



Acta Botánica Venezolana

ISSN: 0084-5906

perezsi@gmail.com

Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr.

Tobías Lasser

Venezuela

Barrios, Yeni; Ramírez, Nelson; Ramírez, Eduardo; Sánchez, Eduardo; Del Castillo, Rogelio
Importancia de los polinizadores en la reproducción de seis especies de subpáramo del Pico Naiguatá
(Parque Nacional El Ávila-Venezuela)

Acta Botánica Venezolana, vol. 33, núm. 2, julio-diciembre, 2010, pp. 213-231

Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser
Caracas, Venezuela

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=86219465004>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

**IMPORTANCIA DE LOS POLINIZADORES EN LA
REPRODUCCIÓN DE SEIS ESPECIES DE SUBPÁRAMO
DEL PICO NAIGUATÁ
(PARQUE NACIONAL EL ÁVILA-VENEZUELA)**

**Relevance of pollinators in the reproduction of six species from subpáramo
in Pico Naiguatá (Parque Nacional El Ávila-Venezuela)**

**Yeni BARRIOS¹, Nelson RAMÍREZ², Eduardo RAMÍREZ,
Eduardo SÁNCHEZ y Rogelio DEL CASTILLO**

*Universidad Central de Venezuela,
Facultad de Ciencias,
Instituto de Biología Experimental,
Centro de Botánica Tropical,
Apdo. 48312, Caracas 1041A, Venezuela
yeniceleste@gmail.com¹, nramirez@reaccium.ve²*

RESUMEN

La importancia de los polinizadores en la reproducción de seis especies de plantas de subpáramo fue determinada en el Pico Naiguatá. En cada especie fueron estudiados aspectos de la biología floral, características de la red de visitantes florales y la capacidad de producir frutos y semillas sin intervención de agentes polinizadores. Las flores de las especies estudiadas presentaron estructuras de atracción, recompensas florales y alta relación polen/óvulo; estas características morfológicas están asociadas con la polinización cruzada. Los visitantes florales incluyeron 14 especies de insectos pertenecientes a los órdenes Hymenoptera, Coleoptera, Diptera y Lepidoptera. La tasa de visitas fue alta en comparación con otras comunidades de alta montaña. Las abejas fueron los visitantes más frecuentes y presentaron las cargas de polen más abundantes. Los niveles de especificidad de plantas y animales antófilos fueron bajos y resultaron en una elevada proporción de interacciones débiles (Conectancia = 0,51). Las pruebas de reproducción espontánea indicaron que la reproducción de *Libanothamnus neriifolius*, *Monnina phytolaccaefolia*, *Solanum americanum*, *Arcytophyllum nitidum* y *Castilleja fissifolia* depende significativamente de la actividad de los polinizadores, mientras que en *Phytolacca icosandra* es independiente. Sin embargo, los polinizadores son fundamentales en la reproducción de las seis especies, ya que, aunque *P. icosandra* presenta mecanismos alternativos para la polinización cruzada, depende significativamente de los visitantes florales para una producción de semillas más eficiente.

Palabras clave: Biología floral, conectancia, polinización, producción de frutos y semillas, relación polen-óvulo, reproducción espontánea, Venezuela

ABSTRACT

Relevance of pollinators in the reproduction of six plant species from subpáramo was determined in Peak Naiguatá. Aspects of floral biology, species visitors network and the faculty to produce fruits and seeds without pollinators contribution were studied from each species. The flowers of the studied species present attraction structures, floral rewards and high pollen/ovule ratio, which indicated cross pollination. The floral visitors included 14 in-

ISSN 0084-5906
Depósito Legal 196902DF68

Recibido: 11/05/2009
Aceptado: 25/06/2010

sect species belonging to the Hymenoptera, Coleoptera, Diptera and Lepidoptera orders. The rate of visit was high in comparison with other high mountain plant communities. Bees were the most frequent visitors with most abundant pollen loads. Specificity levels of plants and animals were low and resulted in a high proportion of weak interactions (Conectance = 0.51). Spontaneous reproduction test indicated that reproduction in *Libanothamnus neriifolius*, *Monnina phytolaccaefolia*, *Solanum americanum*, *Arcytophyllum nitidum* and *Castilleja fissifolia* was significantly dependent from pollinators' activity, whereas it was independent in *Phytolacca icosandra*. However, pollinators have a fundamental role in the reproduction of the six species, even of *P. icosandra*, that though presents alternative mechanisms to cross pollination, significantly depends from floral visitors for a more efficient seed set.

Key words: Conectance, floral biology, fruit and seed set, pollen-ovule rate, pollination, spontaneous reproduction, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Los visitantes florales y polinizadores de plantas alpinas han sido descritos en varias montañas alrededor del mundo (Cruden 1972; Arroyo *et al.* 1982, 1985; Yumoto 1986; Inouye & Pyke 1988; Totland 1993; Bingham & Orthner 1998; Dupont *et al.* 2003; Freitas & Sazima 2006; Torres-Díaz *et al.* 2007; Makrodimos *et al.* 2008). El patrón característico de este tipo de comunidades comprende la reducción en la diversidad, abundancia y actividad de insectos antófilos hacia mayores altitudes (Arroyo *et al.* 1982, 1985; Bingham & Orthner 1998) como resultado de las bajas temperaturas (Arroyo *et al.* 1985; McCall & Primack 1992; Torres-Díaz *et al.* 2007), las fuertes ráfagas de viento (Inouye & Pyke 1988; McCall & Primack 1992; Stone & Jenkins 2008) y la gran nubosidad en estos hábitats (McCall & Primack 1992). La composición de la fauna polinizadora también tiende a cambiar de himenópteros a dípteros y lepidópteros, y de polinizadores especializados a otros más generalistas con relación a un gradiente altitudinal (Arroyo *et al.* 1982; Inouye & Pyke 1988; McCall & Primack 1992; Totland 1993; Freitas & Sazima 2006; Squeo *et al.* 2006). Debido a esta depauperización de la fauna polinizadora, muchas especies de plantas de alta montaña han desarrollado características florales dirigidas a maximizar las oportunidades de polinización cruzada. Por ejemplo, la presencia de colores brillantes frecuentemente aumenta el atractivo floral y ejerce un efecto débil pero significativo en el tipo de visitante floral que es atraído (McCall & Primack 1992). Asimismo, la forma floral es considerada un carácter clave que limita el tipo de visitante que puede efectuar una polinización exitosa; las formas abiertas promueven la visita de un grupo variado de agentes polinizadores y por lo tanto resultan una ventaja adaptativa en estos hábitats de polinizadores generalistas (Faegri & van der Pijl 1979; McCall & Primack 1992; Totland 1993; Medan 2002). Otras adaptaciones incluyen la presentación de las flores en masas (Medan 2002), producción de recompensas florales (Berry & Calvo 1989; Medan 2002), alta relación polen/óvulo (Berry & Calvo 1989) y extensa longevidad floral (Arroyo *et al.* 1981; Berry & Calvo 1989; Bingham & Orthner

1998). Estas estrategias pueden aumentar el número de visitas y la cantidad de polen recibido permitiendo a las plantas alcanzar niveles de entrecruzamiento similares a los presentados en bajas altitudes. Sin embargo, si el servicio de polinización se muestra considerablemente disminuido o ausente en estas comunidades las especies de plantas podrían presentar ciertos niveles de reproducción espontánea (autógama y/o apomítica) (Cruden 1977; Arroyo *et al.* 1982; Lloyd & Schoen 1992). Esto ha sido señalado en las familias Asteraceae y Fabaceae, en las cuales los niveles de autocompatibilidad incrementan con la altitud favoreciendo la autopolinización (Berry & Calvo 1989; Medan *et al.* 2002). Algunas características comunes a las especies con reproducción espontánea incluyen la presencia de flores inconspicuas, de pequeñas dimensiones, y la disminución en el número de granos de polen por óvulo (relación P/O) (Cruden 1977), esto debido a que la inversión en estructuras sexuales masculinas y en estructuras de atracción a los polinizadores es reducida, con lo cual aumenta la producción de frutos y semillas (Charlesworth & Charlesworth 1987; Brunet 1992).

El interés particular de este trabajo estuvo centrado en estudiar la importancia de los polinizadores en la reproducción de seis especies de plantas abundantes en el subpáramo del Pico Naiguatá y determinar si las adaptaciones florales de estas especies favorecen la xenogamia o por el contrario promueven la reproducción espontánea. Para ello, la presente investigación propuso contestar la siguiente pregunta: ¿Está limitada la producción de frutos y semillas de estas especies por la actividad de los polinizadores o existe una selección direccional para maximizar el evento reproductivo a través de la producción espontánea de frutos y semillas?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El Pico Naiguatá está situado al noreste del valle de Caracas, forma parte del Parque Nacional El Ávila y es el sitio más alto de la Cordillera de la Costa. La región estudiada abarca desde 2500 m hasta la cumbre con 2762,5 m snm y corresponde con una vegetación de tipo subpáramo (Steyermark & Huber 1978). El terreno de esta región está integrado principalmente por rocas y plantas de reducidas dimensiones adaptadas a los fuertes factores climáticos exclusivos de este tipo de ambientes. La temperatura media anual es de 10°C; el promedio de las temperaturas máximas se encuentra alrededor de 20°C y el de las mínimas cerca de 3°C. La precipitación en esta zona es mayor a 2000 mm anuales y el grado de nubosidad extremadamente alto, con humedad relativa entre 76-83%. La evaporación también es elevada, llegándose a obtener una evaporación de 0,03 mm/h (Aristeguieta & Ramia 1951; Vareschi 1955; Steyermark & Huber 1978).

Las plantas de esta zona incluyen principalmente individuos leñosos que no sobrepasan los 2,5 m de altura. La especie dominante en estos matorrales es el “incienso” *Libanothamnus nerifolius* (Sch.Bip. ex. Wedd.) Ernst (Asteraceae), que en sitios protegidos puede alcanzar 6 m de altura (Aristeguieta & Ramia 1951;

Steyermark & Huber 1978). Esta especie, conjuntamente con *Arcytophyllum nitidum* (Kunth) Schldtl. (Rubiaceae), *Monnina phytolaccaefolia* Kunth (Polygalaceae), *Castilleja fissifolia* L.f. (Scrophulariaceae), *Phytolacca icosandra* L. (Phytolaccaceae) y *Solanum americanum* Mill. (Solanaceae), fueron seleccionadas como objetos de estudio en vista del gran número de individuos disponibles y la cobertura uniforme que presentan en la fila del Naiguatá, a pesar de los cambios espaciales repentinos de microclima, suelo y exposición. En cada especie fueron estudiados aspectos de la biología floral, características de la red de visitantes florales y la capacidad de producir frutos y semillas en ausencia de polinizadores.

Biología floral

El sistema sexual (hermafrodita, monoico, dioico), tipo de unidad de polinización, color principal y adicional de las flores (brácteas, estambres llamativos), las dimensiones (diámetro externo, diámetro interno y largo), forma floral (Lepik 1977; Faegri & van der Pijl 1979) y la oferta de recompensas como néctar, polen o partes florales, fueron determinados en condiciones naturales de campo. Las unidades de polinización fueron caracterizadas de acuerdo a la organización de la inflorescencia y al comportamiento de los polinizadores. Cuando las flores formaban grupos densos y presentaban antesis relativamente sincrónica la inflorescencia fue considerada la unidad de polinización (Ramírez *et al.* 1990). Los colores de las flores fueron establecidos de acuerdo a las categorías propuestas por Ramírez *et al.* (1990): 1. Blanco, considerando flores blancas y blancas amarillentas; 2. Rojo-rosado, considerando flores rojas, rosadas y fucsia; 3. Pardo, considerando flores marrones; 4. Morado, considerando flores morado claro e intenso; 5. Amarillo; y 6. Verde. Las dimensiones fueron registradas para un total de 10 flores y/o inflorescencias por especie. El diámetro externo fue el promedio de dos medidas perpendiculares entre ápices opuestos de los pétalos. El diámetro interno fue el promedio de dos medidas perpendiculares de la sección interna de la flor. El largo de las flores tubulares representó la longitud floral. En el caso de las flores no tubulares, el largo floral representó la medida entre la base del receptáculo y la altura de los pétalos, estigma o estambres.

La relación P/O fue estimada para cada especie dividiendo el número promedio de granos de polen por flor entre el número promedio de óvulos por flor. El número de granos de polen por flor fue determinado utilizando el método descrito por Lloyd (1965). Para calcular el número de granos de polen por antera fueron suspendidas cinco anteras de diferentes flores (individuos) en tres preparaciones de lactofenol y glicerina 3:1. En cada preparación, el número de granos de polen fue cuantificado en tres alícuotas con un hemacitómetro en un microscopio óptico, y se determinó el número de granos de polen por antera como el promedio de las tres preparaciones. Finalmente, el número de granos de polen por flor fue calculado multiplicando el número de granos de polen por antera por el número promedio de anteras por flor, el cual se cuantificó en 100 yemas florales al igual que el número de óvulos por flor. En *Libanothamnus neriifolius* la relación P/O fue

expresada a nivel de inflorescencia, multiplicando el número de granos de polen por flor y de óvulos por flor, por el número promedio de flores masculinas y femeninas por capítulo, estos últimos determinados mediante conteo directo en 100 inflorescencias respectivamente. La relación polen/óvulo (P/O) refleja la probabilidad de que suficientes granos de polen se depositen en el estigma, por lo tanto, mientras más eficiente resulta la transferencia del polen, la relación P/O se hace menor (Cruden 1977). Así, valores P/O altos indican xenogamia y valores bajos autogamia (Cruden 1977), aunque una baja relación P/O también podría reflejar un comportamiento apomíctico.

Características de la red de visitantes florales

Los visitantes florales fueron registrados durante tres días en los cuales se realizaron tres períodos diarios de observación de 30 min por especie de planta entre las 9-10, 12-13 y 15-16 h. Los agentes fueron capturados con mallas de barrido en el momento de la visita floral y preservados para su posterior identificación. La abundancia de cada especie visitante fue considerada como el número de individuos observados por unidad de tiempo. La presencia de polen de la especie visitada, la abundancia cualitativa (escaso, disperso o abundante) y la posición de las cargas polínicas sobre el cuerpo del animal fue determinada para cada visitante floral. La designación de polinizador fue establecida de acuerdo con el comportamiento observado y corroborado cuando la posición de la carga de polen sobre el cuerpo del animal hacía contacto con el estigma de las flores.

Los niveles relativos de especificidad de polinizadores fueron estimados a través de dos índices (Ramírez 1988) que varían de 0 a 1 (valores altos indican alto grado de especificidad de transporte de polen), y describen los sistemas de polinización con base en el número de especies visitantes e independientemente de la abundancia de animales antófilos: 1) El índice de especificidad de polinizadores (IEP) expresa la capacidad de una especie 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 que frecuenta durante el período de observación; este índice es relativo al agente e independiente del transporte de polen. 2) El índice de polinización de la comunidad (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 $IPC = Na / \sum X_i$, donde Na = número total de especies de polinizadores registrados en la especie a, y X_i = número de especies de plantas visitadas por el polinizador i; este índice evalúa la proporción en la cual los polinizadores son compartidos. El primer índice estima la especificidad de polinizadores y agentes visitantes, mientras que el último evalúa la especificidad de los sistemas de polinización en las especies de plantas.

La proporción de las interacciones planta-animal fue calculada dividiendo el número de interacciones observadas (I) entre el número de interacciones posibles ($m \times n$), en donde m = 6 representa el número de especies de plantas estu-

diadas y n el número de especies de animales antófilos registrados. Este valor (C) es definido como la conectancia del sistema y constituye una medida similar a la ampliamente conocida conectancia de las cadenas tróficas (Jordano 1987). Valores altos de conectancia reflejan un sistema de polinización generalista y valores bajos una mayor proporción de interacciones especialistas.

Dependencia reproductiva de las especies de plantas por los polinizadores

Los efectos de la actividad de los polinizadores en la producción de frutos y semillas fueron estudiados a través de dos tratamientos: 1) Reproducción espontánea: para lo cual se aislaron alrededor de 50 yemas florales por especie (capítulos en *Libanothamnus neriifolius*), en un mínimo de diez individuos, con bolsas de material sintético hasta la producción de frutos y semillas. 2) Polinización natural: a partir del seguimiento de al menos 40 flores (o capítulos) en antesis en un mínimo de 10 individuos hasta la maduración de los frutos. En ambos casos fue cuantificado el número total de frutos y semillas producidas. La relación entre el número de frutos formados y el número inicial de flores marcadas representó la eficiencia de cada tratamiento. En el caso de *L. neriifolius*, el número de flores en cada tratamiento fue estimado multiplicando el número promedio de flores femeninas por capítulo por el número de capítulos en cada tratamiento. La producción de semillas por óvulo fue determinada dividiendo el número promedio de semillas producidas en cada tratamiento entre el número promedio de óvulos por prueba. El número de óvulos por prueba fue determinado multiplicando el número de flores bajo experimentación por el promedio de óvulos por flor. La comparación estadística entre la proporción de frutos y semillas producidos de manera espontánea con los producidos por polinización natural en cada especie fue realizada a través de una prueba χ^2 (chi-cuadrado); esto con el propósito de determinar la dependencia o no de agentes externos para la producción de frutos y semillas. La prueba exacta de Fisher fue utilizada en *Monnina phytolaccaefolia* debido a que la distribución de los datos no se ajustaba a un chi-cuadrado.

RESULTADOS

Biología floral

Con excepción de *Libanothamnus neriifolius*, especie monoica con flores agrupadas en capítulos densos, las flores de las especies estudiadas son hermafroditas y constituyen la unidad de polinización. Las flores presentan pequeñas dimensiones (< 1 cm), formas y colores variados, polen y/o néctar como recompensa (Tabla 1). La relación polen/óvulo es alta en las seis especies estudiadas. De acuerdo con el criterio de Cruden (1977), este índice cataloga a *Libanothamnus neriifolius* como xenógama obligada, y al resto de las especies como xenógamas facultativas, es decir, que pueden presentar reproducción espontánea en ausencia o en adición a la polinización cruzada (Tabla 2).

Tabla 1. Características morfológicas florales de las especies estudiadas en el Pico Naiguatá.

Especie	Sistema sexual	Unidad de polinización	Color	Recompensa	Dimensiones (cm)		Forma	
					Largo \bar{X}	Diámetro \bar{X}		
Asteraceae								
<i>Libanothamnus nerifolius</i> (Sch.Bip. ex. Wedd.) Ernst	Monoica	Inflorescencia	Blanco (flores del radio) y amarillo (flores del disco)	Polen y néctar	Infl. 0,37 Fl. 0,37	1,55 0,33	Pleomórfica Estereomórfica	Plato Tubular
Phytolaccaceae								
<i>Phytolacca icosandra</i> L.	Hermafrodita	Flor	Rosado	Polen y néctar	0,4	0,74	Pleomórfica	Plato
Polygalaceae								
<i>Momina phytolaccaefolia</i> Kunth	Hermafrodita	Flor	Morado	Néctar	ND	ND	Zigomórfica	Bandera
Rubiaceae								
<i>Arcytophyllum nitidum</i> (Kunth) Schltdl.	Hermafrodita	Flor	Blanco	Néctar	0,45	0,82	Estereomórfica	Tubular
Scrophulariaceae								
<i>Castilleja fissifolia</i> L.f.	Hermafrodita	Flor	Amarillo con brácteas rojas	Néctar	1,39	0,71	Zigomórfica	Garganta
Solanaceae								
<i>Solanum americanum</i> Mill.	Hermafrodita	Flor	Blanco con estambres amarillos	Polen	0,37	0,67	Pleomórfica	Plato

ND = no disponible

Tabla 2. Número de estambres por flor, granos de polen por antera y por flor, óvulos por flor y relación polen/óvulo (P/O) en las especies estudiadas.

Especie	Nº estambres por flor $\bar{X} \pm DE$	Nº granos de polen por antera \bar{X}	Nº granos de polen por flor \bar{X}	Nº óvulos por flor $\bar{X} \pm DE$	P/O
<i>Libanothamnus neriiifolius</i> *	5,0 \pm 0	462,5	2312,5 (111,7 granos de polen/Infl)	1,0 \pm 0 (11,1 óvulos/ Infl)	10 057,6
<i>Arcytophyllum nitidum</i>	4,0 \pm 0	2031,3	8125,0	18,1 \pm 1,8	446,6
<i>Castilleja fissifolia</i>	4,0 \pm 0	8537,5	34150,0	85,4 \pm 12,9	399,5
<i>Moninna phytolaccaefolia</i>	8,0 \pm 0	200,0	1600,0	1,0 \pm 0	1600,0
<i>Phytolacca icosandra</i>	13,1 \pm 1,9	737,5	9698,1	8,9 \pm 1,0	1078,7
<i>Solanum americanum</i>	5,0 \pm 0	10553,5	52767,8	48,6 \pm 9,7	1083,7

* \bar{X} Flores masculinas por inflorescencia = 48,32; \bar{X} Flores femeninas por inflorescencia = 11,11; DE = Desviación estándar

Características de la red de visitantes florales

Las flores de las especies estudiadas fueron visitadas por 14 especies de insectos pertenecientes a los órdenes Hymenoptera, Coleoptera, Diptera y Lepidoptera. Los visitantes florales más abundantes en cuanto al número de individuos capturados por unidad de tiempo fueron *Astylus* sp., *Caenohalictus* sp. 2 y *Caenohalictus* sp. 1; el resto de los insectos mostraron menor número de visitas (Tabla 3).

Tabla 3. Grupos taxonómicos de visitantes florales, abundancia de los agentes visitantes e índice de especificidad de polinizadores (IEP).

Orden Familia Especie	Especie de planta visitada*	Nº de individuos/hora	IEP
Hymenoptera			
Apidae			
<i>Bombus excellens</i> Smith	5	0,22	1
<i>Bombus hortulanus</i> Smith	1, 2, 3, 4, 5, 6	6,64	0,16
Vespidae			
<i>Polistes myersi</i> Bequard	1, 4, 5, 6	2,42	0,25
Halictidae			
<i>Auglochorini</i> sp.	1, 2	0,44	0,5
<i>Caenohalictus</i> sp. 1	1, 2, 3, 4	9,09	0,25
<i>Caenohalictus</i> sp. 2	1, 2, 3, 4	10,38	0,25

Tabla 3. Continuación.

Orden Familia Especie	Especie de planta visitada*	Nº de individuos/hora	IEP
Coleoptera			
Curculionidae			
<i>Lixus</i> sp.	1	1,33	1
Melyridae			
<i>Astylus</i> sp.	1, 2, 3, 4, 5, 6	11,76	0,16
Diptera			
NI sp. 1	1, 2, 4, 5, 6	5,09	0,2
NI sp. 2	3	0,22	1
NI sp. 3	1, 3	1,1	0,5
NI sp. 4	1, 2, 3, 6	1,76	0,25
NI sp. 5	2	0,22	1
Lepidoptera			
Nymphalidae			
<i>Vanessa braziliensis</i> Moore	2	0,22	1

* 1 *Libanothamnus neriifolius*, 2 *Arcytophyllum nitidum*, 3 *Castilleja fissifolia*, 4 *Monnina phytolaccaefolia*, 5 *Phytolacca icosandra*, 6 *Solanum americanum*. NI no identificado.

El número de visitas/hora fue mayor para *Libanothamnus neriifolius* (24,18), seguida por *Monnina phytolaccaefolia* (6,42), *Arcytophyllum nitidum* (6,36), *Phytolacca icosandra* (6,2), *Solanum americanum* (3,98) y *Castilleja fissifolia* (3,53). La mayoría de los insectos visitantes presentaron polen disperso, escaso o ausente; únicamente *Bombus hortulanus*, *Caenohalictus* sp. 2 y *Caenohalictus* sp. 1 presentaron abundante polen principalmente en abdomen y extremidades. Considerando sólo los agentes polinizadores, la tasa de visitas para cada especie fue 23,96 (*L. neriifolius*), 5,98 (*P. icosandra*), 5,54 (*M. phytolaccaefolia*), 3,32 (*S. americanum*), 2,87 (*C. fissifolia*) y 1,06 (*A. nitidum*) (Tabla 4).

Los agentes visitantes mostraron en su mayoría baja especificidad por las especies de plantas (IEP) (Tabla 3). Del mismo modo, las plantas mostraron baja especificidad en sus sistemas de polinización. El índice de polinización de la comunidad (IPC) varió desde 0,20 hasta 0,33 (Tabla 4). La escasez de cargas de polen en los insectos visitantes y los bajos niveles de especificidad de plantas y animales resultaron en una elevada proporción de interacciones débiles (Conectancia = 0,51); esto refleja un sistema de polinización generalista con polinizadores compartidos (Fig. 1).

Dependencia reproductiva de las especies de plantas por los polinizadores

Las pruebas de reproducción espontánea indicaron que *Libanothamnus neriifolius*, *Monnina phytolaccaefolia*, *Solanum americanum*, *Arcytophyllum niti-*

Tabla 4. Frecuencia de visitas, características de las cargas de polen y función de los visitantes florales registrados en las especies estudiadas.

Especies de plantas	Visitantes florales	Nº de visitas/h	Polen		Función	IPC
			Cantidad	Lugar de transporte		
<i>Libanothamnus neriifolius</i> (Asteraceae)	<i>Caenohalictus</i> sp. 2	8,88	D	Ex, Do, Ve	P	
	<i>Asylus</i> sp.	6,00	A	Ex, Ve, Pb	P	
	<i>Caenohalictus</i> sp. 1	4,44	A	Ex, Ve	P	
	Díptero NI sp. 1	1,55	D	Ve	P	
	<i>Lixus</i> sp.	1,33	E	Ex	P	
	<i>Bombus hortulanus</i> Smith	0,66	A	Do, Ex, Pb, Ve	P	0,28
	<i>Polistes myersi</i> Bequaard	0,66	E	Pb	P	
	<i>Auglochorini</i> sp.	0,22	D	Ve	P	
	Díptero NI sp. 3	0,22	D	Ve	P	
	Díptero NI sp. 4	0,22	—	—	V	
	<i>Caenohalictus</i> sp. 1	1,77	—	—	V	
	Díptero NI sp. 1	1,77	—	—	V	
	Díptero NI sp. 3	0,66	—	—	V	
	<i>Asylus</i> sp.	0,44	—	—	V	
	<i>Caenohalictus</i> sp. 2	0,40	A	Ex, Ve	P	
<i>Arcytophyllum nitidum</i> (Rubiaceae)	<i>Bombus hortulanus</i> Smith	0,22	—	—	V	0,33
	<i>Polistes myersi</i> Bequaard	0,22	D	Pb	P	
	<i>Auglochorini</i> sp.	0,22	E	Ve	P	
	Díptero NI sp. 4	0,22	—	—	V	
	Díptero NI sp. 5	0,22	—	—	V	
	<i>Vanessa braziliensis</i> Moore	0,22	D	Pb	P	
	<i>Caenohalictus</i> sp. 1	1,11	A	Ex, Ve	P	
	<i>Caenohalictus</i> sp. 2	0,66	A	Ex, Ve	P	
	<i>Bombus hortulanus</i> Smith	0,44	A	Ex	P	
	<i>Asylus</i> sp.	0,44	E	Ve	P	0,29
<i>Castilleja fissifolia</i> (Scrophulariaceae)						

Tabla 4. Continuación.

Especies de plantas	Visitantes florales	N° de visitas/h	Polen		Función	IPC
			Cantidad	Lugar de transporte		
<i>Monnina phytolaccaefolia</i> (Polygalaceae)	Diptero NI sp. 1	0,22	—	—	V	
	Diptero NI sp. 2	0,22	—	—	V	
	Diptero NI sp. 3	0,22	A	Ex, Ve	P	
	Diptero NI sp. 4	0,22	—	—	V	
	<i>Astylus</i> sp.	2	D	Ve	P	
	<i>Caenohalictus</i> sp. 1	1,55	A	Ex, Ve	P	
	Diptero NI sp. 1	1,11	E	Ex, Ve	P	
	<i>Polistes myersi</i> Bequaard	0,66	—	—	V	0,22
	<i>Bombus hortulanus</i> Smith	0,44	A	Ex, Ve	P	
	<i>Caenohalictus</i> sp. 2	0,44	D	Ex, Ve	P	
<i>Phytolacca icosandra</i> (Phytolaccaceae)	Diptero NI sp. 4	0,22	—	—	V	
	<i>Astylus</i> sp.	2,66	D	Ex, Pb, Ve	P	
	<i>Bombus hortulanus</i> Smith	2,44	A	Ex, Ve	P	
	Diptero NI sp. 4	0,44	D	Ex	P	
	<i>Bombus excellens</i> Smith	0,22	E	Pb	P	0,20
	<i>Caenohalictus</i> sp. 1	0,22	—	—	V	
	<i>Polistes myersi</i> Bequaard	0,22	D	Ve	P	
	Diptero NI sp. 1	0,22	—	—	V	
	<i>Bombus hortulanus</i> Smith	2,44	A	Ex	P	
	<i>Polistes myersi</i> Bequaard	0,66	E	Ex, Pb	P	
<i>Solanum americanum</i> (Solanaceae)	Diptero NI sp. 4	0,44	—	—	V	0,21
	<i>Astylus</i> sp.	0,22	E	Pb	P	
	Diptero NI sp. 1	0,22	—	—	V	

A = abundante, E = escaso, D = disperso, NI = no identificado, C = cabeza, Pb = probóscide, Ve = ventral, Do = dorsal, Ex = extremidades, V = visitante, P = polinizador, IPC = Índice de polinización de la comunidad.

dum y *Castilleja fissifolia* son significativamente dependientes de la actividad de los polinizadores para producir frutos y semillas (Tabla 5). Aunque *A. nitidum*, *C. fissifolia* y *Phytolacca icosandra* presentaron ciertos niveles de reproducción espontánea, *P. icosandra* fue la única especie que no mostró diferencias estadísticamente significativas entre la proporción de frutos producidos en presencia y ausencia de los polinizadores. De acuerdo con estos resultados la producción de frutos en *P. icosandra* puede ocurrir independientemente de la actividad de los polinizadores, aun cuando la intervención de estos agentes aumentó significativamente la producción de semillas en esta especie (Tabla 5).

<i>Libanothamnus neriifolius</i>														
<i>Arcytophyllum nitidum</i>														
<i>Castilleja fissifolia</i>														
<i>Monnina phytolaccaefolia</i>														
<i>Phytolacca icosandra</i>														
<i>Solanum americanum</i>														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14

Fig. 1. Matriz de interacción planta-animal. Los números en las columnas representan las especies de animales antófilos: 1 *Astylus* sp.; 2 *Bombus hortulanus*; 3 *Polistes myersi*; 4 NI sp. 1; 5 NI sp. 4; 6 *Caenohalictus* sp. 1; 7 *Caenohalictus* sp. 2; 8 NI sp. 3; 9 *Auglochorini* sp.; 10 *Lixus* sp.; 11 *Vanessa braziliensis*; 12 NI sp. 5; 13 NI sp. 2; 14 *Bombus excellens*. NI = No identificado.

Tabla 5. Producción de frutos por flor y semillas por óvulo mediante polinización natural y reproducción espontánea en las especies estudiadas.

Especie	Producción de frutos					Producción de semillas				
	Natural		Espontánea			Natural		Espontánea		
	Nº flores	N (%) frutos producidos	Nº flores	N (%) frutos producidos	χ^2	Nº óvulos	Nº (%) semillas producidas	Nº óvulos	Nº (%) semillas producidas	χ^2
<i>Libanohammus nerifolius</i>	1099	830 (75,52)	110	0 (0)	79,82 $p = 0,000$	1099	639 (58,15)	110	0 (0)	61,82 $p = 0,0000$
<i>Arcytophyllum nitidum</i>	41	30 (73,15)	33	3 (9,09)	12,89 $p = 0,0003$	746	312 (41,95)	600	22 (3,66)	166,25 $p = 0,000$
<i>Castilleja fissifolia</i>	42	31 (73,80)	34	7 (20,58)	7,62 $p = 0,0058$	3590	1363 (37,97)	2916	297 (10,18)	401,86 $p = 0,000$
<i>Monina phytolaccaefolia</i>	49	15 (30,61)	14	0 (0)	4,06 $p = 0,0439$	49	15 (30,61)	14	0 (0)	4,06 $p = 0,0439$
					Fisher					Fisher
<i>Phytolacca icosandra</i>	61	57 (93,44)	24	21 (87,5)	$p = 0,0365$	548	474 (86,37)	216	138 (63,94)	$p = 0,0365$
<i>Solanum americanum</i>	46	35 (76,08)	38	0 (0)	0,04 $p = 0,8515$	2239	1279 (57,11)	1850	0 (0)	5,82 $p = 0,0158$
					23,26 $p = 0,0000$					882,66 $p = 0,0000$

DISCUSIÓN

La actividad de los polinizadores tiene un papel determinante en la reproducción de las especies estudiadas en el Pico Naiguatá, situación que contraria de manera general la hipótesis que predice la aparición de sistemas de reproducción espontánea en especies de plantas de alta montaña. La tasa de visitas por hora registrada en este trabajo para cada especie estudiada fue mucho mayor que el promedio reportado en comunidades ubicadas a menores altitudes en Estados Unidos (1,32) (McCall & Primack 1992), Australia (0,87) (Inouye & Pyke (1988), Noruega (0,51) (Totland 1993) y Chile (0,41) (Arroyo *et al.* 1985), incluso fue mayor que la tasa de visitas señalada por Berry & Calvo (1989) para *Libanothamnus neriifolius* (1,18) en una localidad ubicada a 2200 m snm en la Cordillera de la Costa en Venezuela. Los largos periodos de floración y la alta densidad que presentan estas especies en el subpáramo del Pico Naiguatá (Aristeguieta & Ramia 1951) deben estar determinado la abundancia de insectos antófilos en esta comunidad, especialmente de abejas, ya que éstas presentan largos ciclos de vida y demandan grandes cantidades de energía (Arroyo *et al.* 1982).

La importancia de las abejas como polinizadoras de especies de alta montaña ha sido previamente reconocida por Berry & Calvo (1989), Dupont *et al.* (2003) y Freitas & Sazima (2006). Berry & Calvo (1989) señalaron a las abejas grandes (*Bombus* spp.) como los principales polinizadores de *Libanothamnus neriifolius* en la Cordillera de la Costa en Venezuela y atribuyeron la abundancia de estos insectos a la ventaja adaptativa que presentan para regular la pérdida de calor más efectivamente que abejas pequeñas y otros tipos de insectos. Además, la estabilidad de las condiciones climáticas en el trópico permite a las abejas permanecer activas durante todo el año (Freitas & Sazima 2006). De aquí, las diferencias encontradas con las comunidades templadas estudiadas por Arroyo *et al.* (1982), Inouye & Pyke (1988), McCall & Primack (1992) y Totland (1993), las cuales presentan largos periodos de invierno y en consecuencia redes de visitantes florales compuestas principalmente por dípteros y lepidópteros.

La efectividad de las abejas del género *Bombus* como agentes polinizadores radica en su capacidad para depositar una cantidad significativamente mayor de polen por visita que otros tipos de polinizadores (Berry & Calvo 1989; Bingham & Orthner 1998). Esta ventaja puede optimizar la producción natural de frutos y semillas en las especies visitadas reduciendo así las presiones de selección para la aparición de sistemas de reproducción espontánea. De hecho, las características morfológicas florales de las especies estudiadas promueven la polinización cruzada y favorecen en gran medida la atracción de abejas. La presencia de colores brillantes (amarillo y morado) en *Libanothamnus neriifolius*, *Castilleja fissifolia*, *Monnina phytolaccaefolia* y *Solanum americanum*, el patrón zigomórfico de *M. phytolaccaefolia* y *C. fissifolia*, y la oferta de polen y néctar como recompensa, constituyen adaptaciones que propician las visitas por parte de estos agentes (Fægri & van der Pijl 1979; McCall & Primack 1992; Totland 1993), aunque en *C.*

fissifolia los atributos florales también corresponden con un síndrome de polinización ornitófilo (Faegri & van der Pijl 1979).

La presencia de formas florales abiertas (plato o tazón) en *Libanothamnus neriifolius*, *Solanum americanum* y *Phytolacca icosandra* constituye otra adaptación dirigida a aumentar las posibilidades de polinización cruzada. Sin embargo, este tipo floral, más allá de ajustarse a un grupo específico de agentes polinizadores, promueve la visita de un conjunto variado de polinizadores generalistas. La mayor accesibilidad que presentan las flores con periantos abiertos, en comparación con formas florales más complejas, como por ejemplo las flores tubulares, ha sido previamente señalada e interpretada como una adaptación a la polinización por dípteros e insectos poco especializados (Faegri & van der Pijl 1979; McCall & Primack 1992; Totland 1993).

Otras adaptaciones florales que promueven la polinización cruzada en el caso de *Libanothamnus neriifolius* incluyen monoecia, autoincompatibilidad genética y longevidad floral (Berry & Calvo 1989). En este sentido, la separación de las funciones sexuales y la presencia de sistemas de autoincompatibilidad en esta especie eliminan las posibilidades de autogamia y geitonogamia (Berry & Calvo 1989). La producción de flores unisexuales también favorece la relación fruto/flor por el ajuste en el número de flores masculinas y femeninas (Sutherland & Delph 1984; Sutherland 1986). Los largos periodos de receptividad estigmática (5 días) y dispersión de polen (1-3 días) de las flores femeninas y masculinas, la prolongada longevidad de los capítulos que puede alcanzar varias semanas (Berry & Calvo 1989), y la elevada relación polen/óvulo de *L. neriifolius*, interactúan entre sí para maximizar la aptitud masculina y compensar el carácter politrópico de los polinizadores en este tipo de hábitats.

Entre los factores que pueden estar determinando la elevada conectancia que presenta esta sub-red de polinización en comparación con otras comunidades de alta montaña en Nueva Zelanda ($C = 0,06$) (Primack 1983), Chile ($C = 0,07$) (Arroyo *et al.* 1982), Argentina ($C = 0,08$) (Medan *et al.* 2002), Australia ($C = 0,08$) (Inouye & Pyke 1988) y Tenerife ($C = 0,26$) (Dupont *et al.* 2003), pueden mencionarse la estructura de la vegetación (Parrish & Bazzaz 1979) y el estado sucesional de la comunidad (Ramírez 2004 a, b). Según Vareschi (1955), la región por encima de 2200-2300 m snm de la Silla de Caracas y del Pico Naiguatá está representada por un tipo de vegetación relativamente reciente e inmaduro que se encuentra en plena fase de desarrollo y evolución hacia comunidades estables y más específicamente seleccionadas. Sus estudios detallados sobre la dinámica y sucesión de la vegetación en esta zona, junto con el análisis del polen depositado en las turberas del Pico Naiguatá, evidencian que originalmente la vegetación de subpáramo estaba limitada a las cumbres rocosas y cuevas más abiertas, y que como resultado de un concomitante proceso de desecamiento climático y de sucesivas intervenciones antrópicas, estas comunidades fueron reemplazando gradualmente la vegetación selvática adyacente a dichas cumbres. De aquí, el bajo número de especies de plantas que presenta esta comunidad (Aristeguieta & Ra-

mia 1951; Steyermark & Huber 1978) y la elevada proporción de interacciones débiles que ocurren entre éstas y la fauna antófila.

La baja especificidad en los sistemas de polinización de las especies estudiadas en el subpáramo de Naiguatá puede ser considerada una ventaja adaptativa, ya que aunque las plantas utilizan varias especies polinizadoras a menores niveles de interdependencia y los visitantes florales explotan un grupo variado de especies de plantas, no disminuye la efectividad del sistema de polinización. Al contrario, aún si los visitantes florales transportan pocas cargas de polen, la eficiencia del sistema de polinización puede mantenerse si su actividad es efectiva (Ramírez 1992). Esto representa una mejor adaptación reproductiva, ya que las interacciones altamente especializadas entre plantas y animales pueden ser refractarias al cambio evolutivo y susceptible a eventos estocásticos (Levin 1970). La condición polifilica y politrópica de las plantas y animales antófilos en esta comunidad genera entonces una situación de beneficio a nivel comunitario, debido a que se garantiza el éxito reproductivo a través del tiempo mediante el uso de múltiples vectores del polen por las especies de plantas y varias fuentes de alimento para las especies polinizadoras.

La presencia de altos niveles de reproducción espontánea en *Phytolacca icosandra* también puede relacionarse con el estado sucesional de la comunidad (Cruden 1977) y con el factor altitudinal (Arroyo *et al.* 1982). De acuerdo con el criterio de Cruden (1977), las plantas de estados sucesionales tempranos tienden a ser principalmente autógamas facultativas o xenógamas facultativas. La misma tendencia ha sido reportada para comunidades de alta montaña (Arroyo *et al.* 1982; Berry & Calvo 1989; Medan *et al.* 2002). Las condiciones de aislamiento geográfico que disminuyen las posibilidades de flujo génico, la presencia de polinizadores poco especializados, y la presencia de sistemas de autocompatibilidad y/o apomixis pueden estar promoviendo la reproducción espontánea en esta especie (Arroyo *et al.* 1982; Berry & Calvo 1989; Medan *et al.* 2002). No obstante, las características morfológicas florales de *P. icosandra* favorecen principalmente la xenogamia, al igual que ocurre en el resto de las especies estudiadas, y mantienen la producción espontánea de frutos y semillas como un mecanismo de seguridad que actúa en ausencia o en adición a la polinización cruzada (Cruden 1977).

Los datos obtenidos en el presente trabajo sugieren que los polinizadores tienen un papel fundamental en la producción de frutos y semillas de *Libanothamnus neriifolius*, *Moninna phytolaccaefolia*, *Arcytophyllum nitidum*, *Castilleja fissifolia*, *Solanum americanum*, e incluso de *Phytolacca icosandra*, que aunque presenta mecanismos alternativos para la polinización cruzada, depende significativamente de la actividad de los visitantes florales para una producción de semillas más eficiente.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a G.C. Eickwort (†), J. Clavijo y J.M. Carpenter por

la identificación de las abejas, mariposas y avispas; a B. Vera, R. Urich, J. Grande y a tres árbitros anónimos por sus valiosos comentarios y sugerencias durante la elaboración de este manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Aristeguieta, L. & M. Ramia. 1951. Vegetación del Pico de Naiquatá. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 14: 31-52.
- Arroyo, M., J. Armesto & C. Villagrán. 1981. Plant phenological patterns in the high Andean cordillera in Central Chile. *J. Ecol.* 69: 205-223.
- Arroyo, M., R. Primack & J. Armesto. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *Amer. J. Bot.* 69: 82-97.
- Arroyo, M., J. Armesto & R. Primack. 1985. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile II. Effects of temperate on visitation rates and pollination possibilities. *Pl. Syst. Evol.* 149: 187-203.
- Berry, P. & R. Calvo. 1989. Wind pollination, self-incompatibility, and altitudinal shifts in pollination systems in the high Andean genus *Espeletia* (Asteraceae). *Amer. J. Bot.* 76(11): 1602-1614.
- Bingham, R. & A. Orthner. 1998. Efficient pollination of alpine plants. *Nature* 391: 238-239.
- Brunet, J. 1992. Sex allocation in hermaphroditic plants. *Trends Ecol. Evol.* 7: 79-84.
- Charlesworth, D. & B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *A. Rev. Ecol. Syst.* 18, 237-268.
- Charnov, E. 1979. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 76: 2480-2484.
- Cruden, R. 1972. Pollinators in high elevation ecosystems: Relative effectiveness of birds and bees. *Science* 176: 1439-1440.
- Cruden, R. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- Dupont, Y., D. Hansen & J. Olesen. 2003. Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. *Ecography* 26: 301-310.
- Faegri, K. & L. van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, New York.
- Freitas, L. & M. Sazima. 2006. Pollination biology in a tropical high-altitude grassland in Brazil: Interactions at the community level. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 93: 465-516.
- Inouye, D. & G. Pyke. 1988. Pollination biology in the snowy mountains of Australia: comparisons with montane Colorado, USA. *Austral. J. Ecol.* 13: 191-210.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dis-

- persal: connectance, dependence, and coevolution. *Amer. Naturalist* 129: 657-677.
- Leppik, E. 1977. *Floral evolution in relation to pollination ecology*. Today & Tomorrow's Printers and Publishers, New Delhi.
- Levin, S.A. 1970. Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *Amer. Naturalist* 104: 413-423.
- Lloyd, D. 1965. Evolution of self compatibility and racial differentiation in *Leavenworthia* (Cruciferae). *Contr. Gray Herb.* 195: 3-134.
- Makrodimos, N., G. Blionis, N. Krigas & D. Vokou. 2008. Flower morphology, phenology and visitor patterns in an alpine community on Mt. Olympos, Greece. *Flora* 203: 449-468.
- McCall, C. & R. Primack. 1992. Influence of flower characteristics, weather, time of day, and season on insect visitation rates in three plant communities. *Amer. J. Bot.* 79: 434-442.
- Medan, D., N. Montaldo, M. Devoto, A. Mantese, V. Vasellati, G. Roitman & N. Bartoloni. 2002. Plant-pollinator relationships at two altitudes in the Andes of Mendoza, Argentina. *Artic, Antartic, and Alpine research* 34(3): 233-241.
- Parrish, J. & F. Bazzaz. 1979. Difference in pollination niche relationship in early and late successional plant communities. *Ecology* 60(3): 597-610.
- Pojar, J. 1974. Reproductive dynamics of four plant communities of southwestern British Columbia. *Canad. J. Bot.* 52: 1819-1834.
- Primack, R.B. 1983. Insect pollination in the New Zealand mountain flora. *New Zealand J. Bot.* 21: 317-333.
- Ramírez, N. 1988. Cómo evaluar el sistema de polinización a nivel comunitario. *Acta Ci. Venez.* 39: 304-305.
- Ramírez, N. 1992. Especificidad de los sistemas de polinización en una comunidad arbustiva de la Guayana Venezolana. *Ecotropicos* 5: 1-19.
- Ramírez, N. 2004a. Pollination specialization and time of pollination on a tropical Venezuelan plain: variations in time and space. *Bot. J. Linn. Soc.* 145: 1-16.
- Ramírez, N. 2004b. Ecology of pollination in a tropical Venezuelan savanna. *Pl. Ecol.* 173: 171-189.
- Ramírez, N. & P. Berry. 1993. Producción y costo de frutos y semillas relacionados a los tipos morfológicos de frutos, unidad de dispersión y síndromes de dispersión. *Ecotropicos* 6(1): 43-61.
- Ramírez, N. & Y. Brito. 1990. Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan llanos. *Amer. J. Bot.* 77(19): 1260-1271.
- Ramírez, N., C. Gil, O. Hokche, A. Seres & Y. Brito. 1990. Biología floral de una comunidad arbustiva tropical en la Guayana Venezolana. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 383-397.
- Squeo, F., J. Cepeda, N. Olivares & M. Arroyo. 2006. Interacciones ecológicas en la alta montaña del Valle del Elqui. In: Cepeda, P. (ed.). *Geoecología*

- de los Andes desérticos. *La Alta Montaña del Valle del Elqui*, pp. 69-103. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena. Chile.
- Steyermark, J. & O. Huber. 1978. *Flora del Ávila*. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Vollmer Foundation. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables.
- Stone, J. & E. Jenkins. 2008. Pollinator abundance and pollen limitation of a Solanaceous shrub at premontane and lower montane sites. *Biotropica* 40(1): 55-61.
- Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: What controls fruit-flower ratios in plants?. *Evolution* 40(1): 117-128.
- Sutherland, S. & L.F. Delph. 1984. On the importance of male fitness in plants: Patterns of fruit-set. *Ecology* 65: 1093-1104.
- Torres-Díaz, C., L. Cavieres, C. Muñoz-Ramírez & M. Arroyo. 2007. Consecuencias de las variaciones microclimáticas sobre la visita de insectos polinizadores en dos especies de *Chaetanthera* (Asteraceae) en los Andes de Chile central. *Revista Chilena Hist. Nat.* 80: 455-468.
- Totland, O. 1993. Pollination in alpine Norway; flowering phenology, insect visitors, and visitation rates in two plant communities. *Canad. J. Bot.* 71: 1072-1079.
- Vareschi, V. 1955. Monografías geobotánicas de Venezuela I. Rasgos geobotánicos sobre el Pico de Naiguatá. *Acta Ci. Venez.* 6 (5/6): 180-201.
- Yumoto, T. 1986. The ecological pollination syndromes of insect pollinated plants in an alpine meadow. *Ecol. Res.* 1: 83-95.

