



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA  
LABORATORIO DE ECOLOGÍA ANIMAL 'A'



Laboratorio de  
Ecología Animal A



## **Polinización y robo de néctar de *Echeveria bicolor* (Kunth) E. Walther (Crassulaceae) en los páramos de Mérida, Venezuela.**

Trabajo Especial de Grado presentado ante la Ilustre Universidad de Los Andes como requisito final para optar al Título de Licenciado en Biología.

Br. Libardo Lugo

Tutor: Pascual J. Soriano  
Cotutora: Roxibell Pelayo

MÉRIDA, ABRIL 2016



INFORME DEL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES PARA CONSIDERAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO DEL BACHILLER

**LIBARDO ANTONIO LUGO MORENO**

En Mérida a los 29 días del mes de Marzo del año 2016, a las 03:30 p.m. se reunieron los Profesores: Pascual Soriano (tutor), Carlos García Núñez y Jesús Molinari, de la Facultad de Ciencias, miembros del jurado nombrado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, para revisar el Trabajo Especial de Grado, que sobre el tema: "Polinización y robo de néctar de *Echeveria bicolor* (Kunth) E. Walther (Crassulaceae) en los páramos de Mérida, Venezuela", presentó el Bachiller: Libardo Antonio Lugo Moreno, titular de la Cédula de Identidad N° V019884883, para optar al título de:

**LICENCIADO EN BIOLOGÍA**

en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes. Acto seguido se procedió a oír la exposición que sobre el tema arriba mencionado realizó el Bachiller: Libardo Antonio Lugo Moreno.

Después del correspondiente interrogatorio, el Jurado procedió a deliberar sobre la calificación del trabajo sometido a su consideración.

Finalmente el Jurado lo declaró APROBADO con la Calificación de VEINTE (20) PUNTOS. Y recomendado para su publicación.

Prof. Pascual Soriano  
Tutor



Prof. Carlos García Núñez.

Prof. Jesús Molinari.

NOTA: La Profesora Roxibell Pelayo fue co-tutora de este trabajo especial de grado

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA  
LABORATORIO DE ECOLOGÍA ANIMAL 'A'



Laboratorio de  
Ecología Animal A



## **Polinización y robo de néctar de *Echeveria bicolor* (Kunth) E. Walther (Crassulaceae) en los páramos de Mérida, Venezuela.**

Trabajo Especial de Grado presentado ante la Ilustre Universidad de Los Andes como requisito final para optar al Título de Licenciado en Biología.

Br. Libardo Lugo

Tutor: Pascual J. Soriano  
Cotutora: Roxibell Pelayo

MÉRIDA, ABRIL 2016

A mis padres, Flor y Libardo,  
A mis hermanas, Sandra y Pilar,  
Y a mi gran estrella del norte.

## AGRADECIMIENTOS

A mis padres y hermanas, porque su apoyo siempre me motiva a dar lo mejor de mí.

A mis tutores y amigos, Pascual Soriano y Roxibell Pelayo, por su incondicional apoyo y motivación durante gran parte de la carrera y más aún durante la tesis.

A los profesores Carlos García y Jesús Molinari, ya que sus valiosas críticas y sugerencias me han ayudado a hacer de éste un mejor trabajo.

Al Laboratorio de Ecología Animal 'A' y al Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas por permitirme trabajar en sus instalaciones.

A los miembros del Colectivo Piedra de Mubay, quienes durante mi trabajo de campo me regalaron una acogedora estadía entre las piedras de Mixteque.

A Carlos Dávila y Ana Elda Gil, quienes hicieron más agradable mi vida entre las piedras.

A Gustavo Fermín, por su paciencia, ofrecerme buenas ideas cuando más las necesitaba y permitirme trabajar en las instalaciones del Laboratorio del Instituto Jardín Botánico.

A Lirey Ramírez, por su grandiosa ayuda al momento de usar algunos programas de computadora.

A los profesores Anairamiz Aranguren, Mayanín Rodríguez y Dimas Acevedo por sus aportes y sugerencias para mejorar este trabajo.

A Gabriela Paredes, porque has sido una muy buena amiga y porque me acompañaste en el campo durante la semana más dura de trabajo.

A mis amigos, Andrés Castro, Marysol García, Yessica Pineda, María Mora, Cherry Rojas, Yermana Duque, Moises Escalona, Silva Perdomo, Xiomar Bustos, José Hoyos, Miguel Barbosa, Andrés León, Alejandro Biganzoli y otros, quienes me enseñaron, apoyaron y alegraron mis días durante la carrera.

A Sioly Márquez, por su gran labor en el departamento de biología.

Y por supuesto a Daniel.

## ÍNDICE DE CONTENIDO

ÍNDICE DE FIGURAS .....	III
ÍNDICE DE TABLAS .....	III
RESUMEN .....	1
ABSTRACT .....	1
INTRODUCCIÓN .....	2
HIPÓTESIS .....	5
OBJETIVOS .....	5
General: .....	5
Específicos: .....	5
MATERIALES Y METODOS .....	6
Descripción de la especie de estudio: .....	6
Área de estudio: .....	6
Metodología: .....	9
Patrón de producción de flores en las inflorescencias .....	9
Descripción del periodo de antesis .....	9
Evaluación del síndrome de polinización: Anatomía y morfología floral.....	9
Patrón de producción de néctar .....	9
Relación entre la producción y la concentración de néctar. ....	10
Visitantes Florales. ....	10
Relación entre la frecuencia de visitas y la producción de néctar. ....	11
Biología reproductiva. ....	11
Efecto de los robadores de néctar en la producción de frutos y semillas .....	12
Caracterización del hábitat .....	12
RESULTADOS .....	13
Patrón de producción de flores en las inflorescencias .....	13
Descripción del periodo de antesis .....	13
Evaluación del síndrome de polinización: anatomía y morfología floral .....	14
Patrón de producción de néctar .....	15
Relación entre la producción y concentración del néctar .....	17
Visitantes florales.....	17
Relación entre la frecuencia de visitas y el patrón de producción de néctar .....	18
Biología reproductiva.....	19
Efecto de los robadores de néctar en la producción de frutos y semillas.....	21
Caracterización del hábitat.....	22
DISCUSIÓN DE RESULTADOS .....	24
Patrón de producción de flores en las inflorescencias .....	24
Descripción del periodo de antesis .....	24
Evaluación del síndrome de polinización .....	25
Patrón de producción de néctar .....	25
Relación entre la producción y concentración del néctar .....	26
Visitantes florales.....	26
Relación entre la frecuencia de visitas y el patrón de producción de néctar .....	27
Biología reproductiva.....	27

Efecto de los robadores de néctar en la producción de frutos y semillas.....	28
Caracterización del hábitat.....	28
CONCLUSIONES.....	29
RECOMENDACIONES .....	29
BIBLIOGRAFÍA.....	30

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. <i>Echeveria bicolor</i> A.- Vista general de la planta con su inflorescencia. B.- detalle de las flores. ....	4
Figura 2. Climadiagrama de Mucubají.....	7
Figura 3. Climadiagrama de Mixteque.....	8
Figura 4. Flor de <i>Echeveria bicolor</i> donde se distinguen las cicatrices causadas por el robo de néctar. ....	13
Figura 5. Esquema antómico de la flor de <i>Echeveria bicolor</i> donde se muestran las medidas realizadas: .....	14
Figura 6. Volumen de néctar producido durante cada día de antesis de las flores de <i>Echeveria bicolor</i> . ....	16
Figura 7. Patrón de producción y concentración diario del néctar de flores de <i>Echeveria bicolor</i> que se encontraban entre el tercer y cuarto día de antesis. ....	16
Figura 8. Curvas de acumulación y rarefacción de especies de aves visitantes de flores de <i>Echeveria bicolor</i> .....	18
Figura 9. Patrón de frecuencia de visitas y de producción diario del néctar de flores de <i>Echeveria bicolor</i> que se encontraban entre el tercer y cuarto día de antesis. ....	19
Figura 10. Detalle de flor abortada, señalada por la flecha, resultante del tratamiento de agamosperma. ....	20
Figura 11. Crecimiento de nuevas plantas, señaladas por flechas, a partir del rizoma de un individuo. ....	21
Figura 12. Diferencias morfológicas de dos individuos de <i>E. bicolor</i> desarrollados sobre diferentes sustratos, a la izquierda el sustrato materia orgánica y a la derecha el sustrato es roca. ....	21

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Caracteres representativos de partes de la flor que se encuentran esquematizados en la Figura 5, partes de la flor que representa los caracteres, promedio de la medida de cada parte de la flor y su respectiva desviación estándar. ....	15
Tabla 2. Valores de los residuales estandarizados de las especies de aves cuando realizaron visitas legítimas e ilegítimas. ....	18
Tabla 3. Promedio del número semillas producidas, porcentaje de fecundación, máximo numero de semillas y el mínimo numero de semillas producidas en los tratamientos de polinización de autogamia, xenogamia y control, realizados en flores de <i>Echeveria bicolor</i> . ....	20
Tabla 4. Porcentaje de individuos de <i>Echeveria bicolor</i> que se encontraban establecidos junto a individuos de otras especies vegetales.....	22
Tabla 5. Valores de los residuales estandarizados para las especies cercanas a <i>Echeveria bicolor</i> , cuando se encontraba sobre un sustrato rocoso y sobre un sustrato orgánico.....	23

## RESUMEN

En el sistema planta-polinizador se generan procesos coevolutivos que permiten optimizar las interacciones entre sus componentes; las flores de la crasulácea *Echeveria bicolor* poseen atributos que concuerdan con las descritas para una evolución conjunta con colibríes de pico corto. El objetivo de este estudio fue evaluar en el Páramo Andino algunos aspectos de la ecología de la polinización de *E. bicolor* y el efecto de los robadores de néctar. Encontramos que hay cuatro especies de aves asociadas a las flores de *E. bicolor*, de las cuales tres son colibríes, y la otra, un ave robadora de néctar. Entre los colibríes visitantes, calificamos a *M. tyrianthina* como el polinizador principal, debido a que es el único con pico corto, lo cual le permite visitar las flores y transportar el polen con comodidad; además, fue la especie que realizó el mayor número de visitas (>93%). Las flores de *E. bicolor*, a pesar de ser hermafroditas y autocompatibles, exhiben mecanismos que promueven la fecundación cruzada, tales como, asincronía en la maduración de los órganos reproductivos (herkogamia temporal) y abundante producción de néctar; además, los robadores no comprometen la reproducción de la especie ya que no destruyen las estructuras reproductivas de la planta.

## ABSTRACT

In the plant-pollinator system, coevolutionary processes that could optimize the interactions between its components are generated; flowers of *Echeveria bicolor* have attributes that match to those described for a concerted evolution with short-beaked hummingbirds. The aim of this study was to evaluate in the Andean Paramo some aspects of the pollination ecology of *E. bicolor* and the effect of nectar robbers. We found that there are four species of birds associated with *E. bicolor*'s flowers, three of which are hummingbirds, and the other one, a nectar-stealing bird; among visitor hummingbirds, we qualify *M. tyrianthina* as the main pollinator because it is the only one with a short beak, which allows it visiting flowers and carrying pollen comfortably; it also was the species that made the most visits (> 93%). *E. bicolor* flowers, despite being hermaphroditic and self-compatible, exhibit mechanisms that promote cross-pollination, such as asynchrony in maturation of the reproductive organs (temporary herkogamy) and abundant nectar production; we also found that nectar robbers do not compromise reproduction of the species since they do not destroy the plant's reproductive structures.

## INTRODUCCIÓN

La polinización es una fase muy importante en la reproducción sexual de las plantas, pues consiste en el transporte de los gametos masculinos (polen) hasta los estigmas, que son los receptores de los gametos femeninos (Faegri y van der Pijl 1979). El proceso está regido por la interacción de la planta con factores externos, que pueden ser bióticos o abióticos; entre los bióticos se conoce que una gran variedad de especies de animales son transportadores de polen (insectos, aves, reptiles y pequeños mamíferos); mientras que entre los factores abióticos figuran el agua y el viento (Faegri y van der Pijl 1979, Carraza y Estévez 2008).

Entre algunos de los factores que determinan el éxito en la reproducción sexual de las plantas tenemos la concentración de su néctar y el volumen que son capaces de producir, la frecuencia y eficiencia de sus visitantes florales, la formación de frutos, la producción de semillas, su dispersión y establecimiento. Mientras que para las plantas con reproducción asexual, se considera que el éxito reproductivo depende solamente de la tasa de producción de ramas con raíces (Sutherland y Vickery 1988). Sin embargo, aunque parezca más simple la reproducción asexual, existen grandes consecuencias que pudiesen ser negativas para la especie, entre éstas se incluye la disminución de la variabilidad genética, debido a una menor dispersión y colonización de nuevos ambientes; además algunas plantas con reproducción asexual pudiesen tener una tasa de reproducción bastante baja; por lo tanto, necesitan de reproducción sexual para que las poblaciones de la especie se mantengan en el tiempo (Wepppler *et al.* 2006).

La relación entre la planta y sus polinizadores es considerada como mutualista porque, en general, beneficia a los dos componentes del sistema planta-polinizador, en el cual ambas partes evolucionan conjuntamente (co-evolución); de esta manera, la planta ofrece una “recompensa” (néctar, polen, aceites), que el polinizador obtiene a cambio del “servicio” de polinización (Faegri y van der Pijl 1979). Durante este proceso una gran variedad de especies de plantas han generado diferentes atributos (aroma, color y forma, entre otros) que en conjunto llaman la atención de ciertos visitantes, así como también excluyen a otros; este conjunto de caracteres se denomina síndrome de polinización (Faegri y van der Pijl 1979). En este orden de ideas, las flores que tienen la capacidad de atraer aves se denominan ornitofílicas y se caracterizan por presentar anthesis diurna, carencia de olor, colores vivos (p.ej. amarillo, naranja, rojo), corolas de formas tubulares, robustas y profundas, aunque algunas veces curvadas; con simetría bilateral o radial, con estambres duros o unidos, ovario protegido, un depósito de néctar (nectario) que le permite almacenar cantidades abundantes y, un sistema capilar que promueve la exposición del néctar (Faegri y van der Pijl 1979).

Por otro lado, existen animales que exhiben un comportamiento conocido como robo de néctar, el cual consiste en acceder a la recompensa sin efectuar el servicio (Inouye 1980). Así, ha surgido una clasificación que emplea una particular nomenclatura para referirse a las formas en que los animales realizan sus visitas florales; los que abordan frontalmente las flores, se les denomina “visitantes legítimos”; mientras que son “visitantes ilegítimos” los que perforan las corolas o utilizan la perforación hecha por otro animal (ladrones de néctar) y; finalmente, aquellos que hacen visitas frontales, pero que por sus dimensiones, no hacen contacto con las estructuras reproductivas de la flor (hurtadores de néctar; Inouye 1980).

El robo de néctar ha sido mencionado desde la época de Darwin (1859); sin embargo, sus efectos ecológicos y evolutivos se han estudiado poco, si se compara con la amplia información producida sobre polinización (Mallof e Inouye 2000). A partir de trabajos realizados principalmente en zonas templadas, donde los ladrones de néctar son insectos, sabemos que su efecto puede ser negativo, positivo o neutro; dependiendo de características intrínsecas a cada sistema planta-polinizadores. Mientras que a pesar de que son escasos los estudios en el trópico, sabemos que hay aves, dentro de la

familia Thraupidae, especializadas en este comportamiento, así como también colibríes de pico corto e insectos (Navarro 2001, Rojas-Nossa 2007, Pelayo *et al.* 2011).

Durante su visita, los ladrones de néctar, pueden hacer contacto con los gametos masculinos y los receptores de estos, realizando así la polinización; por lo tanto, generará efectos positivos (Maloof e Inouye 2000). Otra forma de realizar un efecto positivo, consiste en que la disminución en la cantidad de néctar por la acción del ladrón, obliga a los polinizadores a visitar más flores para conseguir el volumen necesario que cumpla con sus requerimientos energéticos, lo cual aumenta, tanto la frecuencia de visitas, como la posibilidad de ocurrir la polinización (Faegri y van der Pijl 1979); sin embargo, son conocidos también varios efectos negativos, tales como daños en los órganos reproductivos de la planta, mayor gasto energético al realizar nueva síntesis de néctar y/o generación de cambios en el comportamiento de los polinizadores (Faegri y van der Pijl 1979, Irwin y Brody 1999 y Navarro 2001). Por otro lado, algunos ladrones no tienen efectos sobre la reproducción de las plantas (Faegri y van der Pijl 1979).

*Echeveria bicolor* (Figura 1) es una planta andina que ocupa preferentemente ambientes parameros, incluyendo el páramo altiandino; al igual que otras crasuláceas, ésta se puede reproducir de forma asexual y sexual, para esta última, los individuos generan anualmente inflorescencias en forma de espiga, con flores de color rojo y amarillo relativamente pequeñas (14-15 mm), con ovarios súperos y grandes en relación al tamaño de la flor (Walther 1972, Hokche *et al.* 2008 y Briceño y Morillo 2002), las cuales son visitadas por colibríes (Hilty 2003); también, al examinarlas se puede observar que exhiben evidencias de haber sufrido robo de néctar (Pelayo com. pers.); sin embargo, se conoce muy poco sobre su historia natural y no existen estudios sobre su polinización, aunque sabemos que en su hábitat existen cinco especies de colibríes: *Oxygogon lindenii*, *Metallura tyrianthina*, *Eriocnemis vestita*, *Ramphomicron microrhynchum*, *Colibri coruscans* y una de robador de néctar: *Diglossa gloriosa*, que potencialmente pueden visitarlas (Pelayo y Soriano 2010, Rengifo *et al.* 2005 y Hilty 2003). Por otro lado, en algunas especies del género en México, se ha determinado que son ornitófilas; es decir, polinizadas exclusivamente por colibríes (Jimeno *et al.* 2013, Jimeno-Sevilla *et al.* 2014, Ortiz *et al.* 2008, Parra *et al.* 1993, Parra-Tabla *et al.* 1998). En nuestro caso, podríamos presumir que los visitantes florales serán de pico corto, debido al ajuste que podría observarse entre la longitud del pico y la de la corola, como resultado de los procesos coevolutivos que condicionan estas relaciones planta-animal (Faegri y van der Pijl 1979, Stiles 1975).

Existen pocos estudios relacionados con la polinización en el páramo andino; no obstante, se conoce que los polinizadores en esta unidad ecológica son una gran variedad de insectos y/o aves (Berry 1986, Pelayo *et al.* en prensa), que los frailejones son un recurso floral importante para algunas especies de colibríes (Sturm 1990, Fagua y Bonilla 2005), y que algunas especies, además de ser visitadas por polinizadores, también reciben visitas por parte de robadores de néctar (Pelayo *et al.* en prensa). Así mismo, estudios realizados en el páramo sobre la polinización de algunas especies de la familia Asteraceae, demuestran que éstas no presentan agamospermia, algunas son anemófilas, pero para otras que son autoincompatibles la visita de animales transportadores de polen es fundamental para su reproducción (Fagua y Bonilla 2005, Berry 1986 y Berry y Calvo 1989).

A partir de lo dicho anteriormente, podemos hacernos las siguientes preguntas ¿cuál es el ensamblaje de visitantes florales de *E. bicolor* en el páramo venezolano?, ¿cómo es su patrón de producción de néctar?, ¿existe una relación positiva entre la frecuencia de visitas florales y el patrón de producción de néctar?, ¿Qué impacto tienen los ladrones de néctar sobre la producción de semillas?, ¿Existe resíntesis de néctar en una flor que ha sido robada?, ¿Son afectados los órganos reproductivos de la planta durante la visita de los ladrones de néctar?, ¿Cuál es el tipo de fecundación más efectivo que posee la planta?, y finalmente, en base a lo encontrado, nos preguntamos si ¿El síndrome de polinización de *E. bicolor* realmente predice cuáles son sus visitantes florales?

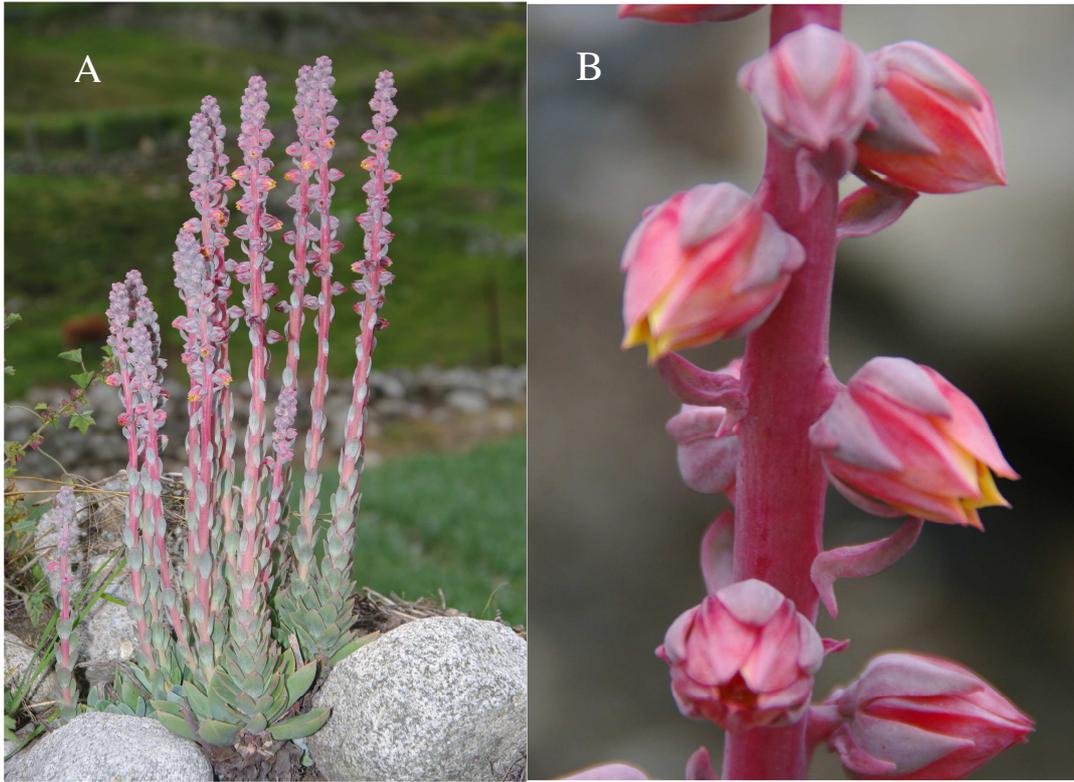


Figura 1. *Echeveria bicolor* A.- Vista general de la planta con su inflorescencia. B.- detalle de las flores.

## **HIPÓTESIS**

1: Dado que *Echeveria bicolor* presenta caracteres florales que se ajustan con los colibríes de pico corto; esperamos una segregación entre las especies de colibríes que se registran en el páramo andino, que favorezca a los de pico corto.

2: Dadas las características de las estructuras reproductivas de las flores de *Echeveria bicolor*, esperamos que los ladrones ocasionen lesiones en las flores que roban.

## **OBJETIVOS**

### **General:**

- Estudiar algunos aspectos de la ecología de la polinización de *Echeveria bicolor*.

### **Específicos:**

- Evaluar el síndrome de polinización que posee la flor de *E. bicolor*.
- Estudiar el patrón de producción de flores en sus inflorescencias.
- Caracterizar el patrón de producción, concentración y el volumen del néctar de sus flores.
- Determinar el ensamblaje de visitantes de sus flores.
- Determinar la relación entre la frecuencia de visitas florales y el patrón de producción de néctar.
- Comparar la producción de frutos entre flores robadas y no robadas

## MATERIALES Y METODOS

### Descripción de la especie de estudio:

La especie *E. bicolor* (Figura 1) pertenece a la familia Crassulaceae, la cual está comprendida por plantas dicotiledóneas cuyos individuos son más o menos semejantes entre si, dentro de ésta se encuentran 1500 especies aproximadamente, distribuidos entre 25 a 38 géneros (Pérez-Calix y Franco 2004). Según Hokche *et al.* (2008) y Briceño y Morillo (2002) en Venezuela se encuentran entre 7 u 8 especies pertenecientes a los géneros *Crassula*, *Echeveria* (4 spp.), *Kalanchoë* y *Sedum*. El género *Echeveria* es uno de los más representativos dentro de la familia en América, el cual se distribuye desde Texas hasta Argentina y exhibe su mayor diversificación en México (Walther 1972). Dentro de los andes venezolanos, *E. bicolor* se distribuye en los estados Táchira, Mérida y Trujillo, entre los 1600 y 4300 metros de altitud (Hokche *et al.* 2008 y Briceño y Morillo 2002).

Desde el punto de vista botánico, *E. bicolor* presenta un cuerpo glabro y con un buen desarrollo del tallo, es decir, caulescente, el tallo es erecto y puede llegar a medir aproximadamente 30 cm y con un grosor de hasta 20 mm, aunque es simple, posee numerosas ramas que surgen de la base y en la parte apical de las ramas se forman unas roseta ahuecada de arriba hacia la base constituida por unas 15 a 20 hojas, las hojas son carnosas y finas con una longitud de 9 cm y un ancho de 35 mm en la parte más amplia, el peciolo es angular; cuando presentan flores, pueden tener 2 o más inflorescencias que surgen de debajo de las hojas, pudiendo medir estas inflorescencias un poco más de 50 cm con un pedúnculo de 8 mm de grosor, el cual es curvo en su parte inferior y erecto desde el final de la curvatura; en la parte basal del pedúnculo se encuentran numerosas brácteas y por lo general como con 25 flores; las flores tienen la corola pentagonal, miden de 14 a 15 mm de largo, 12 mm de diámetro basal y 7 mm en la boca; la corola es tubular en la base, la cual se va constriñendo hacia su límite superior, donde sus pétalos quedan libres ya que sus pétalos son obovados y oblongos en forma de quilla y con una profunda cavidad basal donde se deposita el néctar, los carpelos miden de 9 a 10 mm de largo; el nectario es transversalmente semilunar con unos 3,5 mm de amplitud (Walther 1972).

La información con respecto al tipo de condiciones ambientales y ecológicas que necesita la especie para establecerse es muy escasa; así mismo, la especie no es mencionada en los principales estudios de comunidades del páramo de Venezuela (Azocar 1981, Fariñas y Monasterio 1980, Monasterio 1980a, Monasterio 1980b); sin embargo, Uhl (1992) reporta que esta especie es capaz de habitar ambientes desde muy secos y calientes hasta húmedos y muy fríos, siempre y cuando estos sean áridos.

### Área de estudio:

El trabajo de campo lo realizamos en los páramos de Mucubají y Mixteque. El páramo es una unidad ecológica única de la alta montaña tropical y es la que posee mayor biodiversidad entre los ecosistemas de las altas montañas del mundo (Llambí *et al.* 2013). Esta unidad ecológica está situada generalmente por arriba de los 3000 metros de altitud (aunque este valor puede variar dependiendo de las condiciones de humedad del ambiente), limitando inferiormente con los bosques nublados montano-altos y superiormente por el páramo desértico y la formación desierto periglacial (Ataroff y Sarmiento 2004, Monasterio 1980b). En los complejos morrénicos del páramo andino, se pueden encontrar una gran variedad de asociaciones vegetales, ya que las condiciones de humedad del aire, humedad del suelo, temperatura e incidencia de radiación son altamente variantes (Monasterio 1980a).

Existen grandes diferencias entre los suelos jóvenes de las dos unidades geomorfológicas donde realizamos los muestreos de campo. La primera unidad que son las morrera laterales, con suelos de bajo desarrollo sobre un till morrenico. Este último, es un material altamente heterogéneo en granulometría; así, destaca la presencia de rocas en los horizontes superficiales lo cual hace que sean

suelos esqueléticos, sin estructura y cuya textura predominante sea de arenosa a franco-arenosa. Todas estas características en conjunto, permiten que los suelos tengan un muy buen drenaje y baja retención de agua (Malagón 1982). Por su parte, en la segunda unidad muestreada, el fondo de valle, a partir de depósitos fluvio-glaciares se han generado suelos con mayor desarrollo de los horizontes orgánico (O) y organo-mineral (A), baja heterogeneidad de su granulometría y bien estructurados, es decir, sin fragmentos de rocas mayores a 2 mm en la superficie; de textura que varía de limosa a franco-limosa y con altos contenidos de materia orgánica; estos caracteres en conjunto, hacen que su capacidad de drenaje sea de moderada a lenta, lo que ocasiona alta retención de agua (Malagón 1982).

El páramo de Mucubají se encuentra ubicado en la vía que va de Apartaderos hacia Santo Domingo y Barinas, entre las coordenadas N 8°47'56.824" W 70°49'56.169", N 8°48'1.181" W 70°49'42.419", N 8°47'39.730" W 70°49'51.071" y N 8°46'56.826" W 70°49'17.622", formando parte del Parque Nacional Sierra Nevada, del estado Mérida de Venezuela. Su temperatura media anual es de 7,4 °C con una oscilación entre 4,7 y 5,9 °C; sin embargo, las variación entre el día y la noche son mucho mayores, pudiendo alcanzar temperaturas mayores a 20 °C durante el día y menores a -8 °C durante la noche (Azócar y Monasterio 1979 y Azocar y Monasterio 1980). Los días con mayor variación de la temperatura ocurren en la época de baja precipitación (diciembre – marzo). El promedio anual de precipitación es de 968,8 mm, el cual responde a un régimen unimodal tropical, ya que posee un periodo de abundantes precipitaciones entre los meses de abril y octubre y un periodo de escasas precipitaciones entre los meses de noviembre y marzo (Figura 2) (Azócar y Monasterio 1979 y Azocar y Monasterio 1980). Trabajamos en el valle morrénico, principalmente en las morrenas de retroceso y terminal, a una altitud de 3600 metros aproximadamente.

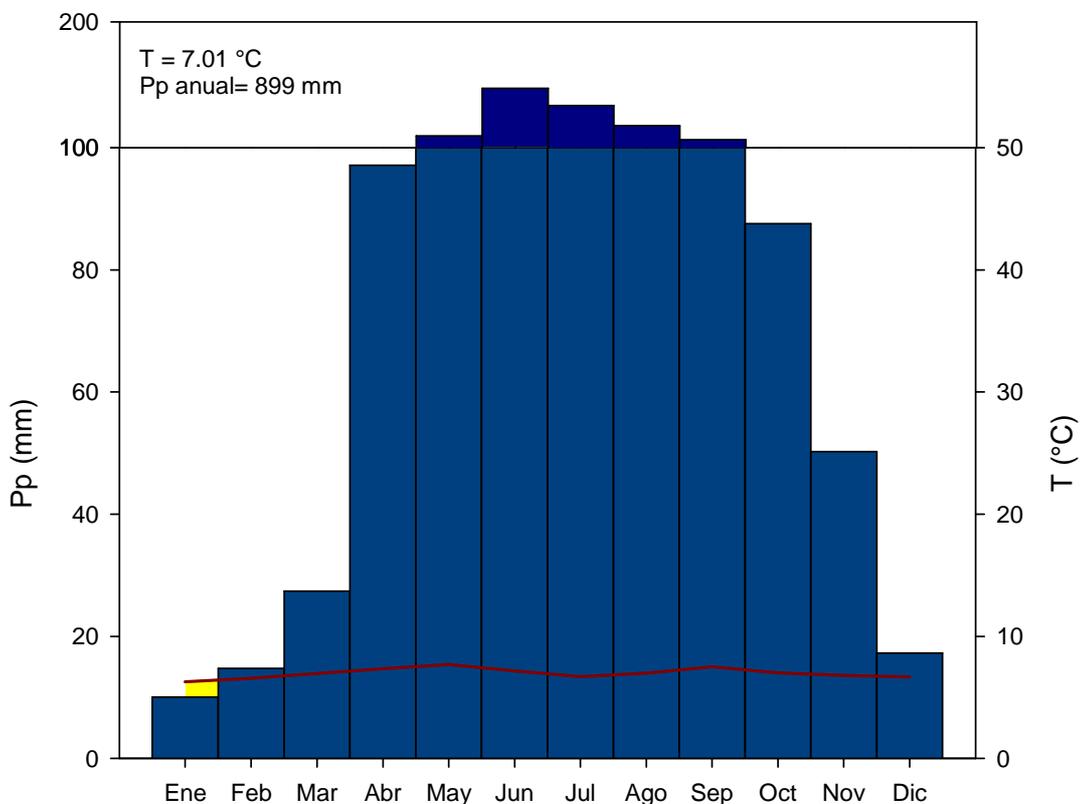


Figura 2. Climadiagrama de Mucubají.

Datos publicados por el MARNR actualizados hasta el año 2000, son 26 años de registro de la precipitación (Enero 1969- Dic. 1995) y 10 años de registro de temperatura (Enero 1970- Dic. 1979).

El páramo de Mixteque se encuentra ubicado al margen izquierdo del Río Chama, 2 Km al noreste del poblado de Mucuchíes, entre las coordenadas N 8°43'57.192" W 70°53'23.386", N 8°43'53.355" W 70°53'21.686", N 8°43'55.894" W 70°53'19.485" y N 8°43'52.401" W 70°53'18.365", formando parte del Parque Nacional Sierra Nevada, del estado Mérida de Venezuela. La temperatura promedio anual es de aproximadamente 6,2 °C y la precipitación anual es de 1100 mm aproximadamente (Figura 3), repartidos en un régimen unimodal tropical (Rodríguez 2010, Rodríguez *et al.* 2013). Trabajamos en la morrena lateral izquierda de la parte media-alta de la microcuenca de la Quebrada Miguaguó, a una altitud de 3700 metros aproximadamente.

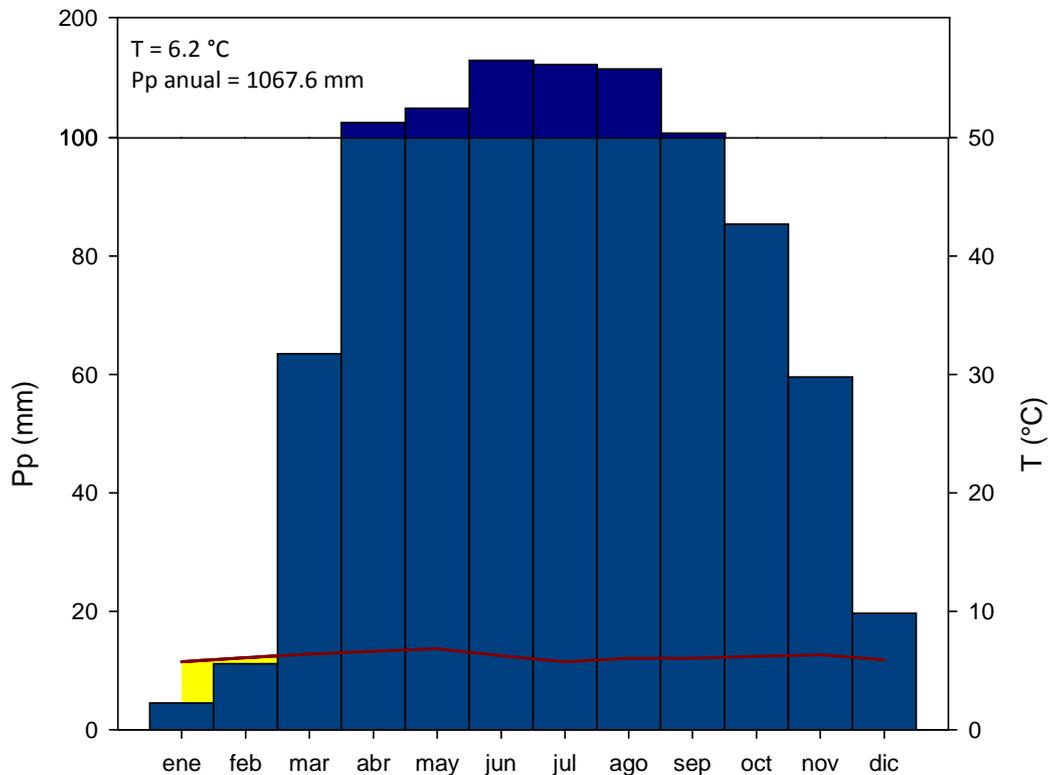


Figura 3. Climadiagrama de Mixteque.

Datos facilitados por los Profesores Mayanín Rodríguez y Dimas Acevedo, para el intervalo de años 2009 – 2012.

## **Metodología:**

### **Patrón de producción de flores en las inflorescencias.**

Para la descripción de la producción de flores, realizamos observaciones de 30 inflorescencias pertenecientes a diferentes individuos del páramo de Mucubají y del páramo de Mixteque, en las cuales registramos las siguientes características:

- Tamaño de cada inflorescencia.
- Número de flores en anthesis durante el día de la observación.
- Patrón de desarrollo de las flores en la inflorescencia (basípeta o acrópeta).
- Características de las flores que están en la posición basal de la inflorescencia.
- Número de flores con cicatrices de robo de néctar del total de flores que se encontraban o habían pasado por la fase de anthesis.

### **Descripción del periodo de anthesis**

Para realizar una descripción del periodo de anthesis, hicimos un seguimiento a un grupo de 30 flores pertenecientes a diferentes individuos del páramo de Mixteque, desde su estadio de botón hasta su senescencia. Registramos las fechas y horas de apertura y cierre de las flores, los días en los que ocurre la liberación de polen y la receptividad estigmática a lo largo de la anthesis. Para evaluar la receptividad estigmática, utilizamos un grupo de 8 flores, que emasculamos para evitar falsos positivos generados por el polen, y protegimos con bolsas de tul desde la preanthesis para evitar la entrada de polen a las flores por medio de factores externos (polinizadores), y en cada día de la anthesis probábamos la receptividad estigmática de dos flores mediante una prueba de reacción a la peroxidasa; para lo cual sumergimos los estigmas en una solución de peróxido de hidrogeno al 10 %, y observamos si se formaban burbujas después de la inmersión, ya que cuando los estigmas se encuentran receptivos reaccionan con el peróxido de hidrogeno y se libera oxígeno (Osborn *et al.* 1998).

### **Evaluación del síndrome de polinización: Anatomía y morfología floral**

Con el fin de generar una idea acerca del síndrome de polinización, en el páramo de Mucubají colectamos 30 flores de diferentes individuos que se encontraran en el tercer o cuarto día de anthesis, ya que por evaluaciones previas determinamos que durante estos días la flor alcanza su máxima apertura, a éstas le describimos el patrón de coloración, la forma floral, tipo de perianto, distribución de sus órganos reproductivos y establecimos dimensiones promedios de flores y de algunas de sus partes. La toma de estas dimensiones las efectuamos con el uso de un calibrador digital Mitutoyo (precisión de 0,01mm); las dimensiones tomadas fueron las siguientes: longitud total de la flor, ancho del extremo externo de la corola (apertura floral), ancho de los ovarios en conjunto, ancho de un (1) ovario, longitud de los ovarios, longitud del gineceo, longitud del androceo y ancho del nectario. Las dimensiones obtenidas las expresamos como el promedio  $\pm$  desviación estándar.

### **Patrón de producción de néctar**

Previo a realizar la descripción del patrón diario de producción y de concentración de néctar, así como la capacidad máxima de producción diaria de néctar, en el páramo de Mixteque realizamos un seguimiento de la producción diaria de cuatro flores de diferentes individuos durante toda la anthesis.

Una vez determinado los días en que ocurre mayor producción, en el páramo de Mucubají seleccionamos flores de diferentes individuos y describimos el patrón de producción diario durante estos días de mayor producción. Medíamos los volúmenes y concentraciones de entre 7 y 10 flores por día, y la tarde previa al día en que realizábamos las tomas de medidas, aislábamos las flores con bolsas de tul (poro=0,1 mm) para evitar la remoción del néctar por los visitantes florales. Efectuamos la extracción del néctar introduciendo capilares de 1µl paralelamente al gineceo y pasando entre los estambres hasta llegar a la cavidad donde se acumula el néctar secretado (nectario), imitando así una visita legítima. Con la ayuda del calibrador digital medimos la longitud de la columna del néctar en el capilar para luego calcular el volumen, posteriormente extrajimos este néctar y lo vertimos sobre el prisma del refractómetro de campo para medir su concentración de azúcar. Con este procedimiento realizamos los siguientes tratamientos:

- Con remoción. En 40 flores extrajimos el néctar cada hora desde las 06:00 h hasta las 18:00 h.
- Con acumulación. En 20 flores extrajimos el néctar dos veces al día; una a las 06:00 h y otra a las 18:00 h.

Para determinar si ocurrían variaciones en la producción de néctar, a partir de los datos del experimento con remoción empleamos un análisis de varianza de medidas repetidas utilizando el programa estadístico SPSS Statistics versión 17.0. Por otro lado, aplicamos una prueba t de student para comparar el promedio de la sumatoria de los volúmenes extraídos a partir de las 07:00 h en el tratamiento con remoción y el promedio de los volúmenes extraídos al final del día en el tratamiento con acumulación.

### **Relación entre la producción y la concentración de néctar.**

Utilizamos una correlación de Pearson (Zar 1999) para conocer la relación entre la producción de néctar y la concentración del mismo hasta las 09:00, debido a que a partir de esta hora los volúmenes de néctar eran muy bajos e insuficientes para medir su concentración.

### **Visitantes Florales.**

Para conocer el ensamble de aves, la frecuencia de visitas y el tipo de interacción de las aves asociadas a las flores de *E. bicolor*, en el páramo de Mucubají y en el páramo de Mixteque realizamos registros de los visitantes con dos métodos: Metodo I.- utilizamos tres cámaras GoPro, una de modelo HERO3+ Black Edition y las otras dos de modelo HERO3 Silver Edition, éstas las ubicamos sobre trípodes a una distancia aproximada de 50 cm sin ningún tipo de camuflaje y generamos registros fotográficos con intervalos de 0,5 segundos entre fotos, posteriormente revisamos todas las fotos y seleccionamos las que capturaron a los visitantes; Metodo II.- utilizamos binoculares Bushnell 8x42 para realizar observaciones cuando ocurrían visitas. La toma de fotografías y las observaciones las realizamos entre las 06:00 y 18:00 h y, a partir de ellas obtuvimos la siguiente información:

- Especie de ave visitante a las flores de *E. bicolor*, empleando la guía de aves de Venezuela (Hilty 2003).
- Tipo de visita (legítima ó ilegítima) que realizó cada especie en cada oportunidad.
- Hora de la visita, tomando en cuenta sólo aquellas veces en las que una especie fue vista consumiendo néctar.

- El tipo de interacciones entre las especies de aves que visitaron las plantas de *E. bicolor* (comportamientos territoriales).

La toma de datos sobre los visitantes florales culminó cuando obtuvimos una saturación en la curva de acumulación de especies. Para dicha curva utilizamos el programa estadístico *EstimateS* 9.0 (Colwell 2000), con el cual calculamos la curva de rarefacción de MauTao (Sest) y el estimador de riqueza Chao 2, considerando los valores de especies únicas y especies duplicadas. Para comprobar si existían diferencias entre las frecuencias de los tipos de visitas (legítimas e ilegítimas) que realizaron las especies, utilizamos un análisis de Ji-cuadrado (Zar 1999).

### **Relación entre la frecuencia de visitas y la producción de néctar.**

Utilizamos una correlación de Pearson (Zar 1999) para conocer la relación entre la producción de néctar y la frecuencia de visitas por hora durante el transcurso del día.

### **Biología reproductiva.**

Para evaluar el tipo de fecundación más efectivo en el sistema de producción de frutos y semillas, realizamos un experimento de campo (n = 20 individuos), en cada individuo seleccionamos 4 flores que se encontraran en preantesis y las destinamos a los siguientes tratamientos:

- Autogamia: cubrimos las flores con bolsas de tul para prevenir la polinización debido al acceso de los visitantes y cuando los estigmas se encontraban receptivos, las fertilizamos manualmente con su mismo polen.
- Xenogamia: emasculamos para prevenir la autopolinización y cubrimos las flores con bolsas de tul para prevenir la polinización debido el acceso de los visitantes y cuando los estigmas se encontraban receptivos, las fertilizamos manualmente con polen de plantas que se encontraran a una distancia moderada de ella (>30 m).
- Agamospermia: emasculamos para prevenir la autopolinización y cubrimos las flores con bolsas de tul para prevenir la polinización debido el acceso el acceso de los visitantes.
- Control: dejamos flores expuestas a visitas de polinizadores.

Monitoreamos la fructificación, en el momento que los frutos estuviesen maduros, los colectamos y llevamos al laboratorio, donde procedimos a contabilizar las semillas y óvulos abortados por fruto de la siguiente forma: abrimos los frutos y extrajimos las semillas y óvulos abortados, nos aseguramos de eliminar restos de pericarpio, luego los dispersamos sobre una cámara de luz inversa para evitar que las semillas y/u óvulos se sobrepusieran entre sí o produjesen sombras y posteriormente tomamos una fotografía del grupo de semillas y óvulos, a esta fotografía le cambiamos la configuración al quitarle la información de colores, es decir, al ponerla en blanco y negro y en formato .TIF mediante el uso del programa Adobe Photoshop Elements 2.0. Finalmente analizamos la fotografía mediante el programa TotalLab TL100 V2006. Este programa es capaz de reconocer el conjunto de píxeles de color que generan las semillas y óvulos en la fotografía, mediante ajustes de sensibilidad y tamaño de los objetos; sin embargo, nosotros nos aseguramos que reconociera todas las semillas y óvulos antes de generar información sobre su número. Fuimos capaces de distinguir las semillas y los óvulos abortados debido a que estos poseían un tamaño diferente, a partir de esto, establecimos rangos de tamaños de las semillas y de óvulos dependiendo del número de píxeles que ocuparan. A partir de esto, calculamos un porcentaje de fecundación por fruto y comparamos los resultados obtenidos en cada tratamiento, mediante un análisis de varianza (ANOVA) utilizando el programa estadístico SPSS Statistics 17.0.

### **Efecto de los robadores de néctar en la producción de frutos y semillas**

Con el fin de evaluar el efecto de los robadores de néctar, procedimos a monitorear 20 flores que poseían cicatrices de robo de néctar y 20 flores sin cicatrices; contabilizamos el porcentaje de flores que fructificaron y cuando los frutos se encontraban maduros, procedimos a calcular el porcentaje de fecundación con la misma metodología que utilizamos para el experimento de biología reproductiva. Comparamos los resultados obtenidos de número de semillas en cada tratamiento, mediante un análisis de varianza (ANOVA) utilizando el programa estadístico SPSS Statistics 17.0.

### **Caracterización del hábitat**

Para describir algunos aspectos del hábitat y de la abundancia de *E. bicolor* dentro del Complejo Morrénico de Mucubají, realizamos un conteo del número de plantas encontradas en cada transecta, una ubicada en suelos bien drenados (morrena terminal) y la otra en suelos mal drenados (fondo de valle), las cuales tenían una longitud de 200 metros por 2 metros de ancho. Por otro lado, a 188 individuos les describimos el tipo de superficie edáfica en la que se encontraban, es decir, sobre roca, superficies pedregosas o superficies con abundante materia orgánica, y tomamos nota de la cercanía a otras especies de plantas; posteriormente, procedimos a comparar por medio de un análisis de Ji-cuadrado, la cercanía de los individuos de *E. bicolor* a otras especies vegetales, cuando se encontraban sobre un sustrato rocoso o con abundante materia orgánica (Zar 1999).

## RESULTADOS

### Patrón de producción de flores en las inflorescencias

Los individuos de *E. bicolor* florecen una vez por año, y el periodo de floración tiene una duración de aproximadamente cuatro meses, en el cual las primeras flores entran en antesis en el mes de junio (Pelayo *et al.* datos no publicados). Las flores están dispuestas en espiral sobre un pedúnculo erguido de aproximadamente  $42,08 \pm 11,34$  cm (DS), que en conjunto modelan una inflorescencia con forma de racimo. Normalmente producen una o dos inflorescencias por periodo de floración, aunque raramente se pueden encontrar plantas con más de dos. El número de flores que producen por inflorescencia puede variar en torno a las condiciones en que se encuentra el individuo, teniendo éstas en promedio 25 flores; y se van desarrollando en la inflorescencia en tiempos diferentes, con una tendencia acrópeta, es decir, desde la base hacia el ápice. Durante el desarrollo de la inflorescencia normalmente hay entre 3 y 4 flores en antesis; así mismo, cuando la floración está por terminar, los frutos de las primeras flores, que pasaron por antesis, pueden ya estar maduros.

Durante sus visitas los robadores de néctar perforan las flores con su pico, lo que posteriormente genera cicatrices en las corolas (Figura 4). Por medio de estas cicatrices pudimos reconocer que el porcentaje de robo de néctar fue de 96,60 %.

Cicatrices de  
robo de néctar



Figura 4. Flor de *Echeveria bicolor* donde se distinguen las cicatrices causadas por el robo de néctar.

### Descripción del periodo de antesis

Las flores tienen una antesis que perdura por 4 días, durante ésta cada flor pasa por dos estadios reproductivos, que describiremos a continuación: Estadio I.- que comienza en el día en que las flores abren y ocurre la liberación del polen; la cual es muy copiosa y se observa que el polen se adhiere en grandes cantidades a los picos de los colibríes visitantes; durante estos dos días la flor se comporta exclusivamente como flor masculina; Estadio II.- a partir del tercer día, las flores expuestas a visitantes ya no tenían o tenían muy pocas cantidades de polen, al mismo tiempo que la flor inicia su fase femenina, es decir, cuando los estigmas comienzan a estar receptivos, esta última fase se mantiene hasta el final del cuarto día, cuando la antesis termina. A este tipo de secuencia Font Quer (1982) la denomina hermafroditismo protándrico. Seguidamente, la flor persiste en la inflorescencia con sus pétalos más oscuros y turgentes, pero no tan rígidos como solía mantenerlos durante la antesis, hasta la maduración del fruto.

## Evaluación del síndrome de polinización: anatomía y morfología floral

Con respecto a la descripción de las flores (Figura 5), podemos observar que son de tipo simple, con la corola de forma tubular pentagonal y cuya abertura principal es de igual o menor diámetro a la parte media y basal. Las flores están compuestas por 5 pétalos libres y 5 sépalos libres de morfología diferentes, es decir, la flor es heteroclamídea; en cuanto a sus órganos reproductivos, el androceo está compuesto por 10 estambres paralelos a los pétalos; mientras que, el gineceo lo integran 5 ovarios súperos que se encuentran unidos, pero con sus estilos separados; por lo tanto, el androceo es sincárpico. Los nectarios son de forma semilunar y están ubicados en la base de cada pétalo. El rosado, en varias tonalidades, es el color principal de la corola, aunque ésta posee también algunas partes amarillas en los ápices y partes internas de los pétalos. Con respecto a las dimensiones de la flor, algunas de ellas están representadas en la Tabla 1.

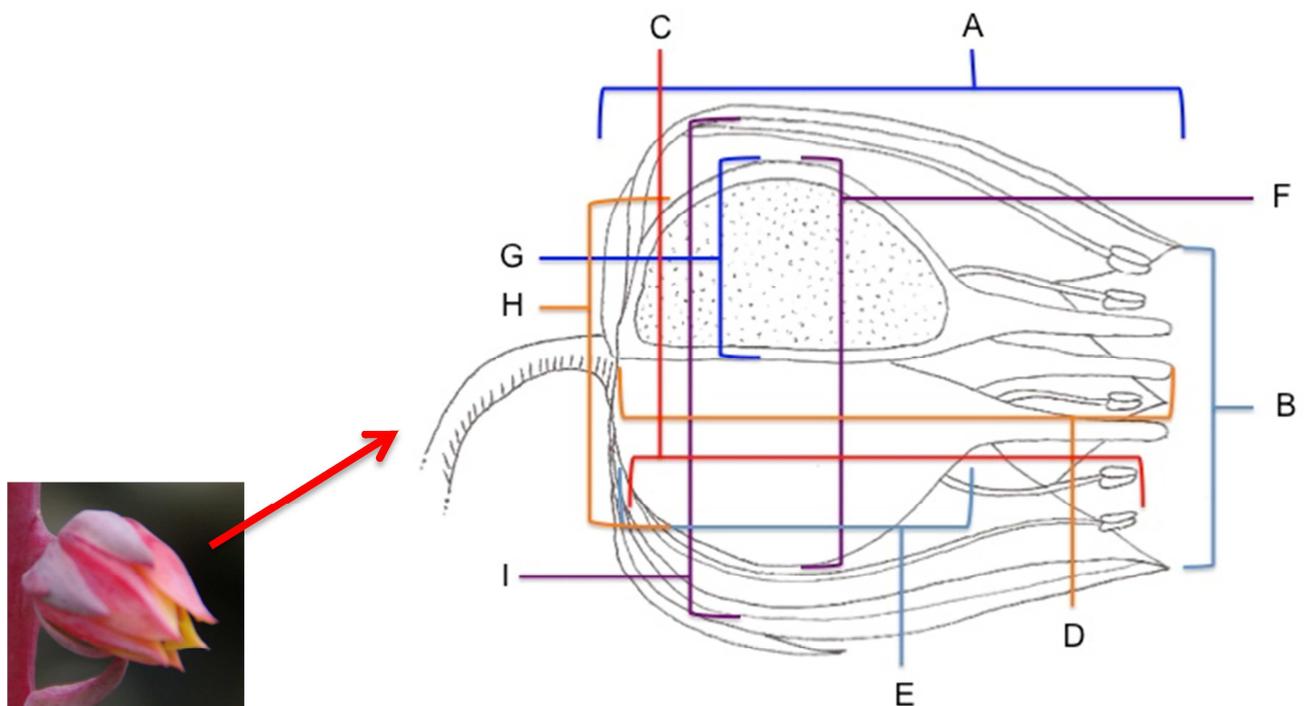


Figura 5. Esquema anatómico de la flor de *Echeveria bicolor* donde se muestran las medidas realizadas:

- A) Longitud de la flor; B) Abertura principal; C) Ancho de todos los ovarios; D) Ancho de un (1) ovario; E) Longitud de los ovarios; F) Longitud del gineceo; G) Longitud del androceo; H) Ancho interno entre nectarios; I) Ancho interno entre nectarios.

Tabla 1. Caracteres representativos de partes de la flor que se encuentran esquematizados en la Figura 5, partes de la flor que representa los caracteres, promedio de la medida de cada parte de la flor y su respectiva desviación estándar.

Carácter	Representación del caracter	Promedio de la medida (mm)	Desviación estándar (mm)
A	Longitud de la flor	13,04	0,98
B	Abertura principal	5,23	0,74
C	Ancho de todos los ovarios	5,88	0,62
D	Ancho de un (1) ovario	2,78	0,29
E	Longitud de los ovarios	5,41	0,54
F	Longitud del gineceo	8,04	0,74
G	Longitud del androceo	8,13	0,70
H	Ancho interno entre nectarios	7,11	0,71
I	Ancho interno entre nectarios	5,41	0,62

### Patrón de producción de néctar

Las flores son capaces de producir néctar durante todos los días de antesis, siendo el tercer y cuarto los días en que ocurre mayor producción de este recurso (Figura 6). Las mediciones de néctar y volúmenes las efectuamos durante estos días, y en el tratamiento con remoción obtuvimos que la sumatoria de los volúmenes extraídos desde las 07:00 hasta las 18:00 h es de  $6,52 \pm 4,54 \mu\text{l}$  (DS), en donde los volúmenes más altos se producen en las primeras horas de la mañana, ya que a medida que avanza el día la producción de néctar disminuye hasta llegar a cero. Por otro lado, las medidas de concentración que le tomamos a estos volúmenes las limitamos hasta las 9 de la mañana, debido a que a partir de esta hora los volúmenes no eran lo suficientemente altos para ser reconocidos por el refractómetro. Y durante este corto periodo de tomas de medidas de la concentración, pudimos observar que existe también una tendencia a disminuir a medida que transcurren las horas (figura 7).

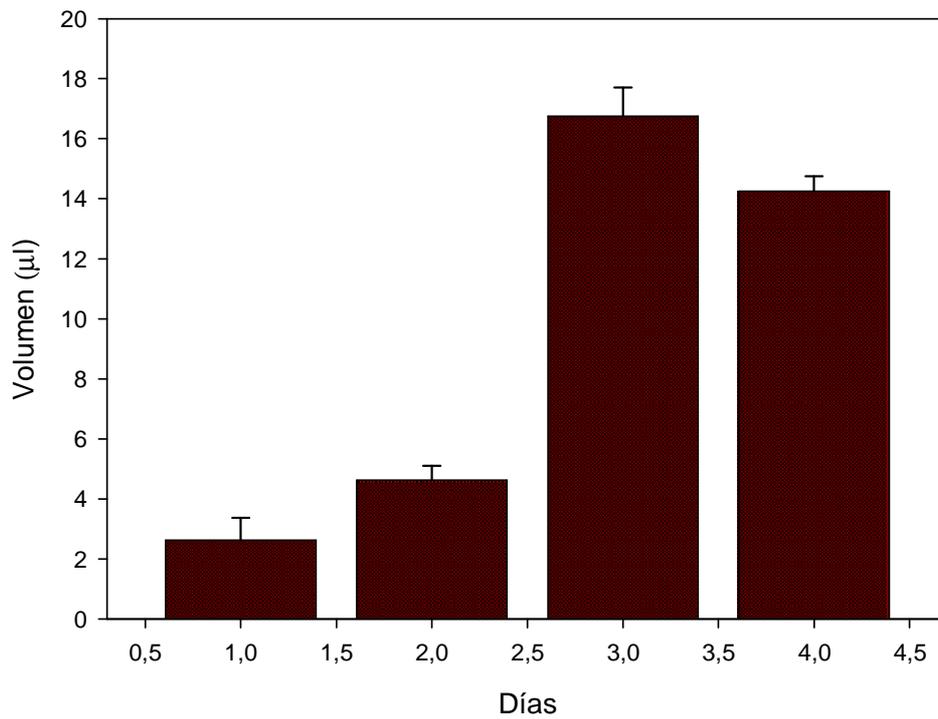


Figura 6. Volumen de néctar producido durante cada día de antesis de las flores de *Echeveria bicolor*.

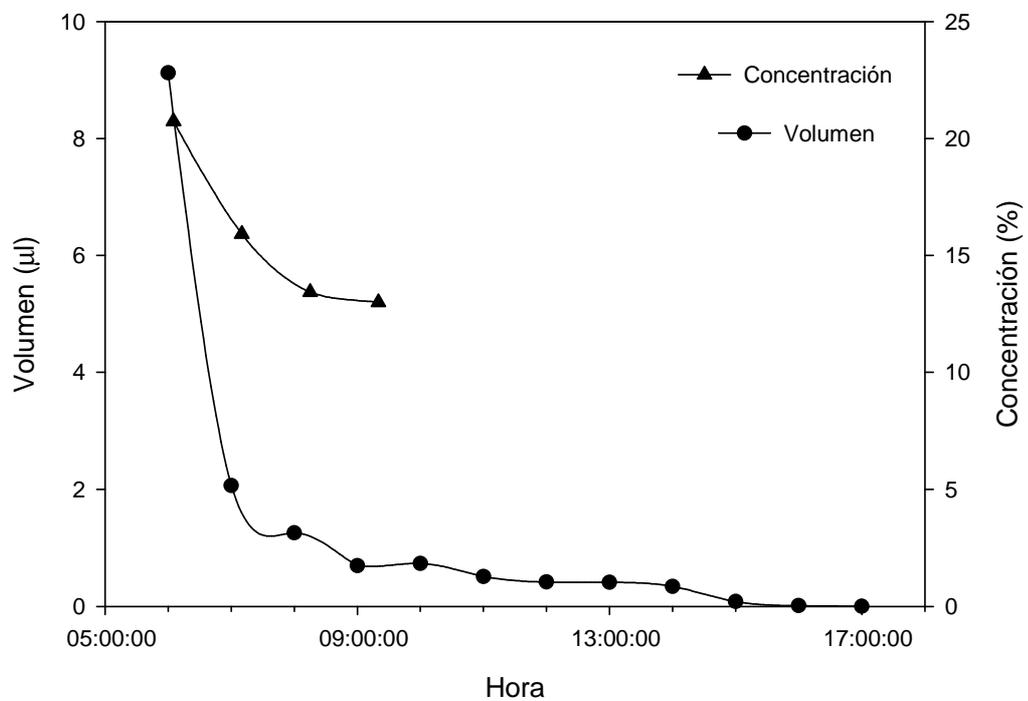


Figura 7. Patrón de producción y concentración diario del néctar de flores de *Echeveria bicolor* que se encontraban entre el tercer y cuarto día de antesis.

En el tratamiento con acumulación de néctar obtuvimos que el volumen promedio al final del día (a las 18:00 h) es de  $12,26 \pm 6,49 \mu\text{l}$  (DS), y cuya concentración promedio para estas medidas de volumen es de  $18,27 \pm 4,01 \%$  (DS) de azúcar. Al examinar estos datos y comparar la producción de néctar de ambos tratamientos por medio de una prueba de t de student, pudimos probar que existen diferencias significativas entre los volúmenes producidos, y que la probabilidad de que estos volúmenes sean iguales es de 0,00020 ( $t_{58} = -3,97$ ).

Es importante señalar que los volúmenes promedios extraídos a la 06:00 h para las flores usadas en los tratamientos con remoción y con acumulación fueron de  $9,12 \pm 7,13 \mu\text{l}$  (DS) y  $10,90 \pm 4,01 \mu\text{l}$  (DS) respectivamente; al comparar estos volúmenes por medio de una prueba estadística de t de student pudimos conocer que no existen diferencias significativas ( $t_{57} = -1,23$   $p > 0,305$ ).

### **Relación entre la producción y concentración del néctar**

Al comparar los promedios de volumen y concentración de néctar del tratamiento de remoción por medio de una correlación de Pearson, encontramos que existe una correlación de 0,97;  $P < 0,05$ , siendo ésta muy alta, y la cual se genera de forma positiva, ya que a medida que transcurre el tiempo, el volumen y la concentración tienden a disminuir casi de forma paralela (Figura 6).

### **Visitantes florales**

En aproximadamente 80 horas de muestreo, repartidas entre los meses de junio, agosto y septiembre, registramos cuatro especies de aves como visitantes florales de *E. bicolor*: *Metallura tyrianthina*, *Colibri coruscans*, *Eriocnemis vestita* y *Diglossa gloriosa*; este número de especies obtenido, se ve reforzado por el estimador de Chao 2, debido a que predice como número de especies esperadas entre 4 y 5 (Figura 8). Por otro lado, también encontramos ácaros en las flores, los cuales son considerados como hurtadores de néctar debido a que no cumplen ninguna función en la polinización.

Entre los visitantes florales, tenemos que *M. tyrianthina* representa a los colibríes de pico corto, *C. coruscans* y *E. vestita* representas a los colibríes de pico largo y *D. gloriosa* a los robadores de néctar; de estas especies, fue *M. tyrianthina* la que acumuló el mayor porcentaje de visitas contabilizadas (93,24%); mientras que *E. vestita*, *C. coruscans* y *D. gloriosa* en conjunto realizaron el resto de las visitas (6,76%).

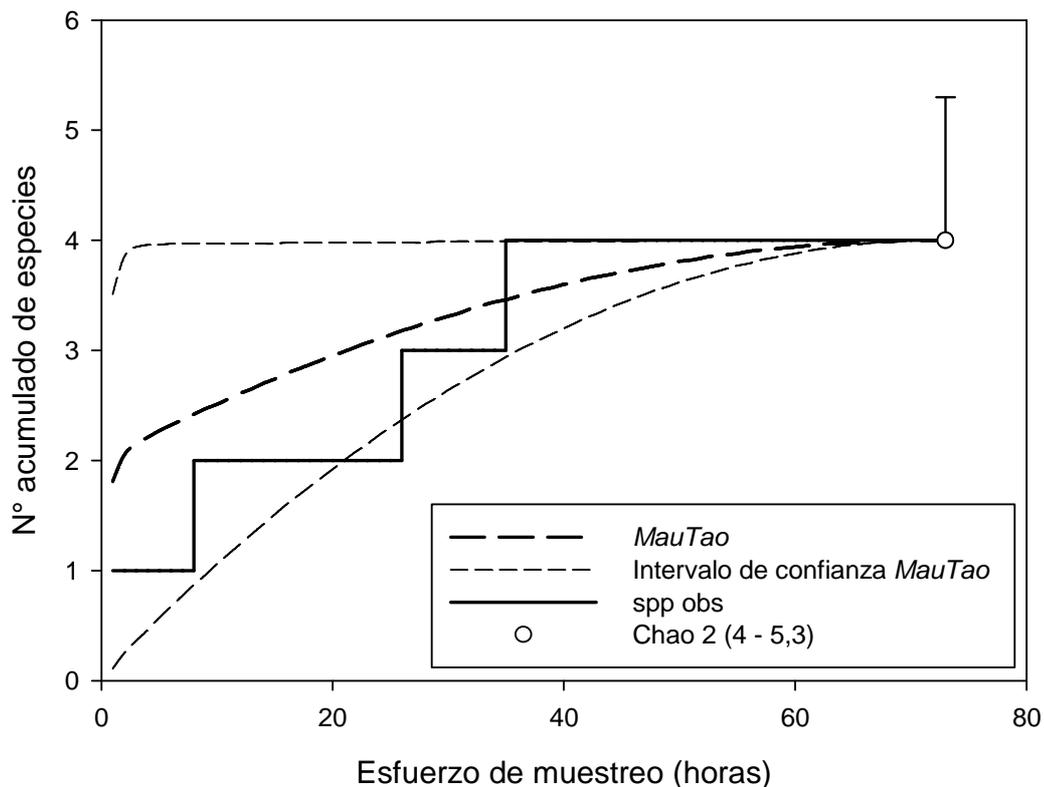


Figura 8. Curvas de acumulación y rarefacción de especies de aves visitantes de flores de *Echeveria bicolor*.

Por medio del análisis de Ji-cuadrado, pudimos reconocer que existen diferencias significativas en la frecuencia en que cada especie realiza visitas legítimas o ilegítimas ( $\chi^2_{\text{calculado}}=74$ ;  $\chi^2_{0,05; 3}=7,81$ ); así mismo, como *D. gloriosa* fue la única que visitó ilegítimamente las flores, fue la especie que obtuvo mayor diferencia entre la frecuencia observada y esperada, es decir, en los residuales estandarizados (Tabla 2).

Tabla 2. Valores de los residuales estandarizados de las especies de aves cuando realizaron visitas legítimas e ilegítimas.

Especies	Visitas legítimas	Visitas ilegítimas
<i>Metallura tyrianthina</i>	0,227600092	-1,365600551
<i>Erionemis vestitus</i>	0,038749213	-0,232495277
<i>Diglossa gloriosa</i>	-1,394971665	<b>8,36982999</b>
<i>Colibri coruscans</i>	0,027399831	-0,164398987

### Relación entre la frecuencia de visitas y el patrón de producción de néctar

Al comparar los datos estandarizados de la frecuencia de visitas y el volumen de néctar promedio del tratamiento de remoción por medio de una correlación de Pearson, encontramos que existe una correlación muy alta ( $r = 0,842$ ;  $p < 0,001$ ), la cual se genera de forma positiva, ya que a medida que transcurre el tiempo, la frecuencia de visitas y los volúmenes de néctar tienden a disminuir casi de forma paralela, sin embargo, observamos la presencia de un pico en la curva de la frecuencia de visitas alrededor del medio día (Figura 9). Para comprobar si este pico generaba algún efecto en el valor de la

correlación, decidimos realizar otra correlación para el intervalo desde las 10:00 hasta las 18:00 horas, en el cual obtuvimos que las dos curvas tienen una correlación moderada ( $r = 0,568$ ,  $p > 0,14$ ).

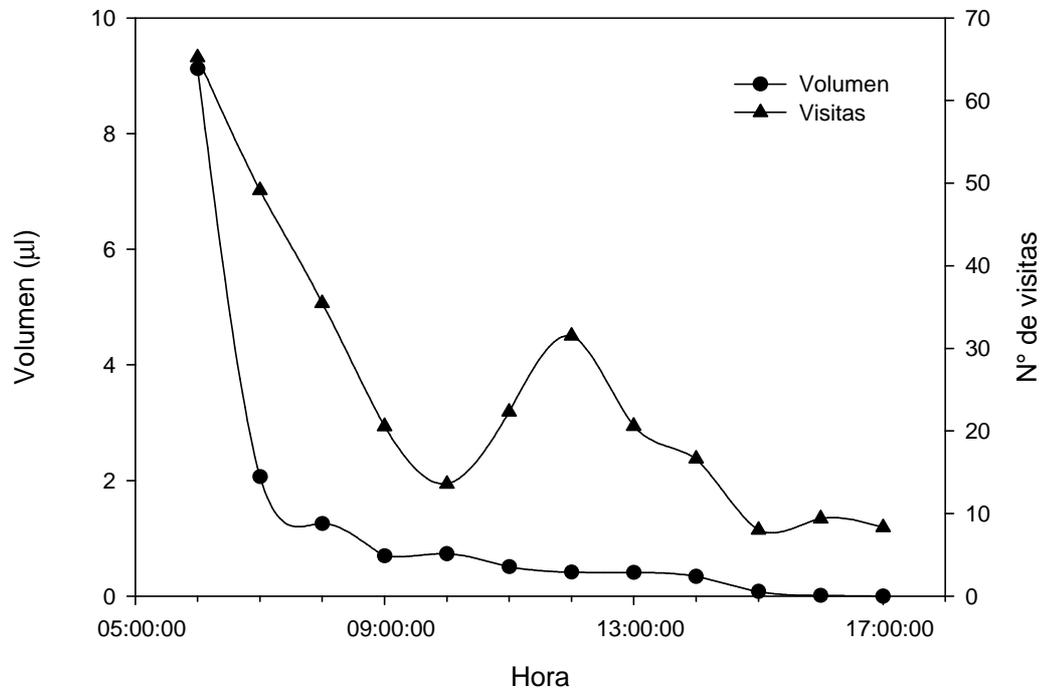


Figura 9. Patrón de frecuencia de visitas y de producción diario del néctar de flores de *Echeveria bicolor* que se encontraban entre el tercer y cuarto día de antesis.

### Biología reproductiva

El porcentaje de fructificación para los tratamientos de xenogamia, autogamia y el control fue de 100%, mientras que para el tratamiento de agamospermia fue de 0%; sin embargo, en los tratamientos de xenogamia, autogamia y control el porcentaje de fecundación fue bajo, debido a que el número de semillas, en promedio, fue menor al 50% de los óvulos disponibles. Los frutos expuestos a visitas florales (control) tuvieron porcentajes de fecundación superiores al resto de los tratamientos (46,12%), seguido por los frutos del tratamiento de Xenogamia (40,25%) y por último, los frutos del tratamiento de Autogamia (36,49%, Tabla 3); sin embargo, al comparar estos porcentajes por medio de un análisis de varianza, encontramos que no existen diferencias significativas entre los tres tratamientos ( $F=1,068$ ;  $p=0,350$ ). Por otro lado, aunque en el tratamiento de agamospermia ninguna flor generó frutos, éstas permanecieron marchitas en el pedúnculo de la inflorescencia hasta el final del ciclo reproductivo de la planta (Figura 10)

Tabla 3. Promedio del número semillas producidas, porcentaje de fecundación, máximo numero de semillas y el mínimo numero de semillas producidas en los tratamientos de polinización de autogamia, xenogamia y control, realizados en flores de *Echeveria bicolor*.

	control	Autogamia	Xenogamia
<b>Promedio de semillas <math>\pm</math> DS</b>	644,4 $\pm$ 238,5	457,75 $\pm$ 307,7	466,7 $\pm$ 255,01
<b>Porcentaje de fecundación (%) <math>\pm</math> DS</b>	46,12 $\pm$ 17,92	36,49 $\pm$ 23,75	40,25 $\pm$ 20,96
<b>Máximo número de semillas</b>	1120	1282	939
<b>Mínimo número de semillas</b>	308	109	84



Figura 10. Detalle de flor abortada, señalada por la flecha, resultante del tratamiento de agamospermia.

Cuando observamos algunos individuos de manera más detallada, pudimos reconocer que la especie es capaz de reproducirse asexualmente, por medio del crecimiento de nuevas plantas en sus rizomas (Figura 11). Este tipo de reproducción lo observamos sobre rocas y sobre materia orgánica en el suelo, en donde pudimos observar que se desarrollan mejor las plantas establecidas sobre materia orgánica (Figura 12).



Figura 11. Crecimiento de nuevas plantas, señaladas por flechas, a partir del rizoma de un individuo.



Figura 12. Diferencias morfológicas de dos individuos de *E. bicolor* desarrollados sobre diferentes sustratos, a la izquierda el sustrato materia orgánica y a la derecha el sustrato es roca.

### Efecto de los robadores de néctar en la producción de frutos y semillas

Todas las flores sometidas al robo, así como aquellas que no fueron robadas, produjeron frutos (100%); sin embargo, el porcentaje de fecundación en frutos de flores que no tuvieron robo ( $57,17 \pm 22,92\%$ ) es mayor que el porcentaje de fecundación de flores con robo ( $46,13 \pm 17,92\%$ ), pero cuando comparamos

estos valores por medio de un análisis de varianza, encontramos que no existen diferencias significativas entre los tratamientos ( $F=2,881$ ;  $p=0,098$ ).

Anatómicamente no observamos fuertes daños en la parte externa del ovario como resultado de visitas de robadores; sin embargo, raramente observamos unos pequeños putos negros sobre la parte externa del ovario que parecían ser causados por el contacto de la punta del pico de las diglosas.

### Caracterización del hábitat

Todos los individuos de *Echeveria bicolor* que encontramos y estudiamos en las transectas (58 individuos) se encontraban en suelos jóvenes, los cuales tenían un horizonte superficial muy poco desarrollado o de bajo espesor (menor a 10 cm) y además, una buena capacidad de drenaje debido a la composición y a la condición de pendiente (morrenas o laderas). Al momento de estudiar el sustrato en el que se encontraban los individuos, pudimos reconocer que el 60% de los individuos se encontraban sobre un horizonte orgánico, fibroso y esquelético; es decir, con grandes cantidades de roca casi inalterada, el 31% se encontraba sobre un horizonte constituido de materiales orgánicos mezclados con la fracción mineral y el otro 9% sobre la superficie de rocas; por lo tanto, *E. bicolor* es una planta litófito.

Por otro lado, *E. bicolor* no aparenta tener asociaciones con otras especies vegetales, debido a que un poco más de la mitad de los individuos que estudiamos (53,52%) se encontraban separados de otras especies, mientras que el resto de los individuos (46,48%) se encontraban establecidos a una distancia menor de 15 cm de otras especies vegetales; siendo *E. schultzi* la especie que apareció frecuentemente más cerca de *E. bicolor*, seguida por *H. obtusifolia* (Tabla 4).

Tabla 4. Porcentaje de individuos de *Echeveria bicolor* que se encontraban establecidos junto a individuos de otras especies vegetales.

Especie	% de individuos de <i>E. bicolor</i>
<i>Espeletia schultzi</i>	21,14
<i>Hesperomeles obtusifolia</i>	13,74
<i>Pinus sp.</i>	5,81
<i>Hypericum laricifolium</i>	4,22
<i>Acaena elongata</i>	1,05
<i>Rumex acetosella</i>	0,52
total	46,48

Por medio del análisis de Ji-cuadrado pudimos reconocer que existen diferencias significativas en cuanto a la cercanía de *E. bicolor* con otras especies vegetales, cuando se encontraban sobre un sustrato rocoso y sobre materia orgánica ( $\chi^2_{\text{calculado}}=62,18$ ;  $\chi^2_{0,05; 6}=12,59$ ). En los residuales estandarizados, se muestra que la cercanía de *E. bicolor* a especies como *E. schultzi*, *H. obtusifolia* y *Pinus sp.*, es mayor cuando éstas se encuentran sobre materia orgánica que, y que cuando *E. bicolor* se encuentra sobre un sustrato rocoso suele estar más cerca de *H. obtusifolia* (Tabla 5).

Tabla 5. Valores de los residuales estandarizados para las especies cercanas a *Echeveria bicolor*, cuando se encontraba sobre un sustrato rocoso y sobre un sustrato orgánico.

<b>Especie</b>	<b>Sustrato rocoso</b>	<b>Sustrato orgánico</b>
<i>Espeletia schultzii</i>	3,22	-3,06
<i>Hesperomeles obtusifolia</i>	-3,22	3,06
<i>Pinus sp.</i>	2,22	-2,11
<i>Hypericum laricifolium</i>	1,64	-1,56
<i>Acaena elongata</i>	0,76	-0,72
<i>Rumex acetosella</i>	0,76	-0,72

## DISCUSIÓN DE RESULTADOS

### Patrón de producción de flores en las inflorescencias

Existen pocos datos sobre la fenología de plantas del páramo; no obstante, hemos observado que una buena parte de plantas del páramo inician su floración en el mes de julio; mientras que, *E. bicolor* inicia su floración en Junio, siendo ésta una de las primeras plantas en florecer. Debido a que al principio de su floración existen otras pocas especies con flores, pensamos que en zonas del páramo donde *E. bicolor* sea un especie abundante, podría perfilarse como una importante fuente de recursos alimenticios durante los meses de junio y julio; de la misma forma en que *E. schultzei* es una fuente importante de recursos para otras especies durante su floración (Berry y Calvo 1989). El comienzo temprano de la floración de *E. bicolor*, podría deberse a que los estímulos ambientales que la promueven son diferentes a los estímulos ambientales de otras especies de plantas (Roldan y Martínez 2000).

El tamaño promedio de las inflorescencias (42,08 cm) y el número promedio de flores que producen los individuos por inflorescencia (25 flores) en Mucubají, concuerdan con los datos reportados para *E. bicolor* por Walther (1972); así mismo, pudimos observar que el desarrollo de la inflorescencia ocurre de manera acrópeta y el número de flores en anthesis por día (entre tres y cuatro) coincide con el número diario de flores en anthesis que tienen otras especies del género *Echeveria* (Jimeno *et al.* 2013, Jimeno-Sevilla *et al.* 2014). Debido a la poca cantidad de flores que se encuentran en anthesis simultáneamente en cada inflorescencia y la prolongada duración de la anthesis de cada flor, en algunas inflorescencias pueden transcurrir entre dos y tres meses (a partir de la apertura de las primeras flores) hasta que las últimas flores entren en anthesis. De igual manera, la formación y maduración de cada fruto se prolonga por aproximadamente tres meses, en consecuencia, es posible que algunas inflorescencias exhiban frutos maduros y flores en anthesis al mismo tiempo. Aunque se desconoce la longevidad de las semillas de *E. bicolor*, esta dispersión de semillas que se prolonga durante varios meses, puede interpretarse como un mecanismo que permite incrementar la probabilidad de germinación en un momento adecuado, puesto que las semillas pueden deteriorarse a la espera de condiciones ambientales que favorezcan su germinación (Pérez y Pita 2001).

El alto porcentaje de robo de néctar que detectamos por observación de cicatrices en los frutos (96,60%), concuerdan con aquellos obtenidos por Maloof e Inouye (2000), quienes afirman que las altas tasas de robo son normales en las especies de plantas cuyo néctar es robado por diglosas. Las altas tasas de cicatrices en frutos son una muestra de que el robo de néctar no compromete la producción de frutos en *E. bicolor*; sin embargo, este porcentaje de incidencia de robo de néctar puede ser importante en otras especies, debido a que durante su visita, los robadores de néctar pueden ocasionar daños en los órganos reproductivos de la flor (Maloof e Inouye 2000 y Faegri y van del Pijl 1979). Otra especie del páramo visitada por robadores de néctar es *E. schultzei*, pero no se le ha cuantificado el porcentaje de robo, ni los efectos que se generan durante la visita de los robadores; aunque, los investigadores sugieren que debido a la forma en que las diglosas realizan las visitas, éstas podrían ser transportadores de polen (Pelayo *et al.* en prensa).

### Descripción del periodo de anthesis

La duración de la anthesis de *E. bicolor* es de cuatro días, siendo esta duración menor a la de *E. gibbiflora*, cuya anthesis se prolonga durante siete u ocho días, también existen diferencias durante el ciclo de la anthesis de estas especies, ya que la liberación de polen y la receptividad estigmática ocurre desde el primer día de anthesis en *E. gibbiflora* (Parra *et al.* 1993), mientras que en *E. bicolor* se exhibe uno de los tipos de hercogamia, es decir, una separación temporal entre la liberación del polen y la

receptividad estigmática (Faegri y van del Pijl 1979). Es curioso que Parra *et al.* (1993) mencionen que las flores se encontraban receptivas desde el primer día de antesis, sin haber realizado estudios de receptividad, este dato lo explican debido a que las plantas poseían depósitos de polen sobre estigmas; sin embargo, en *E. bicolor* también observamos depósitos de polen sobre los estigmas en el primer y segundo día de antesis, pero al remover el polen y hacer una prueba de receptividad encontrábamos que la flor aún no había comenzado su fase femenina. Por otro lado, al igual que ocurre en *E. bicolor*, la abertura máxima de la corola de *E. gibbiflora* ocurre a mitad del ciclo de la antesis (Parra *et al.* 1993).

## **Evaluación del síndrome de polinización**

Algunos de los caracteres florales descritos en este trabajo son similares a los descritos por Walther (1972) y Vivas *et al.* (2011) y el resto de los caracteres no habían sido descritos anteriormente, haciendo de ésta la descripción más completa que se ha hecho sobre la flor de *E. bicolor*. Así mismo, al comparar los caracteres de la flor con los asignados a plantas que tienen la capacidad de atraer aves para su polinización; es decir, que poseen síndrome de polinización de ornitofilia (Faegri y van del Pijl 1979), encontramos que existen similitudes, por lo tanto, *E. bicolor* aparenta estar especializada en la atracción de colibríes como polinizadores.

Durante el estudio observamos que *E. bicolor*, es una de las pocas especies que exhibe síndrome de ornitofilia; mientras que, la mayoría parecen exhibir síndrome de entomofilia o ser especies generalistas; siendo este último el caso aparente de *E. schultzii*, cuyas flores tienen la capacidad de atraer aves y gran variedad de insectos (Berry 1989).

## **Patrón de producción de néctar**

Faegri y van del Pijl (1979) reportan que las condiciones ambientales influyen en la producción de néctar, lo que nos hace pensar que la variabilidad de condiciones ambientales en el páramo podría ser la causa de la diferencia en la producción de néctar en flores de diferentes edades; sin embargo, Parra *et al.* (1993) piensa que esta diferencia encontrada también en *E. gibbiflora*, se puede deber a que las flores hacen menos predecible el recurso para que los polinizadores incrementen el número de visitas. Entra en duda también, la posibilidad de que una mayor producción de néctar entre el tercer y cuarto día de antesis, esté relacionada con la receptividad de la planta; inferimos esto, porque mientras mayor sea la cantidad de néctar en las flores, más prolongada será la visita para la extracción del recurso; y posiblemente con este incremento en la duración de la visita, habrá mayor posibilidad de polinización.

Las grandes alturas se caracterizan principalmente por la escasez de oxígeno en la atmósfera y las bajas temperaturas ambientales; por lo tanto, los animales que habitan a más de 3000 m de altitud requerirían de un importante aporte de calorías para mantener su homeóstasis. En el caso de los colibríes se requeriría no sólo de importantes volúmenes de néctar, sino también de altas calidades de azúcares (Salinas, *et al.* 2007). El volumen producido por *E. bicolor* en 24 horas (22,27  $\mu$ l), es mayor que el producido por *E. gibbiflora* (14,5  $\mu$ l) y aún mayor que el de *E. rosea* (5,53  $\mu$ l), sin embargo, todas estas especies producen volúmenes de néctar característicos de flores que son visitadas por colibríes. Por otro lado, las concentraciones del néctar son similares en las tres especies de *Echeveria* comparadas (Parra *et al.* 1993 y Jimeno-Sevilla *et al.* 2014). En el páramo, especies como *E. schultzii* y *S. wedglacialis*, también producen volúmenes diarios de néctar menores al producido por *E. bicolor* (0,8; 5,34 y 22,27  $\mu$ l respectivamente); sin embargo, las concentraciones de azúcares en el néctar son similares entre *E. schultzii* y *E. bicolor*, mientras que las de *S. wedglacialis* son mayores (Pelayo *et al.* en prensa).

En el patrón de producción de néctar durante el día, encontramos que no existe ningún pico en su producción entre el intervalo de 06:00 a 18:00 h, siendo el volumen promedio más alto el que

extrajimos a las 06:00 h que resulta de una posible producción nocturna, y a partir de esta hora, pudimos observar una notable disminución en la producción de néctar (Figura 6), siendo dicha disminución tan drástica que en algunas flores no había producción de néctar a partir de las 09:00 h, lo que sugiere que *E. bicolor* posee un patrón de producción de néctar principalmente nocturno. Lo contrario ocurre en las otras especies de *Echeveria* estudiadas, por ejemplo, en *E. rosae* hay un incremento en la producción desde tempranas horas de la mañana hasta las 10:00 y luego el volumen producido se mantiene hasta las 18:00; mientras que, en *E. gibbiflora* muestra un pico en la producción a las 09:00 y luego disminuye su producción hasta las 15:00 (Parra *et al.* 1993 y Jimeno-Sevilla *et al.* 2014). La diferencia que obtuvimos entre los volúmenes de néctar en ambos tratamientos, inferimos que se generó debido al estrés causado a la flor o a una inadecuada manipulación de la flores, donde se pudieron ocasionar lesiones a los conductos que llevan el néctar al nectario.

### **Relación entre la producción y concentración del néctar**

La concentración promedio del néctar producido por *E. bicolor* a las 06:00 h es la más alta ( $20,73 \pm 3,10$  %) y a partir de esta hora disminuye, este comportamiento pudo haber sido un resultado del proceso coevolutivo de la especie con los colibríes en el páramo, debido a que a primeras horas de la mañana los colibríes necesitan néctar con alta concentración de carbohidratos para regular su temperatura, mientras que, a medida que transcurren las horas de la mañana el sol cumple esta función de termorregulador y la planta produce néctar con concentraciones más bajas, pero necesarias para aportar la cantidad de carbohidratos que cumpla con las demandas energéticas y suficiente cantidad de agua para soportar las extremas temperaturas del ambiente. Podríamos pensar también, que debido a que en el páramo las plantas se encuentran sometidas a fuertes condiciones ambientales (Azócar y Monasterio 1980), es posible que esta disminución de la producción y concentración del néctar esté asociada al tipo metabolismo CAM que posee la planta, el cual podría ser facultativo, constitutivo, neutral o cambiante (Herrera 2009 y Winter *et al.* 2008).

### **Visitantes florales**

Al igual que *E. gibbiflora* y *E. rosae*, nuestro modelo de estudio es polinizada solamente por colibríes (Jimeno *et al.* 2013, Jimeno-Sevilla *et al.* 2014, Parra *et al.* 1993, Parra-Tabla *et al.* 1998). De las 5 especies de colibríes que esperábamos que visitaran las flores de *E. bicolor*, en nuestra área de estudio, solo registramos tres (*M. tyrianthina*, *E. vestita* y *C. coruscans*). Es posible que no observamos a *R. microrhynchum* visitando a *E. bicolor* porque según Hilty (2003) el pico tiene un tamaño de 6 mm, mientras que la longitud de la flor es de aproximadamente 13 mm, por lo tanto, los rasgos morfológicos no le permiten a la especie realizar visitas legítimas, y pensamos que tampoco es capaz de realizar visitas ilegítimas debido a la rigidez y grosor de los pétalos y sépalos; entonces, esta especie tendrá como preferencia flores de menor longitud. Con respecto a la ausencia de visitas de *O. lindenii*, es posible que se haya debido a la migración que realiza esta especie a altitudes mayores a la de la zona de estudio durante la época húmeda (Hilty 2003); sin embargo, es muy importante informar que observamos a esta especie realizando visitas a *E. bicolor* en el Paramo de La Culata, en el mes de Junio, a una altitud aproximada de 3700 metros.

En las especies del páramo andino cuya polinización ha sido estudiado, la mayoría pertenecientes a la familia Asteraceae, se ha encontrado que los transportadores de polen son gran variedad de insectos y/o aves; y además, que éstas son totalmente dependientes de sus polinizadores debido a que no dispersan su polen a través del viento (Fagua y Bonilla 2005, Berry 1986 y Berry y Calvo 1989).

Según Hilty (2003), *M. tyrianthina* es una especie con comportamiento territorial y esto fue lo que observamos durante la toma de datos, los individuos de esta especie exhibían comportamientos agresivos hacia otros colibríes indiferentemente de la especie que fuesen; a partir de estos

comportamientos, pudimos observar como los otros colibríes quedaban tendidos en el suelo después de haber recibido impactos de algunos individuos de *M. tyrianthina*. Este comportamiento territorial pudo haber sido una de las causas de que la mayoría de visitas que reportamos hayan sido realizadas por *M. tyrianthina* (93,24%) y el resto de visitas hayan sido realizadas por las otras especies de aves; otra causa pudo haber sido que durante el periodo en el que realizamos el estudio, había gran variedad de especies en floración, siendo algunas de éstas de preferencia por las especies de colibríes que visitaron efímeramente a *E. bicolor*, por lo tanto, pensamos que es necesario estudiar el ensamble de aves asociadas a las flores de *E. bicolor* durante todo el periodo reproductivo.

Aunque solo registramos una especie de colibrí de pico corto como visitante floral (*M. tyrianthina*), éste realizó la mayoría de las visitas. Estos resultados nos permiten apoyar nuestra primera hipótesis que infiere en un posible favorecimiento hacia los colibríes de pico corto, debido a los caracteres florales de *E. bicolor*. Por otro lado, debido al ajuste morfológico entre *M. tyrianthina* y la flores de *E. bicolor*, y a la gran proporción de las visitas realizadas, pensamos que esta especie es su polinizador principal en el páramo andino.

*Diglossa gloriosa* es la única especie de ave especializada en el robo de néctar en el páramo andino (Hilty 2003 y Pelayo *et al.* 2011), y en efecto fue la única especie que presentó este comportamiento durante las visitas a las flores de *E. bicolor*. El robo de néctar podría ser de gran importancia en la reproducción de *E. bicolor*, porque como hemos mencionado, durante la visita se pueden ocasionar daños en los órganos reproductivos de la planta o disminuir la frecuencia de visitantes legítimos. A pesar de que el porcentaje de robo fue bastante alto (96,60%), el efecto de *D. gloriosa* pareciera ser neutral. Así mismo, en el páramo andino, se conoce que *D. gloriosa* visita a *E. schultzii*, y que el efecto de las visitas podría ser positivo debido que podría transportar polen (Pelayo *et al.* en prensa); mientras tanto, en otras especies del género *Echeveria* no es conocido el robo de néctar, pero Jimeno *et al.* (2013) reporta el hurto de néctar ocasionado por ácaros en *E. rosea*.

## **Relación entre la frecuencia de visitas y el patrón de producción de néctar**

El resultado de la correlación de Pearson es bastante alto ( $r = 0,842$ ), lo cual es bastante interesante debido a que en la curva de la frecuencia de visitas observamos la presencia de un pico de actividad (figura 7). Esto nos hace preguntarnos si también existe un pico en la producción de néctar que no fue posible observar debido a una posible inadecuada manipulación de las flores, o si es un comportamiento normal en los colibríes visitar las flores en búsqueda de recurso en posibles flores que no hayan sido visitadas durante el día.

## **Biología reproductiva**

La flor no es capaz de reproducirse por agamospermia, es decir, necesita ser fecundada para producir semillas y frutos; ésta puede ser fecundada con polen de otras plantas y con su mismo polen; es decir, es xenógama y autocompatible, ya que obtuvimos que las plantas son capaces de generar la misma cantidad de frutos (100%) y la misma cantidad de semillas según el ANOVA realizado. Según Parra *et al.* (1993), *E. gibbiflora* tiene un comportamiento similar a *E. bicolor* en cuanto a su biología reproductiva; sin embargo, en algunas de las especies de Asteraceae estudiadas del páramo andino, los resultados demuestran que las plantas son xenógamas, autoincompatibles y no presentan agamospermia (Fagua y Bonilla 2005, Berry 1986 y Berry y Calvo 1989); no obstante, con los resultados obtenidos en las diferentes investigaciones, podríamos inferir en que la autoincompatibilidad es una característica que varía dependiendo de la familia.

Parra *et al.* (1993) sugiere que *E. gibbiflora* posee una alta tasa de autofecundación, debido a la morfología floral, liberación de polen y receptividad de forma sincrónica, y porque la cantidad de

abortos florales en la población estudiada es sumamente baja o nula. La anatomía floral de *E. bicolor* y *E. gibbiflora* son similares; por tal razón, pensamos que es posible que ocurra autofecundación en flores de *E. bicolor*, siempre y cuando las visitas legítimas hayan sido muy bajas o nulas y las anteras aún posean gran cantidad de polen. A pesar de ello, *E. bicolor* exhibe mecanismos que promueven la reproducción sexual de la especie, como la hercogamia temporal, producción de recurso alimenticio para los polinizadores, diferencias de volúmenes producidos durante la antesis y el hecho de que el néctar esté distribuido en 5 nectarios, lo cual aumenta la probabilidad de fecundación durante la total extracción del recurso.

### **Efecto de los robadores de néctar en la producción de frutos y semillas**

Debido a que el 100% de las flores robadas fructificaron y el número de semillas producidos por flores robadas y no robadas, no es significativamente diferente entre sí, tomamos la decisión de rechazar nuestra hipótesis que sugería posibles causas de lesiones en las estructuras reproductivas. Este resultado se lo atribuimos a la fuerte protección que generan los pétalos y sépalos, ya que al igual que la planta, estos son rígidos y carnosos.

### **Caracterización del hábitat**

El patrón de distribución de *E. bicolor* que encontramos, indica que ésta tiene preferencias por suelos bien drenados, un resultado similar fue obtenido anteriormente por Uhl (1992). Este patrón de distribución es común dentro de la familia Crassulaceae (Walther 1972 y Ortiz *et al.* 2008), ya que tienen adaptaciones fisionómicas y fisiológicas que les permiten soportar el estrés hídrico: reservas de agua y baja tasa de transpiración durante el día (Walther 1972 y Winter *et al.* 2008). Aunque las plantas eran capaces de establecerse sobre sustratos rocosos y/o con abundante materia orgánica, los individuos que se encontraban sobre este último tenían mejor desarrollo, posiblemente por la falta de estrés nutricional.

Ahora bien, *E. bicolor* no aparenta tener asociaciones con otras plantas, debido a que los individuos se encontraban solos o al lado de otras especies vegetales en similar proporción (53,53% y 46,48% respectivamente); en efecto, este hecho es reforzado por el resultado de Ji-cuadrado, el cual nos hace pensar que la frecuencia de cercanía a otras especies, es dada por la abundancia de estas sobre un sustrato determinado; por ejemplo, como *E. schultzii* es muy abundante sobre sustratos orgánicos; entonces, sobre éste registraremos mayor número de plantas de *E. bicolor* cercanas a *E. schultzii*.

## CONCLUSIONES

Las flores de *E. bicolor* son capaces de generar frutos y semillas de forma autogámica; sin embargo, poseen algunos caracteres que interpretamos como promotores de la transferencia de polen por medio de colibríes: síndrome de ornitofilia, así como el mecanismo hercogamia.

Pudimos haber cometido un error metodológico al momento de tomar los datos del patrón de producción de néctar durante el día; por lo tanto, pensamos que es necesario repetir el procedimiento para probar si existe un pico de producción al mediodía, lo que nos permitirá tener una idea más clara del comportamiento de los colibríes durante estas horas.

Los resultados de este trabajo parecen demostrar que el polinizador principal es *M. tyrianthina*, debido al alto porcentaje de visitas que este le realizó; mientras que las otras especies de colibríes parecen tener un comportamiento más oportunista.

A pesar de las altas tasas de robo de néctar y que durante este comportamiento se pueden generar daños en los órganos reproductivos, *D. gloriosa* no compromete la producción de frutos y semillas de *E. bicolor*.

*Echeveria bicolor* se puede encontrar solamente en ecosistemas donde los suelos tengan un buen drenaje.

## RECOMENDACIONES

Explorar otros métodos para medir la producción diaria de néctar, con el propósito de explorar si las flores tienen una segregación sostenida a lo largo del día.

Explorar experimentalmente si los ladrones de néctar pueden afectar otros componentes del éxito reproductivo de *E. bicolor*; por ejemplo, si afectan su dispersión de polen.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ataroff, M. y L. Sarmiento. 2004. Las unidades ecológicas de los Andes de Venezuela. Pp. 9-26. En: La Marca, E., Soriano, P. (eds). Reptiles de Los Andes de Venezuela. Fundación Polar, Codepre-ULA, Fundacite-Mérida, Biogeos, Mérida.
- Azócar, A. y M. Monasterio. 1979. Variabilidad ambiental en el Páramo de Mucubají. Pp: 149-159. En: Salgado-Labouriau, M.L. (Ed). El Medio Ambiente Páramo. Ediciones CIET-IVIC/MAB-UNESCO. Caracas.
- Azócar, A. y M. Monasterio. 1980. Caracterización ecológica del clima en el Páramo de Mucubají. Pp: 207-223. En: Monasterio, M. (Ed). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida.
- Azócar, A. 1981. La flora de los páramos. En: Los páramos venezolanos. De Karl Weidman. Edi. Librería Alemana S.R.L. pp. 6-27.
- Berry, P. 1986. Los sistemas reproductivos y mecanismos de polinización del género *Espeletia* en los páramos venezolanos. Anales del IV Congreso Latinoamericano de Botánica, vol. II. Simposio ecología de la reproducción e interacciones planta/animal. Pp. 25–33.
- Berry, P. y R. Calvo. 1989. Wind Pollination, Self-Incompatibility and Altitudinal Shifts in the High Andean Genus *Espeletia* (Asteraceae). American Journal of Botany 76:1602-1614.
- Briceño, B. y G. Morillo. 2002. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliopsida). Acta Botánica Venezuelica. Acta Bot. Venez. 25(1):1-47.
- Carranza, J. y J. Estévez. 2008. Ecología de la polinización de Bromeliaceae en el dosel de los bosques neotropicales de montaña. Boletín Científico, Centro de Museos, Museo de Historia Natural. 12:38-47.
- Colwell, R. 2000. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 6.01b, User's guide and application: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection. London, England.
- Faegri, K. y L. van der Pijl. 1979. The Principles of Pollination Ecology. Third revised edition. Pergamon Press. Great Britain.
- Fagua, J.C. y M. Bonilla. 2005. Ecología de la polinización de *Espeletia grandiflora*. Pp: 246-271. In: Bonilla M. (Ed.). Estrategias Adaptativas de Plantas del páramo y del Bosque alto andino en la Cordillera Oriental de Colombia. UNIBIBLOS, Bogotá Colombia.
- Fariñas, M. y M. Monasterio. 1980. La vegetación del páramo de Mucubají. Análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica. En: Monasterio, M. (Ed). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 264- 307.
- Font Quer, P. 1982. Diccionario de Botánica. Editorial Labor, S. A. 8va reimpresión. Barcelona, España.

- Herrera, A. 2009. Crassulacean acid metabolism and fitness under water deficit stress: if not for carbon gain, what is facultative CAM good for?. *Annals of Botany*. 103(4); 645–653.
- Hilty, S. 2003. *Birds of Venezuela*. University of Princeton, New Jersey.
- Hokche, O., P. Berry y O. Huber. 2008. *Nuevo Catálogo de La Flora Vascular de Venezuela*. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobias Lasser. Caracas, Venezuela.
- Inouye, D.W. 1980. The terminology of floral larceny. *Ecology*. 61:1251-1253.
- Irwin, R. y A. Brody 1999. Nectar-robbing bumble bees reduce the fitness of *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *Ecology*. 80:1703-1712.
- Jimeno, H., A. Hernández y T. Krömer. 2013. *Echeveria rosea* Lindley (Crassulaceae): a hummingbird-dependent succulent epiphyte. *Cactus and Succulent Journal*. 85(3):23-26.
- Jimeno-Sevilla, H., A. Hernández-Ramírez, J. Ornelas, y S. Marten-Rodríguez. 2014. Morphological and néctar traits in *Echeveria rosea* Lindley (Crassulaceae) linked to hummingbird pollination in central Veracruz, Mexico. *Haseltonia*. 19:17-25.
- Llambí, L., J. Smith, B. Silva, J. Toro y V. Cartaya. 2013. Una estrategia integrada de conservación de los páramos de Gavidia y Mixteque: participación, investigación y manejo del territorio. Proyecto Páramo Andino (PNUMA-FMAM), Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de Los Andes. Mérida. 80pp.
- Maloof, J. y D. Inouye. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists?. *Ecology*. 81(10):2651-2661.
- Malagón, D. 1982. Evolución de los suelos en el páramo andino. (NE del Edo. Mérida, Venezuela). Mérida: CIDIAT. Series Suelos y Clima. 190 p.
- Monasterio, M. 1980a. El Páramo de Mucubají dentro del cuadro general de los Páramos Venezolanos. pp. 201-203. En: Monasterio, M. (Ed). *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida.
- Monasterio, M. 1980b. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. Pp. 93-158. En: Monasterio, M. (Ed). *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida.
- Navarro, L. 2001. Reproductive biology and effect of néctar robbing on fruit production in *Macleania bullata* (Ericaceae). *Plant Ecology*. 152:59-65.
- Ortiz, D., E. Lumbreras y J. Rosselló. 2008. La familia Crassulaceae en la flora alóctona valenciana. *Monografías de la revista Bouteloua*. No 4.
- Osborn NM, PG Kevan & M Lane. 1998. Pollination biology of *Opuntia polyacantha* and *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Systematics and Evolution* 159:85–94.
- Parra, V., C. Vargas y L. Eguiarte. 1993. Reproductive biology, pollen and seed dispersal, and neighborhood size in the hummingbird-pollinated *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae). *American Journal of Botany*. 80(2):153-159.

- Parra-Tabla, V., C. Vargas y L. Eguiarte. 1998. Is *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae) fecundity limited by pollen availability? An experimental study. *Functional Ecology*. 12:591-595.
- Pelayo, R.C. y P. Soriano. 2010. Diagnóstico ornitológico del estado de conservación de tres cuencas altoandinas venezolanas. *Ecotrópicos*. 23(2):75-95.
- Pelayo, R.C., C. Rengifo y P. Soriano. 2011. Avian nectar robbers of *Passiflora mixta* (Passifloraceae): do they have a positive effect on the plant?. *Interciencia*. 36(8):587-592.
- Pelayo, R.C., N. Sánchez-Guillén, C.F. Sánchez, J.C. Jaimes, M. Ramírez, E. Villalba, D. Hurtado y M.A. Mora. En prensa. Cambios en la estructura de ensambles de visitantes florales en *Espeletia schultzii* Wedd y *Senecio wedglacialis* Cuatrec (Asteraceae) ante modificaciones artificiales de algunos caracteres florales. *Ecotrópicos*.
- Pérez-Calix, E. e I. Franco 2004. Crasuláceas. En A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.). Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-WorldWildlifeFund. México. pp. 209-217.
- Pérez F. y J. M. Pita. 2001 Atributos y Conservación de Semillas. Viabilidad, vigor, longevidad y conservación de semillas. Hojas Divulgadoras No 2112-HD. Universidad Politécnica de Madrid. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación. Madrid, 16 pág.
- Rengifo, C., A. Nava y M. Zambrano. 2005. Lista de aves de La Mucuy y Mucubají. Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida-Venezuela. Serie de Aves de Mérida, Vol. 1. Editorial Venezolana, C. A. Mérida.
- Rodríguez, M. 2010. El páramo como proveedor de agua: análisis de efecto de las unidades geomorfológicas y de vegetación sobre el balance hídrico de una microcuenca andina de Venezuela. Tesis de Maestría. Postgrado en Ecología Tropical, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de Los Andes. 144 pp.
- Rodríguez, M., D. Acevedo, W. Buytaert, M. Ablan, LD. Llambí y B. de Bievre. 2013. El páramo andino como productor y regulador del recurso agua. Microcuenca alta de la Quebrada Mixteque, Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. En: Cuesta F, Sevink J, Llambí LD, De Brevie B & G Maldonado, Eds. Investigación para la conservación de los Páramos Andinos. Proyecto Páramo Andino, Quito.
- Rojas-Nossa, S. 2007. Estrategias de extracción de néctar por pinchaflores (aves: *Diglossa* y *Diglossopsis*) y sus efectos sobre la polinización de plantas de los altos Andes. *Ornitología Colombiana* No 5:21-39.
- Roldan, M. y J. Martínez. 2000. Floración y su control ambiental. Pp. 403-416. En: Azcón J. y M. Talón. (Eds.). Fundamentos de fisiología vegetal. 3era edición. Editorial McGraw-Hill. Interamericana de España, Barcelona.
- Salinas, L., Arana, C. y Suni, M. 2007. El néctar de especies de *Puya* como recurso para picaflores Altoandinos de Ancash, Perú. *Revista Peruana de Biología*. 14(1):129-134.
- Stiles, F. 1975. Ecology, Flowering Phenology, and Hummingbird Pollination of Some Costa Rican *Heliconia* Species. *Ecology* 56:285–301.

- Sturm, H. 1990. Contribución al conocimiento de las relaciones entre los frailejones (Espeletiinae, Asteraceae) y los animales en la región del páramo andino. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 17:668-668.
- Sutherland, S. y R. Vickery. 1988. Trade-offs between sexual and asexual reproduction in the genus *Mimulus*. *Oecologia*. 76:330-335.
- Uhl, C. H. 1992. Notes on *Echeveria* in Venezuela. I. *E. bicolor*. *Cactus and Succulent Journal (US)* 64: 3-5, illus.
- Vivas, Y., J. Gaviria y M. Ricardi. 2011. Catálogo de las plantas vasculares del valle morrénico de Mucubají, Estado Mérida, Venezuela. *Ernstia*. 21(1):1-43.
- Walther, 1972. *Echeveria*. California Academy of Sciences. San Francisco, CA.
- Wepler, T., P. Stoll y J. Stöcklin. 2006. The relative importance of sexual and clonal reproduction for population growth in the long-lived alpine plant *Geum reptans*. *Journal of Ecology*. 94:869-879.
- Winter, K., M. García y J. Holtum. 2008. On the nature of facultative and constitutive CAM: environmental and developmental control of CAM expression during early growth of *Clusia*, *Kalanchoë*, and *Opuntia*. *Journal of Experimental Botany*. 59(7):1829–1840
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4<sup>a</sup> ed. Prentice Hall. Upper Saddle River.