

CARACTERIZACIÓN REPRODUCTIVA DE LA COMUNIDAD DE PLANTAS DE UNA ISLA CORALINA (CAYO BORRACHO, PARQUE NACIONAL MORROCOY, VENEZUELA)

Reproductive characterization of the plant community in a coral atoll (Cayo Borracho, Morrocoy National Park, Venezuela)

Yeni BARRIOS¹ y Nelson RAMÍREZ²

Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias,
Instituto de Biología Experimental, Centro de Botánica Tropical,
Apdo. 48312, Caracas 1041A, Venezuela

¹yeniceleste@gmail.com, ²nramirez220252@gmail.com

RESUMEN

La biología floral, polinización, eficiencia reproductiva y síndromes de dispersión de 23 especies de plantas de una isla coralina localizada al nor-oeste de Venezuela (Cayo Borracho, estado Falcón) fueron estudiadas en condiciones naturales. Esta caracterización permitió analizar desde el punto de vista reproductivo una comunidad vegetal establecida bajo condiciones de relativo aislamiento geográfico. En ocho de las especies la relación fruto/flor también fue evaluada en un área de tierra firme (península de Paraguaná) con fines comparativos. Las plantas de Cayo Borracho son predominantemente hermafroditas, con flores pequeñas (< 1 cm de largo), de formas abiertas y colores pálidos. La fauna antófila está representada por pocas especies de insectos generalistas, principalmente dípteros y hormigas. La fecundidad relativa fue menor a 50% en la mayoría de las especies de plantas; no obstante, sólo en tres especies la producción natural de frutos fue significativamente menor en la isla con relación a tierra firme. La relación polen/óvulo de las especies estudiadas corresponde con sistemas xenógamos, aun cuando muchas de estas especies han sido reportadas como autocompatibles y autógamas. La dispersión de semillas es principalmente hidrocora; la baja asignación de biomasa y la alta capacidad de flotación de la mayoría de las diásporas favorecen el transporte pasivo a través de las corrientes marinas, incluso en especies con frutos zocoros. Dada la escasez de polinizadores y las condiciones climáticas extremas, la baja especificidad en los sistemas de polinización, la presencia de sistemas de autocompatibilidad y la alta capacidad de dispersión de semillas constituyen los principales atributos reproductivos que les permiten a las especies de plantas de Cayo Borracho, así como ocurre en islas oceánicas, permanecer con cierto aislamiento geográfico.

Palabras clave: Biología floral, Falcón, frutos, polen-óvulo, polinización, semillas, síndromes de dispersión

ABSTRACT

The floral biology, pollination, reproductive efficiency and dispersal syndromes of 23 plant species comprises the flora of a coral atoll located at the Venezuelan nor-western region (Cayo Borracho, Falcón State) were studied in natural conditions. This characterization allowed to analyze the reproductive biology of a plant community established under conditions of relative geographic isolation. Natural fruit set was also evaluated for eight plant species on the mainland (Paraguaná Peninsula) with a comparative purpose. Cayo Borracho plant species were predominantly hermaphrodite, with small flowers (<1

ISSN 0084-5906
Depósito Legal 196902DF68

Recibido: 23/04/2010
Aceptado: 01/08/2011

cm long), opened forms and pale colors. The anthophyllous fauna was represented by a few generalist and unspecialized insect species, mostly dipterans and ants. The majority of the plant species showed values of relative fecundity less to 50%; nevertheless, only in three species, fruit set was significantly lower on the island than on the mainland. Pollen/ovule ratios corresponded with xenogamous systems for plant species studied, even though many of these species have been reported as self-compatible and autogamous on the mainland. Seed dispersal was hydrochorous in most of plant species. Low biomass allocations and high floatability of most diaspores allow passive transportation by sea currents, even in species that produce zoochorous fruits. Low specificity pollination systems, occurrence of self-compatibility systems and high seed dispersal ability represent the most important reproductive attributes in plant species under the pollinator unpredictability and extreme climatic conditions in the coral atoll, such as in the oceanic islands.

Key words: Dispersal syndromes, Falcón, floral biology, fruit, pollen-ovule, pollination, seed

INTRODUCCIÓN

En comunidades insulares de angiospermas la reproducción sexual constituye uno de los principales obstáculos para la sobrevivencia a largo plazo de las especies. La composición de la fauna polinizadora en este tipo de hábitats decrece a medida que aumenta la distancia de la fuente continental y esto resulta en muy poco movimiento de polen entre individuos (MacArthur & Wilson 1967; Feinsinger *et al.* 1982; McMullen 1987, 1993; Elmqvist *et al.* 1992; Barrett 1998; Anderson *et al.* 2001; Bernardello *et al.* 2001). En especies con separación espacial o temporal de las funciones sexuales, autoincompatibles, dioicas y/o con sistemas de polinización especialistas, esta situación puede afectar considerablemente el éxito reproductivo. Por lo tanto, si los factores de dispersión no son limitantes, características tales como el hermafroditismo, la autocompatibilidad genética y las adaptaciones florales que promuevan la visita de un grupo variado de agentes polinizadores, pueden facilitar el establecimiento de las especies de plantas en hábitats ubicados más allá del área de distribución de sus polinizadores habituales (Barrett 1998; Traveset *et al.* 2009).

La autocompatibilidad y la autogamia representan los sistemas reproductivos más frecuentes en las especies de plantas de las islas oceánicas de los Galápagos (a 800 km de Ecuador) (McMullen 1987, 2007, 2009, 2011; Nielsen *et al.* 2003; Philipp *et al.* 2004) y Juan Fernández (a 667 km de Chile) (Bernardello *et al.* 1999, 2001; Anderson *et al.* 2001) y han sido asociadas a la baja diversidad de visitantes florales en estos hábitats (McMullen 1993; Anderson *et al.* 2001; Bernardello *et al.* 2001). Bajo situaciones de colonización, la principal ventaja del sistema autógeno consiste en que elimina la necesidad de un segundo individuo para que ocurra la polinización y al mismo tiempo produce cierta cantidad de progenie con características de adaptación a las condiciones ambientales similares a las de la planta madre, aun cuando este obstáculo también puede ser superado por propagación vegetativa o individuos multifloros (geitonogamia) si existen

agentes polinizadores. Algunas características comunes en las plantas autóгамas incluyen la presencia de flores de pequeñas dimensiones y la disminución en el número de granos de polen por óvulo (relación P/O) (Cruden 1977), esto debido a que la inversión de recursos en estructuras sexuales masculinas y en estructuras de atracción a los polinizadores es reducida como resultado de la mayor eficiencia en la transferencia del polen, con lo cual aumenta la producción de frutos y semillas (Charlesworth & Charlesworth 1987; Brunet 1992).

En general, la ausencia de estructuras florales complejas y la reducción en tamaño de las mismas son características comunes de las floras insulares (Lloyd 1985; Webb & Kelly 1993; Barrett 1998; McMullen 1999; Anderson *et al.* 2001; Bernardello *et al.* 2001; Abe 2006; Traveset *et al.* 2009; Kaiser-Bunbury *et al.* 2009). Este patrón en muchos casos es el resultado de la selección a la que están sometidas las especies de plantas durante el establecimiento en hábitats de polinizadores poco especializados. Sin embargo, también puede evolucionar de forma autónoma, tal como ha sido propuesto para varias especies de Nueva Zelanda (a 2000 km de Australia) cuyas flores son relativamente inconspicuas comparadas con sus parientes continentales próximos (Lloyd 1985; Webb & Kelly 1993). Al igual que la arquitectura floral generalista, los caracteres florales anemófilos están altamente difundidos en la flora de Nueva Zelanda (Thornton 1971; Webb & Kelly 1993), así como también en las islas oceánicas de Hawai (a 3000 km de EEUU) (Thornton 1971; Weller *et al.* 1998), Ogasawara (1000 km de Japón) (Abe 2006) y Juan Fernández (Anderson *et al.* 2000, 2001; Bernardello *et al.* 1999, 2001). En el archipiélago Juan Fernández, la presencia de caracteres zoófilos en especies actualmente polinizadas por el viento sugiere que esta condición pudo haber surgido durante la evolución como consecuencia de la falta de medios alternativos de polinización biótica (Anderson *et al.* 2000, 2001; Bernardello *et al.* 2001). La expansión o adopción de características florales que promuevan el transporte de polen a través del viento o de agentes politrópicos resulta entonces una ventaja adaptativa en ambientes aislados que presentan impredecibilidad de polinizadores y/o dominancia de agentes de polinización bióticos no especializados.

Una elevada capacidad de dispersión de semillas constituye otra ventaja en estas comunidades que tienden a presentar deficiencias en el flujo de polen zoófilo. Las adaptaciones dirigidas hacia el uso del agua como principal agente de diseminación resultan altamente favorables durante los eventos de colonización y facilitan el establecimiento al maximizar la entrada de genotipos diversos (van der Pijl 1972; Murray 1986; Nakanishi 1988; Bernardello *et al.* 2006). La ornitocoria a través de largas distancias también ha jugado un papel importante en la colonización de islas, específicamente por taxa dioicos (Lloyd 1985; Bernardello *et al.* 2006); el predominio de sistemas de polinización generalistas y la ganancia en aptitud biológica de las especies unisexuales con frecuencia han resultado en una tasa de sobrevivencia más alta que la de sus contrapartes hermafroditas autocompatibles (Bawa 1980, 1982a, b; Muenchow 1987).

Si bien las tendencias generales de los sistemas reproductivos de especies

de plantas insulares han sido previamente examinadas, el interés particular de este trabajo estuvo centrado en caracterizar reproductivamente la comunidad de plantas de un pequeño islote situado a corta distancia de tierra firme y determinar cuáles son los principales atributos que les permiten a las mismas permanecer con cierto aislamiento geográfico. También fue previsto establecer si los patrones reproductivos de estas especies, que presentan un grado de aislamiento relativamente bajo en comparación con las comunidades anteriormente descritas, muestran correspondencia con los encontrados en islas oceánicas. Para ello, en la presente investigación se propuso contestar las siguientes interrogantes: 1.- ¿Las características morfológicas florales y las clases de polinizadores presentes en la comunidad de plantas de Cayo Borracho (estado Falcón) corresponden con sistemas de polinización generalistas y/o anemófilos?; 2.- ¿Existe una alta proporción de especies con sistemas de autocompatibilidad y/o autógamas?; y, si existe una tendencia hacia la independencia reproductiva, ¿está reflejada en la relación polen/óvulo de dichas especies?; 3.- ¿Los agentes polinizadores y la producción de frutos de las especies de plantas son similares a los encontrados en tierra firme para las mismas especies?; 4.- ¿Están las diásporas adaptadas a la dispersión predominantemente hidrocora?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Cayo Borracho constituye una de las islas pequeñas, técnicamente denominadas atolones, que forman parte del Parque Nacional Morrocoy en el estado Falcón (Venezuela). Comprende 4,5 h de superficie y está ubicado a 10°58' N, 68°15' O, aproximadamente a 5 km noreste de la población de Chichiriviche, estado Falcón. La pluviosidad en todo el parque varía entre 1000-1100 mm anuales y presenta una biestacionalidad moderada ya que las precipitaciones tienden a aumentar hacia los últimos meses del año, específicamente a partir de octubre, tal como sucede en toda el área ubicada al norte de las costas de Venezuela. La temperatura media anual está entre 25° y 27,3°C y la humedad relativa es alta en toda el área, siendo el promedio de aproximadamente 84% (López 1981; Riera 1982; Steyermark *et al.* 1994).

La flora de los cayos es uniforme y está constituida por pocas especies. El inventario realizado por Steyermark *et al.* (1994) en los cayos Borracho, Sal, Los Muertos, Pelón, Sombrero, Pescadores, Boca Seca, Animas, Suanche, Punta Brava, Cayo del Norte y Cayo del Sur, arroja un total de 29 especies de plantas, de las cuales 23 especies pertenecientes a 15 familias diferentes han sido reportadas en Cayo Borracho (Riera 1982) y fueron consideradas en el presente trabajo (Tabla 1). Entre las especies que presentan mayor porcentaje de cobertura en el islote destacan *Coccoloba uvifera* (42,88%), *Conocarpus erectus* (26,66%), *Rhizophora mangle* (9,16%), *Phthirusa stelis* (5,81%) y *Suriana maritima* (5,45%) (Riera 1982). Estas especies, conjuntamente con las gramíneas presentes en el área, sue-

Tabla 1. Formas de vida, sistemas sexuales, características florales y sistemas reproductivos de la flora de Cayo Borracho.

Familia Especie	Forma de vida	Sistema sexual	Características florales				Sistema reproductivo*
			Color	Dimensiones (cm)		Forma	
				Largo \bar{X}	Diámetro \bar{X}		
Aizoaceae							
<i>Sessivium portulacastrum</i> (L.) L.	H	Her	Rosado	1,11	0,78	Tazón	PAC-NAU
Boraginaceae							
<i>Heliotropium gnaphaloides</i> L.	Ar	Her	Blanco	0,73	0,45	Tubo	AC-AU
Combretaceae							
<i>Conocarpus erectus</i> L.	A	Her	Blanco	0,11	0,10	Cepillo	AC-PAU
<i>Laguncularia racemosa</i> (L.) C.F. Gaertn.	A	Her	Blanco	0,59	0,21	Tazón	AI
Convolvulaceae							
<i>Ipomoea pescaprae</i> (L.) R.Br. Sweet	H	Her	Morado	—	—	Embudo	AI
Cyperaceae							
<i>Cyperus ligularis</i> L.	H	Her	Pardo	—	—	Inconspicua	—
<i>C. sphacelatus</i> Rottb.	H	Her	Verde	—	—	Íd.	—
<i>Fimbristylis cymosa</i> R.Br.	H	Her	Pardo	0,16	0,07	Íd.	—
Euphorbiaceae							
<i>Chamaesyce</i> sp.	H	M	Blanco	♀ 0,15 ♂ 0,03	0,09 0,03	Tazón	—
Crotonaceae							
<i>Croton conduplicatus</i> Kunth	Ar	M	Blanco	—	—	Íd.	—
<i>Euphorbia mesembryanthemifolia</i> Jacq.	H	M	Blanco-centro amarillo	♀ 0,14 ♂ 0,06	0,10 0,03	Íd.	AC-AU
Euphorbiaceae							
<i>E. thymifolia</i> L.	H	M	Rosado	—	—	Íd.	—
<i>Hippomane mancinella</i> L.	A	M	Amarillo	—	—	Íd.	—
Loranthaceae							
<i>Phthirusa stelis</i> (L.) Kuijt	He	D	Blanco	♀ 0,29 ♂ 0,29	0,38 0,54	Íd.	X**

Tabla 1. Continuación.

Familia Especie	Forma de vida	Sistema sexual	Características florales				Sistema reproductivo*
			Color	Dimensiones (cm)		Forma	
				Largo \bar{X}	Diámetro \bar{X}		
Malvaceae							
<i>Thespesia populnea</i> (L.) Sol. ex Correa	A	Her	Amarillo	3,54	6,73	Tazón	—
Poaceae							
<i>Sporobolus virginicus</i> (L.) Kunth	H	Her	Verde	—	—	Inconspicua	AC-AU
Polygonaceae							
<i>Coccoloba uvifera</i> (L.) Jacq. ♂	A	D	Blanco	♀ 0,43	0,34	Tazón	X***
				♂ 0,50	0,47		
Rhizophoraceae							
<i>Rhizophora mangle</i> L.	A	Her	Blanco	1,16	2,15	Íd.	AI
Rubiaceae							
<i>Erithalis fruticosa</i> L. subsp. <i>fruticosa</i>	A	Her	Blanco	0,68	0,92	Íd.	—
Sterculiaceae							
<i>Waltheria indica</i> L.	H	Her	Amarillo	0,51	0,34	Íd.	—
Surianaceae							
<i>Suriana maritima</i> L.	Ar	Her	Amarillo	0,84	0,61	Íd.	PAC-NAU
Verbenaceae							
<i>Avicennia germinans</i> (L.) Stearn.	A	Her	Blanco	0,69	0,98	Íd.	AC-NAU
<i>Lantana involucrata</i> L.	Ar o Su	Her	Morado	0,76	0,48	Tubo	AC-AU**

A = árbol, AC = autocompatible, AI = autoincompatible, Ar = arbusto, AU = autógena, D = dioica, H = hierba, He = hemiparásita, Her = hermafrodita, Íd. = ídem, M = monoica, NAU = no autógena, PAC = parcialmente autocompatible, PAU = parcialmente autógena, Su = sufrutice, X = xenógama, ♀ = flor femenina, ♂ = flor masculina. * De acuerdo con Lemus-Jiménez & Ramírez (2005). ** Ramírez (datos no publicados). *** Madriz & Ramírez (1996). ♀ = flores morfológicamente hermafroditas.

len encontrarse en grupos densos que evitan la erosión eólica de los suelos de los cayos al servir como fijadoras de las dunas de arena (Steyermark *et al.* 1994).

De acuerdo con Riera (1982), la baja diversidad florística, la dominancia de unas pocas especies y la heterogeneidad de las manchas de vegetación resultan en cambios muy sutiles en cuanto a estructura y composición. No obstante, es posible observar mayor cobertura vegetal hacia las zonas costeras, posiblemente debido a un aumento gradual de arena en la composición granulométrica del sustrato, el cual está constituido principalmente por restos de origen calcáreo provenientes de la erosión física del coral por efecto de las mareas.

Biología floral y polinización

El sistema sexual (hermafrodita, monoico, dioico), el color principal y adicional de las flores (guías de néctar, brácteas, estambres llamativos), las dimensiones (largo y diámetro externo) y la forma floral (Faegri & van der Pijl 1979), fueron determinados en condiciones naturales de campo. Los colores de las flores fueron establecidos de acuerdo a las categorías propuestas por Ramírez *et al.* (1990): 1.- blanco, considerando flores blancas y blanco-amarillentas; 2.- rojo-rosado, considerando flores rojas, rosadas y fucsia; 3.- pardo, considerando flores marrones; 4.- morado, considerando flores morado claro e intenso; 5.- amarillo; y 6.- verde. Las dimensiones fueron registradas para un total de 10 flores por especie. El largo de las flores tubulares representa la longitud floral. En el caso de las flores no tubulares, el largo floral representa la medida entre la base del receptáculo y la altura de los pétalos, estigma o estambres. El diámetro externo es la medida entre ápices opuestos de los pétalos.

La condición anemófila fue determinada con base en las características morfológicas florales (Faegri & van der Pijl 1979). Para 13 de las especies con flores de apariencia zoófila, los visitantes florales fueron capturados durante tres períodos diarios de observación. En todos los casos los agentes se capturaron con métodos adecuados para su posterior medición e identificación. La abundancia cualitativa del polen transportado (escaso, disperso o abundante) y la posición de las cargas polínicas sobre el cuerpo del animal fueron determinadas mediante observación directa en microscopio estereoscópico.

La proporción de todas las interacciones planta-animal que ocurren se calculó dividiendo el número de interacciones observadas (I) entre el número de interacciones posibles (mn), en donde m representa el número de especies de plantas y n el número de especies de animales antófilos. El valor resultante (C) es definido como la conectancia del sistema y constituye una medida similar a la ampliamente conocida conectancia de las cadenas tróficas (Jordano 1987). Valores altos de conectancia reflejan un sistema de polinización generalista y valores bajos una mayor proporción de interacciones especialistas.

Los niveles relativos de especificidad de polinizadores se estimaron a través de dos índices (Ramírez 1988) que varían entre 0 y 1 (valores altos indican alto grado de especificidad de transporte de polen), y describen los sistemas de poli-

nización con base en el número de especies visitantes e independientemente de la abundancia de animales antófilos:

1.- El índice de especificidad de polinizadores (IEP) expresa la capacidad de una especie de visitar un determinado número de especies de plantas simultáneamente; la expresión matemática está dada por $1/N$, donde 1 es el agente visitante y N es el número de especies de plantas que visita durante el período de observación. El IEP promedio de los visitantes florales de una especie de planta determina el valor promedio de especificidad (VPE) del conjunto de agentes visitantes de dicha especie.

2.- El índice de polinización de la comunidad (IPC) evalúa la especificidad de los sistemas de polinización en las especies de plantas; la expresión matemática es dada por $IPC = Na/\sum Xi$, donde Na es igual al número total de especies de polinizadores registrados en la especie a, y Xi es igual al número de especies de plantas visitadas por el polinizador i.

Los tipos de polinización registrados en Cayo Borracho fueron contrastados con los reportados por Lemus-Jiménez & Ramírez (2003) para las mismas especies en la planicie costera de Paraguaná. Esto se realizó con el fin de comparar de manera cualitativa los modos de polinización de las especies en ambas localidades y determinar a través de un coeficiente de coincidencia, la proporción de clases de polinizadores comunes.

Sistemas reproductivos y relación polen-óvulo

La información concerniente a los sistemas reproductivos fue registrada en su mayoría del trabajo realizado por Lemus-Jiménez & Ramírez (2005) en la península de Paraguaná, área de tierra firme cercana al sitio de estudio. Con base en esto, se establecieron dos categorías de sistemas de apareamiento de acuerdo a la sexualidad y sistema genético de reproducción de las especies de plantas: xenogamia, representada por especies dioicas, autoincompatibles y autocompatibles no autógamas; y autogamia, representada por especies autocompatibles parcial- o totalmente autógamas.

La relación polen-óvulo (P/O) (Cruden 1977) fue calculada para 14 de las 23 especies estudiadas como un parámetro adicional a los sistemas reproductivos previamente reportados por Lemus-Jiménez & Ramírez (2005). Para cada especie, el número de granos de polen por antera se estimó a partir de tres preparaciones compuestas del polen de cinco anteras, de diferentes yemas florales (individuos), suspendido en una dilución conocida de ácido acético en glicerina (3:1). En cada preparación, el número de granos de polen fue cuantificado en cinco alícuotas con un hematocitómetro en un microscopio óptico, y se determinó el número de granos de polen por antera como el promedio de las tres preparaciones. Finalmente, el número de granos de polen por flor fue estimado multiplicando el número de granos de polen por antera por el número promedio de anteras por flor, el cual se cuantificó en 100 yemas florales al igual que el número de óvulos por flor. La relación P/O se calculó dividiendo el número promedio de granos de polen por flor

entre el número promedio de óvulos por flor; esta relación refleja la probabilidad de que suficientes granos de polen se depositen sobre el estigma resultando en una máxima producción de semillas, por lo tanto, mientras más eficiente resulta la transferencia del polen (autopolinización), la relación P/O se hace menor (Cruden 1977). En especies monoicas y dioicas la relación P/O fue expresada a nivel de inflorescencia, multiplicando el número de granos de polen por flor y de óvulos por flor, por el número promedio de flores masculinas y femeninas por inflorescencia respectivamente ($n = 100$).

Producción natural de frutos y semillas

El número de flores y frutos fue cuantificado en un mínimo de 100 inflorescencias e infrutescencias para 15 de las especies estudiadas en Cayo Borracho. La relación entre el número de frutos por infrutescencia y flores por inflorescencia representó la eficiencia natural. Con el propósito de comparar la eficiencia natural de las especies presentes en los cayos con aquella de las mismas especies en tierra firme también se realizó el conteo en material reproductivo de ocho especies provenientes de la planicie costera de la península de Paraguaná. La comparación estadística entre la proporción de frutos producidos por flor en ambas localidades fue realizada a partir de una prueba de *t* de dos colas (Sokal & Rohlf 1995) (Statística 8.0).

El número de semillas totales y abortadas por fruto fue determinado en un mínimo de 100 frutos para 16 especies. Las semillas mal formadas, de tamaño reducido, aplastadas o carentes de embrión fueron consideradas abortadas. La fracción de semillas abortadas se calculó dividiendo el número total de semillas abortadas por fruto entre el número promedio de semillas totales por fruto. La eficiencia reproductiva o fecundidad relativa, fracción de semillas producidas por óvulos por inflorescencia, fue determinada de acuerdo a la expresión propuesta por Ramírez (1992):

$$\text{Fecundidad relativa} = \frac{\text{Semillas totales/fruto} - \text{semillas abortadas/fruto}}{\text{Óvulos/flor} \times \text{flores/inflorescencia}} \times \text{frutos/infrutescencia}$$

Los valores porcentuales de la relación fruto/flor, fracción de semillas abortadas por fruto y fecundidad relativa fueron analizados entre sistemas sexuales y sistemas de apareamiento mediante un análisis de varianza de una vía (ANOVA) a un nivel de significancia de $p < 0,05$ (Sokal & Rohlf 1995) con el programa Statística para Windows, versión 8.0. Previo al análisis se evaluó la normalidad en la distribución de los datos (Test Shapiro-Wilk) y la homogeneidad de varianza (Test Levene). Debido a que los datos no tenían una distribución normal fueron transformados al arcoseno de la raíz cuadrada de cada fracción antes del análisis (Sokal & Rohlf 1995). Las variables que aun transformadas no cumplieron el supuesto de normalidad (fracción de semillas abortadas) fueron evaluadas a través de la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis (Statística 8.0). La diferencia entre los valores promedios de cada análisis de varianza fue establecida por medio de análisis a posteriori (Turkey HSD).

Biología de diseminación

Los frutos y semillas de 16 de las especies estudiadas fueron caracterizados morfológicamente, incluyendo las dimensiones, peso y adaptaciones para la diseminación tales como flotabilidad, vistosidad, pulpa carnosa o arilo graso; esta última fue detectada mediante reconocimiento con la prueba Sudán III. Con base en esto y las observaciones realizadas en el campo se determinaron los síndromes de dispersión, tomando en cuenta los criterios de van der Pijl (1972).

Las dimensiones (largo y ancho) fueron medidas en 20 frutos y 20 semillas por especie; y el peso seco en 40 frutos y 40 semillas de cada especie, colocando las muestras frescas en una estufa a 60°C hasta peso constante. Los valores promedio de peso de frutos y semillas fueron analizados entre sistemas sexuales y síndromes de dispersión mediante la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis (Statistica 8.0).

La capacidad de flotación fue determinada colocando un número conocido de las diásporas en un recipiente con agua durante treinta días, registrando semanalmente el tiempo y número de unidades que permanecían flotando. El valor acumulativo de las diásporas flotantes por unidad de tiempo sugiere la posible eficiencia del agua como agente único o complementario de dispersión.

RESULTADOS

Biología floral y polinización

Los sistemas sexuales y las características florales de la flora de Cayo Borracho están resumidos en la Tabla 1. El 69,56% de las plantas son hermafroditas y esta proporción fue mayor en árboles, arbustos y hierbas, seguida de los sistemas monoico (21,73%) y dioico (8,69%) (Fig. 1). Las flores son predominantemente pequeñas (< 1 cm de largo) (Fig. 2), de formas abiertas (plato o tazón) (n = 15; 65,21%) y color blanco (n = 11; 47,82%).

La proporción de especies anemófilas es igual a 17,39%. Las visitas florales en 13 de las especies zoófilas fueron realizadas por 10 especies de insectos de 0,2-0,9 cm de longitud, pertenecientes a los órdenes Himenóptera, Díptera, Hemíptera y Lepidóptera (Tabla 2). La relación especies visitantes/especie de planta (0,76) tiende a la asimetría ya que el número de visitantes florales fue menor que el número de especies de plantas a ser polinizadas. No obstante, la mayoría de las interacciones registradas en las especies de plantas fueron efectuadas por tres especies de insectos generalistas ($IEP \leq 0,25$) (Díptero NI sp.1, *Dorymyrmex* sp. y *Camponotus lindigi*) con escasas cargas de polen (Tabla 3).

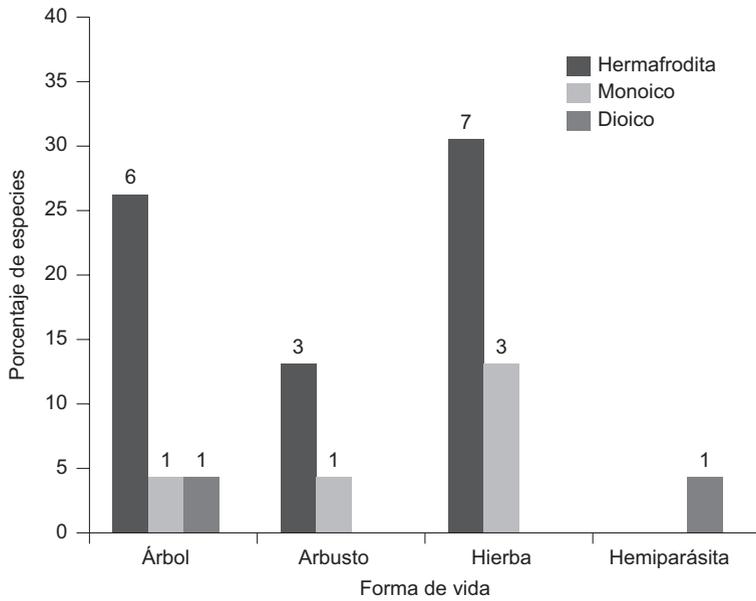


Fig. 1. Distribución de frecuencias de los sistemas sexuales y formas de vida de las plantas estudiadas en Cayo Borracho (n = 23).

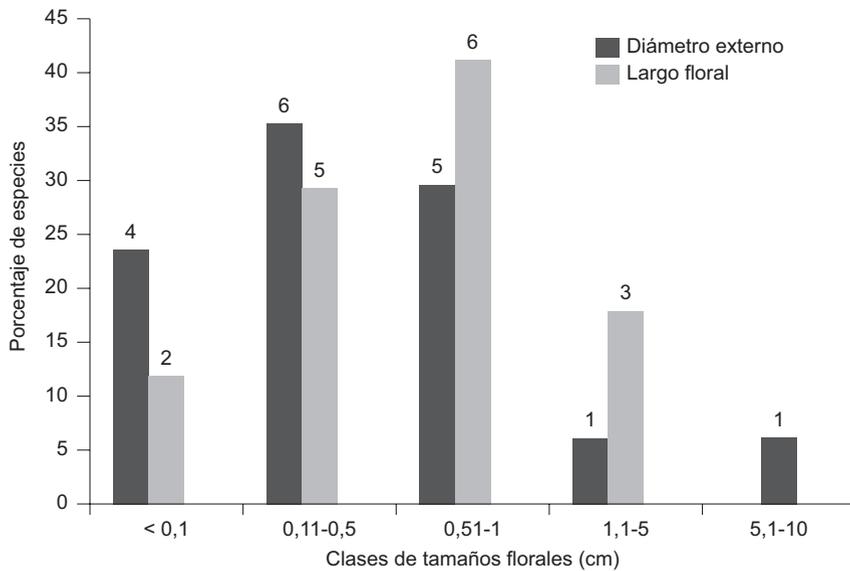


Fig. 2. Clases de tamaños florales de las especies de plantas estudiadas en Cayo Borracho.

Tabla 2. Grupos taxonómicos y longitud del cuerpo de los visitantes florales, agentes polinizadores abióticos, e índices de especificidad (IEP).

Orden Familia Especie	Longitud del cuerpo (cm) \bar{X}	Especies de plantas visitadas n (%)	Índices de especificidad
Hymenoptera			
Halictidae			
<i>Dialictus</i> sp.	0,45	2 (8,69)	0,50
Vespidae			
NI	0,23	2 (8,69)	0,50
Formicidae			
<i>Camponotus lindigi</i> Mayr	0,48	4 (17,39)	0,25
<i>Dorymyrmex</i> sp.	0,38	6 (26,08)	0,16
<i>Pseudomyrmex</i> sp.	0,65	1 (4,34)	1,00 (SP)
<i>Zacryptocerus clypeatus</i> Fabricius	0,65	1 (4,34)	1,00 (SP)
Diptera			
NI sp. 1	0,55	10 (43,47)	0,10
NI sp. 2	0,90	1 (4,34)	1,00
Hemiptera			
NI	0,40	1 (4,34)	1,00 (SP)
Lepidoptera			
Pieridae			
<i>Aphrissa staitira</i> Cramer	0,75	1 (4,34)	1,00
Viento	—	4 (17,39)	0,25

NI = no identificada, SP = sin polen

En general, la cantidad de polen transportado por los visitantes florales fue nula o muy escasa sobre abdomen y extremidades (Tabla 3). Los insectos que transportaban cargas de polen mostraron en su mayoría baja especificidad por las especies de plantas (IEP) (Tabla 2), del mismo modo que las especies de plantas, con excepción de *Lantana involucrata*, presentaron baja especificidad en sus sistemas de polinización (IPC y VPE) (Tabla 3), aunque cabe destacar que dicha especie es autógama (Tabla 1). De acuerdo con los datos anteriores, la estructura de la red de polinización de la comunidad de plantas de Cayo Borracho está conformada por una alta proporción de interacciones débiles con una conectancia igual a 0,22 (Fig. 3).

La proporción de clases de polinizadores comunes entre el islote (Cayo Borracho) y tierra firme (Paraguaná) fue menor o igual a 0,5 excepto para las especies anemófilas. La reducción en el número de órdenes de insectos visitantes, y en muchos casos la ausencia de los mismos, fue la regla para las plantas del islote (Tabla 3).

Tabla 3. Índice de polinización comunitaria (IPC), valor promedio de especificidad de polinizadores (VPE), visitantes florales, características de las cargas de polen transportadas por los insectos antófilos y comparación entre los polinizadores registrados en Cayo Borracho y tierra firme (península de Paraguaná).

Especie	IPC	VPE	Visitantes florales	Polen		Clase de polinizadores		
				Cantidad	Lugar de transporte	Cayo Borracho	Paraguaná*	Proporción de polinizadores compartidos
<i>Avicennia germinans</i>	0,14	0,18	Diptero NI sp. 1 <i>Camponotus lindigi</i>	D	D'VE'	Mosca Hormiga	Mosca Abeja	0,33
<i>Chamaesyce</i> sp.	0,21	0,40	<i>Camponotus lindigi</i> <i>Dorymymex</i> sp. <i>Dialictus</i> sp.	E E D	D'V D'V D'VE'	Hormiga Abeja Mosca	ND	—
<i>Coccoloba uvifera</i>	0,19	0,38	Diptero NI sp. 1 Hemiptera NI	SP SP	— —	Hemiptero		
<i>Conocarpus erectus</i>	0,10	0,10	Diptero NI sp. 1 <i>Camponotus lindigi</i> <i>Dorymymex</i> sp. <i>Raemytocerus clipcatus</i>	E E E SP	D'VE' D'V E' —	Mosca Hormiga	Abeja** Avispa**	0
<i>Cyperus ligularis</i>	—	—	Diptero NI sp. 1	E	D'VE'	Mosca	Mosca	0,33
<i>Cyperus sphaclatus</i>	—	—	Viento	—	—	Viento	Hormiga Avispa	
<i>Erihalis fruticosa</i> subsp. <i>fruticosa</i>	0,18	0,55	Viento	—	—	Viento	Viento	1
<i>Euphorbia mesembryanthemifolia</i>	0,12	0,13	Diptero NI sp. 1 Diptero NI sp. 2 Diptero NI sp. 1 <i>Dorymymex</i> sp.	E E E SP	D'VE' D'VE' D'VE' Pb	Mosca	ND	—
<i>Fimbristylis cymosa</i>	—	—	Viento	—	—	Hormigas Mosca	Hormigas Mariposa	0,33
	—	—	Viento	—	—	Viento	Viento	1

Tabla 3. Continuación.

Especie	IPC	VPE	Visitantes florales	Polen		Clase de polinizadores		
				Cantidad	Lugar de transporte	Cayo Borracho	Paraguaná* Proporción de polinizadores compartidos	
<i>Heliotropium gnaphaloides</i>	0,12	0,13	Diptero NI sp. 1 <i>Dorymymex</i> sp.	E	D'VE'	Mosca	Mosca Abeja Mariposa	0,25
<i>Hippomane mancinella</i>	0,16	0,16	<i>Dorymymex</i> sp.	SP	—	Hormiga	ND	—
<i>Laguncularia racemosa</i>	0,14	0,18	Diptero NI sp. 1 <i>Camponotus lindigi</i>	E	D'VE'	Mosca	Mosca	0,33
<i>Lantana involucrata</i>	0,75	0,83	<i>Dialictus</i> sp. <i>Pseudomyrmex</i> sp. <i>Aphrissa statura</i>	E	D'VE'Pb	Abeja	Mariposa	0,33
<i>Phthirus stelis</i>	0,16	0,25	<i>Pseudomyrmex</i> sp. <i>Aphrissa statura</i> Diptero NI sp. 1 <i>Dorymymex</i> sp.	SP	—	Hormiga	Hormiga	—
<i>Sessuvium portulacastrum</i>	0,5	0,5	Vespidae NI Vespidae NI	D	D'VE'	Avispa	Abeja Mariposa	0
<i>Sporobolus virginicus</i>	—	—	Viento	—	—	Viento	Viento	1
<i>Suriana maritima</i>	0,10	0,10	Diptero NI sp. 1	E	D'VE'Pb	Mosca	Abeja Mosca	0,5

D = disperso, D' = dorsal, E = escaso, E' = extremidades, ND = no disponible, NI = No identificado, Pb = proboscis, SP = sin polen, V = ventral.
* De acuerdo con Lemus-Jiménez & Ramírez (2003). ** De acuerdo con Madriz & Ramírez (1997).

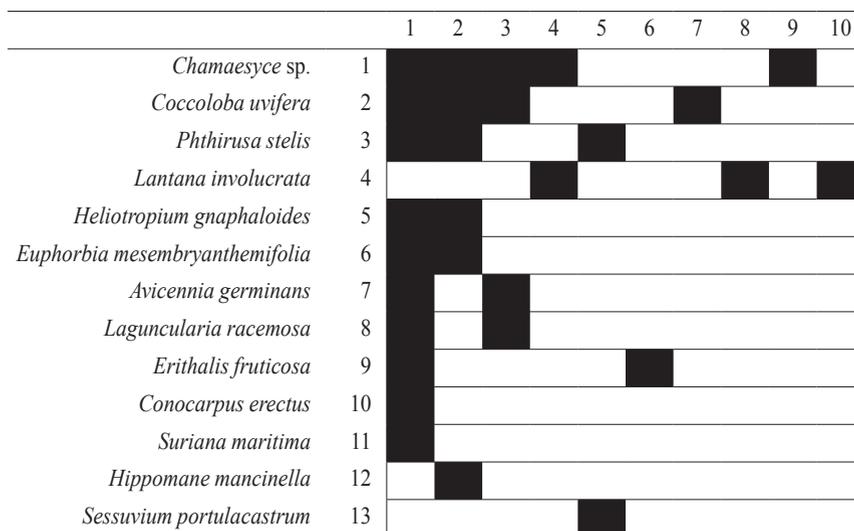


Fig. 3. Matriz de interacción planta-animal. Las filas representan las especies de plantas y las columnas las especies de animales antófilos (1 = Díptero NI sp. 1, 2 = *Dorymyrmex* sp., 3 = *Camponotus lindigi*, 4 = *Dialictus* sp., 5 = Vespidae NI, 6 = Díptero NI sp. 2, 7 = *Racryptocerus clipcatus*, 8 = *Pseudomyrmex* sp., 9 = Hemíptero NI, 10 *Aphrissa statira*).

Sistemas reproductivos y relación polen-óvulo (P/O)

De acuerdo con lo reportado en la península de Paraguaná para 13 de las especies estudiadas, un alto porcentaje de dichas especies presenta al menos autocompatibilidad parcial (n = 8; 61,53%), y de éstas 38,46% (n = 5) son parcial o totalmente autógamas (Tabla 1). Sin embargo, la relación P/O fue alta para la mayoría de las especies (> 2000), lo cual cataloga a estas plantas, siguiendo el criterio de Cruden (1977), como xenógamas obligadas; y en el caso de *Heliotropium gnaphaloides*, *Lantana involucrata*, *Waltheria indica* y *Suriana maritima*, que presentaron menores valores P/O, como xenógamas facultativas, es decir, que pueden presentar autopolinización en ausencia o en adición a la polinización cruzada (Tabla 4).

Producción natural de frutos y semillas

La producción natural de frutos por flor fue superior a 0,5 en la mayoría de las especies de Cayo Borracho (Tabla 5). En contraste, la fracción de semillas producidas por óvulos por inflorescencia (fecundidad relativa) resultó mucho menor (Tabla 6). La comparación estadística revela que entre las variables analizadas, únicamente la fecundidad relativa mostró diferencias significativas entre sistemas sexuales, siendo ésta mayor en plantas monoicas que en plantas hermafroditas (Tabla 7).

Tabla 4. Valores promedios de óvulos por flor, estambres por flor, polen por antera y relación polen-óvulo (P/O) de 14 de las especies estudiadas en Cayo Borracho.

Especie	N° óvulos/flor		N° estambres/flor		N° granos de polen/antera		N° granos de polen/flor	P/O	Sistema genético de reproducción**
	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$	\bar{X}	\bar{X}			
<i>Avicennia germinans</i>	4,0 ± 0,3	4,0 ± 0,0	2146,6	8586,6	2146,6	8586,6	2146,6	Xenogamia	
<i>Chamaesyce</i> sp.*	3,0 ± 0,0	1,0 ± 0,0	740,0	6852,4	740,0	6852,4	2284,1	Íd.	
<i>Coccoloba uvifera</i> *	1,0 ± 0,0	8,0 ± 0,0	1053,3	1607381,5	1053,3	1607381,5	12076,4	Íd.	
<i>Conocarpus erectus</i>	1,4 ± 0,4	6,4 ± 0,8	2206,6	14321,2	2206,6	14321,2	10229,4	Íd.	
<i>Erithalis fruticosa</i> subsp. <i>fruticosa</i>	6,7 ± 1,5	5,2 ± 0,5	5503,3	29002,5	5503,3	29002,5	4328,7	Íd.	
<i>Euphorbia mesembryanthemifolia</i> *	3,0 ± 0,0	12,8 ± 4,7	400,0	63845,0	400,0	63845,0	21281,6	Íd.	
<i>Heliotropium gnaphaloides</i>	3,9 ± 0,4	5,0 ± 0,3	1226,6	5655,8	1226,6	5655,8	1450,2	Xenogamia facultativa	
<i>Laguncularia racemosa</i>	1,9 ± 0,2	9,9 ± 0,3	1250,0	6526,3	1250,0	6526,3	6526,3	Xenogamia	
<i>Lantana involucrata</i>	2,0 ± 0,0	3,9 ± 0,2	413,3	1627,2	413,3	1627,2	813,6	Xenogamia facultativa	
<i>Plithusa stelis</i> *	1,0 ± 0,0	6,0 ± 0,0	740,0	142657,2	740,0	142657,2	3855,6	Xenogamia	
<i>Rhizophora mangle</i>	3,7 ± 0,4	8,0 ± 0,0	75377,7	603022,2	75377,7	603022,2	162978,9	Íd.	
<i>Sesuvium portulacastrum</i>	48,3 ± 9,5	54,9 ± 9,5	3173,3	174311,0	3173,3	174311,0	3608,9	Íd.	
<i>Suriana maritima</i>	9,6 ± 0,7	5,2 ± 0,5	623,3	3266,2	623,3	3266,2	340,2	Xenogamia facultativa	
<i>Waltheria indica</i>	1,9 ± 0,2	5,0 ± 0,0	360,0	1800,0	360,0	1800,0	923,0	Íd.	

* Relación P/O expresada a nivel de inflorescencia. Número promedio de flores masculinas por inflorescencia: *Chamaesyce* sp. (9,2 ± 2,1), *C. uvifera* (190,7 ± 67,8), *E. mesembryanthemifolia* (12,4 ± 3,7), *P. stelis* (32,1 ± 14,4). ** De acuerdo con Cruden (1977), DE = desviación estandar, Íd. = Ídem.

Tabla 5. Producción natural de frutos por flor de 15 de las especies estudiadas en Cayo Borracho (CB) y comparación estadística (*p*) con la proporción de frutos producidos por las mismas especies en la Península de Paraguaná (PP).

Especie	Flores/ Inflorescencia	Frutos/ Infrutescencia	Producción de frutos por flor		
	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$	CB	PP	<i>p</i>
<i>Avicennia germinans</i>	22,6 ± 16,5	8,4 ± 4,9	0,37	0,49	0,0002
<i>Chamaesyce</i> sp.*	1,0 ± 0,0	0,7 ± 0,4	0,70	ND	
<i>Coccoloba uvifera</i> *	133,1 ± 113,0	29,1 ± 24,6	0,21	ND	
<i>Conocarpus erectus</i>	46,5 ± 8,6	46,0 ± 8,5	0,98	0,98	1 (ns)
<i>Erithalis fruticosa</i> subsp. <i>fruticosa</i>	26,2 ± 11,7	8,7 ± 8,3	0,33	ND	
<i>Euphorbia mesembryanthemifolia</i> *	1,0 ± 0,0	0,8 ± 0,3	0,82	0,80	0,80 (ns)
<i>Fimbristylis cymosa</i>	521,1 ± 183,7	313,6 ± 154,9	0,60	ND	
<i>Heliotropium gnaphaloides</i>	12,6 ± 2,6	9,3 ± 2,6	0,74	0,96	0,0000
<i>Laguncularia racemosa</i>	111,4 ± 82,8	15,6 ± 11,1	0,14	0,37	0,0000
<i>Lantana involucrata</i>	13,7 ± 2,7	8,2 ± 3,7	0,59	ND	
<i>Phihirusa stelis</i> *	37,0 ± 21,4	11,5 ± 11,5	0,31	ND	
<i>Rhizophora mangle</i>	2,3 ± 0,7	1,2 ± 0,5	0,51	0,58	0,3089 (ns)
<i>Sessuvium portulacastrum</i>	1,0 ± 0,0	0,8 ± 0,3	0,87	0,56	0,0000
<i>Suriana maritima</i>	2,2 ± 1,1	1,3 ± 1,3	0,61	0,57	0,3540 (ns)
<i>Thespesia populnea</i>	1,0 ± 0,0	0,7 ± 0,4	0,75	ND	

* Flores femeninas en especies monoicas y dioicas, DE = desviación estandar, ND = no disponible, ns = no significativo.

Tabla 6. Producción natural de semillas por fruto y fecundidad relativa (FR) de 16 de las especies estudiadas en Cayo Borracho.

Especie	Semilla/Fruto	Semillas abortadas/Fruto	Fracción de semillas abortadas	FR (%)
	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$		
<i>Avicennia germinans</i>	1,0 ± 0,0	0,0	0	9,2
<i>Chamaesyce</i> sp.	2,9 ± 0,2	0,2 ± 0,4	0,07	63,0
<i>Coccoloba uvifera</i>	1,0 ± 0,0	0,0	0	21,8
<i>Conocarpus erectus</i>	0,4 ± 0,5	0,0	0	28,3
<i>Erithalis fruticosa</i> subsp. <i>fruticosa</i>	7,0 ± 1,7	4,9 ± 2,3	0,7	10,3
<i>Euphorbia mesembryanthemifolia</i>	2,9 ± 0,1	0,1 ± 0,3	0,03	76,5
<i>Fimbristylis cymosa</i>	1,0 ± 0,0	0,0	0	60,1
<i>Heliotropium gnaphaloides</i>	2,1 ± 0,3	1,4 ± 0,1	0,66	15,3
<i>Laguncularia racemosa</i>	1,0 ± 0,0	0,0	0	7,3
<i>Lantana involucrata</i>	1,9 ± 0,2	1,0 ± 0,5	0,54	26,8
<i>Phihirusa stelis</i>	1,0 ± 0,0	0,0	0	31,1

Tabla 6. Continuación.

Especie	Semilla/Fruto	Semillas abortadas/Fruto	Fracción de semillas abortadas	FR (%)
	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$		
<i>Rhizophora mangle</i>	1,00 ± 0	0,0	0	14,0
<i>Sessuvium portulacastrum</i>	47,7 ± 8,6	15,7 ± 15,7	0,32	57,5
<i>Suriana maritima</i>	3,6 ± 1,8	0,6 ± 1,0	0,18	12,0
<i>Thespesia populnea</i>	12,4 ± 4,5	6,7 ± 4,5	0,54	25,9
<i>Waltheria indica</i>	0,9 ± 0,2	0,3 ± 0,4	0,38	—

De las ocho especies estudiadas en Cayo Borracho y Paraganá solamente cuatro mostraron diferencias estadísticamente significativas entre la proporción de frutos producidos en ambas localidades (Tabla 5). En tal sentido, la eficiencia natural de *Avicennia germinans*, *Heliotropium gnaphaloides* y *Laguncularia racemosa* fue considerablemente menor en el cayo con relación a tierra firme, situación que también se refleja en los bajos valores de fecundidad relativa presentados por estas especies en el islote. El caso opuesto lo representa *Sessuvium portulacastrum*, cuya producción natural de frutos fue mayor en Cayo Borracho (Tabla 5).

Biología de diseminación

En la Tabla 8 se muestran las características asociadas a los frutos y semillas de 16 de las especies analizadas y los síndromes de dispersión. La mayoría de los frutos son relativamente pequeños y livianos, las dimensiones estimadas varían entre 0,08 y 3,27 cm de largo y entre 0,06 y 3,00 cm de ancho. Las semillas miden de 0,06 a 1,05 cm de largo y entre 0,05 a 0,95 cm de ancho. El peso seco de los frutos fue variable (0,1-2420 mg), así como el peso de las semillas (0,05-360 mg). De acuerdo con el estadístico utilizado, los pesos de frutos y semillas no muestran diferencias significativas entre sistemas sexuales ($gl = 2$, $x^2 = 4,0$, $p = 0,13$) ni entre síndromes de dispersión (Frutos $gl = 1$, $x^2 = 0,00$, $p = 1$; Semillas $gl = 1$, $x^2 = 0,034$, $p = 0,85$).

El fruto es la unidad de dispersión predominante ($n = 10$; 62,5%) en las 16 especies estudiadas; semilla ($n = 5$; 31,25%) y mericarpo ($n = 1$; 6,25%) son diásporas menos frecuentes. El 75% ($n = 12$) de los frutos son secos y el 25% ($n = 4$) carnosos. Entre las principales adaptaciones de las diásporas para la diseminación se encuentra la capacidad de flotación, condición indispensable para la hidrocoria ($n = 11$; 68,75%). Especies como *Conocarpus erectus* (96,6%), *Suriana maritima* (85%), *Heliotropium gnaphaloides* (80%) y *Euphorbia mesembryanthemifolia* (50%) presentaron altos porcentajes de flotabilidad después de 30 días; e incluso *Coccoloba uvifera* (7,9%), que no posee adaptaciones aparentes para la hidrocoria, mostró un uso eficiente del agua como agente secundario de dispersión luego de perder su pulpa carnosa (Fig. 4).

Tabla 7. Valores promedios de las características reproductivas de 15 de las especies de plantas estudiadas en Cayo Borracho. Para cada sistema sexual y de apareamiento se muestran los resultados del análisis de varianza.

Variables	Sistema sexual				Sistema de apareamiento			
	Hermafroditismo $\bar{X} \pm DE (n = 11)$	Monoecia $\bar{X} \pm DE (n = 2)$	Dioecia $\bar{X} \pm DE (n = 2)$	Total $\bar{X} \pm DE (n = 15)$ $F_{2,12} (p)$	Xenogamia $\bar{X} \pm DE (n = 7)$	Autogamia $\bar{X} \pm DE (n = 4)$	Total $\bar{X} \pm DE (n = 11)$ $F_{1,9} (p)$	
Relación fruto / flor	0,59 ± 0,25	0,78 ± 0,05	0,26 ± 0,07	0,55 ± 0,28 2,34 (0,13) ns	0,52 ± 0,31	0,78 ± 0,05	0,58 ± 0,29 5,99 (0,04)**	
Fracción de semillas abortadas *	0,28 ± 0,28	0,05 ± 0,02	0,01 ± 0,02	0,22 ± 0,27 $\chi^2 2,33 \text{ gl} = 2$ (0,31) ns	0,07 ± 0,13	0,35 ± 0,44	0,13 ± 0,23 $\chi^2 1,06 \text{ gl} = 1$ (0,30) ns	
Fecundidad relativa	0,24 ± 0,18 ^a	0,68 ± 0,8 ^b	0,26 ± 0,07	0,27 ± 0,20 5,68 (0,018)	0,21 ± 0,15	0,43 ± 0,43	0,26 ± 0,22 1,22 (0,29) ns	

* Prueba de Kruskal-Wallis, ** Post hoc no significativa, a y b indican diferencia significativa en el test a posteriori a $p = 0,014$, DE = desviación estándar, ns = no significativo.

Tabla 8. Características morfológicas de frutos y semillas, y síndromes de dispersión (SD) de 16 de las especies de plantas estudiadas en Cayo Borracho.

Especie	Tipo de fruto	Dimensiones (cm)				Peso (mg)		UID	Adaptación	SD
		Fruto		Semilla		Fruto	Semilla			
		Largo	Ancho	Largo	Ancho					
$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$					
<i>A. germinans</i>	Seco	1,2 ± 0,1	0,5 ± 0,0	0,8 ± 0,1	0,4 ± 0,1	60,0 ± 10,0	20,0 ± 7,0	Fr	Flotabilidad	H
<i>Chamaesyce</i> sp.	Íd.	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,07 ± 0,0	0,3 ± 0,0	0,1 ± 0,08	0,06 ± 0,02	Se	Íd.	H
<i>C. vivifera</i>	Camoso	1,7 ± 0,1	1,7 ± 0,1	0,7 ± 0,0	0,9 ± 0,0	770,0 ± 120,0	240,0 ± 30,0	Fr	Tamaño, color morado y sabor dulce	M-H
<i>C. erectus</i>	Seco	0,3 ± 0,0	0,3 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,1 ± 0,0	3,0 ± 1,0	1,0 ± 0,4	Fr	Flotabilidad	H
<i>E. fruticosa</i> subsp. <i>fruticosa</i>	Camoso	0,3 ± 0,0	0,3 ± 0,0	—	—	7,0 ± 2,0	0,9 ± 0,3	Fr	Color negro púrpura y sabor dulce	O
<i>E. mesembryanthemifolia</i>	Seco	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,08 ± 0,0	1,0 ± 0,0	0,3 ± 0,1	Se	Flotabilidad	H
<i>F. cymosa</i>	Íd.	0,08 ± 0,0	0,06 ± 0,0	0,06 ± 0,0	0,05 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,05 ± 0,01	Fr	Peso y tamaño	A-H
<i>H. gnaphaloides</i>	Íd.	0,5 ± 0,0	0,7 ± 0,0	0,3 ± 0,0	0,3 ± 0,1	20,0 ± 2,0	0,8 ± 0,1	Fr	Flotabilidad	H
<i>L. racemosa</i>	Íd.	0,8 ± 0,7	0,9 ± 0,6	1,0 ± 0,6	0,9 ± 0,6	210,0 ± 10,0	160,0 ± 270,0	Fr	Íd.	H
<i>L. camara</i>	Camoso	0,2 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,09 ± 0,0	9,0 ± 5,0	0,4 ± 0,1	Fr	Color negro brillante	O
<i>P. stelis</i>	Íd.	0,7 ± 0,0	0,4 ± 0,0	0,6 ± 0,0	0,3 ± 0,0	40,0 ± 9,0	20,0 ± 4,0	Fr	Color y pulpa pegajosa	O

Tabla 8. Continuación.

Especie	Tipo de fruto	Dimensiones (cm)						Peso (mg)		UD	Adaptación	SD
		Fruto		Semilla		Fruto	Semilla					
		Largo	Ancho	Largo	Ancho							
$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$	$\bar{X} \pm DE$					
<i>R. mangle</i>	Seco	3,2 ± 0,3	1,3 ± 0,1	0,8 ± 0,1	0,4 ± 0,0	1370,0 ± 310,0	360,0 ± 300,0	Fr	Flotabilidad	H		
<i>S. portulacastrum</i>	Íd.	1,0 ± 0,0	0,7 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	40,0 ± 8,0	0,1 ± 0,04	Se	Ariño reactivo a Sudán III	Mi		
<i>S. maritima</i>	Íd.	0,6 ± 0,0	0,8 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,1 ± 0,0	30,0 ± 4,0	1,0 ± 0,7	Me	Flotabilidad	H		
<i>T. populnea</i>	Íd.	1,8 ± 0,1	3,0 ± 0,1	0,9 ± 0,0	0,7 ± 0,0	2420,0 ± 800,0	170,0 ± 30,0	Se	Íd.	H		
<i>W. indica</i>	Íd.	0,2 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	1,0 ± 0,3	1,0 ± 0,2	Se	Íd.	H		

A = anemocoria, DE = desviación estandar, Fr = fruto, H = hidrocoria, Íd. = Ídem, M = mamalocoria, Me = mericarpo, Mi = mirmecoria, O = ornitocoria, Se = semilla, UD = unidad de dispersión.

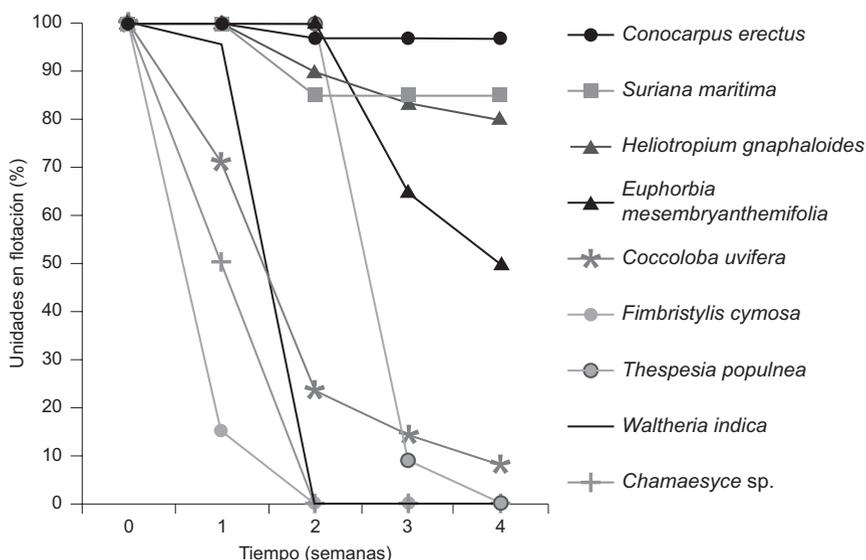


Fig. 4. Porcentaje de flotabilidad de nueve especies de plantas estudiadas en Cayo Borracho.

Otras adaptaciones de las plantas incluyen la producción de diásporas con colores atractivos y partes comestibles dispersadas por aves ($n = 3$; 18,75%) (ornitocoria) y mamíferos ($n = 1$; 6,35%) (mamalocoria). La producción de diásporas pequeñas y livianas dispersadas por el viento (anemocoria) ($n = 1$; 6,25%) o con arilo graso dispersadas por hormigas (mirmecoria) ($n = 1$; 6,25%) fue menos frecuente.

DISCUSIÓN

Las características florales de las especies de plantas de Cayo Borracho están estrechamente relacionadas con las condiciones de polinización impredecible frecuentes en las islas en comparación con tierra firme (Lloyd 1985; Elmqvist *et al.* 1992; McMullen 1993; Webb & Kelly 1993; Barrett 1998; Anderson *et al.* 2001; Bernardello *et al.* 2001; Abe 2006). La dominancia de flores blancas, de formas abiertas y pequeñas dimensiones favorece la visita de agentes de polinización generalistas (Faegri & van der Pijl 1979; Lloyd 1985; Webb & Kelly 1993; Anderson *et al.* 2001; Bernardello *et al.* 2001; Abe 2006; Makrodimos *et al.* 2008; Kaiser-Bunbury *et al.* 2009). Estos caracteres también han sido relacionados con alta capacidad de dispersión y niveles elevados de autocompatibilidad genética (Bernardello *et al.* 2001). En la comunidad de Cayo Borracho las condiciones ecológicas y de aislamiento relativo deben haber promovido la selección de especies con este tipo floral, conjuntamente con la presencia de ciertos niveles de autocompatibilidad, durante las primeras etapas de establecimiento. La combinación de arquitectura floral generalista y autocompatibilidad genética en la flora de

este tipo de hábitats ha sido ampliamente documentada y asociada a la escasez de fauna antófila, al grado de aislamiento geográfico y a la condición colonizadora de las plantas (McMullen 1987, 1999, 2007; Barrett 1998; Anderson *et al.* 2001; Bernardello *et al.* 2001; Traveset *et al.* 2009).

De acuerdo con lo anterior, para garantizar el éxito reproductivo las especies de plantas colonizadoras o las presentes en áreas con relativo aislamiento geográfico deben presentar caracteres florales que promuevan la polinización cruzada en presencia de polinizadores poco especializados, o en su defecto un sistema reproductivo autógeno (Barrett 1998). La anemofilia en particular, desvincula la polinización de la presencia de fauna antófila y bajo estas condiciones es más efectiva que la zoofilia en promover la dispersión del polen y los consiguientes beneficios asociados a la alogamia (Barrett 1998; Traveset *et al.* 2009). La proporción de especies anemófilas en Cayo Borracho es baja en comparación con la registrada en las islas oceánicas de Hawai (32,4%) y Nueva Zelanda (29%) (Thornton 1971), Ogasawara (25,9%) (Abe 2006) y Juan Fernández (47%) (Anderson *et al.* 2000, 2001; Bernardello *et al.* 1999, 2001); no obstante, es mayor que la reportada por Lemus-Jiménez & Ramírez (2003) para tres comunidades costeras de la península de Paraganá (0,9%). La mejor representación de la anemofilia en Cayo Borracho respecto a la fuente continental señalada con anterioridad puede responder a la ventaja reproductiva que presentan las especies anemófilas sobre las dependientes de polinizadores bióticos en las islas en comparación con tierra firme, especialmente durante el período de establecimiento (Barrett 1998).

Otro carácter que promueve la polinización cruzada es la dioecia. Las especies dioicas, debido a su frecuente arquitectura floral generalista, admiten gran variedad de agentes polinizadores al mismo tiempo que evitan los efectos deletéreos de la autopolinización (Bawa 1980). La frecuencia de este sistema sexual en Cayo Borracho es similar a la encontrada en comunidades insulares más diversas como Juan Fernández (9%) (Bernardello *et al.* 2001), Nueva Zelanda (12-13%) (Lloyd 1985; Webb & Kelly 1993) y Puerto Rico e Islas Vírgenes (6,1%) (Flores & Schemske 1984), en las cuales ha sido descrita una asociación entre dioecia, frutos carnosos y dispersión por aves frugívoras. De acuerdo con esta relación, los altos niveles de dioecia en islas reflejan la selección impuesta por la facilidad de migración a larga distancia de las diásporas ornitocoras comunes en estas especies (Bawa 1980, 1982a, b; Lloyd 1985). La correlación que existe entre dioecia y polinización por pequeños insectos generalistas (Bawa 1980) también aumenta la ventaja selectiva, ya que confiere a las especies dioicas en comunidades insulares mayor probabilidad de éxito que aquellas que requieren polinizadores especializados. De aquí, la alta frecuencia que presenta este sistema sexual en Cayo Borracho en comparación con la península de Paraganá (1,9%) (Lemus-Jiménez & Ramírez 2005), la elevada capacidad de colonización y establecimiento de las especies dioicas, conjuntamente con los beneficios derivados de la separación de las funciones sexuales en diferentes individuos, permiten a estas especies superar las barreras y los filtros de selección impuestos por el aislamiento geográfico de estos ambientes.

Sin embargo, las especies de plantas con mayor probabilidad de establecerse después de un evento de migración a larga distancia son aquellas que pueden llevar a cabo autopolinización espontánea (Barrett 1998). En tal sentido, las especies que presentan algún nivel de autogamia en Cayo Borracho debieron partir con ventaja respecto a las que necesariamente requieren más individuos y/o vectores de transferencia de sus gametos para llevar a cabo la polinización. Una vez establecidas, pudieron haber sido eventualmente polinizadas por agentes generalistas, ya que las adaptaciones florales que presentan (alta relación P/O) favorecen la xenogamia en primer lugar, y mantienen la autopolinización como un mecanismo de seguridad en respuesta a la acción impredecible e insuficiente de los agentes polinizadores (Cruden 1977). Aunque en especies como *Conocarpus erectus* y *Euphorbia mesembryanthemifolia*, que presentan una producción de frutos por fertilización cruzada prácticamente nula (Lemus-Jiménez & Ramírez 2005), la alta relación P/O sugiere más bien que el desarrollo de la autogamia y la reducción del número de granos de polen por flor no ocurren simultáneamente.

La fauna antófila de Cayo Borracho, al igual que en otras comunidades insulares (Feisinger *et al.* 1982; Lloyd 1985; McMullen 1993; Anderson *et al.* 2000, 2001; Bernardello *et al.* 2001), está considerablemente depauperada con relación a su fuente continental. En este contexto, Lemus-Jiménez & Ramírez (2003) reportan un total de 33 especies de polinizadores efectivos en la península de Paraguaná, entre los cuales las abejas constituyen el grupo más abundante (35,1%), seguidas por mariposas (24,3%) y dípteros (13,5%). La ausencia de la mayoría de estas especies en Cayo Borracho y el reemplazo de la variedad de clases de polinizadores por grupos menos especializados como los dípteros y las hormigas ha redundado en una relación asimétrica en el número de especies de plantas y animales, y difusa por las múltiples interacciones débiles que ocurren entre las especies interactuantes. La elevada conectancia registrada en esta red de polinización en comparación con la comunidad de Paraguaná ($C = 0,06$, calculado de Lemus-Jiménez & Ramírez 2003) coincide con los valores reportados para las islas Azores, Canarias y Mauricio que, aunque presentan una flora mucho más diversa, muestran valores de conectancia entre 0,15 y 0,30 (Olesen *et al.* 2002; Kaiser-Bunbury *et al.* 2009). Al igual que en estas comunidades, la alta conectancia en Cayo Borracho probablemente es el resultado de la escasez de insectos de probóscide larga y de la dominancia de vectores politrópicos que aumentan el grado de generalización del sistema de polinización.

La baja diversidad y especificidad de la red de visitantes florales en Cayo Borracho constituyen factores limitantes en la reproducción de las especies de plantas, debido a que las visitas de insectos pequeños y oportunistas resultan en muy poco movimiento de polen entre individuos (Philipp *et al.* 2004; McMullen 2007, 2009). Algunos caracteres intrínsecos de los grupos de visitantes más comunes en la isla apoyan este señalamiento: la ineficiencia de los dípteros para transportar polen y su comportamiento casual (Leppik 1977; Ramírez 1995; Barrett 1998; Anderson *et al.* 2001; Devoto & Medan 2008; Kaiser-Bunbury *et*

al. 2009), y el pequeño tamaño y baja fidelidad de las hormigas (Percival 1974; Bernardello *et al.* 2001), limitan la cantidad y calidad del polen transportado y en consecuencia la fecundidad relativa de las especies de plantas.

A pesar de lo señalado, la eficiencia natural en la producción de frutos de varias especies de Cayo Borracho no difiere significativamente de la presentada por las mismas especies en tierra firme (península de Paraguaná). La baja especificidad de los sistemas de polinización y la autocompatibilidad genética común en la mayoría de estas plantas (Lemus-Jiménez & Ramírez 2003, 2005) deben estar garantizando la polinización mediante el uso de múltiples vectores de polen y de autopolinización. La importancia de la autopolinización en la producción de frutos de especies insulares ha sido ampliamente documentada (Nielsen *et al.* 2003; Philipp *et al.* 2004; McMullen 2007; Philipp & Nielsen 2010), incluso en especies con sistemas de polinización altamente especializados (Schueller 2004; Martén-Rodríguez & Fenster 2008; Micheneau *et al.* 2008; McMullen 2009, 2011). En cuanto a la baja proporción de semillas producidas por inflorescencia, los extensos períodos de floración observados en muchas de estas especies (López 1981; Lemus-Jiménez & Ramírez 2002) pueden compensar hasta cierto punto el déficit reproductivo a través de la producción continua de frutos y semillas a lo largo del año. En estas áreas dominadas por condiciones ambientales extremas, este tipo de estrategias (baja especificidad, autocompatibilidad y floración prolongada) representa una ventaja adaptativa que garantiza el éxito reproductivo ante el comportamiento indiscriminado y poco efectivo de la fauna antófila.

Además de la limitación por polen, existen otros factores determinantes en la producción de frutos que podrían estar afectando la fecundidad relativa. Por ejemplo, el efecto adverso de las reacciones de autoincompatibilidad, el aborto selectivo de frutos y la acumulación de genes letales y subletales en especies autoincompatibles (Charnov 1979; Bawa & Beach 1981; Stephenson 1981; Sutherland & Delph 1984; Sutherland 1986; Burd 1994; Nielsen *et al.* 2003; Philipp & Nielsen 2010), la sobreproducción de flores como atracción o para compensar variaciones en la disponibilidad de recursos y/o polinizadores (Bawa & Beach 1981; Stephenson 1981; Sutherland 1986), y la depresión por endogamia en especies autocompatibles o autógamas (Charlesworth & Charlesworth 1987, 1990), pueden estar relacionadas en cierta medida con la baja proporción de semillas producidas por inflorescencia que presentan las especies hermafroditas en Cayo Borracho en comparación con sus contrapartes monoicas. En estas últimas, la separación de las funciones sexuales y el ajuste en el número de flores femeninas y masculinas aumenta la relación fruto/flor (Sutherland & Delph 1984; Sutherland 1986) y en consecuencia la eficiencia reproductiva. Sin embargo, a pesar de que la monoecia reduce las oportunidades de autopolinización, especies como *Euphorbia mesembryanthemifolia* logran mantener un sistema reproductivo autógeno, probablemente debido a que las condiciones ambientales favorecen las adaptaciones florales dirigidas a aumentar los niveles de autopolinización.

En las especies dioicas, la similitud en la producción de frutos y semillas por

inflorescencia con el resto de los sistemas sexuales difiere de lo señalado por otros estudios que indican que como resultado del aumento en la aptitud femenina al menos la relación fruto/flor en estas especies debe ser significativamente superior a la presentada por sus contrapartes monoicas y hermafroditas (Sutherland & Delph 1984; Sutherland 1986). Esto contradice la hipótesis que sostiene que las especies hermafroditas producen un exceso de flores que contribuye únicamente con la aptitud masculina (Sutherland & Delph 1984). Los resultados obtenidos en este trabajo apoyan más bien las hipótesis basadas en la aptitud femenina de acuerdo con las cuales la producción de frutos debe ser similar entre plantas hermafroditas, monoicas y dioicas (Sutherland & Delph 1984). En este sentido, la insuficiencia de polen, la aborción selectiva, la sobreproducción de flores como atracción y/o compensación ante la impredecibilidad del ambiente estarían afectando de igual modo la producción de frutos entre clases de sistemas sexuales. Esto coincide con los resultados obtenidos por Ramírez & Berry (1997) quienes, además de resaltar la importancia de las hipótesis anteriormente señaladas, atribuyeron la ausencia de diferencias significativas entre los valores promedio de eficiencia reproductiva a la homogeneidad de los valores de biomasa asignada a las estructuras reproductivas, lo cual también es válido para las especies estudiadas en Cayo Borracho. La producción de frutos y semillas de alto costo energético afecta negativamente la eficiencia reproductiva (Sutherland 1986; Ramírez 1992, 1993), por lo tanto, si no existen diferencias significativas en el costo de las estructuras reproductivas entre sistemas sexuales, la producción de éstas no debería variar entre especies hermafroditas, monoicas y dioicas.

Por otra parte, una alta capacidad de dispersión puede compensar la baja eficiencia reproductiva que presentan las especies estudiadas en la isla, especialmente aquellas que están en desventaja ante la escasez de polinizadores. Características tales como el bajo peso y pequeño tamaño de las diásporas, y los largos períodos de flotación que muchas de éstas pueden mantener, garantizan en cierta medida la inmigración de semillas a través de las corrientes marinas lo cual aumenta la densidad de individuos y la variabilidad genética dentro de las poblaciones. Esto fue evidenciado durante las recolonizaciones de Krakatoa (Indonesia) y de la isla recientemente emergida Surtesy (Islandia) (van der Pijl 1972; Murray 1986). La llegada de múltiples propágulos por especie a través del mar (39-72%) pudo haber disminuido las posibilidades de enfrentar un “cuello de botella genético” durante las primeras etapas de establecimiento en estas islas, y al mismo tiempo ha debido aumentar, conjuntamente con las semillas producidas por autogamia, el número de individuos por especie hasta la colonización de fauna polinizadora (van der Pijl 1972; Murray 1986). Sin embargo, dada la depauperización de la fauna antófila en ambientes aislados y su repercusión desde el punto de vista reproductivo, las ventajas de la hidrocoria persisten aun en comunidades ya establecidas; de aquí, que este síndrome constituya una característica común en la flora de islas oceánicas (van der Pijl 1972; Murray 1986; Cain *et al.* 2000; Bernardello *et al.* 2006; Thorsen *et al.* 2009; Traveset *et al.* 2009) y el principal modo de

dispersión en comunidades vegetales de islas coralinas (van der Pijl 1972; Murray 1986; Nakanishi 1988).

Al igual que el transporte pasivo a través de corrientes marinas, la dispersión zoocora ha sido determinante en la dinámica de varias comunidades marino-costeras. En el archipiélago Juan Fernández cerca del 90% de las especies de angiospermas colonizaron la isla a través de la ornitocoria, tanto por epizoocoria (46%) como endozoocoria (Bernardello *et al.* 2006). Asimismo, en Hawai, un alto porcentaje de las plantas colonizadoras fueron originalmente transportadas por endozoocoria (39,0%) y epizoocoria (12,8%) (Murray 1986), al igual que en el archipiélago Galápagos (16,4% por endozoocoria y 15,7% por epizoocoria) (Vargas *et al.* 2011). En la comunidad de Cayo Borracho, la proporción de frutos carnosos dispersados por aves y mamíferos es relativamente baja en comparación con las islas oceánicas anteriormente descritas que están mucho más distantes de tierra firme. No obstante, así como los frutos mamalocoros de *Coccoloba uvifera* pueden ser dispersados de forma secundaria por hidrocoria, la ausencia aparente de adaptaciones en muchas de las diásporas secas puede eventualmente resultar en una falta de discriminación por parte del agente dispersor, y por ende, en endozoocoria (van der Pijl 1972). La dualidad de medios de dispersión en estas especies que presentan un flujo de polen restringido constituye entonces otra ventaja adaptativa que aumenta la probabilidad de intercambiar material genético entre poblaciones establecidas en hábitats con relativo aislamiento.

Dada la escasez de polinizadores y las condiciones climáticas adversas de la isla, la baja especificidad en los sistemas de polinización, la presencia de sistemas de autocompatibilidad y la alta capacidad de dispersión de semillas de las especies de Cayo Borracho representan los principales atributos reproductivos que les permiten a estas plantas permanecer con cierto aislamiento geográfico. Los dos primeros atributos garantizan la reproducción en ausencia de polinizadores especializados, y el tercero favorece el intercambio de genotipos a través de la entrada y salida de diásporas con alta capacidad migratoria.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a R. Urich, B. Vera, L. Suárez, M.B. Barreto y a tres árbitros anónimos por sus valiosos comentarios y sugerencias durante la elaboración de este manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Abe, T. 2006. Threatened pollination systems in native flora of the Ogasawara (Bonin) Islands. *Ann. Bot.* 98: 317-334.
- Anderson, G.J., G. Bernardello, T.F. Stuessy & D.J. Crawford. 2001. Breeding system and pollination of selected plants endemic to Juan Fernández Islands. *Amer. J. Bot.* 88: 220-233.

- Anderson, G.J., G. Bernardello, G. Lopez, T.F. Stuessy & D.J. Crawford. 2000. Dioecy and wind pollination in *Pernettya rigida* (Ericaceae) of the Juan Fernández Islands. *Bot. J. Linn. Soc.* 132: 121-141.
- Barrett, S. 1998. The reproductive biology and genetics of island plants. In: P. Grant (ed.), *Evolution on islands*, pp. 18-34. Oxford University Press, New York.
- Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 11: 15-40.
- Bawa, K.S. 1982a. Outcrossing and incidence of dioecism in island floras. *Amer. Naturalist* 119: 866-871.
- Bawa, K.S. 1982b. Seed dispersal and the evolution of dioecism in flowering plants—A response to Herrera. *Evolution* 36(6): 1322-1325.
- Bawa, K.S. & J. Beach. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 254-274.
- Bernardello, G., G.J. Anderson, P. Lopez, M. Cleland, T.F. Stuessy & D. Crawford. 1999. Reproductive biology of *Lactoris fernandeziana* (Lactoridaceae). *Amer. J. Bot.* 86(6): 829-840.
- Bernardello, G., G.J. Anderson, T.F. Stuessy & D. Crawford. 2001. A survey of floral traits, breeding systems, floral visitors, and pollination systems of the angiosperms of the Juan Fernández Islands (Chile). *Bot. Rev.* 67 (3): 255-308.
- Bernardello, G., G.J. Anderson, T.F. Stuessy & D. Crawford. 2006. The angiosperm flora of the Archipiélago Juan Fernández (Chile): origin and dispersal. *Canad. J. Bot.* 84(8): 1266-1281.
- Brunet, J. 1992. Sex allocation in hermaphroditic plants. *Trends Ecol. Evol.* 7: 79-84.
- Burd, M. 1994. Bateman's principle and plants reproduction. The role of pollen limitation in fruit and seed set. *Bot. Rev.* 60(1): 84-139.
- Cain, M., B. Milligan & A. Strand. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *Amer. J. Bot.* 87(9): 1217-1227.
- Charlesworth, D. & B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 18: 237-268.
- Charlesworth, D. & B. Charlesworth. 1990. Inbreeding depression with heterozygote advantage and its effect on selection for modifiers changing the outcrossing rate. *Evolution* 44: 870-888.
- Charnov, E. 1979. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 76: 2480-2484.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- Devoto, M. & R. Medan. 2008. Expected mating system, floral diversity and flower visitors of five species of Iridaceae of the Argentine Pampas. *Acta Bot. Venez.* 31(2): 425-434.
- Elmqvist, T., P. Cox, W. Rainey & E. Pierson. 1992. Restricted pollination on oce-

- anic islands: Pollination of *Ceiba pentandra* by flying foxes in Samoa. *Biotropica* 24(1): 15-23.
- Faegri, K. & L. van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- Feinsinger, P., J. Wolfe & L. Swarm. 1982. Island ecology: reduced hummingbird diversity and the pollination biology of plants in the Trinidad and Tobago West Indies. *Ecology* 63(2): 494-506.
- Flores, S. & D.W. Schemske. 1984. Dioecy and monoecy in the flora of Puerto Rico and the Virgin Island: Ecological correlates. *Biotropica* 16: 132-139.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence, and coevolution. *Amer. Naturalist* 129: 657-677.
- Kaiser-Bunbury, C., J. Memmott & C. Muller. 2009. Community structure of pollination webs of Mauritian heathland habitats. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 11: 241-254.
- Lemus-Jiménez, J.L. & N. Ramírez. 2002. Fenología reproductiva en tres tipos de vegetación de la planicie costera de la península de Paraguaná, Venezuela. *Acta Ci. Venez.* 53(4): 266-278.
- Lemus-Jiménez, J.L. & N. Ramírez. 2003. Polinización y polinizadores en la vegetación de la planicie costera de Paraguaná, estado Falcón, Venezuela. *Acta Ci. Venez.* 54(2): 97-114.
- Lemus-Jiménez, J.L. & N. Ramírez. 2005. Sistemas reproductivos de las plantas en tres hábitats de la planicie costera de Paraguaná, Venezuela. *Revista Biol. Trop.* 53(3-4): 415-430.
- Leppik, E. 1977. *Floral evolution in relation to pollination ecology*. Today & Tomorrow's Printers and Publishers, New Delhi.
- Lloyd, D.G. 1985. Progress in understanding the natural history of New Zealand plants. *New Zeland J. Bot.* 23: 707-722.
- López, A. 1981. Ritmicidad de la vegetación de una isla coralina al norte de Chichiriviche (estado Falcón). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Madriz, R. & N. Ramírez. 1997. Biología reproductiva de *Coccoloba uvifera* (Polygonaceae) una especie polígamo-dioica. *Revista Biol. Trop.* 44(3)/45(1): 105-115.
- Makrodimos, N., G. Blionis, N. Krigas & D. Vokou. 2008. Flower morphology, phenology and visitor patterns in an alpine community on Mt. Olympos, Greece. *Flora* 203: 449-468.
- Martén-Rodríguez, S. & C. Fenster. 2008. Pollination ecology and breeding systems of five *Gesneria* species from Puerto Rico. *Ann. Bot.* 102: 23-30.
- McMullen, C.K. 1987. Breeding systems of selected Galapagos Islands Angiosperms. *Amer. J. Bot.* 74: 1694-1705.

- McMullen, C.K. 1993. Flower-visiting insects of the Galapagos Islands. *Pan-Pacific Entomol.* 69: 95-106.
- McMullen, C.K. 1999. *Flowering plants of the Galápagos*. Cornell University Press, New York.
- McMullen, C.K. 2007. Pollination biology of the Galápagos endemic, *Tournefortia rufo-sericea* (Boraginaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 153: 21-31.
- McMullen, C.K. 2009. Pollination biology of a night-flowering Galápagos endemic, *Ipomoea habeliana* (Convolvulaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 160: 11-20.
- McMullen, C.K. 2011. Nocturnal and diurnal pollination of *Clerodendrum molle* (Verbenaceae) in the Galápagos Islands. *Pl. Syst. Evol.* 292: 15-23.
- Micheneau, C., J. Fournel, D. Gauvin-Bialecki & T. Pailler. 2008. Auto-pollination in a long spurred endemic orchid (*Jumella stenophylla*) on Reunion Island (Mascarene Archipelago, Indian Ocean). *Pl. Syst. Evol.* 272: 11-22.
- Muenchow, G.E. 1987. Is dioecy associated with fleshy fruit?. *Amer. J. Bot.* 74(2): 287-293.
- Murray, D.R. 1986. *Seed dispersal*. Academic Press, Sydney.
- Nakanishi, H. 1988. Dispersal ecology of the maritime plants in the Ryukyu Islands, Japan. *Ecol. Res.* 3: 163-173.
- Nielsen, L.R., H.R. Siegismund & M. Philipp. 2003. Partial self-incompatibility in the polyploid endemic species *Scalesia affinis* (Asteraceae) from the Galápagos: remnants of a self-incompatibility system?. *Bot. J. Linn. Soc.* 142: 93-101.
- Olesen, J.M., L.I. Eskildsen & S. Venkatasamy. 2002. Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemics super generalists. *Diversity and Distributions* 8: 181-192.
- Percival, M. 1974. Floral ecology of coastal scrub in Southeast Jamaica. *Biotropica* 6: 104-129.
- Philipp, M. & L.R. Nielsen. 2010. Reproductive ecology of *Scalesia cordata* (Asteraceae), an endangered species from the Galápagos Islands. *Bot. J. Linn. Soc.* 162: 496-503.
- Philipp, M., L.B. Hansen, H. Adersen & H.R. Siegismund. 2004. Reproductive ecology of the endemic *Lecocarpus pinnatifidus* (Asteraceae) in an isolated population in the Galápagos Islands. *Bot. J. Linn. Soc.* 146: 171-180.
- Ramírez, N. 1988. Cómo evaluar el sistema de polinización a nivel comunitario. *Acta Ci. Venez.* 39: 304-305.
- Ramírez, N. 1992. Las características de las estructuras reproductivas, niveles de aborto y semillas producidas. *Acta Ci. Venez.* 43: 167-177.
- Ramírez, N. 1993. Producción y costo de frutos y semillas entre formas de vida. *Biotropica* 25: 46-60.
- Ramírez, N. 1995. Producción y costo de frutos y semillas entre modos de polinización en 232 especies de plantas tropicales. *Revista Biol. Trop.* 43(1-3): 151-159.
- Ramírez, N. & P. Berry. 1997. Effect of sexual systems and dichogamy on levels

- of abortion and biomass allocation in plant reproductive structures. *Canad. J. Bot.* 75: 457-461.
- Ramírez, N., C. Gil, O. Hokche, A. Seres & Y. Brito. 1990. Biología floral de una comunidad arbustiva tropical en la Guayana Venezolana. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 383-397.
- Riera, R.D. 1982. Distribución de la vegetación en una isla coralina (Cayo Borracho, Chichiriviche, estado Falcón). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Schueller, S. 2004. Self-pollination in island and mainland populations of the introduced hummingbird-pollinated plant, *Nicotiana glauca* (Solanaceae). *Amer. J. Bot.* 91(5): 672-681.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. Third Edition. W.H. Freeman and Company, New York.
- Stephenson, A. 1981. Flower and fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 12: 252-279.
- Steyermark, J. A. & Colaboradores (B. Manara, ed.). 1994. *Flora del Parque Nacional Morrocoy*. Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI) y Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Caracas.
- Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit set: What controls fruit-flower ratios in plants?. *Evolution* 40(1): 117-128.
- Sutherland, S. & L. Delph. 1984. On the importance of male fitness in plants: Patterns of fruit set. *Ecology* 65(4): 1093-1114.
- Thornton, I. 1971. *Darwin's islands, A natural history of the Galapagos*. Natural History Press, New York.
- Thorsen, M., K. Dickinson & P. Seddon. 2009. Seed dispersal systems in the New Zealand flora. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 11: 285-309.
- Traveset, A., M. Nogales & L. Navarro. 2009. Mutualismos planta-animal en islas: Influencia en la evolución y mantenimiento de la biodiversidad. In: Medel, R., M.A. Aizen & R. Zamora (eds.), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal: Conceptos y aplicaciones*, pp. 157-179. Editorial Universitaria S.A., Santiago de Chile.
- van der Pijl, L. 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. Second edition. Springer-Verlag, Berlin.
- Vargas, P., R. Heleno, A. Traveset & M. Nogales. 2011. Colonization of the Galápagos Islands by plants with no specific syndromes for long-distance dispersal: a new perspective. *Ecography*. Julio 2011. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1600-0587.2011.06980.x/full>
- Webb, C.J. & D. Kelly. 1993. The reproductive biology of the New Zealand flora. *Trends Ecol. Evol.* 8: 442-447.
- Weller, S., A. Sakai, A. Rankin, A. Golonka, B. Kutcher & K. Ashby. 1998. Dioecy and the evolution of pollination systems in *Schiedea* and *Alsinidendron* (Caryophyllaceae: Alsinoideae) in the Hawaiian Islands. *Amer. J. Bot.* 85(10): 1377-1388.

