuales no fueron observados visitando los capítulos naturales.

Las modificaciones también afectaron los ensamblajes de visitantes florales. En el tratamiento de modificación del color de las lígulas, solo concurren 11 taxa (Tabla 1), de las cuales solo 5 eran comunes con el tratamiento control. En el caso de control de modificación del color de las lígulas, se obtuvo una riqueza de 16 taxa (Tabla 1), de las cuales 9 tipos de insectos, no visitaron los capítulos naturales. Entre los insectos los visitantes más frecuentes fueron coleópteros y dípteros. Por último; en la modificación del olor de los capítulos, registramos 14 taxa de insectos, de los cuales nueve no visitaron los capítulos

naturales y los más frecuentes fueron nuevamente coleópteros y dípteros (Tabla 1). El tratamiento control presenta una similitud muy baja con respecto al resto de tratamientos ($\leq 0,4$), mientras que entre los de modificaciones encontramos similitudes intermedias (entre 0,5 y 0,66; Tabla 3).

Senecio wedglacialis

Para los individuos de *S. wedglacialis* se registró un promedio de $60,17 \pm 56,43$ ($n=20$) capítulos, con una producción media de $5,34 \pm 12,82$ μ l de néctar y una concentración de azúcares de $29,74 \pm 5,59$ %. Los capítulos naturales fueron visitados por siete taxa de insectos (Tabla 2). Este valor de riqueza de taxa, se encuentra dentro de lo predicho por el índice de Chao 2 (siete taxa); así mismo, coincide con lo estimado por el índice de rarefacción de Cole (siete taxa; Figura 1b). Los visitantes más frecuentes fueron nuevamente los abejorros *B. rohweri* y *B. rubicundus* (Figura 2b). Fuera del período de trabajo, pero en un

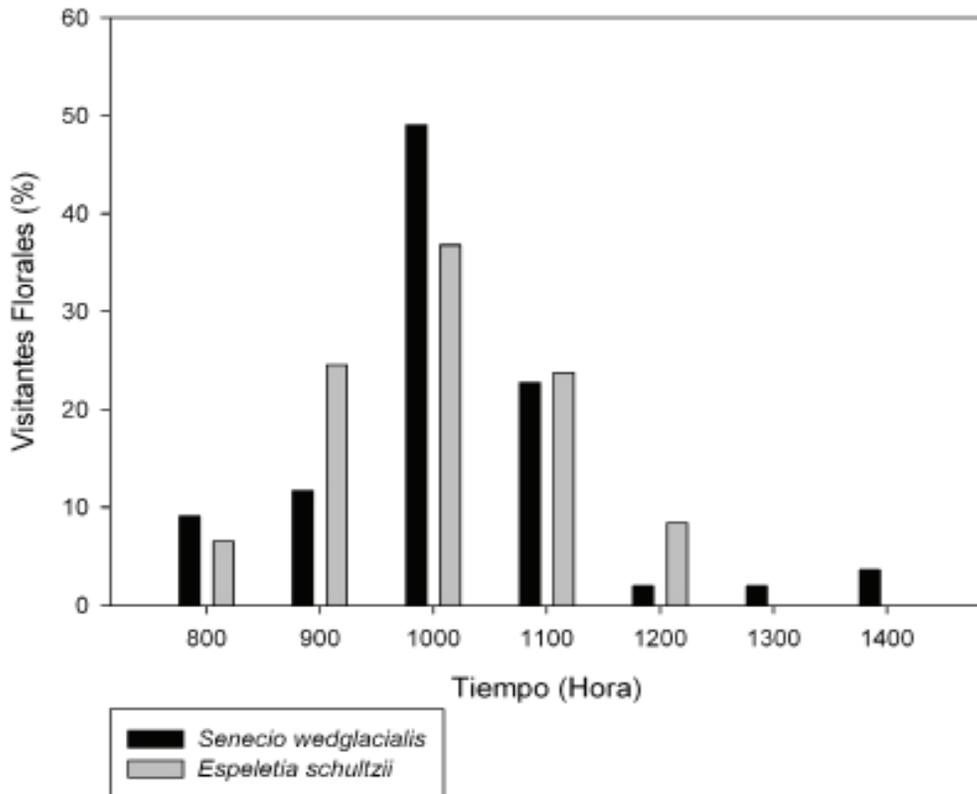


Figura 3. Frecuencia acumulada de visitantes florales de *Espeletia schultzei* y *Senecio wedglacialis* durante las horas de observación.

área cercana aunque a menor altitud (3700m), registramos como visitantes de estos capítulos a los colibríes *O. lindenii* y *Metallura tyrianthina*. El horario de las visitas en esta especie, siguen un patrón muy similar al de *E. schultzii* (Figura 3); sin embargo, para ambas especies pudimos observar que los ejemplares del género *Bombus* exhiben patrones de búsqueda específicos. Por ejemplo, cuando forrajean en *Senecio*, van de un individuo a otro aunque entre ellos encuentren individuos de *Espeletia* u alguna otra planta en flor.

En esta especie las modificaciones en los caracteres florales, no afectaron significativamente la frecuencia de sus visitantes ($X^2_{18} = 1,23$ $p < 0,005$). Sin embargo, en los tratamientos con modificaciones, sólo fueron visitantes las especies de *Bombus* y a una frecuencia mucho más baja que en los capítulos naturales (Tabla 2). Nuevamente, entre el tratamiento control y aquellos con modificaciones, la similitud de los ensambles es baja ($\leq 0,4$), adquiriendo valores intermedios y altos entre el resto de los tratamientos (entre 0,66 y 1). Ahora, si comparamos los ensambles por tratamientos entre ambas especies, encontramos nuevamente que son muy distintos, debido a que en todos los casos los de *E. schultzii* son más ricos.

DISCUSIÓN

Los datos sobre visitantes florales para *E. schultzii* a la misma altitud (Berry 1986), se han organizado por grupos: abejas grandes, abejas medianas, colibríes y otros insectos; siendo los visitantes más frecuentes los colibríes, seguidos por las abejas grandes. El aporte de nuestro trabajo radica en la identificación de los ensambles de visitantes para cada especie de planta, así como la identificación de los visitantes más frecuentes (*B. rohweri* y *B. rubicundus*). Así mismo, encontramos que la tasa de visita es mucho mayor a las reportadas por Berry (1986). Esta diferencia podría atribuirse a la implementación de un mayor esfuerzo de muestreo, dado que la tasa de visitas a esta altitud es baja la mayor parte del día, exhibiendo un pico de actividad a media mañana. Resalta el registro dentro de las aves no solo de dos especies de colibríes, sino de *Diglossa gloriosa* (endémica de la Cordillera de Mérida), especie conocida por su papel como robadora de néctar en otras flores de corola tubular (Pelayo *et al.* 2011). Tanto *O. lindenii* como *D. gloriosa*, perchan sobre los capítulos de *E. schultzii*, en el caso de *D. gloriosa* podrían eventualmente estar transportando polen

Tabla 2. Tasas de visitas (Número de visitas/capítulo/100min) de animales a inflorescencias de *Senecio wedglacialis*.

Orden	Familia	Control *102(369)	Modificación de lígula *102(94)	Control Modificación de lígula *102(135)	Modificación de olor *102(124)
Diptera	Bibionidae sp1	0,0276	0	0	0
	*sp2	0,0553	0	0	0
	Tachinidae sp1	0,0829	0	0	0
Hymenoptera	Bombidae: <i>Bombus rohweri</i>	7,4081	0,3255	1,8889	0,7403
	Bombidae: <i>Bombus rubicundus</i>	2,7089	0	0,6044	0
	Melittidae	0,1106	0	0	0
	Platygasteridae	0,2211	0	0	0
	Total	10,615	0,3255	2,4933	0,7403
	Riqueza	7	1	2	1

*Nro. de períodos de 10min (nro. de capítulos)

Tabla 3. Índice de similitud de Sörensen entre los tratamientos de *E. schultzi*¹, entre los tratamientos de *S. wedglacialis*² y entre ambas especies para cada tratamiento³.

	Control	Modificación de lígula	Control de modificación de lígula	Modificación de olor
Control	0,31 ³	0,33 ¹	0,40 ¹	0,30 ¹
Modificación de lígula	0,25 ²	0,17 ³	0,67 ¹	0,56 ¹
Control de modificación de lígula	0,40 ²	0,67 ²	0,22 ³	0,67 ¹
Modificación de olor	0,25 ²	1 ²	0,5 ²	0,13 ³

entre individuos de la segunda debido a su tamaño y forma de visitar las flores.

El hecho de encontrar que en todos los tratamientos con modificaciones se alterara tanto el ensamble de visitantes como su frecuencia de visitas sugiere que en ambas especies, el color de las lígulas y olor natural de sus capítulos efectivamente son determinantes para que ciertas especies actúen como visitantes (Proctor *et al.* 1996), lo que es fundamental para la adecuación de estas plantas, sobre todo en el caso de *E. schultzi* donde está demostrado su mecanismo de autoincompatibilidad (Sobrevila 1986). Sin embargo; no solo la frecuencia de visitas por parte de una especie es determinante en su eficiencia como polinizador; sino su capacidad para transportar polen entre individuos distintos, lo cual parece ser una de las características más importantes de *Bombus*, pues es reconocida su capacidad de forrajear en amplias distancias (entre 5 y 15km, Fagua y Bonilla 2005); al igual que los *Oxygogon*, quienes poseen una estrategia de forrajeo tipo rutero; es decir, pocas veces defienden territorios y recorren amplias extensiones en busca de alimento (Salamanca 2011). En contraparte, insectos de las familias Bibionidae, Halictidae y Colletidae, han sido propuestos como polinizadores poco eficientes debido a su escaso movimiento entre los capítulos (Berry 1986). La eficiencia de cada uno como polinizadores de *E. schultzi* se podría determinar mediante una aproximación experimental que

permita evaluar la producción de aquenios por capítulos (excluidos desde antes de la apertura), y discriminar entre las visitas hechas por cada uno de los componentes de esta amplia gama de animales. Por otro lado, los datos publicados sobre visitantes florales en esta especie restringidos a su límite superior altitudinal (Berry 1986, Berry y Calvo 1989), por lo que es muy probable que su ensamble de visitantes sea distinto en altitudes menores; donde aumenta la riqueza de artrópodos (Janzen *et al.* 1976) y de aves nectarívoras (Pelayo y Soriano 2010). En Colombia se ha descrito que los frailejones son un recurso floral importante para especies de colibríes de géneros distintos a *Oxygogon* (Sturm 1990, Fagua y Bonilla 2005).

En *S. wedglacialis*, el efecto de las modificaciones en sus capítulos fue menos notoria que en *E. schultzi*, esto podría deberse a que esta especie al parecer cuenta con un mecanismo de polinización donde intervienen insectos, aves y el viento (Pelayo *et al.* datos no publicados). Por otro lado, los capítulos de *S. wedglacialis* a pesar de que producen un volumen de néctar mayor que los de *E. schultzi*, están asociados con una riqueza menor de visitantes, aunque la frecuencia de visitas entre ambas especies es similar. En cuanto a las concentraciones del néctar, el de *E. schultzi*, se encuentra dentro del rango considerado para aves; mientras que el de *S. wedglacialis* para insectos (Nicolson & Fleming 2003).

Las especies de Asteraceae analizadas, constituyen un importante recurso alimentario

para aproximadamente 20 especies de insectos y aves de los páramos venezolanos, algunas de las cuales son endémicas de la cordillera de Mérida. Por otro lado, varios trabajos de Venezuela y Colombia han reportado la importancia de los frailejones como un microhábitat al que están asociados un alto número de especies de insectos y aves del páramo (Sturm 1990, Fagua y Bonilla 2005, Salamanca 2011). Esta situación avala la importancia de promover la conservación de especies como *S. wedglacialis* y *E. schultzi*, así como los ecosistemas donde se distribuyen, pues han sido clasificadas por el Libro Rojo de la Flora Venezolana (Llamozas *et al.* 2003), como vulnerables, debido a la pérdida de sus hábitats y a la extracción de sus individuos.

Este estudio pone en evidencia la necesidad de aumentar los estudios sobre insectos de la alta montaña andina venezolana, pues en la mayoría de los casos, los taxa solo se han podido identificar hasta el nivel de familia. Por otro lado, dadas las bajas tasas de visitas en estos ecosistemas, así como los movimientos altitudinales que pueden realizar algunos animales (como por ejemplo las aves; Rengifo *et al.* 2005, Pelayo *et al.* 2011, Salamanca 2011, Naranjo *et al.* 2012), es importante que al caracterizar ensambles de animales asociados a especies puntuales de plantas en los Andes tropicales, los muestreos sean temporalmente significativos, para garantizar que se describe completamente el sistema planta-polinizadores.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto fue financiado parcialmente por CODEPRE y por la Coordinación de Pregrado del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, de la Universidad de Los Andes, Venezuela. Por otro lado, queremos expresar nuestra gratitud a Nelson J. Márquez y Alejandra Soto, por su apoyo logístico durante el trabajo de campo; a Antonio De Ascençao y a Marina Mazón por colaborarnos en la identificación de los insectos, así como a dos revisores anónimos por mejorar la redacción del manuscrito.

LITERATURA CITADA

AMAYA, M. 2009. Memoria y aprendizaje en la escogencia floral de las abejas. *Acta Biológica Colombiana*. 14(2):125-136.

- ARROYO, M.T., J. ARMESTO y R. PRIMACK. 1983. Tendencias altitudinales en mecanismos de polinización en la zona andina de los Andes templados de Sudamérica. *Revista Chilena de Historia Natural*. 56:159-180.
- BADILLO, V.M. 1994. Enumeración de las compuestas (Asteraceae) de Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía*. Alcance 45:1-199.
- BADILLO, V. y B. MANARA. 2003. *Senecio formosus*. Pp. 173. In: LLAMOZAS, S., R. DUNO, W. MEIER, R. RIINA, F. STAUFFER, G. AYMARD, O. HUBER, y R. ORTIZ (Eds.). Libro Rojo de la Flora de Venezuela. PROVITA, Fundación Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobías Lasser" y Conservación Internacional. Caracas.
- BADILLO, V., B. MANARA Y G. MORILLO. 2003. *Espeletia schultzi*. Pp. 164. In: LLAMOZAS, S., R. DUNO, W. MEIER, R. RIINA, F. STAUFFER, G. AYMARD, O. HUBER, y R. ORTIZ (Eds.). Libro Rojo de la Flora de Venezuela. PROVITA, Fundación Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobías Lasser" y Conservación Internacional. Caracas.
- BERRY, P.E. 1986. Los sistemas reproductivos y mecanismos de polinización del género *Espeletia* en los páramos venezolanos. *Anales del IV Congreso Latinoamericano de Botánica*, vol. II. Simposio ecología de la reproducción e interacciones planta/animal. Pp. 25-33.
- BERRY, P. y R. CALVO. 1988. La hibridación en la evolución de los frailejones (*Espeletia*, Asteraceae). *Ecotropicos* 1(1):11-24.
- BERRY, P. y R. CALVO. 1989. Wind Pollination, Self-Incompatibility and Altitudinal Shifts in the High Andean Genus *Espeletia* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 76:1602-1614.
- BERRY, P.E. y R.N. CALVO. 1994. An overview of the reproductive biology of *Espeletia* (Asteraceae) in the Venezuelan Andes. Pp. 229-249 In: RUNDEL, P. W. y R. MEINZER (Eds.). *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function*. Cambridge University Press.
- BORROR, D.J., D.M. DELONG Y C.A. TRIPIEHORN. 1981. An introduction to the study of insects. Fifth edition. Saunders College Publishing.
- COLWELL, R.K. 2013. *EstimateS*, Version 9.1: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide).

- FAEGRI, K. y L. VAN DER PIJL. 1979. The principles of Pollination ecology. 3ra Edición. Pergamon. Press. Oxford.
- FAGUA, J.C. y M.A. BONILLA. 2005. Ecología de la polinización de *Espeletia grandiflora*. Pp: 246-271. *In*: BONILLA M.A. (Ed.). Estrategias Adaptativas de Plantas del páramo y del Bosque alto andino en la Cordillera Oriental de Colombia. UNIBIBLOS, Bogotá Colombia.
- FENSTER, C., W. ARMBRUSTER, P. WILSON, R. DUDASH y J. THOMSON. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35(1):375-403.
- HILTY, S.L. 2003. Birds of Venezuela. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press.
- JANZEN, D. y M. ATAROFF, M. FARIÑAS, S. REYES, N. RINCÓN, A. SOLER, P. SORIANO, M. VERA. 1976. Changes in the arthropod community along an elevational transect in the Venezuelan Andes. *Biotropica* 8:193-203.
- LLAMBI, L.D., L. SARMIENTO y F. RADA. 2013. La Evolución de la Investigación ecológica en los páramos de Venezuela: múltiples visiones de un ecosistema único. Pp: 173-209. *In* E. MEDINA., O. HUBER, J. NASSAR y P. NAVARRO (Eds). Recorriendo el paisaje vegetal de Venezuela. Ediciones IVIV. Caracas, Venezuela.
- LLAMBÍ, L.D. y F. CUESTA. 2014. La diversidad de los páramos andinos en el espacio y en el tiempo. Pp: 8-39. *In*: Cuesta, F., Sevink, J., Llambí, L.D., De Bievre, B. y Posner J. Avances en Investigación para la Conservación en los Páramos Andinos. CONDESAN, Quito. Pp. 7-40.
- LLAMOZAS, S., R. DUNO, W. MEIER, R. RIINA, F. STAUFFER, G. AYMARD, O. HUBER, y R. ORTIZ. 2003. Libro Rojo de la Flora de Venezuela. PROVITA, Fundación Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobías Lasser" y Conservación Internacional.
- LUTEYN, J. 1999. Páramos: A Checklist of Plant Diversity, Geographical Distribution, and Botanical Literature (Memoirs of the New York Botanical Garden, vol. 84). The New York Botanical Garden Press, New York.
- MALAGON, D.1982. Caracterización de Suelos (Interpretación integral en función de su evolución). Centro Interamericano de Desarrollo Integral de Aguas y Tierras. Mérida, Venezuela.
- MANI, M.S. y J.M. SARAVANAN. 1999. Pollination ecology and evolution in Compositae (Asteraceae). Enfield, N.H: Science Publishers.
- MAGURRAN, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press. Princeton, NJ, EEUU.
- MONASTERIO, M. 1980a. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. Pp. 93-158 *In*: Monasterio, M. (Ed). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida.
- MONASTERIO, M. 1980b. Los páramos andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidad con otras regiones andinas. Pp. 15-27. *In*: Monasterio, M. (Ed). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida.
- MONASTERIO, M. y S. REYES. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los andes venezolanos. Pp: 48-91. *In*: Monasterio, M. (Ed.). Estudios Ecológicos En Los Páramos Andinos. Universidad de Los Andes.
- NARANJO L.G., J.D. AMAYA, D. EUSSE-GONZÁLEZ y Y. CIFUENTES-SARMIENTO. 2012. Guía de las especies migratorias de la biodiversidad en Colombia: Aves. Volumen 1. WWF Colombia y Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. Bogotá, D.C. Colombia.
- NICOLSON, S.W. y P.A. Fleming. 2003. Nectar as food for birds: The physiological consequences of drinking dilute sugar solutions. *Plant Systematics and Evolution* 238 (1-4):139-153.
- PELAYO, R.C. y P.J SORIANO. 2010. Diagnóstico ornitológico del estado de conservación de tres cuencas altoandinas venezolanas. *Ecotropicos* 23(2):75-95.
- PELAYO, R.C., C. RENGIFO y P.J. SORIANO. 2011. Avian nectar robbers of *Passiflora mixta* (Passifloraceae): to they have a positive effect on the plant? *Interciencia* 36(8): 587-592.
- PROCTOR, M., P. YEO y A. LACK. 1996. The natural history of pollination. Timber Press, Portland.
- RENGIFO, C.A., A. NAVA, M. ZAMBRANO. 2005. Lista de aves de la Mucuy y Mucubají. Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida, Venezuela. Serie aves de Mérida. Vol. I. Mérida, Venezuela: Editorial Venezolana, C.A.

- ROSAS-GUERRERO V., R. AGUILAR, S. MARTÉN-RODRÍGUEZ, L. ASHWORTH, M. LOPEZARAIZA-MIKEL, J.M. BASTIDA, M. QUESADA y R. IRWIN. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators?, *Ecology Letters*, 17 (3) 388-400.
- SALAMANCA, J. 2011. Ecología del Barbudito de Páramo (*Oxypogon guerinii*, Trochilidae) en el páramo de Siscuní, Boyacá, Colombia. *Ornitología Colombiana* 11: 58-75.
- SOBREVILA, C. 1986. Variación altitudinal en el sistema reproductivo de *Espeletia schultzii* en los páramos venezolanos. *Anales del IV Congreso Latinoamericano de Botánica*, vol. II. Simposio ecología de la reproducción e interacciones planta/animal. Pp. 35-54.
- SOBREVILA, C. 1988. Effects of distance between pollen donor and pollen recipient on fitness components in *Espeletia schultzii*. *American Journal of Botany*. 75(5): 701-724.
- SOBREVILA, C. 1989. Effects of pollen donors on seed formation in *Espeletia schultzii* (Compositae) populations at different altitudes. *Plant Systematics and Evolution*. 166:45-67.
- STURM, H. 1990. Contribución al conocimiento de las relaciones entre los frailejones (Espeletiinae, Asteraceae) y los animales en la región del páramo andino. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 17:668-668.
- VARESCHI, V. 1970. Flora de los Páramos de Venezuela. Universidad de Los Andes, Ediciones del Rectorado. Mérida, Venezuela. 429 p.
- WILLIAMS, P.H. 2014. Natural History Museum. Bumble bees of the World. (<http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/bombus/>) fecha de acceso:15/12/2014.
- ZAR JH (1999) *Biostatistical Analysis*. 4th ed. Prentice Hall. Upper Saddle River, NJ, USA. 663 pp.

Recibido 26 de marzo de 2015; revisado 22 de febrero de 2016; aceptado 11 de mayo 2016