



**C I E N C I A S**  
UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
MÉRIDA VENEZUELA

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

### **MANUEL ALFONSO RAMÍREZ CHACÓN**

En Mérida a los 31 días del mes de Marzo del año 2016, a las 09:00 a.m. se reunieron los Profesores: Pascual Soriano (tutor), Javier Estrada 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: "Ecología de la polinización en tres especies de *Heliconia* (Heliconiaceae) en la zona Sur del Lago de Maracaibo", presentó el Bachiller: Manuel alfonso Ramírez Chacón, titular de la Cédula de Identidad N° V021.222.354, 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: Manuel alfonso Ramírez Chacón.

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 DIECIOCHO (18) PUNTOS. Y recomendado para su publicación.

  
Prof. Pascual Soriano  
Tutor



  
Prof. Javier Estrada

  
Prof. Jesús Molinari.

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

Núcleo "Pedro Rincón Gutiérrez", Edificio "A", Facultad de Ciencias Mérida 5101 - República Bolivariana de Venezuela  
Teléfono: (58 - 274) 240 1291 / 240 1292 - Fax: 240 1290 - Web: [www.ciens.ula.ve](http://www.ciens.ula.ve) Correo\_e: [dptobiologia@ula.ve](mailto:dptobiologia@ula.ve)



Universidad de los Andes  
Facultad de Ciencias  
Departamento de Biología.  
Laboratorio de Ecología Animal "A"  
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE)

**Ecología de la Polinización de tres especies de *Heliconia* (Heliconiaceae) en la Zona Sur del Lago de Maracaibo.**

Trabajo Especial de Grado presentado por:  
Br Manuel Alfonso Ramírez Chacón  
Para optar al Título de Licenciado en Biología.  
Tutor: Pascual J. Soriano.  
Cotutora: Roxibell Pelayo.  
Mérida, Marzo del 2016

## **Agradecimientos**

A Dios y a todas aquellas personas que desde el cielo me cuidan y guían siempre.

Al Universo, por la buena energía recibida. Siempre debemos ser positivos y sonreír pues todo en esta vida tiene solución.

A la Universidad de los Andes. Es un orgullo formar parte de tan excelente casa de estudios.

A mis padres, Iraima y Henry y mi hermano José David. Su amor y apoyo han sido fundamentales durante toda mi vida. Juntos alcanzamos esta meta. Los amo.

A mis abuelas, tíos, primos y demás familiares que han estado presentes en todo momento apoyándome. No podría faltar mi tío y Dr. Carlos Gómez. Los quiero mucho.

A mi Tutor Pascual Soriano y mi Cotutora Roxibel Pelayo. Muchísimas gracias por el apoyo, los consejos, enseñanzas, paciencia y los buenos momentos compartidos. Mi respeto, admiración y gran aprecio hacia ustedes.

A los distinguidos miembros del Jurado: Profesoras María Elena Naranjo y Yelitza León, inicialmente, miembros del jurado. Al profesor Javier Estrada, quien ha estado presente en todos los seminarios. A los profesores Jesús Molinari y Carlos García miembros finales del jurado. Muchas gracias a todos por los comentarios y recomendaciones que enriquecieron la investigación.

A la Estación Local Chama, adscrita al Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas del estado Zulia (INIA-Zulia) y al Centro Socialista de Investigación y Desarrollo del Cacao (CESID-Cacao Corpozulia). De igual manera a todo su personal, ingenieros, técnicos, vigilantes, obreros, equipo de limpieza y cocina que siempre ofrecieron su colaboración.

Al Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), donde ejercí labores como preparador durante el desarrollo de la investigación. Muchas gracias por el apoyo y las enseñanzas.

Al profesor Luis Navarro y la Universidad de Vigo, España, por facilitarme instrumentos importantes para esta investigación.

A los profesores Daniel Castillo y Sairo Rangel por la información aportada sobre las heliconias encontradas en nuestra área de investigación.

A mis amigos y compañeros de Laboratorio Thalia Papanoni, María Tibisay Velázquez, Carla Aranguren, Rafael Pacheco, Libardo Lugo, Profesor Javier García y el Técnico Jhonny Murillo.

Al Profesor Alexis Valery y Susana por la ayuda en el tratamiento estadístico de los datos.

A la Sra. Belkis y el Sr. Nicolás. Mi querida familia en la ciudad de Mérida.

A la Sra. Alfoncina, la Sra. Miriam y la Sra. Tibisay. Vecinas y amigas colaboradoras.

Un abrazo para todos los profesores que compartieron su apoyo, conocimiento y enseñanzas durante la carrera: Ricardo Rico, Anairamiz Aranguren, Dimas Acevedo, Francisca Ely, María Marcano, Samuel Segnini, Antonio De Ascencao, Mayanin Rodríguez, Luis Daniel LLambí, Michele Ataroff,

Eulogio Chacón, Lirey Ramírez, Juan Gaviria, Jaime Pefaur, Gustavo Fermín, Wilfredo Quiñones, Rafael Zamora. Que su luz siga iluminando el camino de los apasionados por la ciencia.

Brindo por tener la dicha de compartir momentos inolvidables con muy buenos amigos:

Kharla Giménez, Manuel Gutiérrez, Jackson Arellano, Ana Mayo, Marlon Hincapie y José Zambrano. Amigos de toda la vida.

Miembros del grupo “volvox”: Adán Galué, Mónica Sánchez, Marcos Rengifo, Elismar Ruiz, Wilvis Balcazar, Yajaira Monsalve y Liliana Pacheco.

Lady García, Katty Barrios y los miembros del grupo “gorditos y bonitos”: José Fernández, Mariana Fernández, Astrid Dávila, Fiorella Díaz, Yolimar De Tovar, Rafael Urdaneta, Camilo Araujo, Martha Rujano y Axel Angelino.

Adriana Duque, Carmen Sánchez, Néstor Sánchez, Janina Puente, Profesora María Paulina López, Oriana Villafraz, Profesora Daniela Polanco, Indira Lara, Dexis de Romero, Jesús Delgado, Cherry Rojas, Francisco Sierra, Edwin Parada, Yermana Duque, Rebeca Flores, Adriana Pirela.

A la Sra. Sioly y la Sra. Ofelia, siempre atentas y dispuestas a colaborar.

Eternamente agradecido. Éxitos y bendiciones para todos!.

## Resumen

En un relicto de bosque al Sureste del Lago de Maracaibo coexisten *Heliconia latispatha* Benth, *H. mariae* Hook F y *H. bihai* L, cuyas flores exhiben características ornitófilicas. Para estudiar la ecología de su polinización evaluamos el patrón de antesis y biología reproductiva, caracterizamos el patrón de producción de néctar y determinamos el ensamble de sus visitantes florales, a los que determinamos su patrón de forrajeo. Monitoreamos sus flores durante la antesis; aislamos flores en preantesis y evaluamos: autogamia; xenogamia; polinización natural (Control 1) y polinización espontánea (Control 2); posteriormente evaluamos la producción de frutos y semillas. Listamos los visitantes florales sobre parches de cada especie. La antesis dura un día. En todos los tratamientos observamos producción de frutos. *Heliconia bihai* arrojó el mayor número de visitantes (5 colibríes y un paseriforme ladrón), seguida por *H. latispatha* (4 colibríes) y *H. mariae* (2 colibríes). La mayoría de los colibríes exhibió un comportamiento rutero. *Heliconia bihai* produce los mayores valores de volumen y concentración de néctar, seguida por *H. latipatha* y *H. mariae*. Estos resultados parecen señalar a *H. latispatha* y *H. bihai* como generalistas y *H. mariae* especialista. Finalmente, establecimos que la autocompatibilidad en estas heliconias no es absoluta.

**Palabras clave:** Polinización, antesis, néctar, visitantes, autocompatibilidad

## Abstract

In a forest relict southeast of Maracaibo Lake coexist *Heliconia latispatha* Benth, *H. mariae* Hook F y *H. bihai* L., whose flowers exhibit ornitophilic features. To study their pollination ecology we evaluated pattern of anthesis and reproductive biology, characterized pattern of nectar production and determined the assemblage of their floral visitors, for which we also determined pattern of foraging. Flowers were monitored during anthesis; we isolated flowers in preanthesis and evaluated autogamy, xenogamy, natural pollination (Control 1) and spontaneous pollination (Control 2), after which we evaluated production of fruits and seeds. We listed floral visitors on patches of each species. Anthesis lasts one day. In all treatments we observed fruit production. *H. bihai* showed the largest number of visitors (5 hummingbirds and a robber passerine), followed by *H. latispatha* (4 hummingbirds) and *H. mariae* (2 hummingbirds). Most hummingbirds exhibited a foraging behavior. *H. bihai* produced the highest values of nectar's volume and concentration, followed by *H. latipatha* and *H. mariae*. These results seem to point to *H. latispatha* and *H. bihai* as generalists, and *H. mariae* as specialist. Finally, we established that autocompatibility in these heliconias is not absolute.

**Keywords:** Pollination, anthesis, nectar, visitors, autocompatibility

## Índice General.

<b>Agradecimientos</b>	<b>ii</b>
<b>Resumen</b>	<b>iv</b>
<b>Introducción.</b>	<b>vi</b>
<b>Hipótesis de Trabajo</b>	<b>10</b>
<b>Objetivos</b>	<b>11</b>
Objetivo General	11
Objetivos específicos	11
<b>Metodología</b>	<b>11</b>
Especies de Estudio	12
<i>Heliconia latispatha</i> Benth	12
<i>Heliconia mariae</i> Hook F	13
<i>Heliconia bihai</i> L	13
Descripción de la Antesis	13
Biología Reproductiva	14
Ensamble de los visitantes florales de las heliconias	16
Patrón de producción de néctar de las heliconias	16
<b>Resultados.</b>	<b>17</b>
Descripción de la Antesis	17
Biología Reproductiva	19
<i>Heliconia latispatha.</i>	19
<i>Heliconia bihai.</i>	19
Ensamble de los visitantes florales	20
<i>Heliconia latispatha</i>	20
<i>Heliconia mariae</i>	23
<i>Heliconia bihai</i>	24
Patrón de producción de néctar de las heliconias	28
Relación entre la producción de néctar y la frecuencia de visitas de los colibríes	32
<b>Discusión</b>	<b>32</b>
Descripción de antesis	32
Biología Reproductiva	32
Ensamble de los visitantes florales	33
Patrón de forrajeo de los visitantes florales.	34
Patrón de producción de néctar de las tres especies de heliconias.	35
Relación entre la producción de néctar y la frecuencia de visitas de los colibríes	37
<b>Conclusiones</b>	<b>38</b>
<b>Recomendaciones.</b>	<b>38</b>
<b>Anexos.</b>	<b>39</b>
<b>Bibliografía.</b>	<b>39</b>

## Índice de Tablas.

<b>Tabla 1.</b> Descripción de las especies de estudio (Aristeguieta, 1961) _____	10
<b>Tabla 2.</b> Total de flores de <i>H. latispatha</i> bajo observación y número de frutos (expresado en porcentaje) en diferentes estados de desarrollo para cada tratamiento _____	19
<b>Tabla 3.</b> Número de semillas en los frutos resultantes de cada tratamiento en <i>H. latispatha</i> . _____	19
<b>Tabla 4.</b> Total de flores de <i>H. bihai</i> bajo observación y número de frutos (expresado en porcentaje) en diferentes estados para cada tratamiento. _____	20
<b>Tabla 5.</b> Número de semillas en los frutos resultantes de cada tratamiento en <i>H. bihai</i> _____	20
<b>Tabla 6.</b> Ensamble de visitantes florales en <i>H. latispatha</i> , <i>H. mariae</i> y <i>H. bihai</i> . _____	21
<b>Tabla 7.</b> Volumen de néctar por día en flores (n=15) de las tres especies de estudio _____	29
<b>Tabla 8.</b> Volumen y concentración de azúcar del néctar en flores (CONTROL; n=10) en las tres especies de estudio _____	29
<b>Tabla 9.</b> P- valor resultante de la prueba de hipótesis que realizamos para comparar el volumen de néctar y la concentración entre las flores evaluadas en el transcurso del día y las flores control (evaluadas al final de la tarde) de las tres especies de estudio. _____	32

## Índice de Figuras.

<b>Figura 1.</b> Climadiagrama de la Estación Local Chama-INIA-Zulia, periodo 2002-2005 _____	12
<b>Figura 2.</b> Patrón de distribución de los ovarios dentro de la bráctea; mecanismo de identificación a largo plazo en el caso de <i>H. latispatha</i> y <i>H. bihai</i> _____	14
<b>Figura 3.</b> Capilares posicionados para la extracción de néctar en flores de las tres especies de estudio. _____	17
<b>Figura 4.</b> Etapas de la antesis en flores de las tres especies de estudio. _____	18
<b>Figura 5.</b> Curva de número acumulado de especies visitantes florales de <i>Heliconia latispatha</i> _____	22
<b>Figura 6.</b> Frecuencia de visitas en el transcurso del día en flores de <i>Heliconia latispatha</i> . _____	22
<b>Figura 7.</b> Curva de número acumulado de especies visitantes florales de <i>H. mariae</i> . _____	23
<b>Figura 8.</b> Frecuencia de visitas en el transcurso del día en flores de <i>H. mariae</i> . _____	24
<b>Figura 9.</b> Curva de número acumulado de especies visitantes florales de <i>H. bihai</i> _____	25
<b>Figura 10.</b> Frecuencia de visitas en el transcurso del día en flores de <i>Heliconia bihai</i> . _____	26
<b>Figura 11.</b> Curva de número acumulado de especies visitantes florales en las tres heliconias de estudio. _____	27
<b>Figura 12.</b> Frecuencia de visitas en el transcurso del día en las tres especies de estudio. _____	27
<b>Figura 13.</b> Frecuencia acumulada de visitas (expresada en porcentaje) en flores de <i>H. latispatha</i> , <i>H. mariae</i> , <i>H. bihai</i> y las tres especies de heliconia de estudio(total) _____	28
<b>Figura 14.</b> Volumen de néctar producido a lo largo del día en flores (n=15) de las tres especies de estudio _____	30
<b>Figura 15.</b> Concentración de azúcar del néctar en flores (n=15) de las tres especies de estudio a lo largo del día _____	31

## Introducción.

Las complejas interacciones que se establecen entre las plantas y los animales que visitan sus flores, ha atraído el interés de los naturalistas desde hace más de dos siglos (Gómez, 2002). De esta manera, la ecología de la polinización ha sido profusamente utilizada para apoyar el papel de la selección natural como motor evolutivo desde los primeros momentos de su formulación, incluso Charles Darwin realizó observaciones sobre esta interacción (Darwin, 1862, 1877, 1878). Por su parte, el papel de los polinizadores como agentes selectivos de muchos caracteres reproductivos de las plantas, está en la actualidad universalmente aceptada por la comunidad científica (Gómez, 2002).

La polinización es el proceso de transporte del polen desde las anteras (aparato masculino) de una flor, hasta un estigma (aparato femenino) localizado en la misma flor o en plantas diferentes de la misma especie (Roubik, 1989). Los granos de polen son inertes; por lo tanto, su transporte debe ser asegurado por agentes externos, que pueden ser: abióticos, como el agua y el viento, o bióticos, como animales diversos (González, 2008).

Tanto las diversas estructuras florales como los mecanismos de polinización que exhiben las angiospermas, son el reflejo de adaptaciones coevolutivas entre la planta y el polinizador (Stebbins, 1970); es decir, a través de la selección natural las anatomías de las flores y de los polinizadores sufren pequeños cambios que los hacen cada vez más compatibles entre sí, lo que ha generado que la intervención de animales en la polinización constituya una de las interacciones mutualistas más importantes en hábitats terrestres (Waser y Ollerton, 2006).

El conjunto de adaptaciones a un polinizador dado, se denomina síndrome; y representa los rasgos florales adaptativos que poseen las plantas a ese tipo de polinizador y que suponen un incremento en la eficiencia de la transferencia de polen (Waser *et al.*, 1996). Entre los rasgos florales más característicos podemos mencionar: *i*) el ofrecimiento de recompensa accesible, tales como néctar y/o polen y *ii*) cambios morfológicos en las estructuras florales, de tal manera que se facilite la transferencia del polen a los cuerpos de animales con ciertas características (Ricklefs y Miller, 2000). En un sentido más amplio, pueden presentarse componentes estructurales en las flores que excluyan visitantes florales quienes, debido a su anatomía, podrían no ser polinizadores eficientes (Grant y Grant, 1968). En cuanto a visitantes florales es importante distinguir entre dos tipos, “legítimos” e “ilegítimos”, estos términos han sido utilizados para distinguir a los que parecen estar adaptados (visitantes legítimos) para obtener néctar como recompensa, a la vez que proporcionan el servicio de polinización correspondiente, de aquellos que no parecen estar adaptados morfológicamente (visitantes ilegítimos) (Inouye, 1980), de aquí surge el término “ladrón de néctar”, que incluye aves, insectos u otros animales que extraen néctar de las flores a través de un agujero perforado o mordido en la corola sin tener contacto con las estructuras sexuales de la flor (Maloof e Inouye, 2000). Por otro lado, dado que la flor es un “órgano atrayente”, cuanto mayor sea el tamaño de la flor o estructuras asociadas (dentro de límites razonables) y cuanto más contraste exhiba con el entorno, el resultado será generalmente más eficaz (Faegri y van der Pijl, 1979). Algunas investigaciones han demostrado que la mayoría de los insectos polinizadores pueden visualizar el color azul pero no el rojo, mientras que las aves exhiben capacidades contrarias; la mayoría de plantas polinizadas por aves (ornitofilia) exhiben flores y o inflorescencias que van del color rojo al amarillo, lo que permite que puedan ser distinguidas por las aves (Faegri y van der Pijl, 1979).

En este orden de ideas, en las plantas del género *Heliconia*, se observan características asociadas a la ornitofilia, por lo que se ha propuesto que en los trópicos americanos, los colibríes son los polinizadores exclusivos de este grupo de plantas, las cuales son consideradas un importante recurso de néctar para colibríes, mientras que los murciélagos nectarívoros son los principales polinizadores de las especies tropicales endémicas del pacífico sur (Linhart, 1973; Berry y Kress, 1991).

El género *Heliconia* es el único representante de la familia Heliconiaceae, la cual se encuentra agrupada dentro del orden Zingiberales, junto a las familias Cannaceae (achiras), Costaceae

(cañagrias), Lowiaceae, Marantaceae (bihaos), Musaceae (plátanos), Strelitziaceae (aves de paraíso, turriagos y palmas del viajero) y Zingiberaceae (jengibres o gingers). Las heliconias (platanillos) son plantas herbáceas de tamaño variable que pueden alcanzar hasta 12m de altura. Crecen a través de tallos subterráneos (rizomas) que envían brotes (vástagos) a la superficie; estos vástagos pueden ser solitarios o agregados, lo cual caracteriza la capacidad de colonización de cada especie (Kress *et al.*, 1999). En el tallo, las hojas están dispuestas opuestamente en una superficie plana, de dos dimensiones (díptica). Cada hoja está compuesta de un peciolo (tallo) y una lámina foliar. El fruto drupáceo y la presencia de un solo estaminodio (se piensa que puede funcionar como guía que lleva la lengua del polinizador a los nectarios florales situados en la base del estilo), son características especiales del grupo (Berry y Kress, 1991). En su segundo año o más tarde, cada planta produce una inflorescencia (que puede tener una orientación erecta o péndula con respecto a la hoja de la cual emerge), compuesta de varias a muchas brácteas vistosas. Esta inflorescencia se abre, bráctea por bráctea, durante un periodo de días o semanas; la floración usualmente inicia en las brácteas más viejas antes que la inflorescencia haya abierto completamente (Stiles, 1975). Las flores de las heliconias son completas, pues están compuestas por dos verticilos (coberturas) de tres hojas modificadas cada uno, los sépalos y los pétalos, los cuales corresponden al cáliz y la corola respectivamente. Los cuales se encuentran unidos entre sí formando un tubo (Kress *et al.*, 1999). Aunque en un momento dado, una bráctea ofrece sólo una flor en antesis, que dura un día, es capaz de producir muchas flores en el tiempo, lo cual se traduce en una oferta limitada pero constante. Así, este conjunto de atributos promueve la polinización cruzada (Berry y Kress, 1991).

La característica más notable de una heliconia en floración es la colorida inflorescencia (Berry y Kress, 1991), cuyos brillantes colores rojo, rosado, naranja y amarillo de las brácteas y flores, atraen a las aves. La longitud y curvatura de la corola en muchos casos, coincide con la longitud y curvatura del pico de los colibríes, de los cuales se pueden distinguir dos subfamilias: Trochilinae y Phaethornithinae. En general, en los colibríes se observan dos patrones de comportamiento de forrajeo, por una parte los territoriales permanecen durante un largo período de tiempo cerca de un parche de flores, defendiéndolo de cualquier individuo que pretenda acceder al recurso, esto es posible en principio si el néctar ofrecido compensa el gasto de energía empleada en los encuentros antagónicos. Por otro lado, los ruteros recorren diferentes parches de flores posiblemente siguiendo una ruta similar, visitando los parches en una secuencia particular, generalmente sin exhibir comportamientos territoriales (Stiles, 1975).

La mayoría de especies de *Heliconia* que han sido puestas a prueba hasta ahora son autocompatibles; sin embargo, para la formación de semillas requieren un polinizador (Berry y Kress, 1991). Así mismo, Meléndez-Ackerman *et al.* (2008), probaron que *Heliconia bihai* L. es una especie en la que varía el grado de compatibilidad desde completa a parcial. Por otro lado, aunque han sido encontrados algunos híbridos naturales, hasta ahora no hay evidencia sólida de hibridación artificial en *Heliconia* (Berry y Kress, 1991).

En estudios previos sobre polinización en heliconias, Skutch (1933) en Guatemala, propone que *H. bihai* podría ser una heliconia especialista, debido a que por su largo perianto (6-6,5cm), sólo especies de colibrí con el pico lo suficientemente largo podrían visitarla; mientras que *Heliconia mariae* Hook F, al poseer un perianto de menor longitud (en antesis, 4cm), debería ser visitada por un número mayor de colibríes; es decir, *H. mariae* sería una especie generalista. Con respecto a *H. bihai*, Gowda y Kress (2013), han llegado a una conclusión similar en un trabajo realizado en tres islas caribeñas donde compararon la especie mencionada con *Heliconia caribaea* L y proponen que *H. bihai* es especialista, mientras que *H. caribaea* es generalista.

El trabajo más completo hasta ahora sobre interacciones heliconias-colibríes, podría decirse que es el de Stiles (1975) en Costa Rica, quien evaluó su distribución, abundancia relativa y ecología de polinización en la Finca La Selva; encontró 8 especies, entre ellas, *H. mariae* y *Heliconia latispatha* Benth, quienes florecen durante todo el año; sin embargo, la primera tiene una máxima floración entre febrero-agosto y la segunda, entre mayo-agosto. El hecho de que haya una superposición en los meses de máxima floración no causó problemas en la interacción planta-polinizador, pues sólo

aumentó el recurso de néctar disponible. Las flores producían mayor cantidad de néctar en horas de la mañana, lo cual compensaba el potencial desperdicio en horas de la tarde cuando las flores eran devoradas por insectos. Debido a que la morfología en ambas especies es distinta, cada una fue visitada por colibríes que se acoplaron a la morfología de cada especie. Según esto, podría decirse que *H. mariae*, es una especie generalista, debido a que fue visitada por colibríes de pico largo y colibríes de pico corto, mientras que *H. latispatha*, sólo fue visitada por colibríes de pico corto quienes frecuentemente eran territoriales, lo cual podría indicar que esta planta es especialista. Con estos resultados el autor logró observar la influencia de diferentes mecanismos de aislamiento en la interacción planta-polinizador.

Cabe resaltar que al ser originarias principalmente de los trópicos americanos, la mayoría de las especies de heliconias habitan regiones húmedas; sin embargo, algunas especies se encuentran en áreas estacionalmente secas. Aunque se estima que existen alrededor de 200 a 250 especies de heliconias, hasta el momento sólo se han descrito 180 (Berry y Kress, 1991); además representan un taxón importante de la flora venezolana, debido a su alto valor ornamental. Aristeguieta (1961), estableció la distribución de heliconias en Venezuela reconociendo los siguientes patrones de asociación con: 1) **montañas de los Andes y Cordillera de la Costa** (500-2000m de altitud); 2) **bosques calientes occidentales**, área caracterizada por ser húmeda y caliente, con bosques de árboles gigantes. Compreendida al Sur del Lago de Maracaibo por una parte y los Estados Portuguesa y Barinas por la otra; 3) **bosques calientes del sur y oriente**, similares a los de la segunda categoría, comprenden los Estados Sucre, Monagas, Delta Amacuro, y una pequeña parte del Edo. Bolívar; 4) **varias regiones en el país**, todas de tierra caliente. No es posible encontrar heliconias en las zonas áridas del país, la cual se extiende a todo lo largo de la parte norte costera y penetra en los Estados Lara, Falcón, y Zulia. Por último, no hay o son muy escasas las heliconias en la región llanera central del país, con un período largo marcadamente seco durante el año, como es el caso en los Estados Guárico, Anzoátegui y Apure (Aristeguieta, 1961).

Volviendo al patrón 2 de distribución de heliconias en Venezuela, el Sur del lago de Maracaibo, está conformado por la confluencia de parte de tres estados, Táchira, Mérida y Zulia que aporta la mayor área, con una extensión, de alrededor de 1.192.500 ha, comprendida entre los cero y 250 msnm, con unidades paisajísticas del piedemonte y llanura aluviolacustre (Zambrano, 2009), en esta zona predominaba una formación selvática, donde las heliconias eran elementos comunes; hoy en día, aunque sólo es posible encontrar relictos de esta selva, debido a la deforestación realizada para el desarrollo de actividades agropecuarias (Romero, 1995), las heliconias siguen siendo elementos característicos del paisaje.

En esta región encontramos la Estación Local Chama adscrita al Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas del estado Zulia (INIA-Zulia), y CESID-Cacao CORPOZULIA, las cuales están enclavadas en una zona altamente agropecuaria, donde el número de habitantes ha incrementado en los últimos años. En los predios de las dos instituciones, alrededor del río "Caño El Padre" existe un relikto de bosque, donde se encuentran parches de seis especies de heliconias: *H. psittacorum*, *H. episcopalis*, *H. plattystachys*, *H. bihai*, *H. mariae* (un solo parche) y *H. latispatha* (Castillo, com. pers.) de las cuales las tres últimas son las que se encuentran distribuidas en los lugares menos transitados por los habitantes y trabajadores agropecuarios de las zonas aledañas, quienes tienden a cortarlas por su uso como plantas ornamentales o simplemente las cortan.

La mencionada estación nos pareció un lugar factible para evaluar el grado de especialización y generalización en la polinización que existe en tres especies de heliconias (*H. bihai*, *H. mariae* y *H. latispatha*) que coexisten en las áreas protegidas por esta entidad. Así, dado que las tres especies de heliconias seleccionadas exhiben dimensiones florales muy diferentes entre sí (tabla 1); nos propusimos evaluar su efecto sobre la frecuencia de visita, identidad y comportamiento de los visitantes florales.

Dado que las heliconias mantienen importantes relaciones coevolutivas con otras especies animales y vegetales, constituyen un elemento importante dentro del complejo armazón de la vida en el trópico

(Kress *et al.*, 1999). Henao y Ospina (2008) realizaron una investigación en el eje cafetalero colombiano en la que determinaron que los cultivos de heliconias son una alta fuente de diversidad, ya que proporcionan un hábitat ideal para el desarrollo del ciclo biológico de algunos insectos que se caracterizan por ser controladores biológicos de plagas, esto aumenta el valor comercial de las heliconias en el área agronómica, debido a que puede promover la protección de cultivos de una forma más amigable con el ambiente. Cabe destacar, que actualmente se está promoviendo el cultivo de heliconias dentro de plantaciones de cacao en Perú, debido a que las brácteas de las heliconias podrían funcionar como criadero del insecto polinizador del cacao, lo cual traería beneficios en la producción de este rubro. Igualmente, el alto valor ornamental de sus inflorescencias convierte a las heliconias en excelentes alternativas de ingreso adicional para los productores agrícolas (Chacón com pers).

Llevar a cabo esta investigación nos pareció conveniente, debido a que consideramos importante generar conocimiento que permita ponderar la importancia de estas plantas en las redes de interacciones, lo cual permitiría proponer planes de manejo o regeneración para este ecosistema. Por último, es importante resaltar la importancia de realizar estudios ecológicos en los relictos de bosque encontrados en la zona Sur del Lago de Maracaibo, lo cual contribuye a aumentar el conocimiento sobre la alta diversidad que allí se desarrolla y promover su conservación.

Tabla 1. Descripción de las especies de estudio (Aristeguieta, 1961)

Especie	<i>H. latispathta</i>	<i>H. mariae</i>	<i>H. bihai</i>
Altura de la Planta (m)	1,5-2,5	4-6	2-3
Tamaño de la inflorescencia (cm)	30 o más	25-80	25-40
Longitud de la bráctea (cm)	Basal:12 a 20	Basales:10-16 Apicales :5-7	Primera: 20-22, reduciéndose paulatinamente hasta 15
Número de brácteas	9-12	12-31	6-10
Color de las brácteas	Anaranjadas y rojizas	Blanco cremosas con tintes rosados	Rojas con tonos verdosos hacia el ápice
Longitud del perianto (cm)	4,5	3,5	7-8
Color del perianto	Amarillo verdoso	Mitad superior rojo e inferior blanca	Verdoso en la mitad superior, blanco en el resto

### Hipótesis de Trabajo:

- 1.- Premisa: Dado que las heliconias poseen síndromes florales típicos de una flor ornitófila,  
Predicción: entonces es posible que las flores sean visitadas y polinizadas por colibríes.

2.- Premisa: Debido a que *Heliconia mariae*, *Heliconia latispatha* y *Heliconia bihai* poseen morfologías florales diferentes,

Predicción: Entonces esperaríamos que reciban diferentes visitantes, los cuales podrían exhibir distintos comportamientos de forrajeo, adaptados a cada morfología.

## **Objetivos:**

### Objetivo General:

- Estudiar la ecología de polinización de *H. latispatha*, *H. mariae* y *H. bihai* en la zona Sur del Lago de Maracaibo.

### Objetivos específicos:

- Evaluar el patrón de antesis y la Biología Reproductiva en *H. latispatha*, *H. mariae* y *H. bihai*
- Determinar el ensamble de los visitantes florales de *H. latispatha*, *H. mariae* y *H. bihai*.
- Estudiar el tipo de patrón de forrajeo de los visitantes florales de *H. latispatha*, *H. mariae* y *H. bihai*.
- Caracterizar el patrón de producción de néctar de las tres especies de heliconias.

## **Metodología**

El trabajo de campo se llevó a cabo en las instalaciones de la Estación Local Chama, adscrita al Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas del estado Zulia (INIA-Zulia) y CESID-Cacao, ubicadas en el Km 41, en la carretera que conduce de Santa Bárbara de Zulia a El Vigía, parroquia Moralito, municipio Colón del estado Zulia, (08° 43' 27" N; 71° 44' 33" O), a 54 msnm.

En la Estación Local Chama, durante todo el período 2002-2005, se produjeron altas precipitaciones, con los mayores valores entre los meses abril y mayo (más de 280mm), seguido de los meses octubre, noviembre y diciembre, con valores por encima de 200mm; la precipitación total anual fue de 2240mm. Por último podemos apreciar que la temperatura media mensual varió entre 26 y 34°C; la temperatura promedio anual fue de 28,2°C (Figura 1).

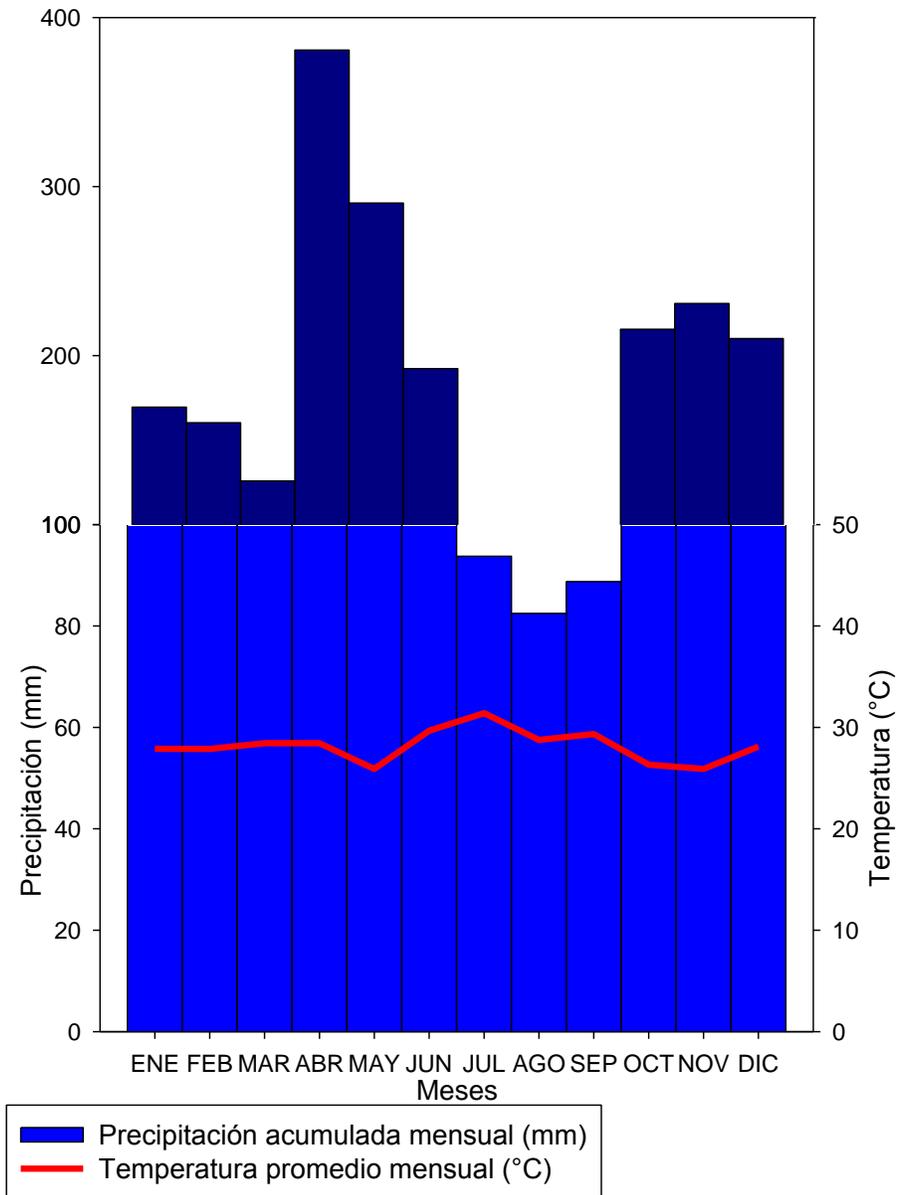


Figura 1. Climadiagrama de la Estación Local Chama-INIA-Zulia, periodo 2002-2005. Fuente: estación Local Chama- INIA-Zulia.

**Especies de Estudio:**

*Heliconia latispatha Benth:*

De acuerdo con Aristeguieta (1961), es una planta mediana, posee hojas grandes y dispuestas en un plano inclinado, casi horizontales. Tallos y peciolos glabros pero con puntos o manchas de color castaño oscuro. Se caracteriza por sus espatas largas y delgadas. Las flores son pediceladas, pedicelos carnosos y de unos 5mm de largo, ovario de unos 3mm de longitud, y blanco-cremoso como el pedicelo. Produce unas 15 flores por espata. Por su parte, Berry y Kress (1991) señalan que esta especie, aunque florece durante todo el año, exhibe un pico de floración entre junio y agosto. Esta planta es propia de sitios húmedos y sombríos entre los 200 y 600m de altitud, y su presencia ha

sido registrada en el Sur del Lago de Maracaibo en el Edo. Zulia, cerca de Barinitas, Edo. Barinas y en los valles del Edo. Aragua (Aristeguieta, 1961).

#### *Heliconia mariae* Hook F:

Planta robusta. Hojas muy grandes y anchas, similares a hojas de bananos, glaucas por debajo, verdes y glabras por arriba. Sus brácteas están densamente imbricadas ocultando totalmente el raquis de color rojo salmón. Flores de 10-12 por bráctea, pediceladas, pedicelos blancos, carnosos, alrededor de 1cm de largo. Ovario de color azul-morado (Aristeguieta, 1961). Florece todo el año (Berry y Kress, 1991).

En Venezuela, presenta una distribución restringida a los Estados Zulia, en la región del Sur del Lago de Maracaibo y Táchira, al noreste de Santa Cruz, río Umuquena y La Fría. Se encuentra en el libro rojo de la flora de Venezuela catalogada como vulnerable, la principal amenaza que enfrenta se relaciona con la destrucción del hábitat para el desarrollo de actividades agropecuarias (Llamozas *et al.*, 2003).

#### *Heliconia bihai* L:

Planta robusta. Hojas grandes. Brácteas rojas con los bordes amarillos que se tornan verdosos hacia el ápice. Flores pediceladas, pedicelos blancos, carnosos, alrededor 1 cm de largo. Produce unas 20 flores por bráctea (Aristeguieta, 1961).

En Venezuela se encuentra en bosques del Parque Nacional Henri Pittier (Rancho Grande, Edo. Aragua), en San Antonio de los Altos, Edo Miranda. (Aristeguieta, 1961). También es posible encontrarla en la Zona Sur del Lago de Maracaibo (Castillo, com. pers.). Florece durante todo el año (Berry y Kress, 1991).

Dado que las Heliconias crecen mediante rizomas, las inflorescencias que se encuentran en diferentes parches en un área determinada podrían ser clones de un solo individuo originario (Linhart, 1973). Es importante resaltar que en nuestra área de estudio, *H. latispatha* es una especie sembrada que se encuentra en un sendero, por lo tanto no tenemos la certeza de que los parches provengan de un mismo individuo. En el caso de *H. mariae*, trabajamos con un solo parche disponible en el área, por lo que consideramos que todas las inflorescencias que lo componían muy probablemente pertenecían al mismo individuo. Finalmente, *H. bihai* es una especie ampliamente distribuida en nuestra área de estudio, nosotros decidimos trabajar en la zona menos transitada, donde no comprobamos que los parches fueran genéticamente distintos entre sí; aún cuando trabajamos con parches distantes, no tenemos la certeza si la distancia era suficiente para considerarlos genéticamente distintos.

### **Descripción de la Antesis**

Con el propósito de realizar una descripción de la antesis de las flores de cada especie de estudio, durante un día (tiempo de duración de antesis en heliconias), realizamos seguimiento de diez flores. En primer lugar el día anterior al seguimiento, aislamos con bolsas de tul varias brácteas que podrían ofrecer flores; al día siguiente seleccionamos las brácteas que ofrecieron flor e iniciamos las observaciones a partir de las 0600, y luego en intervalos de una hora (hasta las 1830), registramos los cambios apreciados en la estructura de la flor (movimientos de los sépalos y pétalos, dehiscencia de las anteras, posición y receptividad del estigma). Cabe resaltar que mantuvimos las brácteas aisladas con las bolsas de tul, las cuales removimos sólo cuando realizábamos las observaciones.

Prueba de Receptividad Estigmática: Seleccionamos un grupo distinto de flores sobre las que realizamos la prueba de receptividad estigmática en cuatro tiempos específicos, (0700; 1000; 1300 y 1600). Para ello, insertamos el estigma de la flor en un recipiente que contenía peróxido de hidrógeno (Osborn 1988; Galen y Kevan 1980) inmediatamente logramos apreciar un burbujeo proveniente del estigma, confirmando de esta manera que la prueba fue positiva; es decir, el estigma se encontraba receptivo. En total evaluamos sesenta flores (quince flores en cada tiempo) de cada especie de heliconia.

## Biología Reproductiva

En primer lugar es necesario resaltar que, para la evaluación de la biología reproductiva sólo tomamos en cuenta flores de *H. latispatha* y *H. bihai*. En este caso no realizamos evaluación alguna sobre flores de *H. mariaae* debido a los pocos individuos de esta especie presentes en el área (un sólo parche que contenía entre 4 y 7 inflorescencias), de los cuales se obtendrían resultados poco significativos estadísticamente.

Previo a cualquier evaluación, durante un mes realizamos seguimiento a 20 flores de *H. latispatha* y 30 de *H. bihai*. Para evitar la visita de algún polinizador, con bolsas de tul aislamos las brácteas que contenían a cada flor y las identificamos rodeándolas con un hilo de color distintivo; adicionalmente, usando cinta de enmascarar y marcador indeleble etiquetamos cada bráctea con un número diferente. Tomamos estas medidas con el propósito de determinar si los mecanismos de identificación perduraban en el tiempo bajo diferentes condiciones ambientales (viento, lluvia y otros). Durante el seguimiento logramos apreciar que el hilo usado para identificar cada flor no era suficientemente adecuado debido a que en ocasiones se desprendía junto a la flor de *H. latispatha* cuando ésta pasaba por el proceso de abscisión; en el caso de *H. bihai*, dado que la bráctea normalmente acumulaba abundante agua, luego de pocos días la flor se descomponía, por lo tanto, procedimos a disectar minuciosamente las brácteas de ambas especies para observar su interior y notamos que dentro de la bráctea los ovarios tienen un patrón de distribución determinado (Figura 2), el cual con seguridad nos permitía enumerar cada flor de acuerdo al patrón de distribución y, de esta manera, una vez que la flor caía podíamos hacer seguimiento al fruto. En el caso de *H. bihai*, la abundante cantidad de agua nos dificultaba apreciar el patrón sin causarle daño a la bráctea. Por lo tanto, con el fin de asegurar una identificación perdurable en el tiempo sobre las brácteas y flores a evaluar, y así reducir el riesgo de pérdida de alguna prueba de biología reproductiva, decidimos realizar las siguientes acciones: En el caso de *H. latispatha*, identificamos cada flor evaluada de acuerdo al orden de patrón de distribución; adicionalmente, empleamos una pinza para rodear con un hilo de color distintivo el pedicelo de cada flor evaluada. Para el caso de *H. bihai*, para cualquier evaluación seleccionamos la primera flor ofrecida por una bráctea, de esta manera aseguramos el seguimiento de la flor. Finalmente, decidimos etiquetar las brácteas evaluadas con un código de identificación, número de flor evaluada (en *H. latispatha*) y tratamiento realizado.

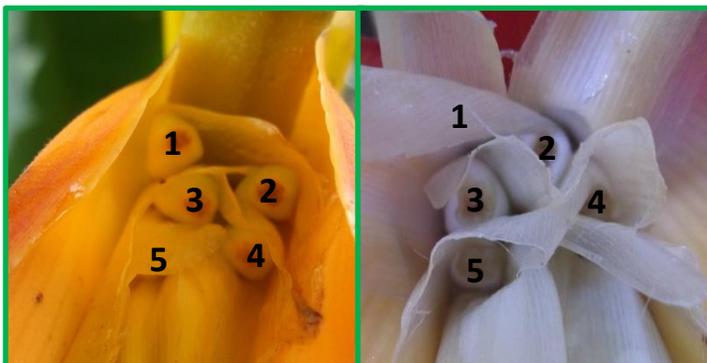


Figura 2. Patrón de distribución de los ovarios dentro de la bráctea; mecanismo de identificación a largo plazo en el caso de a: *H. latispatha*; b: *H. bihai*

Conociendo la receptividad estigmática de las flores (evaluación descrita anteriormente), estudiamos la biología reproductiva sobre flores de *H. latispatha* y *H. bihai* llevando a cabo cuatro tratamientos (Pelayo *et al.*, 2011):

- 1) Autogamia: El día anterior aislamos varias brácteas usando bolsas de tul. Al siguiente día del experimento, a tempranas horas de la mañana (0640), seleccionamos brácteas que ofrecieron flores, las cuales fertilizamos manualmente con su propio polen, para ello empleamos cuidadosamente una pinza y un pincel fino.
- 2) Xenogamia: Horas antes del amanecer (0440-0500) inspeccionamos las brácteas de ambas especies en búsqueda de flores en pre-antesis. En el caso de *H. latispatha* logramos notar al remover uno de los sépalos que las anteras se encontraban dehiscentes y cubiertas por los pétalos mientras que el estigma sobresalía 1mm por encima (prueba de receptividad estigmática positiva en flores; n=10), esta distancia impedía el contacto entre el estigma y el polen de las anteras, por tal razón, decidimos emascular cuidadosamente las flores que seleccionamos para la evaluación del tratamiento y luego las fertilizamos manualmente con polen proveniente de otra flor encontrada en una inflorescencia de parche diferente. En el caso de *H. bihai*, observamos que los sépalos y pétalos cubrían al estigma y las anteras; empleando cuidadosamente unas pinzas removimos los pétalos y uno de los sépalos para exponer las anteras, al hacerlo notamos que éstas se encontraban dehiscentes y rodeando el estigma (prueba de receptividad estigmática positiva en 10 flores evaluadas), esto indicaba que el estigma probablemente ya había sido fertilizado por polen proveniente de la misma flor, por lo que decidimos inspeccionar flores en pre-antesis a las 0400, a esa hora las anteras también se encontraban dehiscentes y el estigma receptivo; por tal razón nos dirigimos a campo la noche previa a las 2200 (hora en la que nos fue más fácil predecir qué bráctea joven ofrecería una flor al día siguiente), al inspeccionar las flores logramos apreciar que los sépalos y pétalos estaban cubriendo fuertemente las anteras y estigma, por lo que usamos una tijera para cortar una pequeña porción del extremo de la flor, esto nos permitió remover (empleando unas pinzas) con mayor facilidad uno de los sépalos y así exponer el estigma (prueba de receptividad estigmática positiva en 12 flores evaluadas) y las anteras, las cuales no se encontraban dehiscentes en ese momento. Debido a esto decidimos emascular a partir de las 2200 las flores posteriormente seleccionadas y las fertilizamos con polen proveniente de flores en inflorescencias encontradas en parches diferentes y lo más distantes posible.
- 3) Control 1 (Polinización natural): Seleccionamos brácteas que ofrecieron flores, las cuales dejamos expuestas permitiendo la visita de polinizadores hasta el final del día, momento en el que aislamos la bráctea.
- 4) Control 2 (Polinización espontánea): El día anterior aislamos brácteas con bolsas de tul. Al día siguiente seleccionamos aquellas que ofrecieron flores, las cuales dejamos aisladas para evitar la visita de algún polinizador.

Aunque en principio decidimos trabajar con 20 flores para cada tratamiento en las dos especies evaluadas, esto sólo fue posible en el caso de *H. latispatha* dada la abundante oferta de flores trabajamos con una cantidad ligeramente mayor (Autogamia= 26; Xenogamia= 22; control1= 27; Control= 27) como respaldo en caso de pérdida imprevista de alguna flor evaluada. En el caso de *H. bihai* no evaluamos más de 20 flores en los tratamientos debido a que trabajamos con la primera flor ofrecida por una bráctea y dicha oferta era reducida en el área.

Los resultados obtenidos, número de frutos desarrollados o no en cada tratamiento y número de semillas por fruto, fueron evaluados en porcentaje.

## Ensamble de los visitantes florales de las heliconias

En las zonas aledañas al Caño El Padre seleccionamos parches de *H. latispatha* (especie sembrada en un sendero delimitado del área de estudio), *H. bihai* (ampliamente distribuida en la zona) y *H. mariae* (sólo un parche encontrado en el área de estudio). Sobre los parches de cada especie realizamos observaciones directas empleando binoculares Tasco 10x42, e indirectas a través de videograbaciones realizadas con cámaras GoPro Hero White Edition (n=5), usando simultáneamente dos cámaras, cada una tiene una batería cuyo tiempo de duración era de aproximadamente cuatro horas y veinte minutos, de esta manera, iniciamos las grabaciones a las 0630 y a las 1000 reemplazamos las baterías y repetimos este procedimiento a las 1400, para finalmente completar las videograbaciones a las 1800. Reiterando este procedimiento logramos obtener la lista de los visitantes florales, los cuales identificamos mediante el empleo de la Guía de Aves de Venezuela (Hilty, 2003). Con los datos obtenidos calculamos la frecuencia acumulada de las visitas. A través de la prueba de Chi cuadrado ( $\chi^2$ ) y de residuales estandarizados, determinamos las diferencias de la frecuencia acumulada de visitas de cada especie de ave, a las tres heliconias en estudio (Zar *et al.*, 1999). Además, empleamos el programa EstimateS para elaborar gráficas de acumulación de especies, las cuales se basan en el principio de que el número de especies nuevas que se muestrean disminuye a medida que aumentamos el esfuerzo de muestreo (en nuestro caso, esfuerzo a través de horas de observación directa e indirecta), obteniendo finalmente una curva de saturación de especies para cada especie de heliconia (Medel, *et al.*, 2009), con el índice de rarefacción de Mao Tao y los índices de riqueza Chao 2 y Jackknife 1 (Colwell, 2013).

## Patrón de producción de néctar de las heliconias

Para la extracción del volumen de néctar producido por las flores (n=15 para las tres especies), en el caso de *H. latispatha* utilizamos capilares de 10 y 20  $\mu$ l (Figura 3.a). En el caso de *H. mariae* empleamos tubos capilares de 5 $\mu$ l (Figura 3.b). Por otro lado, dado que el perianto de las flores de *H. bihai* superaba la longitud de los capilares, utilizando una inyectora perforamos en cada flor uno de los lados del perianto y luego insertamos el capilar (20  $\mu$ l) para extraer el néctar, evitando en lo posible causar daño a la flor (Figura 3.c). Con el propósito de determinar el volumen de néctar extraído medimos con una regla la longitud (mm) alcanzada por el néctar en cada capilar y posteriormente realizamos la transformación a microlitros ( $\mu$ l) realizando una regla de tres (conociendo la capacidad de cada capilar, su longitud y la longitud alcanzada por el néctar en cada capilar). En las tres especies de heliconias, realizamos la medición de néctar a intervalos de 1h, entre las 0700 y 1800. En la medición de su concentración, usamos un refractómetro portátil (Eclipse, Bellingham Stanley). Con el fin de evitar el consumo de néctar por parte de algún visitante, aislamos las inflorescencias el día anterior usando bolsas de malla de poliéster atadas al pedúnculo de la inflorescencia (Dafni, 1992), luego de cada medición, aislábamos las inflorescencias de nuevo. Adicionalmente, realizamos extracción de néctar y medición de concentración en 10 flores control (flores aisladas durante el día y sólo fueron evaluadas al final de la tarde). En cuanto al análisis de datos, en este caso empleando el programa Statgraphics 5.1 realizamos una prueba de hipótesis para comparar el volumen de néctar y la concentración entre las flores evaluadas en el transcurso del día y las flores control (evaluadas al final de la tarde). Por otro lado, empleando el programa SPSS, llevamos a cabo correlaciones de Spearman entre las frecuencias de visitas de los visitantes florales y el volumen de néctar producido en el transcurso del día por flores de las tres especies de heliconias estudiadas, esto con el fin de establecer si existía una relación entre la frecuencia de visitas de los visitantes florales y el volumen de néctar producido por las flores de cada especie.



Figura 3. Capilares posicionados para la extracción de néctar en flores de las tres especies de estudio. a: *H. latispatha*; b: *H. mariae*; c: *H. bihai*. Las líneas rojas resaltan la posición de los capilares, mientras que el círculo rojo resalta el área perforada para acceder al néctar.

## Resultados.

### Descripción de la Antesis

En las diez flores de cada especie logramos distinguir las siguientes tres etapas (Figura 4):

**Preantésis:** Inicialmente, a las 0600 logramos apreciar sépalos y pétalos unidos entre sí (fusionados) cubriendo a las anteras y el estigma (Figura 4, a1; b1 y c1).

**Antésis:** A partir de las 0700 observamos libre uno de los sépalos, causando la exposición de los pétalos que a su vez, en el caso de *H. mariae* y *H. bihai* cubrían las anteras y el estigma (Fig. 4, b2 y c2) mientras que en *H. latispatha* el estigma se encontraba expuesto un milímetro (1mm) por encima de los pétalos (Figura 4, a2), los cuales cubrían las anteras, de acuerdo a esto podríamos suponer un caso de hercogamia, en el que las anteras están espacialmente separadas del estigma. Estas observaciones nos permiten inferir que la antésis en las tres especies de estudio inicia entre las 0600 y 0700. En el transcurso de la mañana sólo observamos libres y doblados en su propio eje dos sépalos en las flores de *H. bihai* (Figura 4, c2.1)

Es importante destacar que, de acuerdo a observaciones que llevamos a cabo antes del amanecer (fuera del período de evaluación de antésis-0400 y 0500), la dehiscencia de las anteras en flores de las tres especies de estudio ocurre antes de la antesis.

**Senescencia:** Al final de la tarde (1800), apreciamos cambios en las flores de las tres especies. En el caso de las flores de *H. latispatha* y *H. bihai*, sobresalía de los pétalos una pequeña parte de las anteras, sobre las cuales observamos una pequeña cantidad de polen (Figura. 4, a3 y c3). En el caso de *H. mariae*, esto no se observó, notamos que el sépalo que se liberaba en las mañanas volvía parcialmente a su lugar (Figura 4, b3). Por otro lado, sólo notamos granos de polen sobre los pétalos, a diferencia de las otras dos especies. Cuando evaluamos el estado de las flores un día después de la antesis, logramos notar que nuevamente las anteras y el estigma estaban cubiertos por los pétalos y estos a su vez estaban cubiertos por uno de los sépalos (Figura 4, a4 y b4)

**Prueba de receptividad estigmática:** En los cuatro horarios de evaluación (0700; 1000; 1300; 1600), encontramos que el 100% de las flores evaluadas fueron receptivas según la prueba realizada en las tres especies.

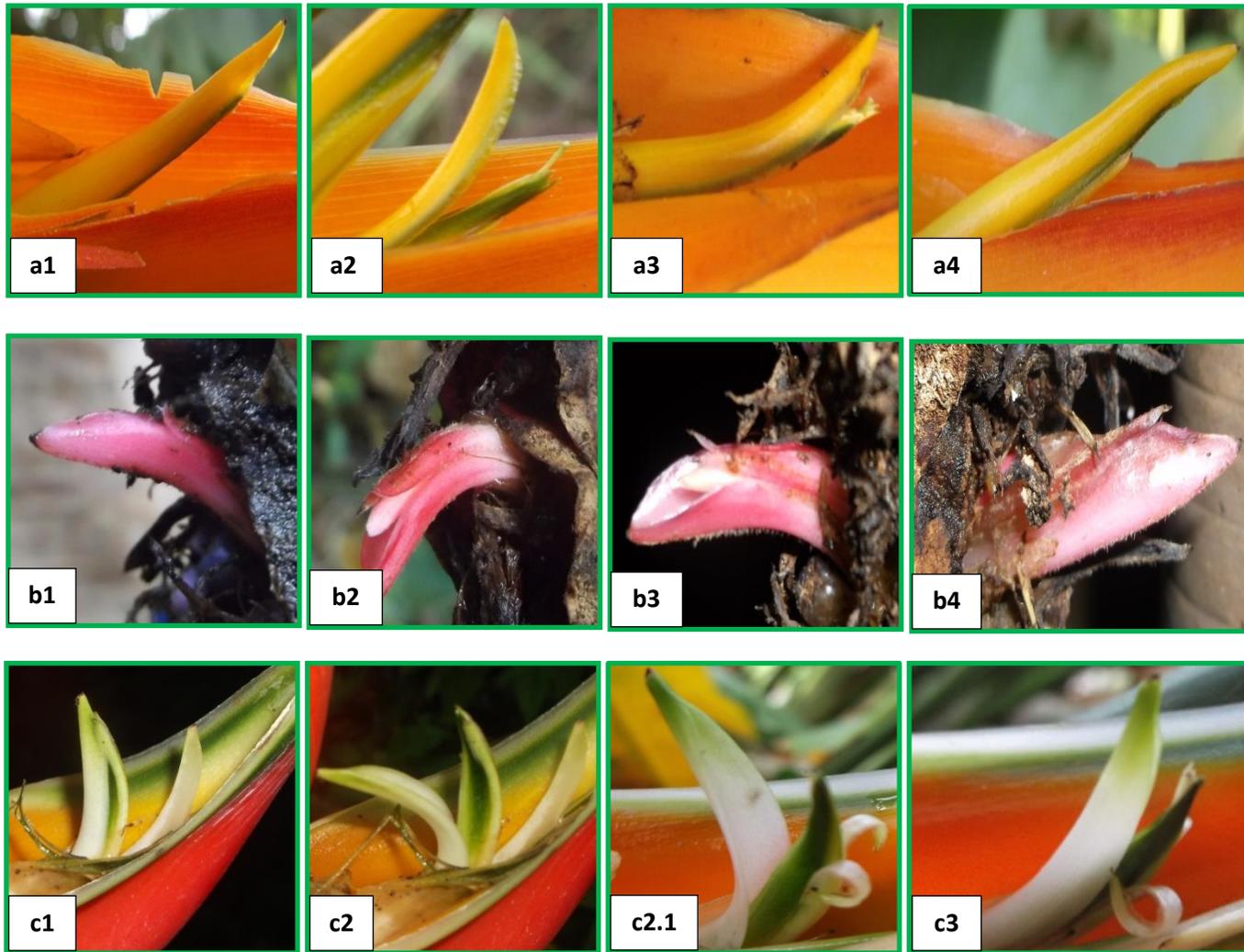


Figura 4. Etapas de la antesis en flores de las tres especies de estudio. a: *H. latispatha*, b: *H. mariae*, c: *H. bihai*. 1) Preantesis; 2) y 2.1) Antesis; 3) Senescencia; 4) Día después de antesis.

## Biología Reproductiva

### *Heliconia. latispatha.*

Encontramos en los cuatro tratamientos un alto porcentaje de flores abortadas (>60%; Tabla 2). Por otro lado, obtuvimos un bajo número de semillas por fruto en cada tratamiento, no superior a dos (Tabla 3).

Tabla 2. Total de flores de *H. latispatha* bajo observación y número de frutos (expresado en porcentaje) en diferentes estados de desarrollo para cada tratamiento de biología reproductiva.

Tratamiento	n	Fruto Podrido	Pequeño/aborto	Fruto Maduro	Fruto inmaduro
		N° / %	N° / %	N° / %	N° / %
Autogamia	20	5/25	12/60	2/10	1*/5
Xenogamia	20	0/0	19/95	1/5	0/0
Control 1. Polinización natural	20	2/10	16/80	2/10	0/0
Control 2. Polinización espontánea	19	4/20	14/70	1/5	0/0

n=Número total de flores bajo observación N°= Número de frutos; %= número de frutos expresado en porcentaje. \* en el momento de la observación, el fruto fue clasificado en la categoría "inmaduro" debido a que aún exhibía crecimiento; sin embargo, no logramos hacerle seguimiento hasta el momento de la madurez debido a que la inflorescencia sufrió daños.

Tabla 3. Número de semillas en los frutos resultantes de cada tratamiento en *H. latispatha*.

Tratamiento	Autogamia	Xenogamia	Control 1 (polinización natural)	Control 2 (polinización espontánea)
Número de frutos	2	1	1*	1
número de semillas/ fruto	1,5	1	2	2

\* Un fruto perdido

### *Heliconia bihai.*

En los cuatro tratamientos encontramos un alto porcentaje de flores abortadas (>60%; Tabla 4). Por otro lado, el número promedio máximo de semillas por fruto en cada tratamiento fue dos (Tabla 5).

Tabla 4. Total de flores de *H. bihai* bajo observación y número de frutos (expresado en porcentaje) en diferentes estados para cada tratamiento.

Tratamiento	n	Fruto Podrido	Pequeño/aborto (%)	Fruto Maduro (%)
		N° / %	N° / %	N° / %
<b>Autogamia</b>	17	0 / 0	11 / 64,70	6 / 35,29
<b>Xenogamia</b>	16	0 / 0	15 / 93,75	1 * / 6,25
<b>Control 1. Polinización natural</b>	18	0 / 0	11 / 61,11	7 / 38,88
<b>Control 2. Polinización espontánea</b>	17	0 / 0	15 / 88,23	2 / 11,76

n=Número total de flores bajo observación N°= Número de frutos; %= número de frutos expresado en porcentaje.\*Sólo una semilla encontrada en la bráctea

Tabla 5. Número de semillas en los frutos resultantes de cada tratamiento en *H. bihai*

Tratamiento	Autogamia	Xenogamia	Control 1 (polinización natural)	Control 2 (polinización espontánea)
<b>Número de frutos</b>	6	1	6*	2
<b>Promedio de número de semillas por fruto</b>	2,3	1	2,16	1,5

\*Siete frutos fueron colectados en campo, sin embargo sólo fue contado el número de semillas en seis frutos debido a que uno de ellos por accidente fue extraviado.

## Ensamble de los visitantes florales

### *Heliconia latispatha*

En total realizamos 125 horas de observación, de las cuales 61 fueron por observación directa y 64 mediante observación indirecta (cámaras). Encontramos cuatro visitantes florales legítimos, todos colibríes: *Amazilia tzacatl*, *Chlorostilbon mellisugus* y *Lepidopyga goudoti*, pertenecientes a la subfamilia Trochilinae y una especie, *Glaucis hirsuta* perteneciente a la subfamilia Phaethornithinae (Tabla 6). Es importante resaltar que mediante observaciones indirectas logramos registrar un número reducido de lepidópteros; visualmente logramos distinguir cuatro morfotipos, pero dado que difícilmente podíamos asegurar si las mariposas realmente visitaban las flores o sólo se perchaban sobre las brácteas, decidimos no tomar en cuenta estos registros.

Tabla 6. Ensamble de visitantes florales en *H. latispatha*, *H. mariae* y *H. bihai*.

Familia	Subfamilia	Especie	<i>H. latispatha</i>	<i>H. mariae</i>	<i>H. bihai</i>
Trochilidae	Phaethornithinae	<i>Glaucis hirsuta</i>	+	-	+
	Trochilinae	<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	+	-	+
		<i>Anthracothorax nigricollis</i>	-	-	+
		<i>Lepidopyga goudoti</i>	+	+	+
		<i>Amazilia tzacatl</i>	+	+	+
Coerebidae	-	* <i>Coereba flaveola</i>	-	-	+

El símbolo “+” señala como polinizador al visitante mientras que el símbolo “-” lo señala como no polinizador. \* Única especie registrada realizando visitas florales ilegítimas

Para las curvas de acumulación de especies Colwell (2013), explica que el cómputo de intervalos de confianza “abiertos”, supone que algunas especies en el conjunto muestreado permanecen sin detectar, cuando se han agrupado todos los individuos o unidades de muestreo (la muestra de referencia). Un estimador de riqueza usado para evaluar esta suposición es el índice de riqueza Chao 2, si el valor resultante de este índice es igual al número observado de especies se supone que la acumulación de especies ha alcanzado la saturación, y el intervalo de confianza se cierra a cero, alrededor del valor de número observado de especies.

De acuerdo a la curva del índice de rarefacción Mao Tao, cuatro especies no fueron suficientes para obtener una saturación completa. Por otro lado, con los índices de riqueza de Chao 2 y Jackknife obtuvimos valores ligeramente superiores (4,99 y 5,98 respectivamente) al número de especies registradas en campo (4), indicándonos que se necesitarían más horas de observación. También podemos apreciar en la curva de acumulación de especies diferentes mesetas que representan la aparición de las especies registradas, las primeras tres mesetas corresponden a las especies *A. tzacatl*, *C. mellisugus* y *L. goudoti*, luego de estas mesetas vemos que, durante un amplio período de observación (80 horas aproximadamente) no se registró otra especie de colibrí (Figura 5), esto nos pareció curioso pues habíamos observado a *G. hirsuta* merodear cerca de las inflorescencias de *H. latispatha*. Por esta razón, decidimos visitar la Colección de Vertebrados de la Universidad de los Andes (CVULA), allí comparamos la longitud del pico de un ejemplar de *G. hirsuta* con flores de *H. latispatha*, al hacerlo nos dimos cuenta que el pico del colibrí coincidía con la flor de la heliconia, por lo que al menos estructuralmente no había algún impedimento que condicionara la visita. Finalmente, luego de varias horas de observación apreciamos a *G. hirsuta* visitando flores de *H. latispatha*; sin embargo, sólo registramos una visita y creemos que esto podría estar influyendo en la no saturación de la curva realizada con el índice de rarefacción Mao Tao y en los valores obtenidos con los índices de riqueza Chao 2 y Jackknife 1.

En general, la frecuencia de visitas de los colibríes sobre las flores de *H. latispatha* fue mayor en las primeras horas de la mañana, disminuyendo en el transcurso del día. En cuanto al comportamiento de los visitantes, sólo *A. tzacatl* exhibió un constante comportamiento territorial mientras que las tres especies de colibrí restantes exhibieron un comportamiento rutero. Por otro lado, podemos apreciar la influencia del comportamiento territorial de *A. tzacatl* sobre la frecuencia de visitas de *L. goudoti*;

cuando la frecuencia de visitas de *A. tzacatl* era mayor, la de *L. goudoti* era menor y viceversa (Figura 6). Finalmente, las dos especies que observamos visitando con mayor frecuencia fueron *L. goudoti* y *A. tzacatl* (Figura 13a).

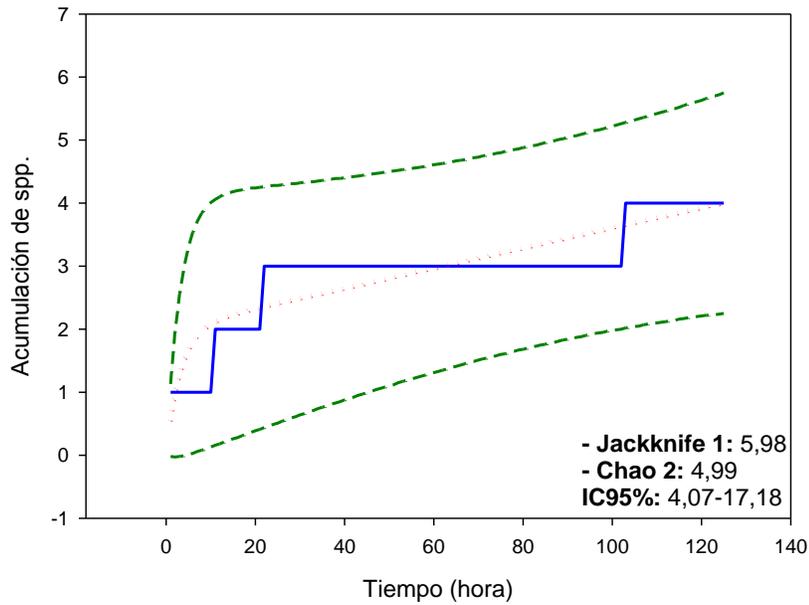


Figura 5. Curva de número acumulado de especies visitantes florales de *Heliconia latispatha* Acumulación de especies (línea sólida de color azul), curva de rarefacción, índice Mao Tao (línea punteada de color rojo), intervalos de confianza (líneas discontinuas de color verde).

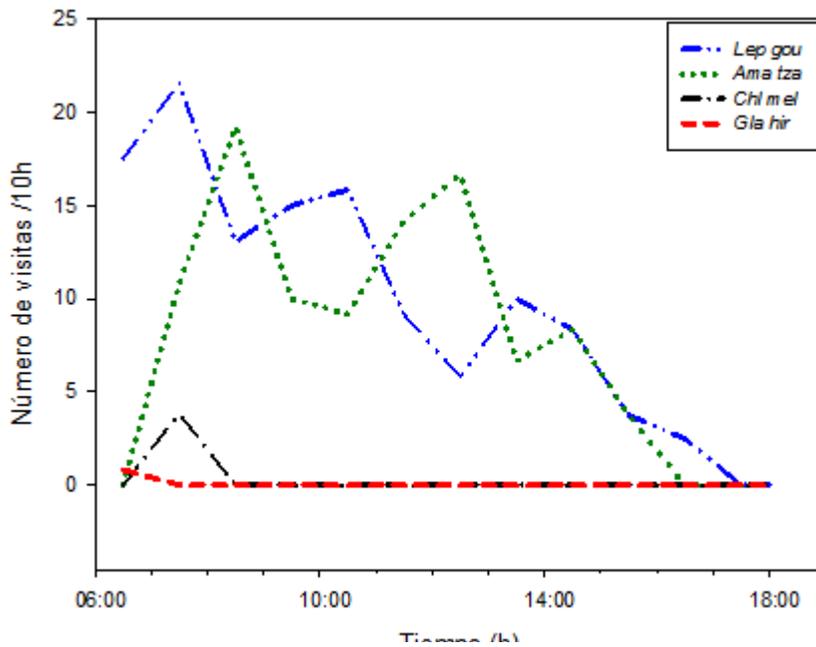


Figura 6. Frecuencia de visitas en el transcurso del día en flores de *Heliconia latispatha*.

## *Heliconia mariae*

En total, llevamos a cabo 111 horas de observación, de las cuales 43 fueron a través de observación directa y 68 a través de observación indirecta (cámaras). Durante el tiempo de observación encontramos sólo dos visitantes florales legítimos, ambos colibríes: *A. tzacatl* y *L. goudoti*, pertenecientes a la subfamilia Trochilinae (Tabla 6).

Según la curva del índice de rarefacción Mao Tao de *H. mariae*, dos especies fueron suficientes para alcanzar completa saturación, este valor concuerda con el obtenido con los índices de riqueza Chao 2 y Jackknife 1 (Figura 7).

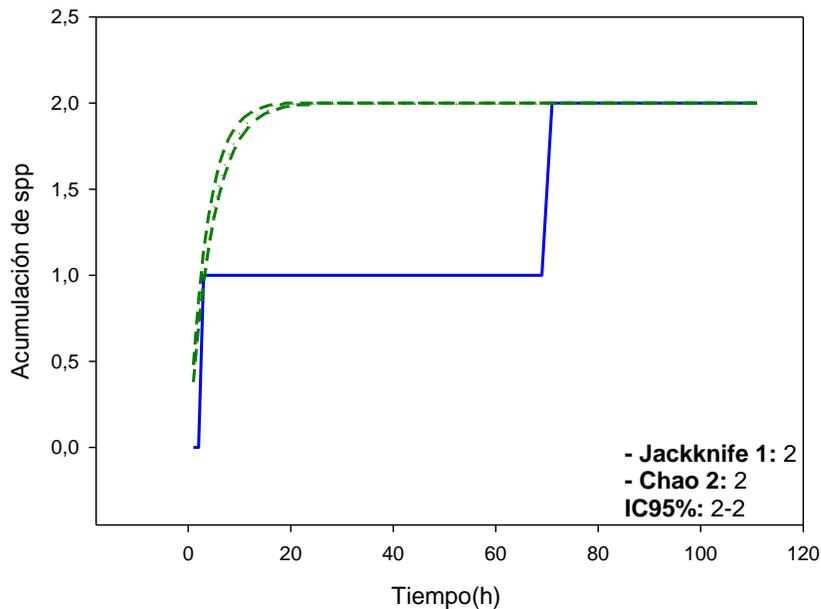


Figura 7. Curva de número acumulado de especies visitantes florales de *H. mariae*. Acumulación de especies (línea sólida de color azul), curva de rarefacción, índice Mao Tao (línea punteada de color rojo), intervalos de confianza (líneas discontinuas de color verde).

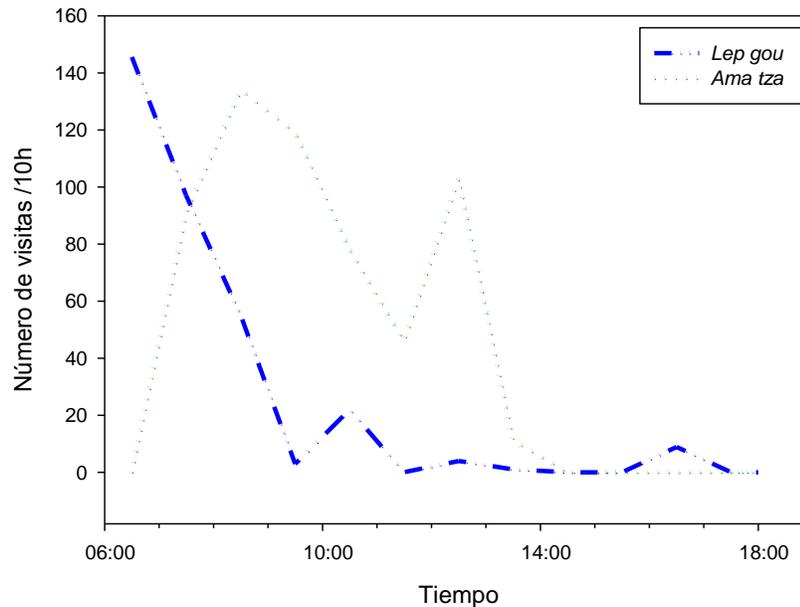


Figura 8. Frecuencia de visitas en el transcurso del día en flores de *H. mariae*.

De acuerdo con nuestras observaciones, la mayoría de visitas se produjeron en las primeras horas de la mañana, disminuyendo en el transcurso del día, también logramos ver la influencia del comportamiento territorial de *A. tzacatl* en la frecuencia de visita de *L. goudoti*, el cual exhibió un comportamiento rutero, que se aprecia en la frecuencia de visita del colibrí rutero que disminuye al aumentar la frecuencia de visita del colibrí territorial y viceversa (Figura 8). En este caso, *A. tzacatl* fue la especie de colibrí con mayor número de visitas, seguida de *L. goudoti* (Figura 13b).

### *Heliconia bihai*

Para esta heliconia realizamos un total de 147 horas de observación (89 horas de observación directa y 58 (mediante cámaras). Durante el tiempo de observación registramos cinco especies de colibríes realizando visitas florales legítimas: *A. tzacatl*, *Anthracothorax nigricollis*, *C. mellisugus*, y *L. goudoti*, pertenecientes a la subfamilia Trochilinae, también *G. hirsuta* perteneciente a la subfamilia Phaethornithinae, y finalmente una especie de ave Paseriforme perteneciente a la familia Coerebidae, *Coereba flaveola* (Tabla 6), la cual realizaba visitas florales ilegítimas. Con las seis especies encontradas, la curva del índice de rarefacción Mao Tao alcanzó una completa saturación, este número de especies concuerda con el obtenido con los índices de riqueza Chao 2 y Jackknife 1 (Figura 9).

La mayor frecuencia de visitas por parte de los visitantes se produjo en las primeras horas de la mañana, disminuyendo en el transcurso del día, excepto en el caso de *G. hirsuta*, donde observamos una frecuencia de visita variable. En este caso vemos que la frecuencia de visitas de *G. hirsuta* parece no afectar notablemente la frecuencia de visitas de *L. goudoti* (Figura 10). Por otro lado, *H. bihai* presentó el mayor número de especies de visitantes florales, donde las especies con mayor frecuencia de visitas fueron *G. hirsuta* y *L. goudoti* (Figura 13b).

Las especies *A. tzacatl* y *G. hirsuta* exhibieron un comportamiento territorial (agresivo); sin embargo, pocas veces *G. hirsuta* permanecía durante un periodo de tiempo largo cerca de un parche, ya que logramos observar que normalmente visitaba varios parches y ahuyentaba violentamente a cualquier especie que se acercara. Por otro lado, podríamos considerar como ruteros a *A. nigricollis*, *C.*

*mellisugus* y *L. goudoti* pues estas especies visitaban varias flores de *H. bihai* sin defender un territorio. Finalmente, consideramos a *C. flaveola* especie robadora de néctar debido a que perforaba la corola de la flor con el pico para acceder al néctar y en ningún momento tenía contacto con las anteras o estigma; es decir, tomaba el néctar como recompensa sin cumplir con el papel de polinizador.

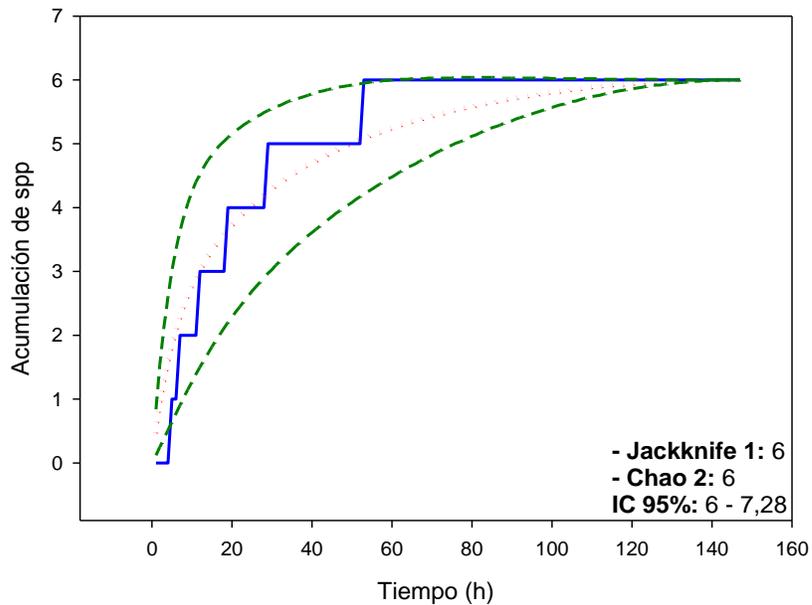


Figura 9. Curva de número acumulado de especies visitantes florales de *H. bihai*. Acumulación de especies (línea sólida de color azul), curva de rarefacción, índice Mao Tao (línea punteada de color rojo), intervalos de confianza (líneas discontinuas de color verde).

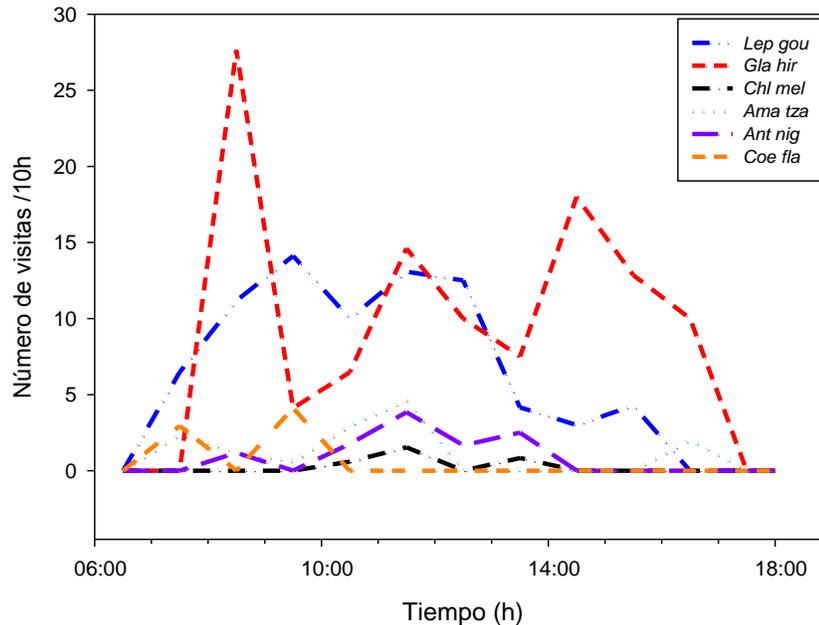


Figura 10. Frecuencia de visitas en el transcurso del día en flores de *Heliconia bihai*.

Al agrupar los datos de las tres especies en estudio, la curva del índice de rarefacción Mao Tao alcanza completa saturación con las 6 especies de aves que encontramos, este valor concuerda con el obtenido en los índices de riqueza Chao 2 y Jackknife 1 (Figura 11). Es importante resaltar que, de las posibles 19 especies de colibríes que podríamos encontrar en la zona de estudio, según la Guía de Aves de Venezuela (Hilty, 2003), nosotros registramos 5 especies y una especie de Paseriforme muy común.

A diferencia del resto de los colibríes, *Amazilia tzacatl* presentó un pequeño pico de frecuencia a mediodía; así mismo, pudimos apreciar cómo el comportamiento territorial de *Amazilia tzacatl* influye en la frecuencia de visita de *Lepidopyga goudoti* (Figura 12). Las especies con una mayor frecuencia de visitas fueron *Amazilia tzacatl* y *Lepidopyga goudoti* (Figura 13d).

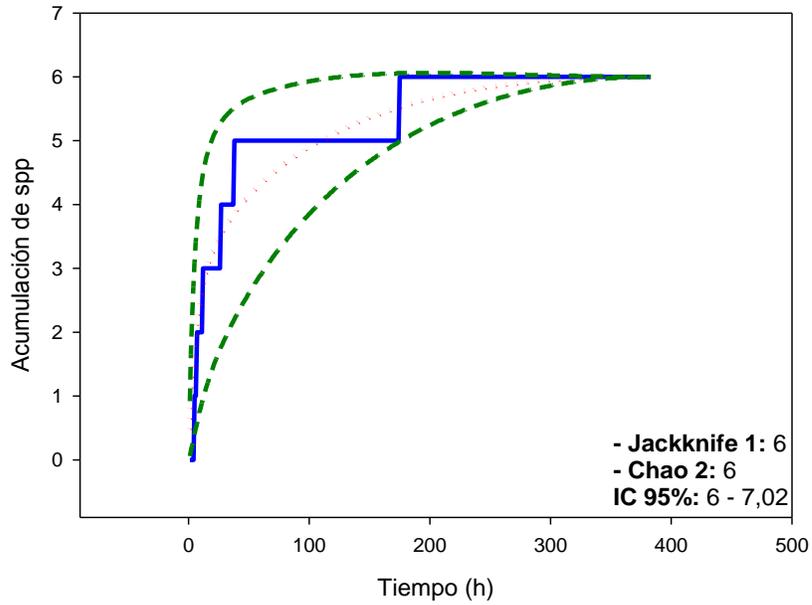


Figura 11. Curva de número acumulado de especies visitantes florales en las tres heliconias de estudio. Acumulación de especies (línea sólida de color azul), curva de rarefacción, índice Mao Tao (línea punteada de color rojo), intervalos de confianza (líneas discontinuas de color verde).

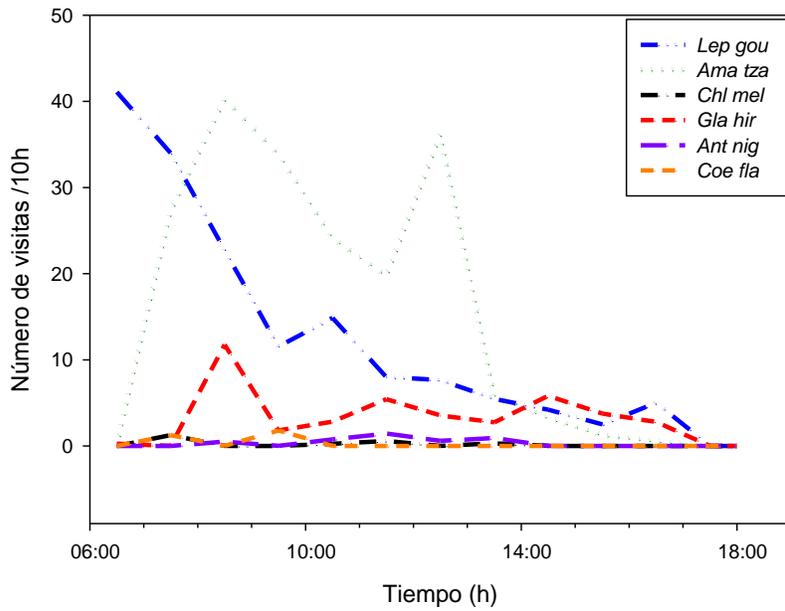


Figura 12. Frecuencia de visitas en el transcurso del día en las tres especies de estudio.

Según el resultado obtenido en la prueba de Chi cuadrado ( $\chi^2_{10}$ )=825,64;  $p < 0,005$ ), encontramos diferencias significativas en la frecuencia acumulada de visitas de las especies de aves entre las tres especies de heliconias y de acuerdo a la prueba de residuales estandarizados, las especies de aves que determinaron esas diferencias en el caso de *H. latispatha* fueron *C. mellisugus* y *G. hirsuta*, posiblemente debido a su baja frecuencia de visitas sobre las flores de esta heliconia. Para *H. mariae*, fue *A. tzacatl* la especie que determinó la diferencia probablemente debido a su elevada frecuencia de visitas. Finalmente, en el caso de *H. bihai*, *G. hirsuta* fue la especie con una frecuencia de visitas mayor al resto de los visitantes florales de esta heliconia.

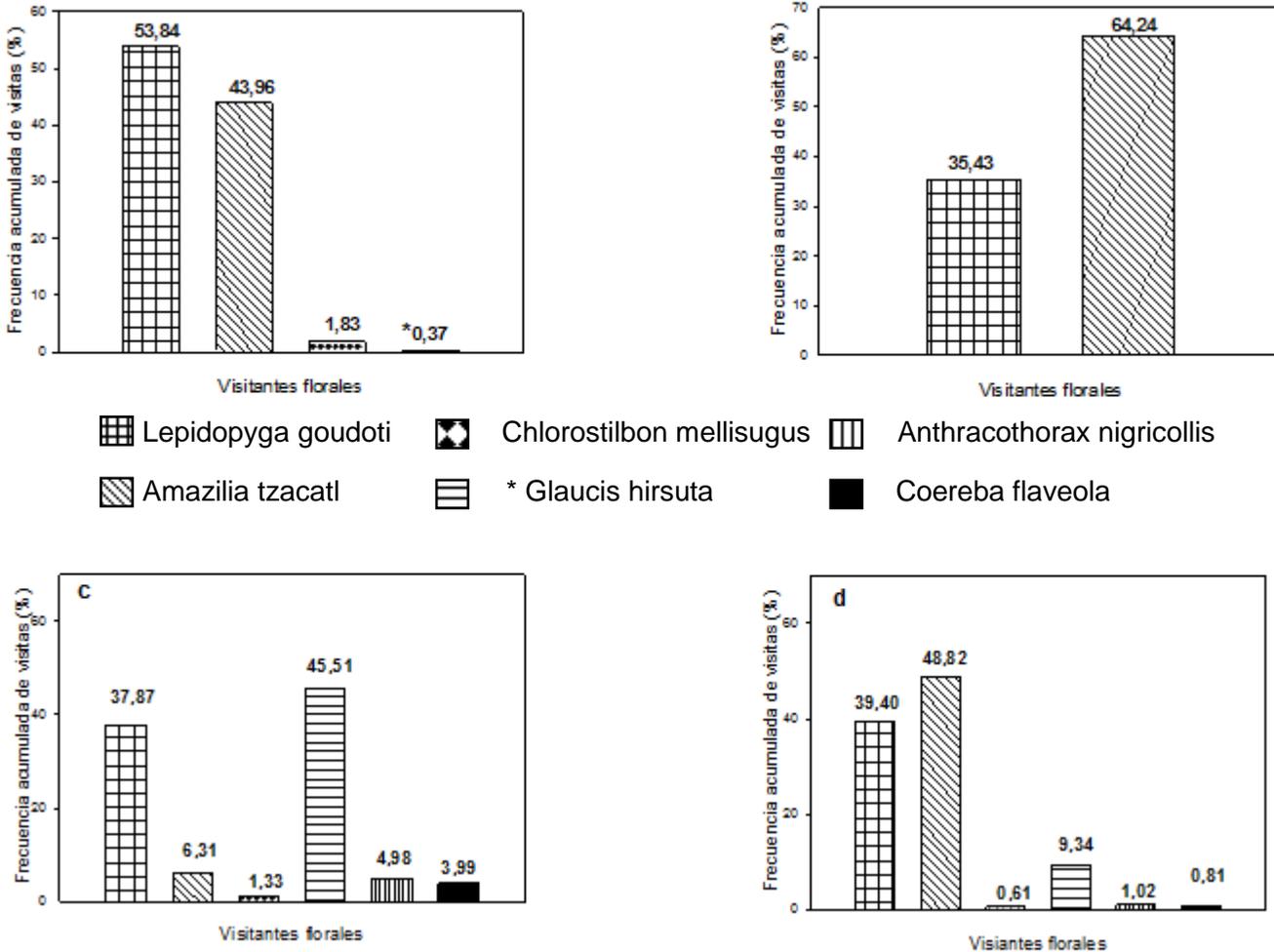


Figura 13. Frecuencia acumulada de visitas (expresada en porcentaje) en flores de a. *H. latispatha*, b. *H. mariae*, c. *H. bihai* y d. tres especies de heliconia en estudio.

### Patrón de producción de néctar de las heliconias

En nuestra investigación registramos en las tres especies de estudio un pico de producción de volumen de néctar en la primera medición (0705), siendo *H. bihai* (Figura 14c) la especie que mayor volumen de néctar produjo a primeras horas de la mañana y durante el resto del día. Le sigue *H. latispatha* (Figura 14a) y finalmente podemos ver a *H. mariae* (Figura 14b), como la especie con menor producción de néctar (Figura 14). En las flores evaluadas durante el día (n=15) y en las flores

control evaluadas al final del día (n=10), encontramos valores variables de volumen de néctar; en flores de *H. latispatha* entre 24,44-202,09  $\mu\text{L}$ , mientras que en las flores control 38,75-100,98  $\mu\text{L}$ ; por su parte, en flores de *H. mariae* los valores oscilaron entre 26,83-59,69  $\mu\text{L}$  y 10,73-61,25  $\mu\text{L}$  y para *H. bihai* valores entre 70-275  $\mu\text{L}$  y 47,18-141,25  $\mu\text{L}$ . Cuando comparamos la producción de volumen de néctar en flores evaluadas durante el día (tabla 7) con el volumen de néctar en flores control evaluadas al final del día (tabla 8) logramos apreciar valores similares entre flores de *H. mariae* y *H. latispatha*, mientras que en flores de *H. bihai* observamos una diferencia en la producción de néctar respecto a las flores control, siendo estas últimas las que exhibieron el mayor volumen.

Tabla 7. Volumen de néctar por día en flores (n=15) de las tres especies de estudio

<b>Especie</b>	<b>Volumen (<math>\mu\text{L}</math>)</b>	<b>Desviación estándar</b>	<b>Concentración (%)</b>	<b>Desviación estándar</b>
<i>H. bihai</i>	141,75	55,67	21,43	3,73
<i>H. latispatha</i>	75,38	40,13	25,44	3,20
<i>H. mariae</i>	41,03	12,00	17,51	3,98

Tabla 8. Volumen y concentración de azúcar del néctar en flores (CONTROL; n=10) en las tres especies de estudio

<b>Especie</b>	<b>Volumen (<math>\mu\text{L}</math>)</b>	<b>Desviación estándar</b>	<b>Concentración (%)</b>	<b>Desviación estándar</b>
<i>H. bihai</i>	96,22	32,71	30,35	1,36
<i>H. latispatha</i>	73,35	24,69	30,40	2,579836343
<i>H. mariae</i>	34,27	16,59	21,25	3,51386144

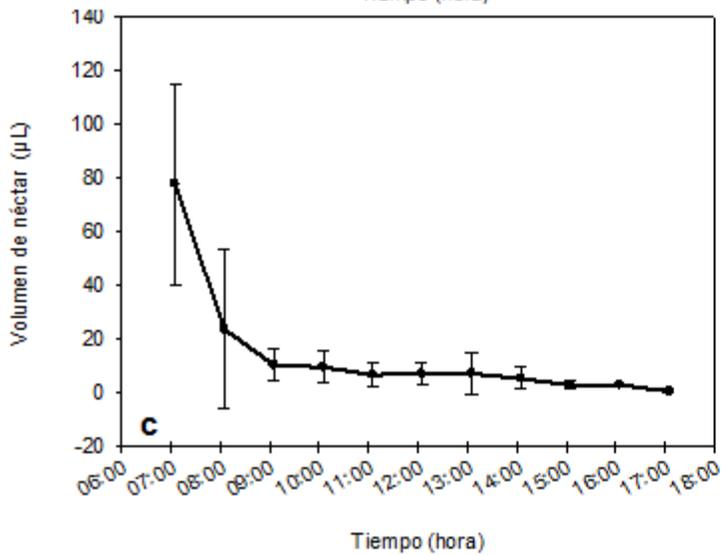
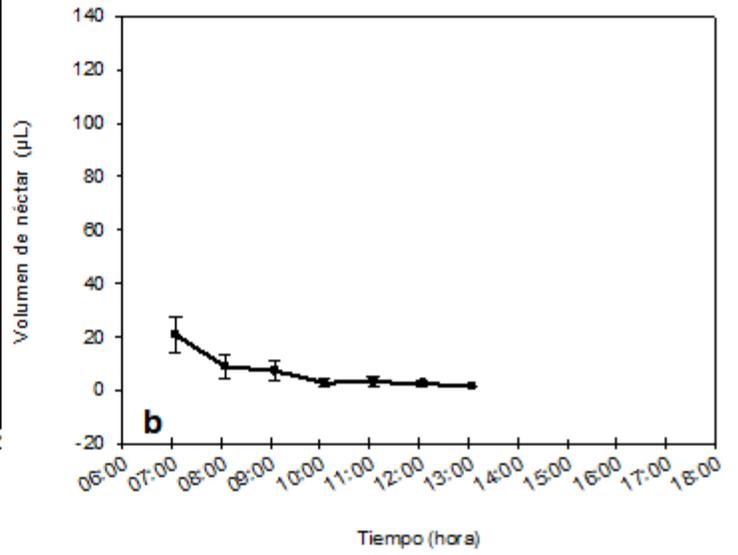
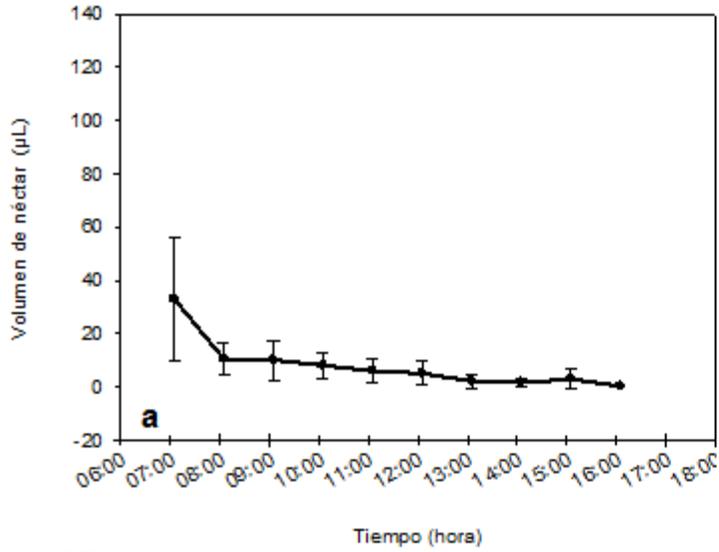


Figura 14. Volumen de néctar producido a lo largo del día en flores (n=15) de las tres especies de estudio: a) *H. latispatha*; b) *H. mariae*; c) *H. bihai*.

En cuanto a concentración de azúcares en las tres especies de estudio, registramos un pico de concentración de azúcares a primeras horas de la mañana, luego vemos como varía la concentración disminuyendo hasta el final del día (Figura 15).

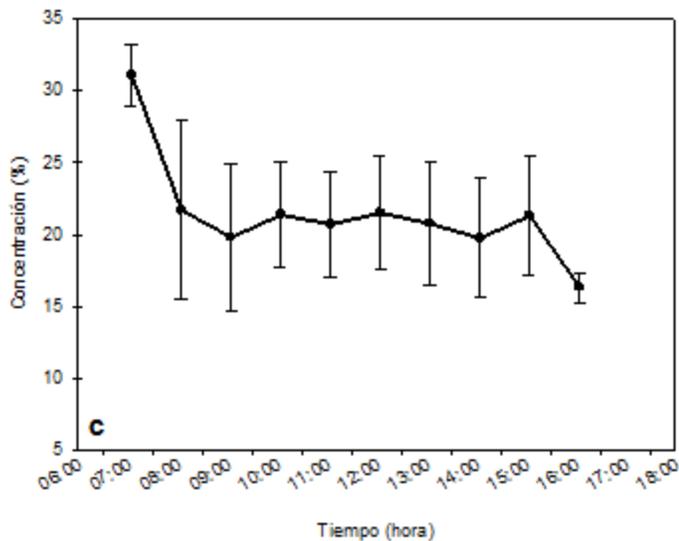
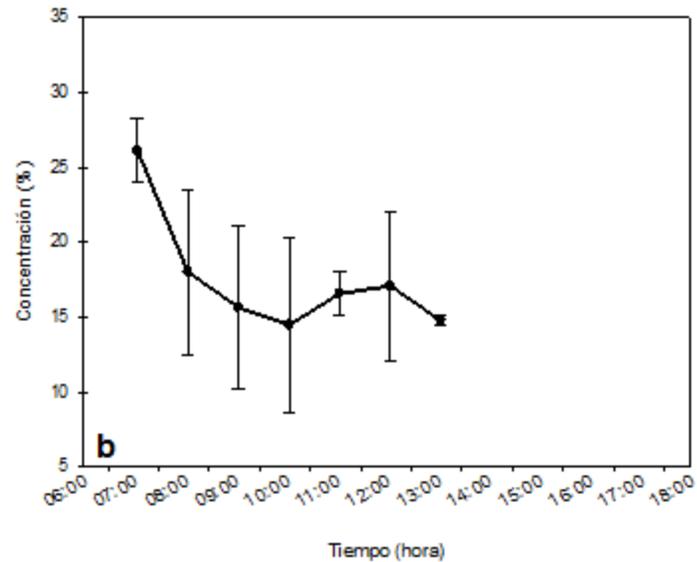
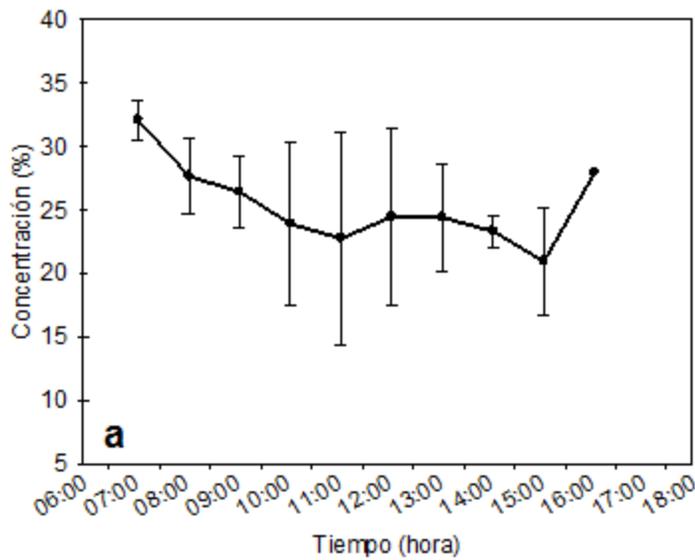


Figura 15. Concentración de azúcar del néctar en flores (n=15) de las tres especies de estudio a lo largo del día: a) *H. latispatha*; b) *H. mariae*; c) *H. bihai*.

Adicionalmente realizamos una prueba de hipótesis (ver apéndice 1) para comparar el volumen de néctar y la concentración entre las flores evaluadas en el transcurso del día y las flores control (evaluadas al final de la tarde) de las tres especies de estudio. En el caso de volumen de néctar para *H. latispatha* y *H. mariae* obtuvimos como resultado con un 95% de confianza que el volumen de néctar no cambia por la extracción del mismo. En el caso de *H. bihai* obtuvimos con un 95% de confianza que el volumen de néctar se ve influenciado por la extracción del mismo. En cuanto a la concentración de néctar para las tres especies de estudio obtuvimos con un 95% de confianza, que la extracción de néctar influye en la concentración del mismo en las tres heliconias (Tabla 9).

Tabla 9. P- valor resultante de la prueba de hipótesis que realizamos para comparar el volumen de néctar y la concentración entre las flores evaluadas en el transcurso del día y las flores control (evaluadas al final de la tarde) de las tres especies de estudio.

Especie	Estadístico t		p-valor	
	Volumen de néctar	Concentración de néctar	Volumen de néctar	Concentración de néctar
<i>H. bihai</i>	-2,230	6,946	0,038	0,000
<i>H. latispatha</i>	-0,136	3,122	0,89	0,005
<i>H. mariae</i>	-0,905	2,33	0,38	0,031

### Relación entre la producción de néctar y la frecuencia de visitas de los colibríes

Según los resultados obtenidos de la correlación de Spearman, para *H. latispatha* sólo encontramos una alta correlación entre el volumen de néctar producido por sus flores y la frecuencia de visita de *L. goudoti* ( $r=0,935$ ;  $\text{sig}=0,000$ ). Para *H. mariae* hayamos correlación entre la frecuencia de visitas de los dos visitantes y el néctar de sus flores, siendo una correlación moderada en el caso de *A. tzacatl* ( $r=0,585$ ;  $\text{sig}=0,036$ ) y una correlación alta en el caso de *L. goudoti* ( $r=0,800$ ;  $\text{sig}= 0,001$ ). Para *H. bihai* sólo encontramos una correlación baja entre el volumen de néctar de sus flores y la frecuencia de visitas de *L. goudoti* ( $r=0,538$ ;  $\text{sig}=0,058$ ).

## Discusión

### Descripción de antesis

En general, en flores de las heliconias la antesis inicia en el momento en que se libera uno de los sépalos, permitiendo a los colibríes introducir su pico en el interior de la flor para acceder al néctar (Kress *et al.*, 1999). Según varias investigaciones, la antesis de estas flores tiene un periodo de duración de un día (Stiles, 1975; Berry y Kress, 1991).

En la naturaleza, Ramírez (1993) indica que se pueden encontrar dos estrategias que promueven la polinización cruzada, la primera describe la separación temporal de la expresión sexual (dicogamia), y la segunda describe la separación espacial de los órganos sexuales (Hercogamia). Kress (1983), no describe dicogamia (protandria y protoginia) en las heliconias, ya que las anteras están dehiscentes antes de la antesis y la superficie estigmática está receptiva en la apertura de la flor. Nuestros registros concuerdan con lo descrito por este investigador. Por otro lado, Ramírez (1993) en general establece que la separación espacial entre los órganos sexuales debe ser de al menos dos milímetros para considerar un caso de hercogamia. En nuestra investigación, para el caso de *H. latispatha* descartamos la presencia de esta estrategia en las flores debido a que la separación espacial que encontramos fue menor a dos milímetros.

### Biología Reproductiva

La variabilidad en la respuesta de autoincompatibilidad entre especies es común (Kress, 1983); tal como lo han demostrado varias investigaciones en heliconias, como las de Skutch (1971) para

Guatemala, quién encontró autocompatibilidad en *H. wagneriana*, y la de Bruna *et al.* (2004) quienes describieron a *H. acuminata* como una especie autoincompatible.

Melendez-Ackerman *et al.*, (2008) a través de polinizaciones manuales y la observación, mediante microscopía de epifluorescencia de la formación de tubos polínicos, así como, mediante el cálculo del porcentaje de germinación de los granos de polen evaluaron el grado de autoincompatibilidad en *H. bihai*. Estos investigadores encontraron que *H. Bihai* es autocompatible y su grado de compatibilidad puede variar desde completa a parcial. En nuestra investigación evaluamos el grado de autocompatibilidad de acuerdo al éxito de producción de frutos, para *H. bihai* hallamos una amplia variabilidad entre los tratamientos estudiados.

Para evaluar el grado de autocompatibilidad, Kress (1983) en Costa Rica realizó polinización manual en varias especies de heliconias entre las que se contaba *H. latispatha* y observó la formación de tubos polínicos y producción de frutos; encontró que la mayoría de heliconias evaluadas fueron autocompatibles y, en el caso de *H. latispatha*, registró en producción de frutos 13% de éxito en autopolinización, 10% en polinización cruzada y 0% en flores aisladas sin ninguna manipulación. Nuestros datos exhiben una tendencia similar a la descrita; es decir, mayor éxito en producción de frutos en flores polinizadas con polen proveniente de la misma flor (autogamia); sin embargo, en flores aisladas sin ninguna manipulación (control 2) encontramos 5% de éxito (Tabla 2).

Para el caso de producción de semillas por fruto, nuestros resultados concuerdan con lo expuesto por Zimmerman (1988), quién en flores de *Polemonium foliosissimum* (Polemoniaceae) describió que a través de polinización manual podría promoverse el número de semillas producidas por fruto.

## Ensamble de los visitantes florales

Según Berry y Kress (1991), las heliconias poseen síndromes florales característicos de una flor ornitófila, siendo los colibríes los polinizadores exclusivos, igualmente otros investigadores encontraron resultados similares en Costa Rica y en tres islas de las Antillas menores (Stiles, 1975; Gowda y Kress, 2013). Los resultados obtenidos en nuestra investigación concuerdan con estas afirmaciones; las heliconias de estudio fueron visitadas legítimamente por cinco especies de colibríes e ilegítimamente por una especie de ave Paseriforme. Permitiendo de esta manera ofrecer apoyo a la hipótesis 1 de nuestro estudio.

De acuerdo a nuestras observaciones, el ensamble de visitantes para cada especie de heliconia como se mostró en la Tabla 6, *H. bihai* fue la especie con mayor riqueza de visitantes florales, seguida de *H. latispatha* y *H. mariae*. Para *H. latispatha*, tuvimos en común el registro de *A. tzacatl* y *G. hirsuta* con las observaciones realizadas por Linhart (1973), en Costa Rica, quien señaló para esta heliconia un total de nueve especies de colibríes mientras que, en la misma región Stiles (1975), también observó en *H. latispatha* las dos especies de colibríes ya mencionadas registrando además otras seis especies, por otro lado, para *H. mariae* el investigador señaló seis especies, donde *A. tzacatl* fue el único visitante en común. En el caso de *H. bihai*, registramos cinco especies de colibríes diferentes a las cinco especies observadas por Corrêa y de Castro (2015) en Brasil en flores de esta heliconia, diferentes también a la única especie de colibrí encontrada por Gowda y Kress (2013) en tres islas de las Antillas menores y diferentes a las seis especies de colibríes observadas por Martén-Rodríguez *et al.* (2011) en Puerto Rico y República Dominicana, quienes además registraron a *C. flaveola* perforando la base de la corola de las flores (visita ilegítima) y teniendo contacto con las estructuras reproductivas. Así mismo, Montes (2003), en la Mancomunidad de Dominica observó a *C. flaveola* visitando ilegítimamente flores de *H. bihai*, sin percatarse si el visitante tenía o no contacto con las estructuras reproductivas de las flores, esta especie también fue registrada por nosotros realizando visitas ilegítimas sobre esta heliconia, pero no fue posible apreciar si el ave tenía contacto o no con las estructuras reproductivas. Una posible explicación a la diferencia podría ser la diversidad

de especies y su rango de distribución, en cuanto a la diferencia de número de visitantes florales entre las tres heliconias de nuestra investigación podría ser que el tamaño de los parches de *H. latispatha* y sobre todo de *H. mariae* es pequeño en comparación a *H. bihai*, especie que se encuentra ampliamente distribuida en la zona. Además como explicaremos más adelante, parámetros calóricos que incluyen factores que afectan la habilidad de los colibríes para extraer néctar de las heliconias (Stiles, 1975), tales como longitud y curvatura de la corola y el volumen y concentración de néctar podrían incidir sobre el número de visitantes florales en cada especie de heliconia.

Según la Guía de Aves de Venezuela (Hilty, 2003), existen 19 especies de colibríes en la región donde está ubicada nuestra área de estudio, nos llama la atención que en nuestro estudio sólo registramos cinco especies, lo cual representa una riqueza muy inferior a la obtenida en investigaciones de otros autores (Linhart, 1973; Stiles, 1975; Martén-Rodríguez *et al.*, 2011). Actualmente, la Zona Sur del Lago de Maracaibo es una región de gran desarrollo agropecuario, donde se destaca la ganadería, cultivos de plátano, cacao y frutales (Rangel *et al.* 2014), y donde la deforestación ha causado una gran reducción del área selvática (Romero, 1995), con la subsecuente fragmentación del ambiente que, como sabemos, tiene como consecuencia la reducción de biodiversidad (Aizen *et al.*, 2002). Bojorges, (2009) y Lara-Rodríguez *et al.* (2012), señalan que la deforestación, el uso de suelo para la agricultura y la ganadería extensiva provoca la alteración de los hábitats naturales y podría determinar la reducción tanto de plantas como de colibríes. Por estas razones pensamos que estos factores pueden ser los determinantes de la baja riqueza de colibríes registrada en nuestras observaciones y, al mismo tiempo, consideramos oportuna la recomendación de promover la conservación de todos los relictos de bosque ubicados en la Zona Sur del Lago de Maracaibo y en particular el ubicado alrededor del río Caño El Padre.

### **Patrón de forrajeo de los visitantes florales.**

Sabemos que en general, los colibríes exhiben dos tipos de comportamiento, uno rutero y otro territorial (Linhart, 1973) y en nuestro caso, de las cinco especies de colibríes que registramos como visitantes florales, sólo *A. tzacatl* exhibió constantemente un comportamiento territorial. Esta observación también fue descrita por Linhart (1973) sobre inflorescencias de *H. latispatha* y por Stiles (1975) para esta heliconia y *H. mariae*, los investigadores además señalan que el comportamiento territorial de este colibrí condicionaba la frecuencia de visitas de otras especies de colibríes y que, de no ser por este comportamiento, la frecuencia de visitas de otras especies sería mayor. En el caso de *G. hirsuta*, observamos un comportamiento rutero, e inconsistentemente un comportamiento territorial sobre inflorescencias de *H. bihai*, tendencia similar a la señalada por Stiles (1975) sobre inflorescencias de otras especies de heliconias. Esta apreciación podría ser uno de los factores que explicarían la única visita que registramos del colibrí *G. hirsuta* sobre *H. latispatha*. En las tres especies de colibríes restantes nosotros registramos comportamiento rutero (*C. mellisugus*, *A. nigricollis* y *L. goudoti*), para estas especies en la revisión bibliográfica que realizamos no encontramos detalles sobre su comportamiento.

A pesar de las diferentes características morfológicas que apreciamos en las tres heliconias de estudio, registramos polinizadores compartidos en sus flores, con patrones de forrajeo característicos de cada especie de visitante. De acuerdo a estos registros, nuestra hipótesis 2 no recibe apoyo.

Según nuestras observaciones de campo, los colibríes tienden a visitar las flores de *H. mariae* siguiendo un orden que puede ser ascendente o descendente de acuerdo a la posición de la flor, esta es una apreciación similar a la señalada por Linhart (1973) en varias especies de heliconias. También logramos notar que pareciera que los colibríes tienen la capacidad de reconocer en una inflorescencia las flores que ya han sido visitadas como lo señala Stiles (1975), en varias oportunidades observamos a colibríes de la especie *A. tzacatl* visitando sólo las flores que no habían sido visitadas

durante aproximadamente una hora, lo cual coincide con la tendencia observada en la evaluación del efecto de la extracción repetida de néctar que se discute más adelante.

### **Patrón de producción de néctar de las tres especies de heliconias.**

Las especies de *Heliconia* son un importante recurso de néctar para los colibríes (Linhart, 1973; Stiles, 1975). Así mismo, McDade y Weeks (2004a) refieren que la humedad, temperatura, luz y nutrientes están entre las variables ambientales que se ha demostrado influyen en la cantidad y calidad del néctar. En nuestro estudio encontramos en flores de *H. mariae* y *H. latispatha* una producción de néctar similar a la descrita por Stiles (1975) para flores de estas especies en Costa Rica, en las cuales registró por día 75  $\mu\text{L}$  y 45  $\mu\text{L}$  respectivamente. Igualmente, para *H. latispatha*, registramos una producción de néctar similar a la medida por McDade y Weeks (2004a), en Panamá, quienes refieren una producción máxima de néctar de 72,7  $\mu\text{L}$ . Así mismo, Gowda y Kress (2013), para *H. bihai* registraron una producción de néctar por día de 103, 125 y 189  $\mu\text{L}$  en tres islas de las Antillas menores; en nuestra investigación obtuvimos en promedio 141,75  $\mu\text{L}$  de néctar por día en flores de esta especie. De acuerdo a estas comparaciones, podemos indicar que en las tres especies estudiadas la producción de néctar podría no depender de la ubicación geográfica de las áreas de estudio.

En la revisión bibliográfica que realizamos sólo encontramos un estudio llevado a cabo por Gowda y Kress (2013) en el que evaluaron la producción de volumen de néctar y concentración en flores de *H. bihai*, lo cual nos pareció curioso debido a la amplia distribución de esta heliconia en el trópico (Kress, 1997). Nosotros consideramos que la falta de evaluaciones de néctar en *H. bihai* podría deberse a la dificultad para acceder a la cámara nectarífera para medir el recurso sin causar daño a la flor y por ende sesgos en los registros de néctar. Para realizar mediciones de néctar en *H. bihai*, debido a que la curvatura de sus flores impedía la extracción de este recurso usando una micropipeta recta Gowda y Kress (2013), muestrearon destructivamente las flores, es decir, removían la flor de la bráctea para acceder a la cámara nectarífera. Nosotros, empleamos una técnica (descrita en metodología), para extraer con éxito durante el transcurso del día el néctar de las flores de *H. bihai* sin necesidad de remover la flor de la bráctea.

En otras investigaciones (Colwell, 1995; Lara y Ornelas, 2002; Da Cruz *et al.*, 2007) se ha demostrado que la presencia de ácaros en las flores podría afectar la producción de néctar; en nuestra investigación nosotros evaluamos la producción de néctar en flores donde no apreciamos la presencia de ácaros. Por otro lado, Feinsinger (1978, 1983) explica que la variación en la producción de néctar podría ser resultado de diferentes tasas de secreción entre flores individuales, patrón conocido con el nombre “blanco-bonanza”, el cual indica que algunas flores secretan grandes volúmenes de néctar (bonanzas), y otras secretan poco o nada en absoluto (blanco), este patrón fue registrado por el autor en flores de *H. psittacorum*. En las heliconias estudiadas encontramos variabilidad en la producción de néctar entre sus flores evaluadas, algunas con abundante producción de néctar y otras con poca producción. Estos registros nos permiten inferir que en las tres heliconias posiblemente podríamos encontrar un patrón blanco-bonanza, el cual es considerado como una adaptación, sujeta a selección natural, que obliga a los colibríes a visitar muchas flores en búsqueda de aquellas con una elevada producción de néctar (bonanzas), favoreciendo potencialmente el flujo de polen y la producción de semillas (Feinsinger, 1978; Da Cruz *et al.*, 2007).

En cuanto al patrón de producción de néctar a lo largo del día, nuestros resultados son similares a los obtenidos por Stiles (1975) para *H. latispatha* y *H. mariae*, donde observaron una elevada producción en las primeras horas de la mañana con una rápida disminución para el mediodía; el investigador explica que este patrón podría ser el resultado de una presión selectiva por animales destructores de flores, los cuales al final de la mañana suelen atacar las flores en busca de néctar. Para *H. latispatha* (McDade y Weeks, 2004a) y para *H. bihai*, (Gowda y Kress, 2013), describen una baja producción de

néctar a primeras horas de la mañana, con un posterior incremento a lo largo del día, dicho patrón difiere al observado por Stiles (1975) y el obtenido en nuestro estudio; además, no coincide con la propuesta de presión selectiva por animales destructores para ese sitio de estudio. Gowda y Kress (2013), explican que el patrón observado en *H. bihai* podría ser causado por la interacción directa entre la heliconia y sus colibríes polinizadores; es decir, al encontrarse *H. bihai* en un territorio insular, posiblemente la competencia por polinizadores con otras especies sea menor; por lo tanto, consideramos, que las presiones selectivas sobre la planta probablemente han promovido un progresivo patrón de producción de néctar que podría mantener las visitas del colibrí durante el curso del día, promoviendo de esta manera el flujo de polen y la polinización.

Se ha demostrado en algunas plantas que la extracción de néctar de sus flores puede provocar un aumento o disminución en la producción de este recurso (Gutián, *et al*, 1995; Navarro, 1999; Luo *et al.*, 2014). En el caso de *H. bihai*, de acuerdo a los resultados que obtuvimos en la prueba de hipótesis que realizamos entre los valores de néctar de flores evaluadas durante el día y las flores control (tabla 9), la extracción periódica de néctar en flores de esta heliconia provocó un aumento en el volumen total del recurso (Tablas 7 y 8), este efecto también fue descrito por Gill (1988), en Costa Rica, quien encontró que la extracción periódica de néctar en flores de *H. imbricata* (Kuntze) Baker, provocó un aumento en la acumulación de néctar. En el caso de *H. latispatha* y *H. mariae* obtuvimos que la extracción repetida de néctar en flores de estas especies no produjo un efecto significativo en el volumen de néctar total, caso similar al descrito por McDade y Weeks (2004b), para plantas diferentes a las estudiadas por nosotros. Nuestros resultados indican que en flores de *H. bihai* hay un posible aumento en el volumen de néctar luego de ser extraído este recurso por parte de algún visitante, lo cual podría explicar la mayor producción de volumen de néctar de esta especie en comparación con *H. latispatha* y *H. mariae*. Nosotros consideramos que la oferta elevada de néctar producido por las flores de *H. bihai* y, la amplia distribución de esta heliconia en el área de estudio podrían ser algunos de los factores que influyeron en la mayor riqueza de visitantes florales registrados en esta heliconia.

En cuanto a la concentración de azúcar de néctar, para *H. latispatha*, nosotros registramos un porcentaje de concentración similar al descrito por McDade y Weeks (2004a), quienes encontraron 26,5% de concentración de azúcar. En el caso de *H. bihai* registramos una concentración de azúcar ligeramente mayor a la descrita por Gowda y Kress (2013), la cual estuvo entre 26 a 29,3%. Por otro lado, en las tres especies que evaluamos encontramos una elevada concentración de azúcar en la primera medición y durante el resto del día valores bajos y oscilantes de dicha concentración, patrón contrastante al descrito para *H. latispatha* y *H. bihai* por los investigadores mencionados, quienes no registraron una amplia variabilidad en la concentración de néctar. Para *H. mariae* no encontramos estudios donde evaluaran concentración de azúcares en el néctar; en nuestra investigación fue la especie con el néctar más diluido.

La extracción repetida de néctar, de acuerdo a la prueba de hipótesis que realizamos, tuvo un efecto significativo en la disminución de la concentración de azúcares en comparación con las flores control en las tres heliconias de estudio. Ordano y Ornelas (2004), explican un caso en bromelias polinizadas por colibríes en el que la remoción repetida de néctar produjo un efecto negativo en la concentración de azúcares en este recurso. Por su parte, Luo *et al.* (2014), explican que esta disminución en la concentración de azúcares del néctar luego de extracciones repetidas podría deberse a que la reposición de agua en las flores podría ser mayor que la reposición de azúcares. El autor también indica que un proceso de evaporación de agua podría provocar un aumento en la concentración de azúcar, lo cual podría explicar los resultados obtenidos en las flores control.

## Relación entre la producción de néctar y la frecuencia de visitas de los colibríes

Según Stiles (1975), varios aspectos de la fenología floral favorecen los distintos comportamientos que exhiben los colibríes: La cantidad de néctar disponible, el tiempo que está disponible y su accesibilidad; néctar abundante, concentrado y accesible podría favorecer un comportamiento territorial mientras que pequeñas cantidades de néctar diluido y poco accesible un comportamiento rutero. En nuestra investigación, *H. mariae* produjo poco néctar con una concentración de azúcares baja y fue visitada por dos colibríes pequeños, siendo uno de ellos predominantemente territorial; estos registros son similares a los encontrados por Stiles (1975), quien considera que *H. mariae* podría ser una especie adaptada a polinización por pequeños colibríes territoriales, inflorescencias de larga duración, flores con una corola corta y relativamente recta favorecen a colibríes territoriales, mientras que la baja producción de néctar por flor y el néctar bastante diluido podría favorecer especies pequeñas. Adicionalmente, el investigador sugiere que *H. latispatha* también podría estar adaptada a la polinización por colibríes territoriales, debido a que su corola es corta, recta y la producción de néctar es elevada; para esta especie nosotros registramos colibríes que exhibieron comportamiento territorial y rutero, siendo *L. goudoti* la especie con mayor frecuencia de visitas.

En nuestra investigación, los resultados que obtuvimos para *H. bihai* son contrastantes con los patrones reportados por Stiles (1975), pues aunque esta heliconia ostentó la mayor producción de néctar, fue visitada con mayor frecuencia por colibríes que exhibieron normalmente un comportamiento rutero. Una posible explicación a la baja frecuencia de visitas por parte del colibrí territorial (*A. tzacatl*) estriba en su anatomía, pues posee un pico recto y corto (2cm; Hilty, 2003) en comparación con la longitud del perianto curvo de las flores de esta heliconia (7-8cm; Aristeguieta 1961); de esta manera, este conjunto de caracteres dificultarían o impedirían el libre acceso del colibrí a la recompensa floral.

Una comunidad robusta y transitoria resulta del oportunismo entre plantas y aves, así como la tendencia de las aves en consumir el recurso de néctar, donde las plantas ofrecen alimento a los colibríes y en retorno podrían obtener abundante flujo de polen, necesario para su éxito reproductivo (Feinsinger, 1978). Desde el punto de vista de la planta, patrones de secreción de néctar en flores tienen el potencial de influenciar el tipo, horario y comportamiento de las visitas de los polinizadores; por otro lado, desde el punto de vista del animal que consume néctar, los horarios de secreción de este recurso tienen el potencial de influenciar estrategias de forrajeo en tiempo y espacio y, en definitiva, el rendimiento energético y el "fitness" (Luo *et al.* 2014). En especies de *Heliconia* visitadas primeramente por polinizadores territoriales, el flujo de polen entre las plantas individuales podría ser restringido (suponiendo que los territorios de los colibríes están limitados a un pequeño número de clones; Kress, 1983). Sin embargo, según Stiles (1975), para una heliconia relativamente autocompatible, tener un colibrí territorial podría incrementar la probabilidad de cada flor en el parche de ser visitada, especialmente si el colibrí puede recordar cuales flores en su territorio ha visitado recientemente y por lo tanto visita otras en su próximo vuelo para alimentarse; al igual que el investigador nosotros tenemos evidencias de que al menos algunos colibríes pueden hacer esto. Como resultado tal vez habría mayor producción de frutos (Stiles, 1975).

La ecología de polinización en las tres especies de heliconias en la Zona Sur del Lago de Maracaibo conforma un proceso más complejo de lo que parece a simple vista. En nuestro estudio logramos apreciar como múltiples parámetros en la interacción Heliconia-Colibrí están enlazados formando un equilibrio en la naturaleza; sin embargo, consideramos necesario continuar investigaciones a fondo involucrando nuevos parámetros, para así aumentar nuestro entendimiento sobre las redes de interacciones, vitales en el mantenimiento de los ecosistemas.

## Conclusiones

De acuerdo a los resultados y como consecuencia de la discusión explicada, podemos plantear las siguientes conclusiones:

- Desde el punto de vista del visitante, podríamos considerar a *L. goudoti* y *A. tzacatl* como especies generalistas debido a que visitaron las tres heliconias de estudio. Mientras que *G. hirsuta* y *C. mellisugus* podrían ser generalistas para *H. bihai* y *H. latispatha*. Por otro lado, *A. nigricollis* podrían ser especialistas para *H. bihai*.
- El patrón de producción de néctar en las tres heliconias de estudio influye en la frecuencia de visitas de sus visitantes florales. En general, en las tres heliconias estudiadas encontramos una mayor producción de néctar en las primeras horas de la mañana con una posterior disminución en el transcurso del día, siguiendo esta tendencia, apreciamos una mayor frecuencia de visitas de los colibríes en las primeras horas de la mañana.
- El patrón de comportamiento de un colibrí puede condicionar la frecuencia de visitas de otros colibríes. En particular registramos que una especie de colibrí con un comportamiento territorial, puede excluir a otras especies que exhiben un comportamiento rutero y, de no ser por la territorialidad, la frecuencia de visitas de otras especies sería mayor.
- Desde el punto de vista de las plantas, podríamos considerar a *H. bihai* una especie generalista debido a que fue visitada por las seis especies de aves registradas. Por otro lado, *H. latispatha* podría ser una especie con cierto grado de especialidad debido a que fue visitada por cuatro especies de aves. Dado que *H. mariae* fue visitada solo por dos de las especies de aves registradas podríamos considerarla una especie especialista, sin embargo debido a que trabajamos con un solo parche de esta especie, nuestra apreciación es ambigua.
- En todos los tratamientos de biología reproductiva evaluados sobre flores de *H. bihai* y *H. latispatha* encontramos producción de frutos, por lo tanto podemos considerar que en estas especies el grado de autocompatibilidad no es absoluto.

## Recomendaciones.

- Realizar mediciones morfológicas en las heliconias estudiadas y sus visitantes florales para determinar el grado de coincidencia.
- Estudiar la presencia de ácaros en las flores de heliconias y su efecto en la producción de néctar.
- Determinar en las heliconias de estudio el volumen y concentración de néctar en las flores ofertadas por cada inflorescencia para analizar el posible desarrollo del patrón blanco-bonanza.
- Examinar en flores de *H. bihai* el efecto del robo de néctar en la producción de frutos de esta especie.

- Dado que en el área de estudio encontramos una comunidad muy diversa, usar polvos fluorescentes permitiría evaluar el movimiento de los visitantes florales entre las plantas de diferentes familias.
- Estudiar la entomofauna que habita en las brácteas de las heliconias de estudio
- Realizar un estudio para evaluar la dispersión de semillas por parte de aves que se alimentan de los frutos de las heliconias de estudio.
- 

## Anexos.

**Apéndice 1:** En la prueba de hipótesis que realizamos para comparar el volumen de néctar y la concentración entre las flores evaluadas en el transcurso del día y las flores control (evaluadas al final de la tarde) de las tres especies de estudio, planteamos como hipótesis nula que las medias de la variable en estudio son iguales, por lo tanto no varían su contenido de néctar o la concentración en el mismo, por otro lado planteamos como hipótesis alterna que las medias de las variable de estudio son diferentes, por lo que el proceso de intervención si influye en la variable de estudio. En la tabla 5 presentamos un resumen del estadístico t y el p-valor obtenidos, este último fue discutido en base a una probabilidad para un 5% de error experimental. En el caso de volumen de néctar para *H. latispatha* y *H. mariae* podemos apreciar que el p-valor obtenido es mayor o igual a 0,05 por lo tanto no podemos rechazar la hipótesis nula para el 95% nivel de confianza, lo cual nos indica que el volumen de néctar no cambia por la extracción del mismo. En *H. bihai* obtuvimos un p-valor para el test inferior a 0,05 indicando que podemos rechazar la hipótesis nula con un 95% de confianza, es decir, el volumen de néctar se ve influenciado por la extracción del mismo. En cuanto a la concentración de néctar para las tres especies de estudio, debido a que en los tres casos el p-valor para el test es inferior a 0,05 rechazamos la hipótesis nula con un 95% de confianza, esto nos permite inferir que la extracción de néctar influye en la concentración del mismo en las tres heliconias.

## Bibliografía.

- Aizen, M., D. Vázquez y C. Smith-Ramírez. 2002. Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75(1):79-97
- Aristeguieta, L. 1961. El género *Heliconia* en Venezuela. Instituto Botánico, MAC, Caracas.
- Berry, F. y J. Kress. 1991. *Heliconia: An Identification Guide*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- Bojorges, J. 2009. Amenazando la biodiversidad: Urbanización y sus efectos en la avifauna. *Ciencia y Mar*, 8(39):61-65.
- Bruna, M., W.J. Kress, F. Marques y O. Silva. 2004. *Heliconia acuminata* reproductive success is independent of local floral density. *Acta Amazonica*, 34(3):467-471
- Colwell R. 1995. Effect of nectar consumption by hummingbird flower mite *Proctolaelaps kirmsei* on nectar availability in *Hamelia patens*. *Biotropica*, 27(2):206–217.

- Colwell, R. 2013. EstimateS 9.1.0 User's Guide. (Extraído el 20 de octubre del 2015) (<http://viceroj.eeb.uconn.edu/estimates/EstimateSPages/EstSUsersGuide/EstimateSUsersGuide.htm>)
- Corrêa C. y F. de Castro. 2015. Implicações do agrupamento de inflorescências para a taxa de visitação por beija-lores e a produção de frutos de *Heliconia bihai* (L.) L. (Heliconiaceae). *Biotemas*, 28(3):181-186.
- Da Cruz, D., V. De Abreu y M. Sluys. 2007. The Effect of Hummingbird Flower Mites on Nectar Availability of Two Sympatric *Heliconia* Species in a Brazilian Atlantic Forest. *Annals of Botany*, 100(3):581–588
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press, Oxford
- Darwin, C. 1862. *The various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects*. Murray, London, United Kingdom.
- Darwin, C. 1877. *The effects of cross and self fertilization in the vegetable kingdom*. Murray, London, United Kingdom.
- Darwin, C. 1878. *The different forms of flowers on plants of the same species*. Murray, London, United Kingdom.
- Faegri, K. y L. Van der Pijl. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press Ltd, New York, USA.
- Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecological Monographs*, 48(3):269-287
- Feinsinger, P. 1983. Variable nectar secretion in a *Heliconia* species pollinated by hermit hummingbirds. *Biotropica*. 15(1):48-52.
- Galen, C. y P. Kevan. 1980. Scent and color, floral polymorphisms, and pollination biology in *Polemonium viscosum* Nutt. *The American Midland Naturalist*, 104(2): 281-289.
- Gill, F. 1988. Effects of Nectar Removal on Nectar Accumulation in Flowers of *Heliconia imbricata* (Heliconiaceae). *Biotropica*, 20(2):169-171.
- Gomez, J. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista chilena de historia natural*, 75(1):105-116.
- González, A. 2008. Reproducción y polinización. (Extraído el 10 de mayo del 2013) (<http://www.biologia.edu.ar/botanica/tema23/tema23-7Polinizadores.htm>)
- Gowda, V. y W. J. Kress. 2013. A Geographic Mosaic of Plant-Pollinator Interactions in the Eastern Caribbean Islands. *Biotropica*, 45(2):224-235.
- Grant, K. A. y Grant, V. 1968. *Colibríes y sus flores*. Columbia University Press. New York. USA.
- Gutián, P., L. Navarro y J. Gutián. 1995. Efecto de la extracción en la producción de néctar en flores de *Melitis melissophyllum* L. (Labiatae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 52(2):163-169.
- Henao, E. y K. Ospina. 2008. Insectos benéficos asociados a cultivos de heliconias en el eje cafetalero colombiano. *Boletín Científico Museo de Historia Natural*, 12:157-166.
- Hilty SL. 2003. *Birds of Venezuela*. 2nd ed. Princeton University Press. Princeton, USA.
- Inouye, D. 1980. The terminology of floral laceration. *Ecology*, 61(5):1251-1253

- Kress, W. J. 1983. Self-Incompatibility in Central American *Heliconia*. *Evolution*, 37(4): 735-744.
- Kress, W. J., J. Betancur y B. Echeverry. 1999. *Heliconias llamas de la selva colombiana*. Cristina Uribe Editores. Santa Fé de Bogotá, Colombia.
- Kress, W.J.1997. A synopsis of the genus *Heliconia* (Heliconiaceae) in Venezuela with one new variety. *BioLlania*, Edición Especial, 6:407-430.
- Lara C. y J. Ornelas. 2002. Flower mites and néctar production in six hummingbird-pollinated plants with contrasting flower longevities. *Canadian Journal of Botany*, 80(11):1216–1229.
- Lara-Rodríguez, N., R. Días-Valenzuela, V. Martínez-García, E. Mauricio-López, S. Anaid-Díaz, O. Valle, A. Fisher-de León, C. Lara y R. Ortiz-Pulido. 2012. Redes de interacción colibrí-planta del centro-este de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(2):569-577.
- Linhart, B.1973. Ecological and Behavioral Determinants of Pollen Dispersal in Hummingbird-Pollinated *Heliconia*. *The American Naturalist*, 107 (956):511-523.
- Llamosas, S., R. Duno, W. Meier, R. Riina, F. Stauffer, G. Aymard, O. Huber y R. Ortíz (eds.). 2003. *Libro Rojo de la Flora Venezolana*. 1ª Edición. PROVITA/ Fundación Empresas Polar/ Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobias Lasser"/ Conservación Internacional. Caracas. 557 p.
- Luo, Y., J Ogilvie y J. Thomson.2014.Stimulation of flower nectar replenishment by removal: a survey of eleven animal- pollinated plant species. *Journal of Pollination Ecology*, 12(7):52-62.
- Maloof, J. y D. Inouye.2000. Are nectar robbers cheater or mutualists?. *Ecology*, 81(10):2651-2661.
- Martén-Rodríguez, S., J. Kress, E. Temeles y E. Meléndez-Ackerman. 2011. Plant-pollinator interactions and floral convergence in two species of *Heliconia* from the Caribbean Islands. *Oecologia*, 167(4):1075-1083.
- McDade, L. y Weeks, J. 2004a. Nectar in Hummingbird- pollinated Neotropical Plants I:Patterns of production and variability in 12 species. *Biotropica*, 36(2):196-215.
- McDade, L. y Weeks, J. 2004b.Nectar in Hummingbird- pollinated Neotropical Plants II: Interactions with flower visitors. *Biotropica*, 36(2):216-230.
- Medel, R., M. Aizen y R. Zamora. 2009. *Ecología y Evolución de Interacciones Planta-Animal*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile.
- Meléndez-Ackerman, E., J. Rojas-Sandoval y S. Planas.2008. Self-compatibility of mycrogametophytes in *Heliconia bihai* (Heliconiaceae) from St. Lucia. *Caribbean Journal of Science*, 44(2):145-149.
- Montes, Celia. 2003. Observation of the *Coereba flaveola* (Bananaquit) on Springfield plantation feed habits, Commonwealth of Dominica W. I. (Extraído el 10 de diciembre del 2015).(<http://www.avibirds.com/pdf/S/Suikerdiefje3.pdf>)
- Navarro, L. 1999.Pollination Ecology and Effect of Nectar Removal in *Maclenia bullata* (Ericaceae). *Biotropica*, 31(4):618-625.
- Ordano, M y J. Ornelas. 2004. Generous-like flowers: nectar production in two epiphytic bromeliads and a meta-analysis of removal effects. *Oecologia*, 140(3):495-505.
- Osborn, M., P. Kevan y M. Lane.1988. Pollination biology of *Opuntia polyacantha* y *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Systematics and Evolution*, 159(1):85-94

- Pelayo, R., C. Rengifo y P. J. Soriano. 2011. Avian nectar robbers of *Passiflora mixta* (Passifloraceae): Do they have a positive effect on the plant?. *Interciencia*, 36(8):587-592
- Ramírez, N. 1993. Reproductive biology in a tropical shrubland of Venezuelan Guayana. *Journal of Vegetation Science*, 4(1):5-12.
- Rangel, S., C. García-Nuñez, R. Jaimez. 2014. *Ecofisiología de Heliconia. bihai L en el Sur del Lago de Maracaibo*. Editorial Académica Española. Saarbrücken, Alemania.
- Ricklefs, R. y G. Miller. 2000. *Ecology*. W.H. Freeman and company. United States of America.
- Romero, L. 1995. El ecosistema selvático del Sur del Lago de Maracaibo y sus sistemas de reemplazo: balance de una transformación. Tesis de maestría. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- Roubik D. W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press, New York. USA.
- Skutch, A. 1933. The Aquatic Flowers of a Terrestrial Plant, *Heliconia bihai L*. *American Journal of Botany*, 20(8):535-544.
- Skutch, A. F. 1971. *A Naturalist in Costa Rica*. Univ. Florida Press, Gainesville.
- Stebbins, G. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I. Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1:307-326.
- Stiles, G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some costa rican *Heliconia* species. *Ecology*, 56(2):285-301.
- Waser, N. y J. Ollerton. 2006. *Plan-Pollinator Interactions*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Waser, N., L. Chittka, M., Price, N., Williams y J., Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77(4):1043-1060.
- Zambrano, J. 2009. Cincuenta y años de cambios político-territoriales en la Zona Sur del Lago de Maracaibo (Venezuela). *Revista Geográfica Venezolana*, Mérida, v. 50, n.2. (Extraído el 15 de Noviembre del 2013) ([http://www2.scielo.org.ve/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S101216172009000200008&lng=es&nrm=iso](http://www2.scielo.org.ve/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S101216172009000200008&lng=es&nrm=iso))
- Zar JH. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th ed. Prentice Hall. Upper Saddle River, NJ, USA
- Zimmerman, M. 1988. Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. En: *Plant reproductive ecology, patterns and strategies*. Editado por Doust, J. Doust L. Oxford University Press.