

## ESPECIFICIDAD DE LOS SISTEMAS DE POLINIZACION EN UNA COMUNIDAD ARBUSTIVA DE LA GUAYANA VENEZOLANA

### POLLINATION SPECIFICITY ON A SHRUB COMMUNITY OF THE VENEZUELA GUAYANA

Nelson Ramírez

*Universidad Central de Venezuela. Facultad de Ciencias, Escuela de Biología.  
Departamento de Botánica. Apartado Postal 20513. Caracas, Venezuela.*

#### RESUMEN

Este trabajo examina la especificidad de polinización de 55 especies de plantas en tres períodos contrastantes en un arbustal mesotérmico de la Guayana venezolana. La especificidad del sistema de polinización y transporte de polen fueron evaluadas utilizando cuatro índices relativos al número de especies visitantes, independientemente de su abundancia. Los resultados de este trabajo, indican que la especificidad del sistema de polinización está afectado por el tamaño y forma de la flor, período de actividad de los polinizadores, y deposición diferencial de las cargas de polen sobre el cuerpo del polinizador. El número de especies polinizadoras por planta es de uno a dos en el 64,0% de las plantas estudiadas, los cuales pueden ser polinizadores oligolécticos o polilécticos, de aquí que el número de polinizadores por planta no predice la especificidad ni la eficiencia en el transporte de polen. La especificidad del sistema de polinización tiende a disminuir con el incremento en el número de visitantes por plantas. El número de especies polinizadoras por planta está ligeramente afectado por el tamaño de las flores (largo y diámetro): el número de especies polinizadoras por planta incrementa significativamente con el diámetro floral ( $P < 0,05$ ), pero es independiente del largo de la corola. El incremento en la relación largo/diámetro de la flor reduce significativamente el número de polinizadores por planta ( $P < 0,001$ ). Las dimensiones florales también afectan la especificidad de polinización: el incremento en el diámetro floral reduce la especificidad de polinización, mientras que el incremento en el largo floral aumenta la especificidad de polinización. La comparación entre el grado de especificidad del sistema de polinizador entre plantas con polinizadores diurnos y nocturnas, muestra que sólo la proporción promedio de plantas visitadas por polinizadores es significativamente mayor para plantas de polinización nocturna. De 55 especies de plantas estudiadas, 40 (72,7%) tienen períodos de floración extendida, de las cuales sólo en pocas especies los índices de polinización son contrastantes entre los períodos examinados. La especificidad del sistema de polinización y transporte de polen son independientes de la extensión del período de floración.

*Palabras claves: Polinización, especificidad, polen, tamaño.*

#### ABSTRACT

This study documents pollination specificity of 55 plant species as examined over three different seasons in a mesophytic shrub community in the Guayana region of Venezuela. Specificity of pollination system and of pollen transport were evaluated using four indices derived from a number of observational measures of pollinator relationships. The results of this research indicate that specificity of pollination system is affected by size and shape of the flower, diurnal activity period of pollinators and the differential location of pollen loads on pollinators bodies. Some sixty percent of the plants studied had one or two pollinators, which could be either oligolectic or polylectic. Thus, number of pollinators per plant does not predict specificity nor efficiency of pollen transport. The specificity of pollination system tends to decrease with increasing number of visitors per plant. The number of pollinating species per plant is slightly affected by flower size (length and

## ESPECIFICIDAD DE LOS SISTEMAS DE POLINIZACION

diameter): number of pollinating species increases significantly with floral diameter ( $P < 0.05$ ), but is independent of corolla length. As the ratio between flower length and diameter increases, the number of pollinators per plant decreases significantly ( $P < 0.001$ ). Floral dimensions affect pollinator specificity: as floral diameter increases, pollinator specificity decreases, whereas increasing floral length increases pollination specificity.

The comparison between degree of pollinator specificity among plants with diurnal and nocturnal pollinators indicates that only the average of plants visited by nocturnal pollinators was significantly higher than that of diurnal pollinators. Pollen transport and specificity of pollination system were similar between diurnal and nocturnal pollination. Of 55 species studied, 40 (72.7%) have extended flowering periods pollination systems (as measured herein) that vary among seasons. Specificity of pollination system and pollen transport are independent of duration of flowering.

*Key words: Pollination, specificity, pollen, siae.*

## INTRODUCCION

En numerosas oportunidades se ha demostrado que la producción de frutos y semillas puede ser dependiente de la actividad de los polinizadores (ej. Willson y Schemske 1980, Bierzychudek 1981, Campbell 1989, Zimmerman y Aide 1989). En este sentido, todos aquellos factores que incrementan la especificidad del sistema de polinización y la transferencia de polen son determinantes en el éxito reproductivo de las plantas.

Entre estos factores, destacan las características morfológicas florales, la cual está asociada a la organización y selección en la biología de polinización. En este contexto, se ha desarrollado la teoría de repartición del recurso en base a la longitud de la corola-longitud de la proboscis del insecto (Ranta y Vepsiläinen 1980, Harder 1985), esta condición maximiza la especificidad de polinización y restringe el número de visitantes. La consecuencia inmediata del transporte de polen heteroespecífico produce el derroche de polen y contamina los estigmas (Waddington 1979). El resultado de este comportamiento puede ser la reducción en la producción de frutos y semillas (Waser 1978, Stephenson 1982, Thomson 1982, Kephart 1983).

Aunque el número de cargas de polen transportado es variable en distintos órdenes de animales antófilos (Macior 1967, Heinrich 1975, Heithaus et al. 1975, Brown y Kodric-Brown 1979, Burbidge et al. 1979, O'Brien 1980, Schemske 1980, Bernhardt 1982, Brooks y Roubik 1983, Schmidt y Johnson 1984), el éxito reproductivo en plantas con polinizadores comunes podría estar asociada a la transferencia diferencial del polen sobre el cuerpo del polinizador. El número de especies de plantas visitadas por polinizador, el comportamiento del visitante durante la visita y la estrategia morfológica floral asociada a la deposición y recolección del polen del cuerpo del polinizador, podrían ser consideradas las principales variables invo-

lucradas en la eficiencia del proceso de polinización a nivel comunitario. Un análisis previo de los modos de polinización en la comunidad arbustiva seleccionada, ha mostrado que muchas especies visitantes pueden transportar cargas de polen de diferentes especies de plantas en diferentes sitios del cuerpo del polinizador (Ramírez 1989).

Este trabajo cuantifica la especificidad de los sistemas de polinización. La importancia de la diversidad de polinización es enfatizada en relación a la capacidad de transportar polen entre plantas con polinizadores comunes. Además, se plantean algunos mecanismos a través de los cuales las poblaciones naturales de plantas pueden obtener un mejor beneficio en su reproducción cuando los patrones fenológicos de floración están ampliamente superpuestos como en el arbustal bajo estudio (Ramírez et al. 1988).

## AREA DE ESTUDIO

Las especies estudiadas pertenecen a una comunidad arbustiva de la Guayana Venezolana, Parque Nacional Canaima, Sector Gran Sabana. Dicha comunidad está situada aproximadamente 50 km al oeste del Fuerte Luepa, entre Kavanayen y el campamento del Río Parupa ( $5^{\circ} 35' N$ ;  $61^{\circ} 43' O$ ) a una altitud de 1350 m. Las características de la vegetación previamente estudiada por Ramírez et al. (1988) permiten designar a esta comunidad como un arbustal mesotérmico de acuerdo a la clasificación de Huber (1986). Los detalles edáficos, climáticos y sobre la estructura y diversidad de la vegetación de estas comunidades pueden ser consultados en Ramírez et al. (1988), Huber (1986), Schubert (1984) y Barreto (1984).

## METODOS

En base a las especies de polinizadores y las

especies de plantas reportadas previamente por Ramirez (1989), se cuantificaron las interrelaciones específicas entre las especies de agentes polinizadores y las especies de plantas que interactúan en periodos comunes de floración. La información básica de este trabajo proviene de diferentes estudios realizados en la comunidad arbustiva de la Gran Sabana (Ramírez 1989, Ramírez et al. 1988, Ramírez et al. 1990), durante tres periodos de observaciones de campo (Febrero-Marzo, Junio-Julio y Septiembre-Octubre). Las características fenológicas de las plantas provienen de Ramirez et al. (1988). De acuerdo a esta información y a los registros de campo, se estableció el número total de plantas visitadas por especies de agente visitante y en cada periodo de observación. En este trabajo se reconocen tres pautas de floración: A) plantas con floración corta las que sólo fueron encontradas en un periodo de estudio de campo, B) floración intermedia, especies con floración en dos periodos de estudio y C) especies de floración larga, las cuales parecen florecer continuamente durante todo el año.

Las características sobre los polinizadores fueron recopiladas de Ramirez (1989). Esta información incluye tamaños de los agentes visitantes (largo), número de cargas de polen (áreas con polen) y posición de las cargas de polen sobre el cuerpo del polinizador; además se estableció el periodo diario relacionado al comportamiento de los polinizadores (diurnos y nocturnos). El tamaño floral (largo y diámetro) corresponde a los estimados previos realizados por Ramirez et al. (1990). Toda esta información fue utilizada para evaluar la especificidad de polinización y transporte de polen en el contexto de los atributos de los polinizadores y de las flores.

La dinámica de polinización fue evaluada utilizando cuatro índices descritos por Ramirez (1988). Estos índices describen los sistemas de polinización en base al número de especies visitantes y la posición de las cargas de polen, los cuales son independientes de la abundancia de los animales antófilos, y expresan la especificidad y transporte de polen en números que varían entre 0 y 1. A mayor valor, mayor eficiencia y especificidad.

El índice de especificidad de la especie polinizadora (IEP) expresa la capacidad de una especie visitante de visitar un determinado número de especies de plantas simultáneamente. La expresión matemática está dada por  $1/N$ ; donde 1 es el agente visitante y N es el número de especies de plantas visitadas por el visitante en el periodo de observación. Este índice es relativo al agente y es independiente del transporte de polen.

El IEP promedio de los agentes de una especie de planta determina el "valor promedio de especificidad" (VPE) del conjunto de visitantes de una determinada especie de planta. La expresión matemática está dada por:

$$VPE = \frac{\sum (IEP)_i}{N}$$

donde  $IEP_i$  es el Índice de Especificidad del Polinizador  $i$ , y N es el número de especies polinizadoras.

El índice de polinización comunitaria (IPC) evalúa el número de polinizadores de una especie de planta, dividido entre el número de especies de plantas visitadas por cada uno de los polinizadores. La expresión matemática es dada por:

$$IPC = \frac{N}{\sum X_n}$$

donde N= número de especies de polinizadores de la especie de planta, y  $X_n$  = número de especies de plantas visitadas por el polinizador n.

El IPC evalúa la proporción en la cual el conjunto de polinizadores es compartido por las especies de plantas.

El índice de especificidad de cargas de polen (IECP) es relativo al polinizador y estima el número de sitios de transporte de polen en relación al número de cargas transportadas (especies de plantas). La fórmula matemática es dada por  $n/N$ , donde n es el número de sitios (ej: cabeza, tórax y extremidades) y N es el número total de cargas (especies de plantas). Es de hacer notar que el número de sitios está dado por el número de cargas (especie de planta) encontrados sobre el cuerpo del polinizador, pero si más de una carga de polen está en un sitio, esto es considerado como un solo lugar de transporte.

El índice de especificidad de transporte de polen (ETP) en un determinado sitio del cuerpo del animal estima la capacidad de transporte de polen y evalúa los diferentes sitios de transporte separadamente. Este índice está dado por la relación  $1/N$ , donde N es el número de cargas de polen (especie de planta) en el sitio 1. Este índice es relativo a las especies de plantas.

Los índices relativos a los agentes polinizadores (IEP, y IECP) y a las plantas (VPE, IPC, y ETP) fueron estimados para cada periodo de observación (Febrero-Marzo; Junio-Julio y Septiembre-Octubre) y en promedio cuando las plantas tenían una floración prolongada (ver Anexo I). Además fueron comparadas entre polinizadores de actividad diurna y nocturna por la

## ESPECIFICIDAD DE LOS SISTEMAS DE POLINIZACION

prueba de t de student y entre modos de polinización por la ANOVA de una vía (Sokal y Rohlf 1969). Previo a estos análisis, los valores fueron transformados por la fórmula  $\text{arc sen } p$ , donde  $p$  es el valor de los índices.

### RESULTADOS

**Agentes visitantes y polinizadores.** La relación entre el número de plantas visitadas por cada agente visitante esta representada en la Figura 1. De 61 agentes visitantes, el 54,1% visitan una especie de planta. De 48 especies de agentes polinizadores, el 50% poliniza una sola especie de planta. El porcentaje de agentes polinizadores que visitan más de una especie decrece progresivamente. Sólo pocos agentes polinizan más de nueve plantas en los tres periodos examinados (Anexo II; *Apis mellifera*, *Melipona scutellaris*, *Xylocopa (Neoxylocopa)* sp. y *Bombus volucelloides* con 13, 13, 9 y 9 especies de plantas polinizadas respectivamente).

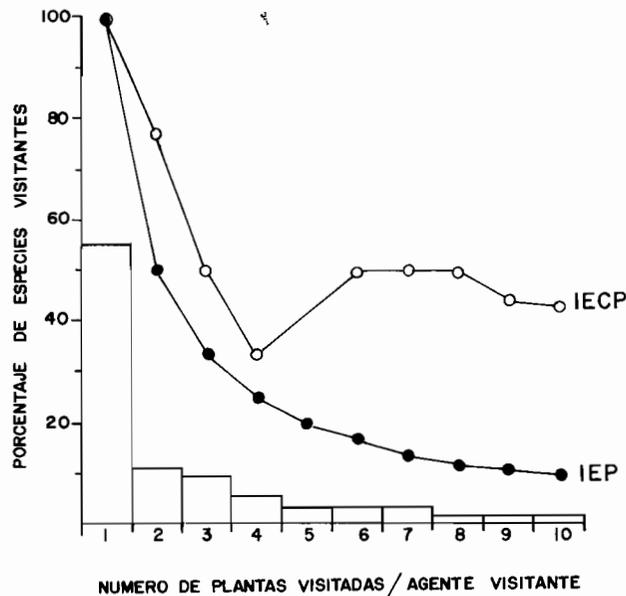
Los índices relativos a los agentes polinizadores muestran tendencias distintas en relación al número de plantas visitadas (Fig. 1). El IEP es exponencialmente negativo (teórico y experimental) en relación al número de plantas polinizadas. Entre 1 y 4 plantas, el IEP decrece notoriamente; posteriormente los cambios son menos acentuados entre sucesivos incrementos (Fig. 1).

El IEP no está correlacionado con el tamaño de las

especies de insectos; sin embargo, el tamaño de las abejas y moscas (largo en mm) tiende a disminuir cuando el número de especies visitadas es grande ( $n=33$ ;  $r=-0.34$ ;  $P<0.05$ ). Si el tamaño del díptero y abejas aumenta, el IEP disminuye. La capacidad de abejas y dípteros de visitar mayor número de especies de plantas, está afectado por su tamaño.

El IECP decrece marcadamente entre una y cuatro especies de plantas polinizadas simultáneamente (Fig. 1). Entre 6 y 10 plantas, la capacidad de transporte de polen incrementa y se mantiene entre 40 y 50%. Las variaciones en los valores de IECP están asociadas a que el número de sitios depende de la morfología floral, forma de deposición del polen y forma de colección del polinizador.

**Especificidad y tipo de polinizadores y visitantes.** El IEP para el visitante, difiere significativamente entre las categorías de visitantes considerados (Tabla 1). En este análisis, las abejas tienen el menor valor de especificidad y los lepidópteros y dípteros muestran los mayores promedios (Tabla 1). Sin embargo, coleópteros y viento, agentes no considerados en el análisis estadístico, tienen los mayores y menores valores promedios del IEP respectivamente. En contraste, el índice de especificidad de las cargas de polen no difieren significativamente entre las categorías de polinizadores considerados (Tabla 1). Los valores promedios del IECP no varían notablemente: 0,79 para abejas y 1,00 para dípteros.



**FIGURA 1.** Porcentaje de polinizadores que visitan distinto número de plantas. Especificidad del Polinizador, en relación al número de plantas visitadas. Índice de Especificidad de las Cargas de Polen 0 0 (IECP); Índice de Especificidad del Polinizador 0 0 (IEP).  $n=49$  agentes polinizadores.

**Tabla 1:** Valores promedios de los índices relativos a los polinizadores y relaciones especies visitantes/especies de plantas, y especies polinizadoras/especies de plantas para los tipos de polinizadores. Valores entre paréntesis representan desviación estandar.

INDICE DE LOS VISITANTES	TIPO DE POLINIZACION												ESTADISTICO F* (P <)		
	AVES			COLEOPTEROS			DIPTEROS			HYMENOPTEROS				VIENTO	
	N	X		N	X		N	X		N	X				N
IEP	3	0,88(0,11)	1	1,00	11	0,99(0,00)	22	0,68(0,01)	15	0,86(0,01)	8	0,96(0,02)	1	0,32	$F_{4,41} = 3,13$ (0,0218)
IECP	3	0,94(0,05)	1	1,00	6	1,00(0,00)	21	0,79(0,01)	11	0,91(0,02)	5	0,88(0,04)			$F_{4,41} = 1,52$ (ns)
Relaciones Especies visitantes/ Especies de plantas		0,43	1,00	1,22	0,55	1,50	0,80								TOTAL= 1,11
Especies Polinizador/ Especies Polimizadas		0,43	1,00	0,86	0,52	1,22	0,71						0,17		TOTAL= 0,87

\* Excluye coleópteros y viento

ns = No significativo

RAMIREZ

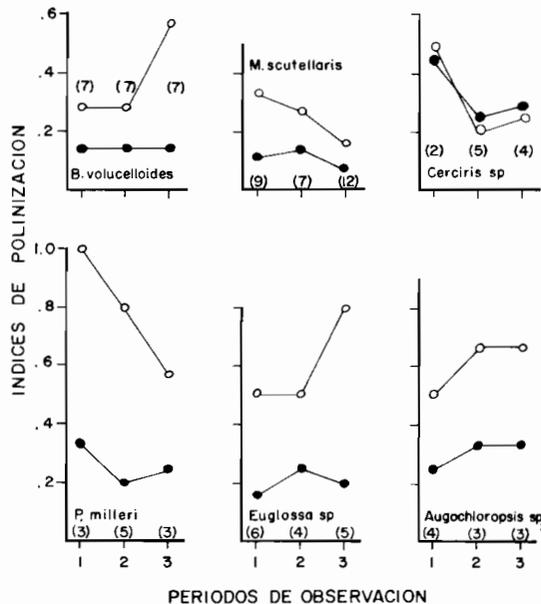
## ESPECIFICIDAD DE LOS SISTEMAS DE POLINIZACION

La relación número de especies visitantes/número de especies de plantas es considerablemente menor para aves y abejas comparadas a los demás grupos de visitantes (Tabla 1). Cuando se considera la relación número de especies polinizadoras/número de especies de plantas polinizadas la menor relación está asociada al viento como agente polinizador (Tabla 1). Además, los valores son iguales o ligeramente menores a los de la relación especies visitantes/especies de plantas (Tabla 1). El valor global de la relación especies visitantes/especies de plantas es de 1,11 y el valor global de la relación especies polinizadoras/especies de plantas es de 0,87. Esto significa que hay aproximadamente una relación 1:1 de especies visitantes a especies de plantas, mientras que hay menor número de especies polinizadoras efectivas que especies de plantas a ser polinizadas. Variación temporal en la especificidad de los polinizadores. Los índices de especificidad de los agentes polinizadores son frecuentemente similares en los tres periodos observados. Sin embargo, en algunos casos pueden ocurrir cambios drásticos (Fig. 2). En seis agentes polinizadores seleccionados, los índices son interdependientes (Fig. 2). El índice de especificidad de la carga de polen (IECP), es frecuentemente mayor que el índice de especificidad de polinización (IEP). Sin embargo, en *Cerciris* sp. son similares en intensidad y dirección. Además, el IECP y el IEP muestran distintas tendencias entre sí y en relación al

número de plantas visitadas en cada periodo de estudio (Fig. 2).

**Relación planta-polinizador.** Para 54 especies de plantas, el 64,8% tienen de uno a dos polinizadores por planta (Fig. 3a). Los índices de polinización muestran una ligera tendencia decreciente en forma de zig-zag con el incremento en el número de polinizadores por planta (Fig. 3b). Los valores bajos asociados a plantas con un solo polinizador corresponden a: 1) los menos numerosos y están representados por agentes oligolécticos (ej. *Catasetum discolor*, polinizado por *Eulaena meriana*, y *Gongylolepis benthamiana*, polinizadas por una especie de Sphingidae) y 2) el caso alternativo y más frecuente ocurre cuando una planta tiene un solo polinizador, el cual poliniza muchas especies simultáneamente (ej. *Macairea parvifolia* polinizada por *Euglossa nigropilosa*, agente poliléctico); las plantas anemófilas representan el caso extremo, en la cual un solo agente polinizador es compartido entre muchas especies de plantas (ver anexo II).

El número de especies polinizadoras por planta es un pobre indicador del grado de especificidad y eficiencia en el transporte de polen del sistema de polinización. Los índices relativos a las especies de plantas están correlacionados entre sí. El valor promedio de especificidad (VPE) está significativamente correlacionado con el índice de polinización comunitario (IPC) ( $n=55$ ;  $r=0,94$ ;  $P<0,0001$ ) y con la especifici-



**FIGURA 2.** Comportamiento de especificidad de visitas y de la especificidad del transporte de polen de seis especies polinizadoras con variaciones temporales. O O (IECP) Índice de Especificidad de las Cargas de Polen; ●● (IEP) Índice de especificidad del polinizador. Número de plantas visitadas en cada periodo de observación en paréntesis. Periodos de observación: 1= Febrero-Marzo; 2= Junio-Julio; 3= Septiembre-October.

RAMIREZ

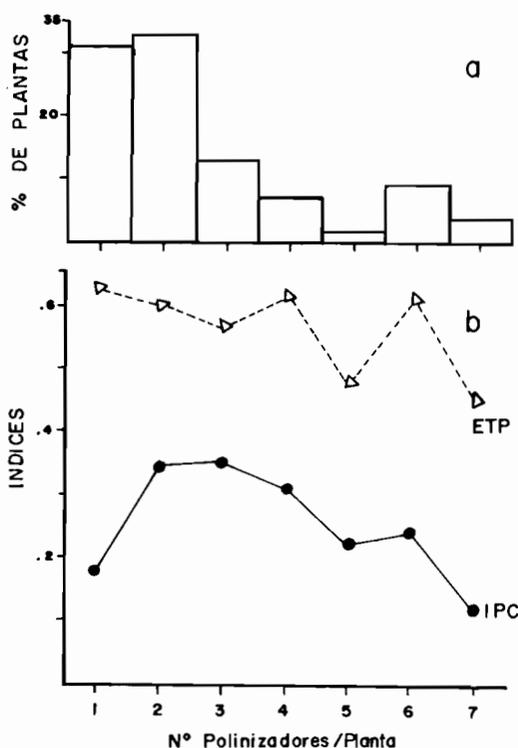


FIGURA 3. Porcentaje de plantas con diferente número de polinizadores observados (a): valores promedio de especificidad del sistema de polinización expresado en relación al número de polinizadores por planta (b). ETP, Especificidad del Transporte de Polen y IPC, Índice de Polinización Comunitario.

TABLA 2: Comparación entre los valores promedio (x) de los índices de polinización relativos a las plantas, con polinización diurna y nocturna. Los valores entre paréntesis indican la variación estandar.

TIPO DE POLINIZACION	N	%	INDICES		
			VPE X	IPC X	ETP X
DIURNA	53	(92,98)	0,35 (0,23)	0,28 (0,20)	0,53 (0,26)
NOCTURNA	3	(5,45)	0,88 (0,21)	0,81 (0,33)	0,89 (0,18)
t			2,07	1,61	1,53
(P <)			(0.025)	(ns)	(ns)

ns = No significativo

ESPECIFICIDAD DE LOS SISTEMAS DE POLINIZACION

**Tabla 3.** Valores promedios de los índices de polinización relativos a las plantas.

INDICE DE POLINIZACION	SISTEMA DE POLINIZACION						F (P<)
	AVES (N=5)	COLEOPTEROS (N=1)	DIPTEROS (N=3)	HYMENOPTEROS (N=43)	LEPIDOPTEROS (N=4)	VIENTO (N=6)	
	$\bar{X}$	$\bar{X}$	$\bar{X}$	$\bar{X}$	$\bar{X}$	$\bar{X}$	
VPE	0,35(0,01)	1,00(0,00)	0,57(0,00)	0,35(0,01)	0,65(0,05)	0,25(0,00)	F <sub>4,56</sub> * = 1,83 (ns)
IPC	0,29(0,00)	1,00(0,00)	0,42(0,00)	0,27(0,00)	0,55(0,06)	0,25(0,00)	F <sub>4,56</sub> * = 1,31 (ns)
ETP	0,69(0,03)	1,00(0,00)	0,88(0,03)	0,58(0,00)	0,72(0,04)	—	F <sub>3,51</sub> ** = 1,33 (ns)

\* Excluye coleópteros

\*\* Excluye coleópteros y viento

ns No significativo

**Tabla 4.** Valores promedio de los índices de polinización en relación a la extensión del período de floración. A= plantas que florecen en un solo período; B= plantas que florecen en dos períodos y C= plantas que florecen en tres períodos. VPE= Valor promedio de especificidad del sistema de polinización comunitaria y ETP= especificidad en el transporte de polen. Valores entre paréntesis representan la desviación estándar.

TIPO FENOLOGICO	N	%	INDICES		
			VEP	IPC	ETP
			X	X	X
A	15	(27,27)	0,28 (0,25)	0,25 (0,24)	0,47 (0,32)
B	18	(32,73)	0,41 (0,29)	0,33 (0,27)	0,58 (0,27)
C	22	(40,00)	0,39 (0,24)	0,32 (0,21)	0,56 (0,25)
F <sub>2,52</sub>			0,86	0,54	0,09
(P <)			(ns)	(ns)	(ns)

ns = No significativo

dad del transporte de polen (ETP) ( $n = 55$ ;  $r = 0,66$ ;  $P < 0,0001$ ); el índice de polinización comunitario (IPC) está significativamente correlacionado con el índice de especificidad del transporte de polen (ETP) ( $n = 55$ ;  $r = 0,65$ ;  $P < 0,0001$ ). Nótese que los coeficientes de correlación son menores en los dos últimos casos.

**Polinización diurna versus nocturna.** El valor promedio de especificidad de polinización es significativamente mayor para especies con polinización nocturna comparada a especies con polinización diurna (Tabla 2). En contraste, el IPC y el ETP no difieren entre ambos modos de polinización.

**Tipo de polinización y especificidad del sistema de polinización.** La comparación estadística de la especificidad de polinización relativo al tipo de polinización mostró que no hay diferencias significativas entre los valores del VPE, IPC y ETP respectivamente (Tabla 3). Sin embargo, es notable que en las plantas polinizadas por el viento, himenópteros y aves éstos índices son menores que en los otros modos de polinización.

**Dimensiones florales y especificidad.** El número de especies visitantes por especie de planta está parcialmente determinado por el tamaño de las flores. El número de especies visitantes tiende a incrementar con el diámetro floral ( $n = 49$ ;  $r = 0,31$ ,  $P < 0,05$ ), pero no está correlacionado con el largo de la corola ( $n = 49$ ;  $r = -0,17$  N.S.). La relación largo/diámetro ( $l/d$ ) muestra una tendencia mayor con el número de especies visitantes: la relación  $l/d$  está negativamente correlacionada con el número de especies visitantes por planta ( $n = 49$ ;  $r = -0,42$ ,  $P < 0,001$ ). A medida que el largo floral es mayor en relación al diámetro la diversidad de agentes visitantes por planta es menor.

Las dimensiones florales también afectan la especificidad del sistema de polinización. El valor promedio de especificidad (VPE) incrementa conjuntamente con el largo de la flor ( $n = 49$ ;  $r = 0,36$ ,  $P < 0,01$ ) y disminuye con el diámetro ( $n = 49$ ;  $r = -0,48$ ,  $P < 0,001$ ). Ambas situaciones indican que flores tubulares tienden a incrementar la especificidad, mientras que las flores con diámetros mayores reducen la especificidad del sistema de polinización. La sobreposición entre los sistemas de polinización (IPC) también incrementa con el diámetro floral ( $n = 49$ ;  $r = -0,38$ ,  $P < 0,001$ ).

**Variación temporal en la especificidad de los sistemas de polinización en plantas.** Los índices de polinización no muestran diferencias significativas en relación a la extensión del periodo de floración (Tabla 4). Las plantas con periodos de floración corta, intermedia o larga, no difieren en el valor de especificidad promedio (VEP), índice de especificidad de poliniza-

ción comunitaria (IPC) ni en la especificidad en el transporte de polen (ETP). Los tres índices relacionados al sistema de polinización por plantas muestran tendencias similares en cuanto a intensidad y dirección para cada periodo de observación (Fig. 4). De 55 especies estudiadas, solamente *Ilex retusa*, *Gongylolepis benthamiana*, *Mikania psilostachia* y *Philodendron ptarianum* tienen índices con valores altos y constantes. Además, hay especies vegetales que tienen un sistema de polinización con índices entre 0,30 y 0,60, y casi constante durante la floración (ej. *Vernonia bolivarensis*, *Cyrilla racemiflora*, *Irlbachia nemorosa*, *Sauvagesia angustifolia*) o valores bajos y poco cambiantes como en *Galactophora schomburgkiana*, *Clusia pusilla*, *Chromolaena* sp., *Tibouchina fraterna*, *Tococa nitens*, *Heliophora heterodoxa*, *Bonnetia sessiles*, *Epistephium duckei*, *Sobralia liliastrum*. Otro grupo de planta muestra importantes variaciones temporales relacionados a los periodos de floración (Fig. 4). Sólo en pocos casos la variación en el valor de los índices es notoriamente superior a periodos anteriores o posteriores (ej. *Vismia lauriformis*, *Vaccinium puberulum*, *Pagameopsis garryoides*).

El comportamiento más frecuente del sistema de polinización puede ser homogéneo durante la extensión de la floración (ej. *Siphanthera cordifolia*, *Stegolepis angustata*).

En contraste, la especificidad en el transporte de polen puede alcanzar valores comparativamente muy altos (*Befaria glauca*, *Tibouchina fraterna*). Es importante aclarar que este grupo de plantas con pocas variaciones estacionales en el grado de especificidad del sistema de polinización se caracterizan por presentar frecuentemente dos especies polinizadoras.

## DISCUSION

En algunos casos, se han discriminado los polinizadores efectivos del grupo de visitantes (Augsburger 1980, Lack 1982, Cane et al. 1985). Los polinizadores con características poco especializados para la polinización, generalmente transportan pocas cargas de polen, pero pueden incrementar la eficiencia del sistema de polinización cuando su actividad es efectiva. Las plantas con un amplio rango de visitantes incluyen agentes de diferente grado de especialización. Generalmente, los polinizadores efectivos son asociados con los agentes más especializados (ej. abejas). Sin embargo, hay que considerar los polinizadores secundarios. Las plantas visitadas por polinizadores poco especializados, considerados como potenciales o se-

## ESPECIFICIDAD DE LOS SISTEMAS DE POLINIZACION

cundarios, pueden incrementar la especificidad de visitas y de transporte de polen. El bajo número de plantas visitadas por algunas avispas y moscas, así como su alta especificidad en el transporte de polen apoyan este planteamiento.

Algunas plantas del arbustal tienen hasta siete especies de visitantes por plantas, generalmente asociados con una morfología floral generalista. Sin embargo, el número de plantas visitadas por polinizador muestra que 56,4% de los insectos son oligolécticos. La mayoría de las especies antófilas con un rango de visitas reducido corresponde en su mayoría a visitantes pocos especializados que incluyen especies de moscas y avispas con dietas alimenticias no especializadas.

Las plantas polinizadas por uno o pocos agentes son clasificadas en dos categorías contrastantes: 1) especies de plantas especializadas a un polinizador específico y 2) las especies de plantas visitadas por polinizadores polilécticos (promiscuos). Aunque el primer grupo de plantas tiene ventajas por la constancia y fidelidad del polinizador, no puede ser considerado más exitoso que el segundo. Los polinizadores altamente específicos y su planta huésped están sujetos a una relación mutualista, la cual puede ser desventajosa cuando algunos de los integrantes falla en su compromiso. En contraste, las plantas polinizadas por agentes polilécticos pueden tener una relación menos interdependiente, en la cual el polinizador no está sujeto a una sola fuente de recompensa ni la planta depende de un solo agente polinizador para su reproducción.

Por otra parte, la relación especies polinizadoras/especies de plantas polinizadas son funciones equitativas para coleópteros, dípteros, avispas, lepidópteros, y en términos globales. Estos resultados sugieren que muchas especies polinizadoras utilizan una gran variedad de plantas como un modo de subsistencia, la capacidad de polinización puede ser variable de acuerdo al grado de especialización del agente polinizador y la pauta de floración de las especies en la comunidad.

La capacidad de un agente antófilo para visitar varias plantas ha sido asociada al tamaño del polinizador. Las especies de abejas grandes tienden a ser polilécticas en relación a las especies pequeñas (Arroyo, et al 1982, Brooks y Roubik 1983, Frankie et al. 1983, Southwood 1985). Las abejas y dípteros en el arbustal muestran una tendencia similar. Es decir, el grado de especificidad decrece en abejas y moscas de mayor tamaño. Probablemente, la capacidad perceptiva y de vuelo de estos taxa pueden estar condicionadas por el tamaño del cuerpo. Además, el índice de espe-

cificidad de polinización (IEP) es significativamente menor para himenópteros comparado a las otras categorías de visitantes. Es decir, los himenópteros visitan mayor número de plantas que los otros grupos.

En diferentes comunidades se ha señalado la conducta generalista-poliléctica de muchos insectos (Heinrich 1975, Ranta et al. 1981, Bauer 1983, Frankie et al. 1983) y colibríes (Austin 1975). El grado de especificidad de los agentes polinizadores expresa un comportamiento teórico y experimental descrito por una curva exponencial negativa. Por el contrario, la capacidad de transporte de polen está descrita en forma irregular asociada a la versatilidad en la transferencia de polen. Los polinizadores con un amplio rango de visitas pueden contribuir a la polinización de las flores, aunque puede haber un bajo nivel de fidelidad en especies particulares (Bauer 1983). En este sentido, plantas con muchos polinizadores, utilizan muchas especies polinizadoras a menores niveles de interdependencia. El éxito de especies con muchos polinizadores oligolécticos y polilécticos está reforzado por la presencia de una alta frecuencia de especies de plantas en el arbustal estudiado. La presencia de muchos polinizadores por planta, aunque reduce la efectividad del sistema de polinización, no la afecta drásticamente. La efectividad y eficiencia del transporte de polen es independiente del número de agentes polinizadores por planta. La efectividad de polinización es una característica particular de cada planta estudiada y no puede ser inferida en base al número de especies polinizadoras.

La especificidad del sistema de polinización está afectada por las dimensiones florales. El tamaño floral es considerado determinante en la selección del número de polinizadores por planta y la especificidad del sistema de polinización. El largo del tubo de la corola restringe las visitas en plantas ornitofílicas (Kodric-Brown et al. 1984) y en plantas melitofílicas (Heinrich 1976). En general, el tamaño de las flores afecta el número de polinizadores por plantas en la comunidad estudiada. El valor promedio de especificidad del sistema de polinización incrementa conjuntamente con el largo floral y disminuye con el diámetro, es decir, las flores tubulares incrementan la especificidad, excluyendo a polinizadores, mientras que flores "abiertas" de especies con floración superpuesta tienden a ser menos específicas.

El período de actividad floral diaria también puede afectar la especificidad del sistema de polinización. Esto solo es cierto cuando se comparan las proporciones promedios de plantas visitadas por polinizadores diurnos y nocturnos. En contraste, la proporción en la

cual el conjunto de polinizadores son compartidos (IPC) y la capacidad de transporte de polen no mezclado (ETP) no difieren entre ambos grupos de plantas. En el primer caso, la diferencia en el VPE puede estar asociada al menor número de plantas que interactúan en polinización nocturna comparada al número de plantas con polinización diurna. En el segundo caso, la similitud del IPC y del ETP entre plantas con polinización nocturna y diurna muestran que el comportamiento de ambos grupos de plantas no afecta la especificidad de polinización. En este sentido, se ha señalado una conducta generalista en gremios de actividad diurna (ej. abejas, Frankie et al. 1983) y gremios de actividad nocturna (esfingidos, Haber y Frankie 1989).

El número de cargas de polen transportadas es variable, para abejas (Heinrich 1975, Bernhardt 1982, Brooks y Roubik 1983, Schmidt y Johnson 1984), dípteros (O'Brien, 1980), mariposas (Schemske 1980), murciélagos (Heithaus et al. 1975) y aves (Brown y Kodric-Brown 1979, Burbidge et al. 1979) y en muchos casos se evidencia polen mezclado, aunque los visitantes pueden transportar una alta proporción de polen puro (Heithaus et al. 1975, O'Brien 1980, Bernhardt 1982). Es notable que la capacidad de transportar polen puro en distintos sitios del cuerpo del polinizador es alta y similar entre los diferentes grupos de polinizadores de la comunidad arbustiva estudiada. Estos resultados sugieren que la capacidad de transportar polen en distintos sitios del cuerpo no depende del tipo de polinizador.

El transporte de polen mezclado trae como consecuencia la reducción del éxito reproductivo de las plantas por la deposición de polen en estigmas heteroespecíficos (Thomson 1982, Kephart 1983). En este sentido, la transferencia diferencial de las cargas de polen sobre el cuerpo del polinizador contribuye a reducir la mezcla de polen y consecuentemente puede minimizar la deposición de polen heteroespecífico. La capacidad de transportar polen en distintos sitios sobre el cuerpo del polinizador tiende a disminuir con el incremento en el número de plantas visitadas. Sin embargo, la tendencia puede ser distinta, ya que depende de la estrategia floral en la deposición del polen y la forma de colección de polinizador. Además, en la mayoría de los casos analizados la especificidad en el transporte de polen es mayor que la especificidad de visitas. Esto sugiere que existe al menos un mínimo de ganancia por el efecto de la posición de las cargas de polen sobre el cuerpo del polinizador. Este mecanismo es considerado particularmente importante entre especies con floraciones superpuestas (Feinsinger 1987), y en especial

si las plantas están esparcidas y producen pocas flores (Feinsinger 1983, Thompson 1983, Macior 1971). Es notable que la comunidad arbustiva se ajusta a las características señaladas: amplios períodos de floración, baja densidad de plantas (Ramírez et al. 1988) y pocas flores por individuos.

Finalmente, la presencia de muchas especies polinizadoras con una especificidad de polinización constante en los tres periodos examinados, probablemente selecciona una floración prolongada en las plantas del arbustal estudiado. De esta manera, las plantas obtienen un beneficio aproximadamente constante en el tiempo. Este comportamiento puede ser seleccionado en especies con polinizadores específicos (ej. *Philodendron ptarianum*) y en especies con sistemas de polinización ampliamente superpuestos. El primer caso está probablemente asociado a la relación mutualista de especificidad interespecífica reforzado por la ausencia de plantas competidoras. El segundo caso puede estar relacionado con una competencia sostenida en la cual cada grupo de plantas con polinizadores comunes obtiene una fracción relativamente satisfactoria del beneficio reproductivo, de acuerdo al número de plantas que interactúan. En contraste, los cambios drásticos en la eficiencia del sistema de polinización pueden estar asociados a que existen ligeros picos de floración. Este comportamiento puede monopolizar temporalmente cierto grupo de polinizadores e incrementar la eficiencia del sistema de polinización, reduciendo el grado de solapamiento y aumentando la eficiencia en el transporte de polen. Sin embargo, ninguna especie estudiada mostró mínima superposición y maximiza especificidad de visitas y en el transporte de polen.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a A. Herrera, P. Berry, L. Bulla, V. González, L. Mc.Dade y P. Feinsinger por sus comentarios y sugerencias. A Celia Gil, por sus ilustraciones y organización del manuscrito. A Elisa de Starchevich, por el trabajo mecanográfico. Por la colaboración en el trabajo de campo a O. Hokche, Y. Brito, A. Seres, M. López, G. Leal y M.H. de Ramírez (Mi Madre). Doy las gracias por las identificaciones del material botánico a J. Steyermark, J.J. Wurdack, C. Sastre, H. Moldenke, A. P. J. Maas, L. Cobb, J. Luteyn, V. Badillo, G. Carnevali, G. Agostini, B. Garófalo, H. Debrot y E. Cotton. A las autoridades en la sistemática de insectos F.C. Thompson, N.E. Woodley, A.S. Menke, R.D. Gordon, J. Carpenter, G.C. Eickwort, D. Roubik, H.S. Lopes, O. Mielke, D.M. Weisman y J. Gonzalez.

ESPECIFICIDAD DE LOS SISTEMAS DE POLINIZACION

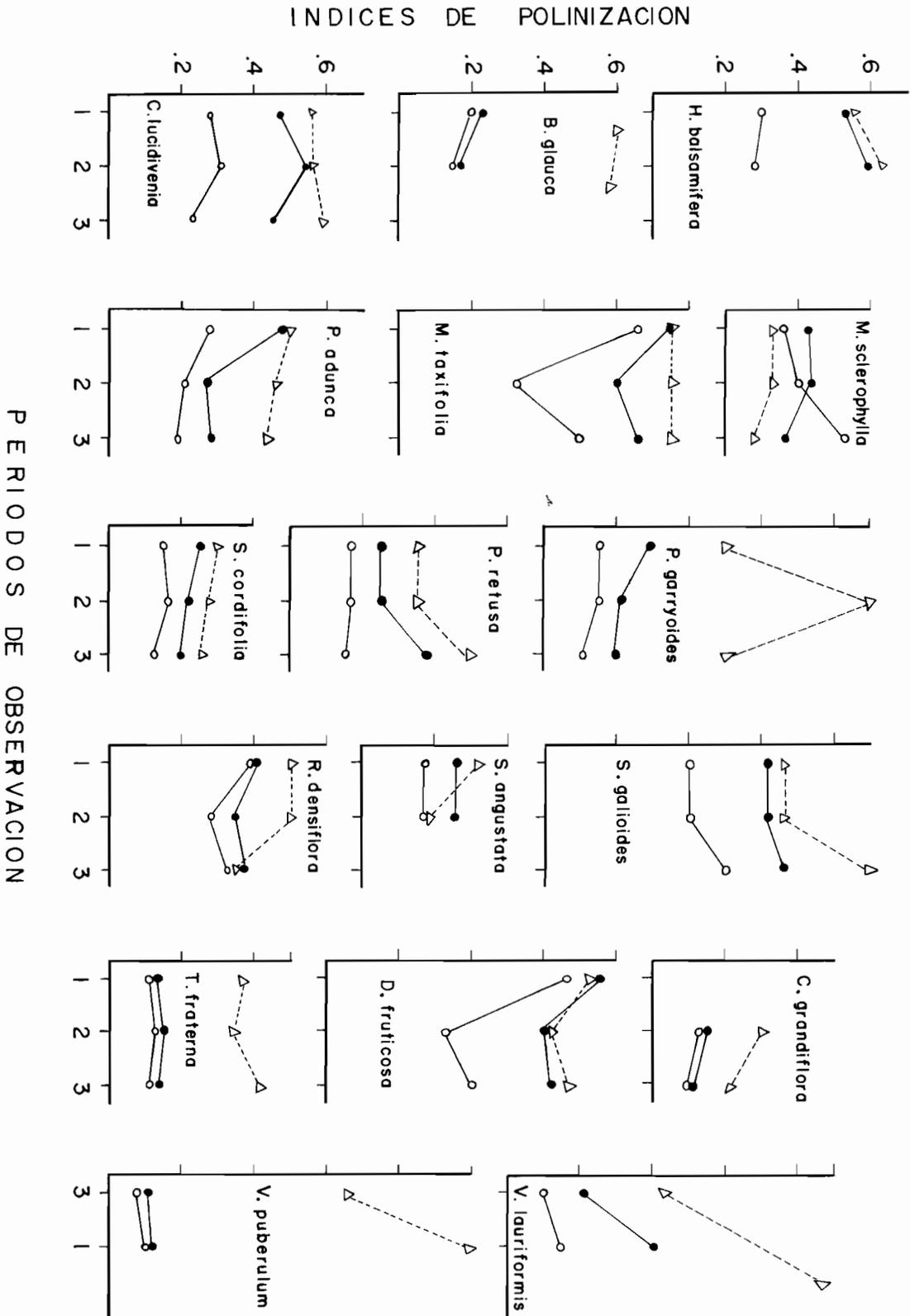


FIGURA 4. Variaciones temporales en el grado de especificidad, solapamiento y el transporte de polen para 17 especies de plantas expresados en tres periodos de observación. 0.0 (VEP) Valor Promedio de Especificidad; 0.0 (IPC) Índice de Polinización Comunitario; — (ETP) Especificidad en el Transporte de Polen. Número en las abscisas indican periodos de observación: 1= Febrero-Marzo; 2= Junio-Julio; 3= Septiembre-October.

RAMIREZ

ANEXO I. Especies de plantas, número total de especies visitantes, polinizadores y valores promedio de especificidad de 55 especies de plantas. Valor promedio de especificidad (VEP); índice de polinización comunitario (IPC); especificidad en el transporte de polen (ETP) y el índice de polinización (IP).

Familia	Número de Visitantes Totales*	Número de Polinizadores Efectivos	VPE X (DS)	Promedio IPC X (DS)	ETP X (DS)
<b>APOCYNACEAE</b>					
1. <i>Galactophora schomburgkiana</i> Woodson	2	2	0,10 (—)+	0,11(—)+	0,83 (—)+
2. <i>Mandevilla benthamii</i> (A.DC) K. Sch.	2	1	0,16 (0,01)	0,16 (0,01)	0,23 (0,03)
<b>AQUIFOLIACEAE</b>					
3. <i>Ilex retusa</i> Kl. ex Reiss.	8	4	0,88 (0,00)	0,80 (0,00)	1,00 (0,00)
<b>ARACEAE</b>					
4. <i>Philodendron ptarianum</i> Stey. var. <i>rugosum</i> Bunt.	1	1	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)
<b>BIGNONIACEAE</b>					
5. <i>Digomphia laurifolia</i> Benth.	4	4	0,11 (—)+	0,10 (—)+	0,75 (—)+
<b>BROMELIACEAE</b>					
6. <i>Brocchinia acuminata</i> L.B. Smith	7	7	0,53 (—)+	0,37 (—)+	0,86 (—)+
<b>COMPOSITAE</b>					
7. <i>Calea lucidivenia</i> Gleason et Blake	6	5	0,49 (0,05)	0,28 (0,04)	0,57 (0,02)
8. <i>Chromolaena</i> sp.	2	2	0,23 (0,03)	0,23 (0,04)	0,38 (0,06)
9. <i>Gongylolepis benthamiana</i> var. <i>pubescens</i> Maguire et Wurdack	1	1	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)
10. <i>Mikania psilostachya</i> DC.	3	3	0,78 (0,00)	0,60 (0,00)	0,78 (0,00)
11. <i>Vernonia bolivarensis</i> Badillo	4	4	0,38 (0,02)	0,18 (0,02)	0,48 (0,00)
<b>CYPERACEAE</b>					
12. <i>Lagenocarpus rigidus</i> (Nees.) Kunth.	1	1	0,20 (—)+	0,20 (—)+	0,20 (—)+
13. <i>Rhynchospora exaltata</i> Kunth.	1	1	0,23 (0,04)	0,23 (0,04)	0,27 (0,09)
<b>CYRILLACEAE</b>					
14. <i>Cyrilla racemiflora</i> L.	5	2	0,58 (0,14)	0,56 (0,10)	1,00 (0,00)
<b>ERICACEAE</b>					
15. <i>Befaria glauca</i> H. & B.	2	2	0,21 (0,05)	0,18 (0,02)	0,59 (0,01)
16. <i>Notopora schomburgkii</i> Hook. R.	1	1	0,25 (—)+	0,25 (—)+	0,33 (—)+
17. <i>Vaccinium euryanthum</i> A.C. Smith	3	3	0,75 (0,02)	0,51(0,09)	0,82 (0,03)
18. <i>Vaccinium puberulum</i> (Klex ex Meissner) Mag., Stey & Luteyn var. <i>subcrenulatum</i>	4	3	0,12 (0,00)	0,11 (0,02)	0,83 (0,24)

ESPECIFICIDAD DE LOS SISTEMAS DE POLINIZACION

(Cont. Anexo I)

Familia	Número de Visitantes	Número de Polinizadores	VPE	Promedio IPC	ETP
Especies	Totales*	Efectivos	X	X	X
<b>GENTIANACEAE</b>					
19. <u>Irlbachia nemorosa</u> (Willd. ex R. et S.) Merr.	1	1	0,50 (0,00)	0,50 (0,00)	0,50 (0,00)
<b>GRAMINEAE (Poaceae)</b>					
20. <u>Echinolaena inflexa</u> (Poir.) Chase.	1	1	0,38 (0,18)	0,38 (0,18)	0,42 (0,12)
21. <u>Panicum nervosum</u> Lam.	1	1	0,32 (0,16)	0,32 (0,16)	0,34 (0,15)
22. <u>Paspalum stellatum</u> H. & B.	1	1	0,20 (—)+	0,20 (—)+	0,20 (—)+
23. <u>Trachypogon plumosus</u> (H & B ex Willd.) Nees.	1	1	0,23 (0,04)	0,23 (0,04)	0,27 (0,09)
<b>GUTTIFERAE</b>					
24. <u>Clusia grandiflora</u> Splitg.	4	3	0,13 (0,03)	0,12 (0,02)	0,26 (0,05)
25. <u>Clusia pusilla</u> Stey. <u>pusilla</u>	7	6	0,17 (0,01)	0,14 (0,01)	0,41 (0,04) ssp
26. <u>Vismia lauriformis</u> (Lam.) Choisy	5	3	0,31 (0,13)	0,12 (0,03)	0,64 (0,28)
<b>HUMIRIACEAE</b>					
27. <u>Humiria balsamifera</u> (Aubl.) St. Hil	11	6	0,56 (0,04)	0,30 (0,01)	0,59 (0,05)
<b>LORANTHACEAE</b>					
28. <u>Phthirusa adunca</u> (Meyer) Maguire	7	6	0,35 (0,12)	0,23 (0,05)	0,47 (0,02)
<b>MELASTOMATACEAE</b>					
29. <u>Macairea pachyphylla</u> Benth.	3	2	0,22 (0,07)	0,10 (0,03)	0,29 (0,22)
30. <u>Macairea parvifolia</u> Benth.	1	1	0,17 (—)+	0,17 (—)+	0,25 (—)+
31. <u>Marcetia taxifolia</u> (St.Hil) DC.	3	0	0,67 (0,08)	0,50 (0,17)	0,75 (0,00)
32. <u>Meriana sclerophylla</u> (Naud.) Triana	2	2	0,21 (0,04)	0,23 (0,09)	0,22 (0,03)
33. <u>Miconia ciliata</u> (Rich.) DC.	2	2	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)
34. <u>Siphanthera cordifolia</u> (Benth.) Gleason	3	2	0,23 (0,03)	0,16 (0,02)	0,29 (0,02)
35. <u>Tibouchina fraterna</u> N.E. Brown	5	4	0,15 (0,01)	0,14 (0,01)	0,39 (0,03)
36. <u>Tococa nitens</u> (Benth.) Triana	1	1	0,21 (0,06)	0,17 (0,00)	0,29 (0,06)
<b>MYRSINACEAE</b>					
37. <u>Cybianthus quelchii</u> (N.E. Brown) Agostini	4	2	0,60 (—)+	0,33 (—)+	0,63 (—)+
<b>OCHNACEAE</b>					
38. <u>Poecilandra retusa</u> Tul	7	6	0,30 (0,08)	0,17 (0,01)	0,40 (0,09)
39. <u>Sauvagesia angustolia</u> Ule	1	1	0,31 (0,05)	0,31 (0,05)	0,67 (0,29)
<b>ORCHIDACEAE</b>					
40. <u>Catasetum discolor</u> (Lindl.) Lindl.	1	1	0,75 (0,35)	0,75 (0,35)	1,00 (0,00)

RAMIREZ

(Cont. Anexo I)

Familia	Número de Visitantes	Número de Polinizadores	VPE	Promedio IPC	ETP
Especies	Totales*	Efectivos	X (DS)	X (DS)	X (DS)
41. <i>Epidendrum ibaguense</i> H.B.K. ssp. <i>ibaguense</i>	2	2	0,23 (—)+	0,22 (—)+	0,42 (—)+
42. <i>Epistephium duckei</i> Huber.	1	1	0,14 (0,00)	0,14 (0,00)	0,83 (0,29)
43. <i>Eriopsis biloba</i> Lindl.	2	2	0,35 (—)+	0,29 (—)+	0,75 (—)+
44. <i>Cleistes trifoliata</i> (C.Schweinf.) Carnevali & G. Romero	1	1	0,20 (—)+	0,20 (—)+	1,00 (—)+
45. <i>Sobralia liliastrum</i> Lindl.	1	1	0,17 (0,00)	0,17 (0,00)	0,83 (0,29)
RAPATEACEAE					
46. <i>Stegolepis angustata</i> Gleason	7	6	0,26 (0,00)	0,18 (0,00)	0,32 (0,01)
RUBIACEAE					
47. <i>Borreria capitata</i> (R. & P.) DC. var. <i>tenella</i> (H.B.K.) Stey.	3	3	0,76 (0,02)	0,55 (0,07)	0,76 (0,02)
48. <i>Declieuxia fruticosa</i> (Willd.) Ktze var. <i>fruticosa</i>	3	2	0,66 (0,08)	0,47 (0,18)	0,68 (0,06)
49. <i>Pagameopsis garryoides</i> (Stand.) Stey.	2	2	0,24 (0,05)	0,14 (0,03)	0,58 (0,14)
50. <i>Remijia densiflora</i> Benth. ssp. <i>stenopetala</i> (Stand. & Stey.) Stey.	2	2	0,38 (0,03)	0,34 (0,06)	0,46 (0,07)
51. <i>Sipanea galioides</i> Wernh.	3	2	0,64 (0,02)	0,43 (0,06)	0,67 (0,05)
SARRACENIACEAE					
52. <i>Heliampora heterodoxa</i> Stey.	3	3	0,12 (0,02)	0,11 (0,02)	0,18 (0,02)
THEACEAE					
53. <i>Bonnetia sessilis</i> Benth.	7	7	0,16 (0,01)	0,13 (0,02)	0,29 (0,01)
54. <i>Ternstroemia crassifolia</i> Benth.	2	2	0,08 (—)+	0,07 (—)+	0,13 (—)+
XYRIDACEAE					
55. <i>Xyris setigera</i> Oliver	3	2	0,08 (—)+	0,07 (—)+	0,15 (—)+

\* = Polinizadores y visitantes; + = Único valor calculado; DS = Desviación Standard; VPE = Valor Promedio de Especificidad; IPC = Índice de Polinización Comunitario; ETP = Especificidad de Transporte de Polen;

ESPECIFICIDAD DE LOS SISTEMAS DE POLINIZACION

ANEXO II. Grupos taxonómicos de visitantes, polinizadores y especies de plantas visitantes en cada periodo de estudio. Los números corresponden a las especies de plantas visitadas en el Anexo I.

GRUPO	ORDEN	FAMILIA	ESPECIES POLINIZADORAS	PERIODOS DE CAPTURA Y ESPECIES DE PLANTAS VISITADAS			
				1°	2°	3°	
AVES	APODIFORMES	TROCHILIDAE	1) <u>Politmus milleri</u>	15,17,50	6,15,17,44,50	16,41,50	
	PASSERIFORMES	COEREBIDAE	2) <u>Coereba flaveola</u>	17	17	—	
		FRINGILLIDAE	3) <u>Zonorichia capensis coraimae</u>	17	17	—	
INSECTA	COLEOPTERA	SCARABACIDAE	4) <u>Cyclocephala atricopilla Mannerheim</u>	4	4	4	
	DIPTERA	SARCOPHAGIDAE	5) <u>Sarcodexia innota</u>	—	37	—	
			6) <u>NI</u>	—	3	3	
		SYRPHIDAE	7) <u>Copestylum sp</u>	7,14+, 18	7,14+	7,14,18	
			8) <u>Eristalis sp</u>	7+	7+	7+	
			9) <u>Volucella sp</u> †	—	6	—	
		TACHINIDAE	10) <u>Cylindromia sp</u>	—	3+	3+	
		NI	11) <u>NI</u>	48+	48+	48+	
			12) <u>NI</u>	14+	14+	14+	
			13) <u>NI</u>	14	14	14	
	14) <u>NI</u>		26+	—	26+		
	15) <u>NI</u>		11	11	—		
	HYMENOPTERA	ANTHOPHORIDAE	16) <u>Ceratina sp</u>	27,28,32,47	27,28,32	27,28,32,47	
			17) <u>Exomalopsis sp</u>	26,29,48	26,29,48	26,29,48	
			18) <u>Xylocopa (Neoxylocopa) sp</u>	24,25,35,38	1,24,25,27	1,5,24,25,27	
			19) <u>NI</u> 26+ — 26+	45,46,53	35,38,45,46	35,38,53	
		APIDAE	APIDAE	20) <u>Apis mellifera</u> L. Var. <u>Scutellata</u> Latreille	11,18,25,26, 28,34,38+, 46+,49,52,53	11,24+,25,27+, 28,34,38+,46, 52	5,18,24+,25, 24,27+,28, 49,52,53,54, 55
				21) <u>Bombus atratus</u> Franklin	25+,38,46,53	24,25,38,46	5,24,25+,38, 53
				22) <u>Bombus pullatus</u> Franklin	2,25,35+,38, 46,52,53	2,25,35+,38, 52	2,25,35+,38, 52,53
				23) <u>Bombus volucelloides</u> Gribodo	15,25,35,38, 42,46,53	15,24,35,38, 42,46	5,24,25,35,38, 42,53
				24) <u>Euglossa nigropilosa</u> Moure	8,18,30,34+, 35,36	8,34+,35,36	18,34+,35,43, 41
				25) <u>Eulaema meriana</u> (Olivier)	40	40	43
				26) <u>Melipona compressipes</u> (Fabricius)	7	7	7
				27) <u>Melipona scutellaris</u> Latreille	7,11,18,25,26, 32,35,52,53	1,7,11,25,32, 35,52	1,7,18,25,26, 29,32,35,52, 53,54,55
				COLLETIDAE	28) <u>Hylaeus sp.</u>	—	3

RAMIREZ

(Cont. Anexo II)

GRUPO	ORDEN	FAMILIA	ESPECIES POLINIZADORAS	PERIODOS DE CAPTURA Y ESPECIES DE PLANTAS VISITADAS		
				1°	2°	3°
		HALICTIDAE	29) <u>Augochlora</u> sp <sub>1</sub>	—	6	—
			30) <u>Augochlora</u> sp <sub>2</sub>	19,50	19,50	19,50
			31) <u>Augochloropsis</u> sp <sub>1</sub>	33	—	—
			32) <u>Augochloropsis</u> sp <sub>2</sub>	33	—	—
			33) <u>Augochloropsis</u> sp <sub>3</sub>	11,25,39,53	11,25,39	25,39,53
			34) <u>Dialictus</u> sp <sub>1</sub>	34,49	10,34,49	10,34,49
			35) <u>Dialictus</u> sp <sub>2</sub>	47	—	47
			36) <u>Percirapis</u> sp.	47	—	47
			37) <u>Pseudaugochloropsis</u> sp.	38,46	38,46	38
		POMPIDIDAE	38) <u>Pepsis</u> sp.	—	3+	3+
			39) NI	—	10	10
		SCOLIIDAE	40) <u>Campsomeris</u> sp.	7,28	7,27+,28	7,27+,28
		SPHECIDAE	41) <u>Cerceris</u> sp.	28,48	3+,27,28,37,48	3+,27,28,48
			42) <u>Oxybelus</u> sp	—	10	10
			43) <u>SpheX ichneumoneus</u> Linn.	28	6,27+,28	27+,28
			44) <u>SpheX</u> sp.	—	6,27	27
			45) <u>Stictia</u> sp.	—	27	27
			46) <u>Tachytes</u> sp.	—	27	27
		VESPIDAE	47) <u>Brachygastra</u> <u>lecheguana</u> Latreille	—	31+	31+
			48) <u>Montezumia azurescens</u> (Spinola)	—	14+	14+
			49) <u>Pachodynerus nasidens</u> (Latreille)	—	3,14	3,14
			50) <u>Polistes laniosoikai</u> Richards	28+	27+,28+,37+	27+,28+
			51) <u>Polybia occidentalis</u> (Olivier)	—	3+,6	3+
			52) <u>Polybia scrobalis</u> Richards	28,31+	6,27+,28,31+, 37+	27+,28,31+
	LEPIDOPTERA	HESPERIIDAE	53) <u>Panoquina bola</u> Bell	38,46	38,46	38
			54) <u>Polites vibexbraecepts</u> (Scudder)	2+	2+	2+
			55) <u>Pyrrhopyge</u> sp.	26+	—	26+
			56) <u>Vehilius inca</u> (Scudder)	51	51	51
		LYCAENIDAE- TECLINAE	57) <u>Calicopsis</u> sp	7,8,31+,51	7,8,31+,51	7,31+,51
		NI	58) NI	51+	51+	51+
		NI	59) NI	—	3	3
		SPHINGIDAE	60) NI	9	9	—
—	—		61) VIENTO	13,20,21,23	20,21	12,13,21,22, 23

NI= no identificado; + = sin polen.

## ESPECIFICIDAD DE LOS SISTEMAS DE POLINIZACION

### BIBLIOGRAFIA

- ARROYO, M.T.K., R. PRIMACK y J. ARMENSTO. 1982. Community studies in pollination ecology the high temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal Botany* 68: 82-97.
- AUGSPURGER, C.K. 1980. Mass flowering of tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. *Evolution* 34: 475-488.
- AUSTIN, D.F. 1975. Bird flowers in the eastern united states. *Florida Scientist* 38: 1-12.
- BARRETO, A. 1984. Los suelos de la cuenca. p. 46-47. En: C. Galón (Ed.). La protección de la cuenca del Río Caroní. CVG. Electrificación del Río Caroní. C.A/Edelca. Editorial Arte, Caracas.
- BAUER, P.J. 1983. Bumblebee pollination relationships on the beartooth plateau Tundra of southern Montana. *American Journal Botany* 70: 134-144.
- BENSELER, R.W. 1975. Floral biology of California buckeye. *Madroño* 23: 41-53.
- BERNHARDT, P. 1982. Insect pollination of Australian *Acacia*. P. 85-101. En: E.G. Williams, R.B. Knox, J.H. Gilbert y P. Bernhardt (Eds.), *Pollination '82*. School of Botany University of Melbourne, Australia.
- BIERZYCHUDEK, P. 1981. Pollination limitation of plant reproductive effort. *American Naturalist* 117: 838-840.
- BROOKS, K.W. y D.W. ROUBIK. 1983. A Halictine bee with distinct castes: *Halictus hesperus* (Hymenoptera: Halictidae) and its binomics in Central Panama. *Sociobiology* 7: 263-282.
- BROWN, J. y A. KODRIC-BROWN. 1979. "Convergence competition and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. *Ecology* 60: 1022-1035.
- BURBIDGE, A.H., S.D. HOPPER y D.J. COATES. 1979. Pollen loads on New Hollan honeyeaters at Qualep, Western Australia. *The Western Australian Naturalist* 14: 126-128.
- CAMPBELL, D.R. 1989. Inflorescence size: test of the male function hypothesis. *American Journal Botany* 76: 730-738.
- CANE, J.H., G.C. EICKWORT, F.R. WESLEY, S.J. SPIELHOLZ. 1985. Pollination ecology of *Vaccinium stamineum* (Ericaceae: Vacciniaceae). *American Journal Botany* 72: 135-142.
- CAZIER, M. A. y E.G. LINSLEY. 1974. Foraging behavior of some bees and wasps at *Kallstroemia grandiflora* flowers in Southern Arizona and New Mexico. *American Museum Novitates* 2546: 3-20.
- FEINSINGER, P. 1983. Coevolution and pollination, p. 282-310. En: D. J. Fotuyma y M. Blatkin (Eds.), *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- FEINSINGER, P. 1987. Effects of plant species on each others pollination: Is community structure influenced? *Tree* 2: 123-126.
- FRANKIE, G.W. 1975. Tropical forest phenology and pollinator-plant coevolution, p. 192-209. En: L.E. Gilbert y P.H. Raven (Eds.), *Coevolution of plants and animals*. Univ. of Texas Press., Austin.
- FRANKIE, G.W., W.A. HABER, P.A. OPLER y K.S. BAWA. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. p. 411-447. En: C.E. Hones y R.J. Little (Eds.), *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold Inc. New York.
- HABER, W. A. y G. W. FRANKIE. 1989. A Tropical Hawkmoth Communities: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* 21: 155-172.
- HARDER, D. L. 1985. Morphology as a predictor of flowers choice by bumblebees. *Ecology* 66: 198-210.
- HEINRICH, B. 1975. Energetics of pollination. *Annual Review Ecology Systematic* 6: 139-170.
- HEINRICH, B. 1976. Resource partitioning among some eusocial insects Bumblebees. *Ecology* 57: 874-889.
- HEITHAUS, E.R., T.H. FLEMING y P.A. OPLER. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841-854.
- HUBER, O. 1986. La vegetación de la cuenca del Río Caroní. *Interciencia* 11: 301-310.
- KEPHART, S. 1983. The partitioning of pollinators among three species of *Asclepias*. *Ecology* 64: 120-133.
- KINSMAN, KODRIC-BROWN, A.J., H. BROWN, G.S. BYERS y D.F. GORI. 1984. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. *Ecology* 65: 1358-1368.
- LACK, A.J. 1982. The ecology of flowers of chalk grassland and their insect pollinators. *Journal Ecology* 70: 773-790.
- MACIOR, L.W. 1967. *Bombus* (Hymenoptera, Apidae), queen foraging in relation to vernal pollination in Wisconsin. *Ecology* 49: 20-25.
- MACIOR, L. W. 1971. Co-evolution of plants and animals-systematic insights from plant-insect interactions. *Taxon* 20: 17-28.
- NILSSON, L.A. 1978. Pollination ecology of *Epipactis palustris* (Orchidaceae). *Botanical Notiser* 131: 355-368.
- NILSSON, L.A. 1980. The pollination ecology of *Dactylorhiza sambucina* (Orchidaceae). *Botanical Notiser* 133: 367-385.
- O'BRIEN, M.H. 1980. The pollination biology of a pavement plain: Pollinator visitation patterns. *Oecologia* 47: 213-218.
- RAMIREZ, N. 1988. Cómo evaluar el sistema de polinización a nivel comunitario. *Acta Científica Venezolana* 39: 304-305.
- RAMIREZ, N. 1989. Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la Alta Guayana Venezolana. *Biotropica* 21: 319-330.
- RAMIREZ, N., C. GIL, M. LOPEZ, O. HOKCHE y Y. BRITO. 1988. Caracterización florística y estructural de una comunidad arbustiva en la Alta Guayana vene-

## RAMIREZ

- zolana. *Acta Científica Venezolana* 39: 457-469.
- RAMIREZ, N., C. GIL, O. HOKCHE, A. SERES y Y. BRITO. 1990. Biología floral de una comunidad arbustiva tropical en la Guayana venezolana. *Annual Missouri Botanical Garden* 77(2): 383-397.
- RANTA, E. y K. VEPSILAINEN. 1980. Why are there so many species? Spatio-temporal heterogeneity and northern bumblebee communities. *Oikos* 36: 28-34.
- RANTA, E., H. LUNDBERG y I. TERAS. 1981. "Patterns of resource utilization in two fennoscandian bumblebee communities". *Oikos* 36: 1-11.
- SCHEMSKE, D.W. 1980. Floral ecology and hummingbird pollination of *Combretum farinosum* in Costa Rica. *Biotropica* 12: 169-181.
- SCHMIDT, J.O. y B.E. JOHNSON. 1984. Pollen feeding preference of *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). A polylectic bee. *The Southwestern Entomologist* 9: 41-47.
- SCHUBERT, C. 1984. Orígenes geológicos de la Gran Sabana, P. 40-42. En C. Galón (Ed.). *La protección de la cuenca del Río Caroní*. CVG. Electrificación del Río Caroní. C.A./Edelca. Editorial Arte, Caracas.
- SOKAL, R. R. and J. ROHLF. 1969. *Biometry*. W.H. Freeman y Company. San Francisco.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1985. Interactions of plants and animals: Patterns and processes. *Oikos* 94: 5-11.
- STEPHENSON, A.G. 1982. When does outcrossing occur in a mass-flowering plant?. *Evolution* 36: 762-767.
- THOMSON, J.D. 1982. "Patterns of visitation by animal pollinators". *Oikos* 39: 241-250.
- THOMSON, J.D. 1983. Component analysis of community-level interactions in pollination systems, P. 451-460. En: Jones C.E. y R.J. Little (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, New York.
- WADDINGTON, K.D. 1979. Divergence in inflorescence height: An evolutionary response to pollinator fidelity. *Oecologia* 40: 43-50.
- WASER, N.M. 1978. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology* 59: 934-944.
- WHITNEY, G.G. 1984. The reproductive biology of raspberries and plant pollinator community structure. *American Journal Bot.* 71: 887-894.
- WILLSON, M.F. y D.W. SCHEMSKE. 1980. Pollination limitation, fruit production, and floral display in Paw Paw. *Bulletin Torrey Botanic Club*. 107: 401-408.
- ZIMMERMAN, J.K. and T.M. AIDE. 1989. Patterns of fruit production in a neotropical orchid: pollinator vs resource limitation. *American Journal Botany* 76: 67-73.